

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА
ТРУДЫ, ВЫП. 70 (73)

Структура и функционирование экосистем защитных озёр

Ответственный редактор В. Т. КОМОВ

08981
13680



Санкт-Петербург
„НАУКА”
1994

ББК 28.082
С 87

Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб.: „Наука”,
1994. 250 с.

Обобщены многолетние наблюдения по гидрохимическому и гидробиологическому режиму озер Дарвинского заповедника. Приводятся описание состава и структуры различных компонентов биоты, особенности их функционирования в кислототрофных водоемах. Обсуждаются изменения, происходящие в биоценозах озер под действием закисления.
Рассчитано на гидробиологов, ихтиологов, экологов, специалистов в области охраны окружающей среды.

Ответственный редактор В. Т. КОМОВ

С 1906000000-565 Без объявления
042(02)-94

ISBN 5-02-025847-4

© Кол. авторов, 1994

© Российская академия
наук, 1994

© Оформление – И. П. Кремлев, 1994

В. Т. Комов, В. И. Лазарева

**ПРИЧИНЫ И ПОСЛЕДСТВИЯ АНТРОПОГЕННОГО ЗАКИСЛЕНИЯ
ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД СЕВЕРНОГО РЕГИОНА
НА ПРИМЕРЕ СРАВНИТЕЛЬНО-ЛИМНОЛОГИЧЕСКОГО
ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКОСИСТЕМ ОЗЕР
ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

В 1988—1991 гг. были проведены комплексные исследования ряда малых озер в Вологодской обл. Определена зависимость химического состава их вод от состава атмосферных осадков. Обсуждаются методы оценки кислотной антропогенной нагрузки, дается прогноз изменения степени закисления водоемов.

Введение. Антропогенное закисление поверхностных вод связано с промышленной эмиссией в атмосферу окислов серы и азота и представляет собой одну из наиболее серьезных экологических проблем. Ацидные озера с рН воды значительно ниже 7.0 известны давно [24, 52, 57]. Первые сравнительно-лимнологические исследования болотных озер с разным уровнем рН воды были проведены в России в начале 30-х годов сотрудниками Звенигородской гидрофизиологической станции под руководством С. Н. Скадовского. В качестве характерных черт закисленных водоемов указывались низкое содержание кальция, полное или почти полное отсутствие гидрокарбонатов и сульфатный класс вод [24]. Отмечались изменение видового состава и уменьшение разнообразия фауны и флоры, которые ассоциировались с токсическим действием высокой концентрации ионов водорода [23].

В последующем особенности структуры и функционирования биоты болотных гумифицированных водоемов, в том числе и ацидных, изучались главным образом на озерах Карелии и Ленинградской обл. [4]. Эти работы были ориентированы в основном на выявление влияния „дистрофности“, степень которой определялась по уровню гумификации, часто без учета градаций рН воды. Поэтому полученные результаты были весьма противоречивы.

Вторично большую зависимость состава и разнообразия фауны озер (планктона и бентоса) от величины рН воды, а не от степени гумификации показал Салазкин [22], который на основе сравнительного исследования 550 водоемов гумидной зоны предложил их классификацию по уровню закисления и дал биолого-продукционную характеристику для каждого типа озер.

Следует отметить, что большинство отечественных гидробиологов до самого последнего времени не связывали существование на территории таежной зоны России озер с величиной рН воды менее 6.0

с промышленным загрязнением атмосферы и считали их закисленными вследствие притока болотных вод, хотя причины и последствия „кислотных дождей” в Европе и Северной Америке с начала 70-х годов обсуждались весьма интенсивно [33, 41, 51]. В настоящий момент антропогенная природа ацидификации считается доказанной только для водоемов Карелии [1, 2]. Несмотря на большой объем исследований (главным образом биоты) закисленных водоемов бывшего СССР, датирование начала ацидификации по донным отложениям, как это принято за рубежом [32], на его территории никогда не проводилось. Также практически не исследовалась связь химического состава поверхностных вод и атмосферных осадков. Поэтому до сих пор не известно, в какой степени промышленные выбросы окислов серы и азота оказывают воздействие на уровень закисления водоемов в этом регионе.

С этой целью в 1988–1991 гг. нами были проведены комплексные исследования 29 малых мелководных водоемов Дарвинского заповедника (Вологодская обл.), в задачу которых входило определение зависимости химии вод озер от состава атмосферных осадков и выяснение роли антропогенной составляющей в формировании современного уровня их закисления.

Известно, что антропогенная ацидификация атмосферных осадков имеет место на всей европейской территории России [8, 18, 19]. Ее влиянию наиболее подвержены маломинерализованные озера, базисующиеся на кристаллических породах (граниты, гнейсы, базальты), песках и верховых болотах [26]. Выбранная нами группа озер представляет существенный интерес, поскольку территории их водосборов заболочены, подстилающие породы вымыты и не могут служить источником поступления щелочных и щелочно-земельных элементов, которые могли бы нейтрализовать кислые атмосферные осадки. Именно такие водоемы должны в первую очередь реагировать на изменение химического состава атмосферных выпадений. Кроме того, озера заповедника характеризуются небольшими площадями дренируемых бассейнов, которые большей частью не выходят за пределы охраняемой территории, что исключает локальное антропогенное воздействие хозяйственной деятельности на водосборах и позволяет рассматривать полученные результаты исследований как фоновые для Северного озерного региона.

Общая характеристика района исследований. Дарвинский государственный заповедник с охранной зоной занимает территорию около 700 км² в южной части полуострова, заключенного между Моложским и Шекснинским плесами Рыбинского водохранилища, на границе Северного и Центрального лимнофаунистических регионов [21] (рис. 1). Согласно схеме ландшафтного районирования Вологодского поозерья [20], пространство между реками Судой и Мологой, где расположен район исследований, относится к Молого-Судскому ледниково-аккумулятивному моренно-равнинному ландшафту подзоны южной тайги.

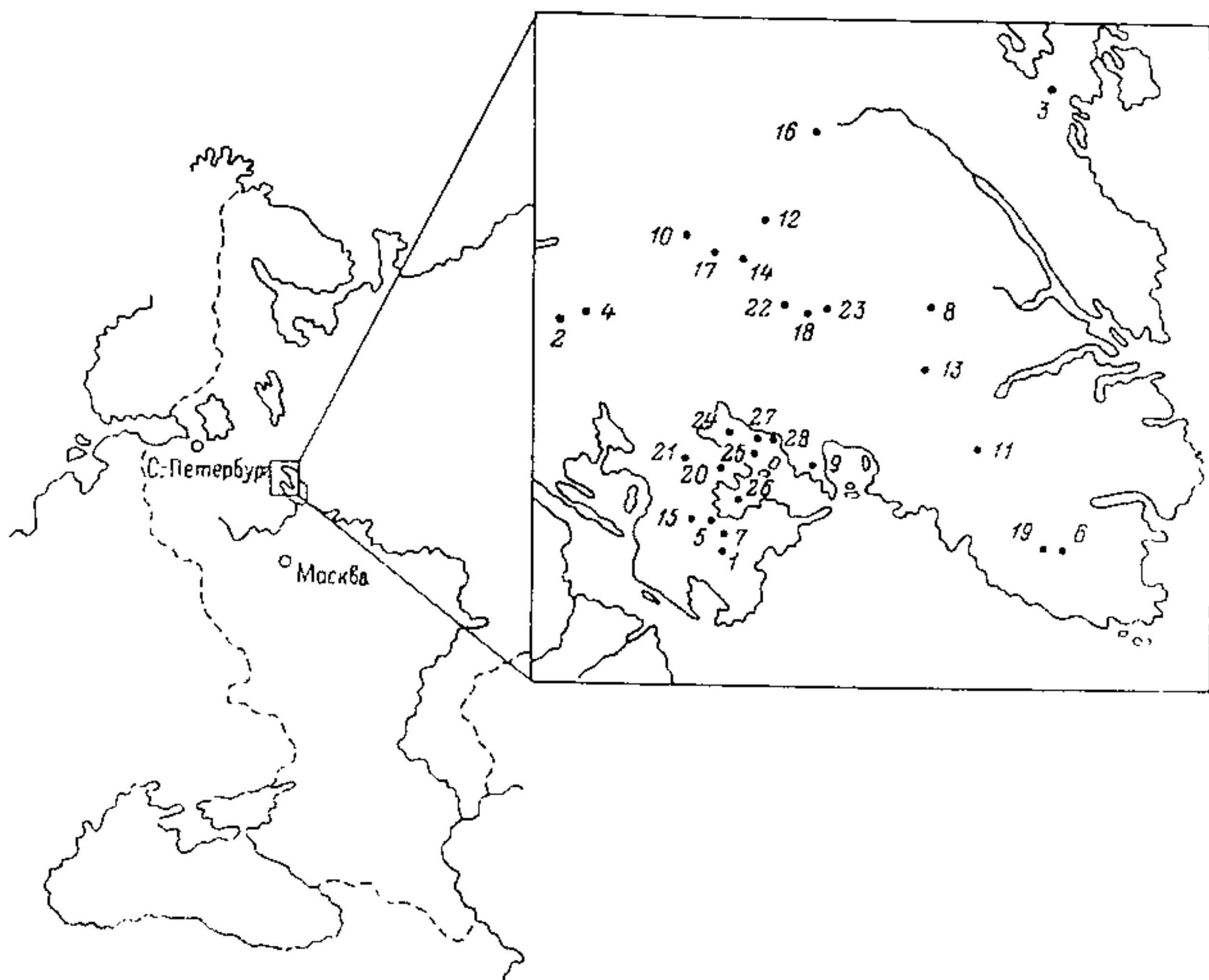


Рис. 1. Карта-схема района исследований.

1–28 – озера, их обозначение приводится в табл. 3.

Эта территория представляет собой участок древней Молого-Шекснинской низины, основные формы рельефа которой сложились в дочетвертичный период. Современный рельеф Молого-Судского ландшафта соответствует главным образом дочетвертичному, хотя окончательное его формирование произошло в четвертичную эпоху под воздействием последнего Валдайского оледенения [5, 27]. Поверхность равнины сложена озерно-аллювиальными песками, которые подстилаются озерно-ледниковыми и ледниковыми глинами и суглинками, выполняющими роль водоупора [20]. Мощность осадочных пород достигает 40–70 м, их возраст составляет 18–19 тыс. лет (едровский и соминский слои). Образование торфяников здесь началось уже в конце четвертичного периода (в аллереде) и наибольшее развитие получило в голоцене [27]. В настоящее время заболочено около 40 % территории, слой торфа достигает 8–10 м [20]. Это обстоятельство, а также низкая минерализация грунтовых вод определяют малое содержание кальция и крайне низкую (в основном менее 30 мг/л) общую минерализацию воды озер.

В заповеднике и его охранной зоне насчитывается около 30 озер, которые входят в Искрицкую группу водоемов Молого-Судского

ландшафта. Они занимают южный, наиболее низкий склон водораздела Мологи и Шексны, располагаясь на отметках 103–107 м, и относятся к бассейну Рыбинского водохранилища. Их происхождение связано в основном с деградацией древнего Молого-Шекснинского водоема, хотя встречаются и более молодые озера, возникшие вследствие эрозисной деятельности рек (пойменные) и неравномерного торфо-накопления (биогенные) [5].

Большинство озер представляют собой малые и очень малые водоемы площадью менее 0.5 км², самые крупные – немногим более 6 км². Это бессточные, реже сточные озера с максимальными глубинами 1–3 м, что характерно для Молого-Судского ландшафта [5] и Северного региона в целом [21]. Большинство озер имеют округлую форму, коэффициент изрезанности береговой линии составляет в среднем 1.2 [20]. Вследствие такой формы котловины, а также благодаря открытым болотным берегам наиболее крупные из них подвержены сильному ветровому перемешиванию. Ложа озер выровнены и покрыты грубодетритными илами с примесью торфа (грунты типа „дью”), донные отложения маломинерализованы и содержат 50–90 % органического вещества (см. ст. наст. сб., с. 115). Из-за выровненности дна и ветровой деятельности глубины в открытой части озер, как правило, одинаковы по всей акватории даже в больших, более 1 км², водоемах. Постепенное нарастание глубин при переходе из литорали в пелагиаль для исследованных озер нехарактерно. Строго говоря, выделение пелагической зоны в водоемах с максимальными глубинами не более 3 м в значительной степени условно, центральная область таких озер скорее соответствует нижнему поясу литорали крупных водоемов.

Гидрологический режим исследованных озер в период открытой воды формируется главным образом соотношением выпавших атмосферных осадков и испарения с зеркал водоемов. В весенние месяцы испарение может несколько превышать количество осадков, но в целом водный баланс положителен, т. е. поступление осадков преобладает над испарением.

Большинство исследованных озер (80 %) сильно гумифицированы, цветность воды в некоторых из них превышает 400–600 град, наиболее характерны водоемы со среднегодовыми значениями этого показателя (100–250 град) (50 %). Встречаются также озера с неокрашенной или слабоокрашенной водой и цветностью 20–50 град (20 %) (рис. 2). Преобладающие летние значения pH воды озер лежат в пределах 4.1–7.5. В период открытой воды 36 % водоемов имеют pH воды ниже 6.0 (рис. 2). Зимой величина pH снижается на 0.5–1.5 ед., и число закисленных озер возрастает до 71 %.

Водоемы характеризуются широким спектром трофических условий, на ограниченной территории встречаются олиготрофные, мезотрофные, эвтрофные и дистрофные озера. Существование на небольшой площади разнообразных водоемов определяется главным образом структурой их водосборов (степень заболоченности, характер почв, уклоны поверхности и т. д.).

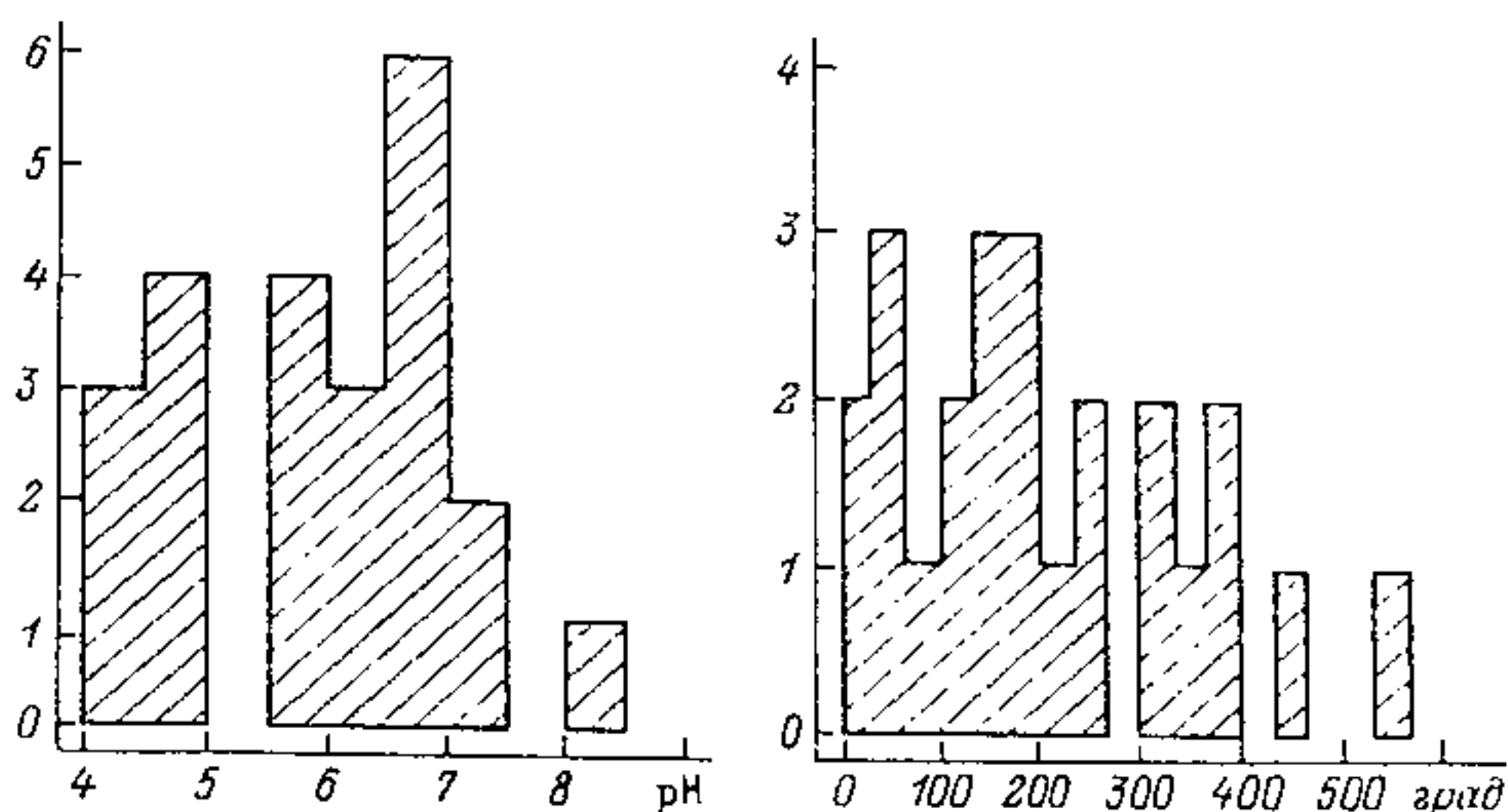


Рис. 2. Распределение исследованных водоемов по величине рН воды и цветности (град) воды.

По оси ординат — число озер.

Таким образом, в Дарвинском заповеднике и его охранной зоне на площади около 700 км² расположены озера, близкие по морфометрическим характеристикам, возрасту и происхождению, которые благодаря различной площади и структуре водосборных бассейнов отличаются друг от друга в основном по 3 параметрам: трофическому статусу, степени гумификации и уровню закисления. При сравнительно-лимнологических исследованиях это существенно облегчает анализ и выявление причин тех или иных различий в структуре и функционировании биоты и экосистем в целом.

Статус озер. В настоящее время отсутствует единое представление о положении закисленных озер в современных типологических системах и схемах лимногенеза. В отечественной гидробиологической литературе понятие „кислый” (ацидотрофный) тесно связано с понятием „дистрофный” и „гумифицированный” и, как правило, относится к водоемам, в той или иной степени окруженным болотами. Нередко авторы употребляют их как синонимы, не указывая ни уровень гумификации, ни степень ацидификации. На недопустимость отождествления терминов „дистрофный” и „гумифицированный” неоднократно указывала Андроникова [4], а о том, что ацидные водоемы могут быть не обязательно гумифицированными, писал еще Науманн [52]. В более поздних работах, посвященных типологии озер [4, 22, 24, 48], отмечалось, что пониженные значения рН свойственны не только дистрофному, но и другим трофическим типам вод.

Большинство современных отечественных авторов под „дистрофным” понимают сильно гумифицированное озеро с заболоченным водосбором, рН воды ниже 7.0, низким уровнем первичной продукции, дефицитом кислорода у дна и слабым развитием фауны [4, 6, 9, 13, 15], что близко к классическому определению дистрофного типа водоемов [52, 57]. Ацидными (ацидотрофными) считаются наиболее закисленные дистрофные озера [48], все водоемы с рН воды ниже 6.0

[24] и светловодные озера, геологическая жизнь которых проходит при низких значениях рН [3]. В последнее время для классификации таких водоемов предлагается использовать двойную номенклатуру: трофический тип + фактор среды, определяющий специфику данной экосистемы [4].

Поскольку ацидификации подвергаются как гумифицированные, так и светловодные озера, специфика их экосистем помимо трофности и уровня гумификации определяется и величиной рН воды. При этом закисленными могут быть водоемы любого трофического типа (олиго-, мезо-, эв- и дистрофные), в значительной степени гумифицированными обычно бывают все эти водоемы за исключением олиготрофных, но даже самые гумифицированные из них далеко не всегда дистрофные. К дистрофному типу по нашим наблюдениям относятся только сильно ацидифицированные (рН ниже 5.0) мезо- или полигумозные озера с цветностью воды выше 70–100 град и содержанием растворенного органического вещества более 18–20 мг С/л.

За рубежом ацидификацию поверхностных вод рассматривают главным образом в связи с антропогенным загрязнением окружающей среды и классифицируют закисленные водоемы по химическому составу их вод. В частности, Хенриксен [41] определяет закисление водоемов как процесс, аналогичный титрованию раствора бикарбонатов серной кислотой, и выделяет 3 стадии ацидификации в соответствии со степенью деградации бикарбонатной буферной системы и замещения бикарбонатов сульфатами. Эта упрощенная схема антропогенного закисления водоемов неоднократно пересматривалась и дополнялась другими исследователями [38, 44, 50, 58], однако так или иначе главная роль всегда уделялась балансу основных ионов.

Согласно современным представлениям, окончательно закисленными считаются озера с кислото-нейтрализующей способностью (ANC) ниже 0 [37, 43, 54], что соответствует уровню рН менее 4.9–5.3. Такие водоемы большую часть года характеризуются сульфатным классом вод [41]. Озера с общей щелочностью менее 50 мкгЭкв/л и рН 5–6 относятся к группе чувствительных к закислению [43], в их водах доминируют бикарбонаты либо бикарбонаты и сульфаты одновременно [41]. Некоторые авторы в число потенциально подверженных ацидификации водоемов включают все озера, где зимой отмечаются величины рН воды ниже 6.0 [37], что соответствует щелочности до 200 мкгЭкв/л. Учитывая последнее обстоятельство, подавляющее большинство (более 90 %) озер заповедника, рассматриваемых в настоящей работе, следует считать весьма чувствительными к кислотному загрязнению.

При классификации исследованных водоемов нами были использованы методические подходы, принятые в отечественной гидробиологии, т. е. за основу был взят трофический тип вод, который из-за отсутствия других данных определялся для большинства озер по составу зоопланктона (индекс „Е”) [17]. Другие показатели трофности (табл. 1) были получены для 4–7 наиболее изученных водоемов

Таблица 1

Основные показатели трофического статуса озер

Показатель	Озеро						
	Хотаец	Кривое	Змеиное	Мотыкино	Дубровское	Дорожнв	Темное
Летние значения рН РОВ, мг С/л Цветность, град Рt-Со шкалы Скорость фотосинтеза для столба воды, мг С/(м²·сут) Деструкция, мг С/(м²·сут) Фотосинтез/деструкция¹ Биомасса фитопланктона², мг/л Концентрация хлорофилла „а”¹, мкг/л Индекс „Е” за год	6.24—10.0	5.4—7.4	1989 г. 4.2—4.9	4.5—5.1	4.3—4.8	4.4—4.6	4.4—4.6
	22.6±1.9	47.9±3.4	18.3±1.6	5.8±1.0	23.4±1.5	5.1±0.8	7.8±0.9
	143±11	412±41	113±11	21±2	177±7	21±3	42±5
	472	110	—	90	42	—	—
	609	359	—	239	110	—	—
	0.78	0.31	—	0.38	0.38	—	—
	6.34±1.88	1.83±1.01	1.58±0.55	0.41±0.18	0.81±0.36	0.12±0.05	0.34±0.19
	39.9±11.8	77.3±48.2	8.06±4.24	1.09±0.26	5.38±2.64	1.14±0.41	1.66±0.60
	0.80	0.75	0.13	0.35	0.14	0.03	0.02
	Летние значения рН РОВ, мг С/л Цветность, град Рt-Со шкалы N _{общ} , мкг/л P _{общ} , мкг/л Концентрация хлорофилла „а”¹, мкг/л Индекс „Е” за год Трофность	6.4—9.1	6.4—6.8	1990 г. 4.51—4.7	4.75—4.9	4.37—4.8	4.08—4.5
24.9±1.7		46.8±3.6	18.2±1.5	8.5±0.8	25.8±2.6	6.1±0.6	9.7±1.1
138±10		381±47	97±12	26±6	183±33	14±2	39±5
1622±170		1135±117	705±132	490±111	770±160	343±95	388±27
69±10		94±16	33±9	59±10	49±13	39±13	33±10
22.7±9.9		19.4±6.7	5.64±1.84	1.89±0.32	6.04±1.79	2.94±0.76	2.98±0.84
1.3		2.3	0.14	0.16	0.07	0.13	0.08
эвтрофное		эвтрофное	мезотрофное	олиготрофное	дистрофное	олиготрофное	олиготрофное

Примечание. ¹Данные Н. М. Минеевой. ²Данные Л. Г. Корневой.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции основных показателей
трофического статуса озер с уровнем pH воды

Показатель	РОВ	Цветность	Хлорофилл „а”	Биомасса водорослей	N _{общ}	P _{общ}	Индекс „Е”
pH	0.693*	0.653*	0.898	0.799	0.882	0.809	0.938
РОВ		0.994	0.908	0.360*	0.664*	0.785	0.684*
Цветность			0.902	0.274*	0.594*	0.790	0.647*
Хлорофилл „а”				0.509*	0.735	0.896	0.855
Биомасса водорослей					0.929	0.439*	0.762
N _{общ}						0.679*	0.884
P _{общ}							0.905

Примечание. * $p > 0.05$, в остальных случаях $p < 0.05-0.001$.

и в основном соответствовали результатам определения их трофического статуса по индексу „Е”. Помимо высокой корреляции этого индекса с концентрацией хлорофилла „а”, которая достаточно известна [48], наши наблюдения показали его тесную связь с биомассой фитопланктона и содержанием биогенных элементов (табл. 2), что подтвердило правомерность применения состава зоопланктона в качестве хорошего индикатора трофического типа водоемов.

Специфика экосистем исследованных озер помимо принадлежности к тому или иному трофическому типу определяется степенью гумификации и величиной pH воды, поэтому мы пользовались тройной номенклатурой: трофический тип + уровень закисления + степень гумификации, например, олиготрофный-ацидный-светловодный (олигогумозный). По уровню ацидификации мы классифицировали водоемы на основе модальных значений pH в период открытой воды (май-октябрь) и выделили 3 ряда озер: нейтральные, олигоацидные и ацидные с pH 6.6-7.5, 6.1-7.0 и 4.1-6.0 соответственно. К последним были отнесены как собственно ацидные водоемы (pH ниже 5.0), составляющие большую часть этого ряда, так и интенсивно закисляющиеся (pH 5.1-6.0), которые вследствие небольшого их числа (2 озера - Белое и Островское) в отдельную группу не выделялись.

Степень гумификации определялась по величине цветности воды и ее градациям, предложенным Салазкиным [22]. Вместо перманганатной окисляемости рассматривалось содержание растворенного органического вещества (РОВ). По этим показателям озера заповедника подразделялись на 2 ряда: светловодные (олигогумозные) и темноводные (полигумозные), среди которых была выделена группа высокоцветных вод (более 250 град), богатых аллохтонным органическим веществом (РОВ более 40 мг/л) и характеризующихся максимальными величинами общей минерализации и наиболее стабильным

Таблица 3
Типологическая характеристика озер

Цветность воды и содержание РОВ	рН воды	Уровень трофности (индекс E)	Озеро
Светловодные (цветность 20–50 град) РОВ 5–10 мг С/л	Ацидные (рН 4.1–6.0)	Олиготрофные (E менее 0.2)	1. Мотыкино 2. Дорожив 3. Ветреное 4. Темное
		Мезотрофные (E = 0.2–1.0)	5. Змеинное 6. Белое
Темноводные (цветность 100–250 град) РОВ 18–20 мг С/л	Ацидные (рН 4.1–6.0)	Дистрофные (E менее 0.2)	7. Дубровское 8. Островское 9. Утешково 10. Гагарское
	Олигоацидные (рН 6.1–7.0)	Мезотрофные (E = 0.2–1.0)	11. Изинское 12. Долгое
		Эвтрофные (E = 1.0–4.0)	13. Подберезное
	Нейтральные (рН 7.1–7.5)	Эвтрофные (E = 1.0–4.0)	14. Мороцкое 15. Хотавец 16. Искрецкое
Темноводные (цветность более 250 град) РОВ более 40 мг С/л	Олигоацидные (рН 6.1–7.0)	Мезотрофные (E = 0.2–1.0)	17. Ягницкое 18. Плотицкое
		Эвтрофные (E = 1.0–4.0)	19. Шуйское 20. Кривое 21. Высоцкое 22. Святое 23. Васюковское
	Нейтральные (рН 6.6–7.5)	Эвтрофные (E = 1.0–4.0)	24. Изинское 25. Мелковское 26. Изможевское 27. Малое Глухое 28. Большое Глухое

уровнем рН. Средние по гумификации водоемы (мезогумозные) среди исследованных озер отсутствовали. Соотношение основных типологических характеристик водоемов заповедника приводится в табл. 3.

Из рассмотренных озер в группу эвтрофных входят лишь нейтральные и слабокислые с рН воды выше 6.0; большинство ацидных водоемов олиготрофные или дистрофные, хотя известно, что небольшие мелководные озера таежной зоны, как правило, характеризуются высоким уровнем трофности (это так называемые морфометрически-эвтрофные водоемы) [21]. Анализ зависимости основных трофических показателей от уровня рН воды (табл. 2) свидетельствует

о достоверном снижении трофности исследованных озер при закислении ($r = 0.80-0.93$; $p < 0.03-0.002$), что может быть интерпретировано как пример так называемой олиготрофизации. Считается, что в основе этого процесса лежат снижение скорости энзиматической рециркуляции фосфора в водоеме и уменьшение его поступления с водосбора вследствие образования комплексов с алюминием, увеличение концентрации которого в поверхностных водах происходит под действием кислых атмосферных осадков [42].

Таким образом, параллельно с изменением величины рН воды при закислении меняется и трофический статус озер. Эти вариации положительно скоррелированы между собой, что существенно затрудняет интерпретацию данных о воздействии ацидификации на биоту, поскольку трофность водоема сама по себе оказывает значительное влияние на состав и функционирование водных биоценозов. Вероятно, причиной многих изменений в сообществах, которые рассматриваются как прямое следствие снижения рН воды, на самом деле служит олиготрофизация водоемов. Однако эти трансформации в конечном итоге все-таки связаны с закислением, так как в основе изменения трофического статуса ацидифицированных водоемов лежат индуцированные закислением процессы.

Причины закисления поверхностных вод. Процесс закисления поверхностных вод под воздействием атмосферных осадков особенно интенсивно идет в регионах, где основная часть территории базируется на породах, бедных щелочными и щелочно-земельными элементами. Кислотные атмосферные осадки, попадая в водоем, формируют химический состав воды, характеризующийся преобладанием сульфатов над остальными анионами и повышенной концентрацией алюминия, а иногда и марганца [34, 41, 60]. Помимо этого, возможны еще 4 пути ацидификации водоемов.

1. Забсачивание дренируемого бассейна, сопровождающееся увеличением поступления в озера органических кислот, которые в этом случае доминируют над минеральными, что отличает этот тип закисления от воздействия кислотных атмосферных осадков [40, 46].

2. Вымывание соединений серы из пород на водосборе и отвалов горных выработок (в основном пиритов), приводящее к накоплению сульфатов в воде озер в количествах, превышающих атмосферное поступление [50].

3. Занос морских солей и ионообменные процессы в почвах на водосборе, сопровождающиеся образованием повышенных концентраций ионов водорода, что характерно для регионов, близко расположенных к морскому побережью (до 100 км). При этом отмечается высокое отношение Cl/Na в воде озер [55].

4. Интенсивные вырубки или уничтожение растительного покрова на водосборах также могут стимулировать закисление почв и поверхностных вод. В этом случае в водах озер доминируют органические анионы, как и при забсачивании, однако наблюдается относительно высокое содержание нитратов [40, 45].

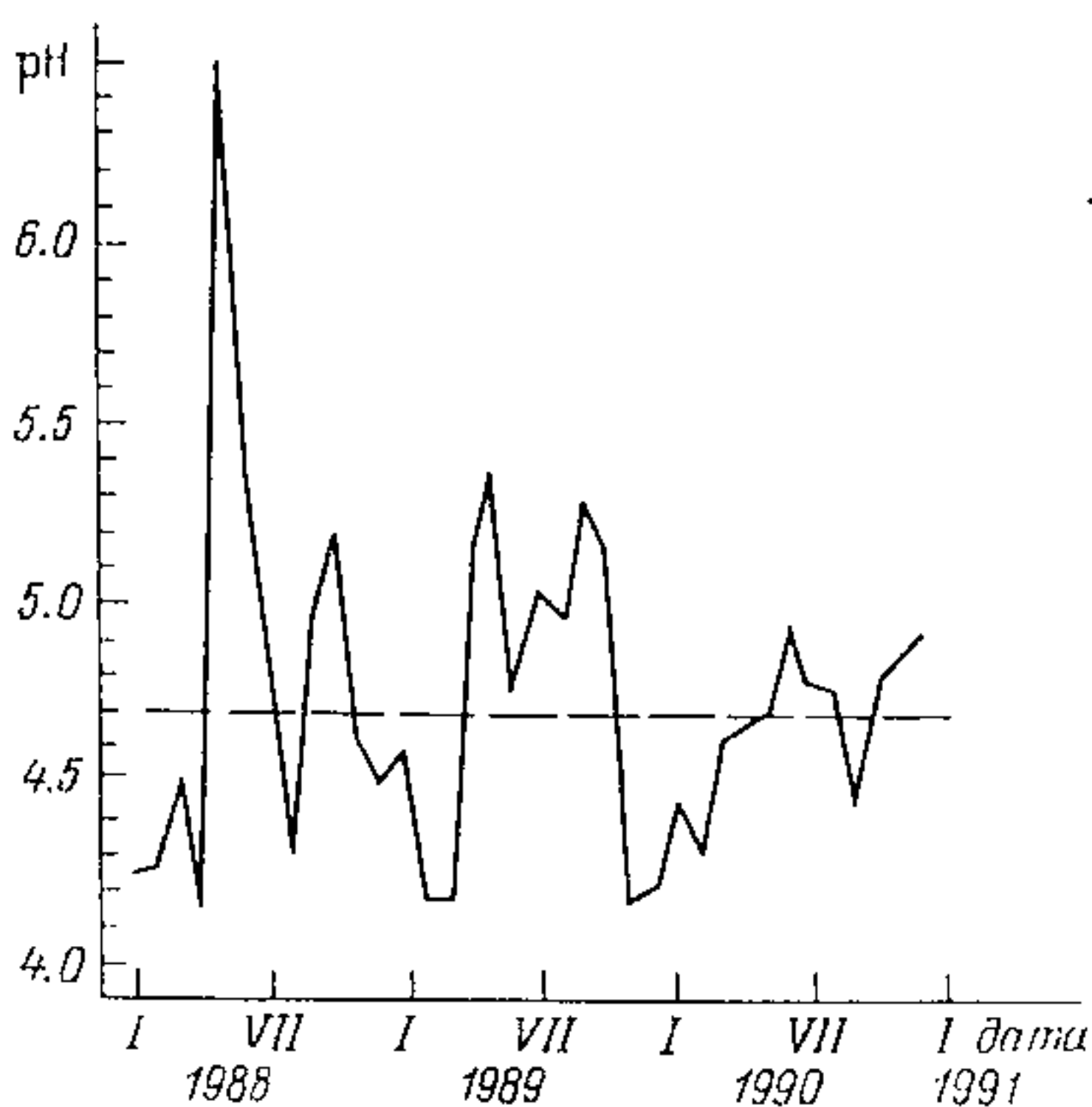


Рис. 3. Средняя за месяц величина pH атмосферных осадков в 1988–1990 гг.

Район исследований удален от морских побережий более чем на 500 км и расположен на территории заповедника, которая с 1945 г. полностью исключена из хозяйственного пользования. Поэтому наиболее вероятными причинами ацидификации водных экосистем исследованных озер являются выпадение закисленных атмосферных осадков и поступление в воду озер органических кислот с заболоченных водосборов.

Атмосферные осадки. Район исследований характеризуется избыточным увлажнением [12]. Годовая сумма осадков в 1988–1990 гг. составляла 658.1–809.3 мм. Наиболее интенсивные дожди наблюдались с июня по октябрь (в это время выпадало до 65 % годового количества осадков). Среднегодовая величина pH атмосферных выпадений варьировала от 4.58 (4.52) до 4.64 (4.76) (в скобках даны средневзвешенные по объему величины) (рис. 3). Расчет средних значений pH проводился после пересчета этого показателя для каждой даты в молярную концентрацию ионов водорода с последующим вычислением средней, которая вновь логарифмировалась. В течение месяца уровень pH атмосферных выпадений колебался от 6.96 до 4.30 (август 1990 г.). В целом среднемесячные значения этого показателя были ниже 5.5 (за исключением засушливого мая 1988 г.), а в подавляющем большинстве случаев ниже 5.0. Наиболее закисленные осадки выпадали с декабря по март, минимальные величины pH 3.5 зарегистрированы в марте 1988 г.

Уровень pH атмосферных осадков, выпадающих на территории заповедника в настоящее время, на единицу ниже определенных в 50–60-е годы для европейской части СССР, когда дождевая и снеговая

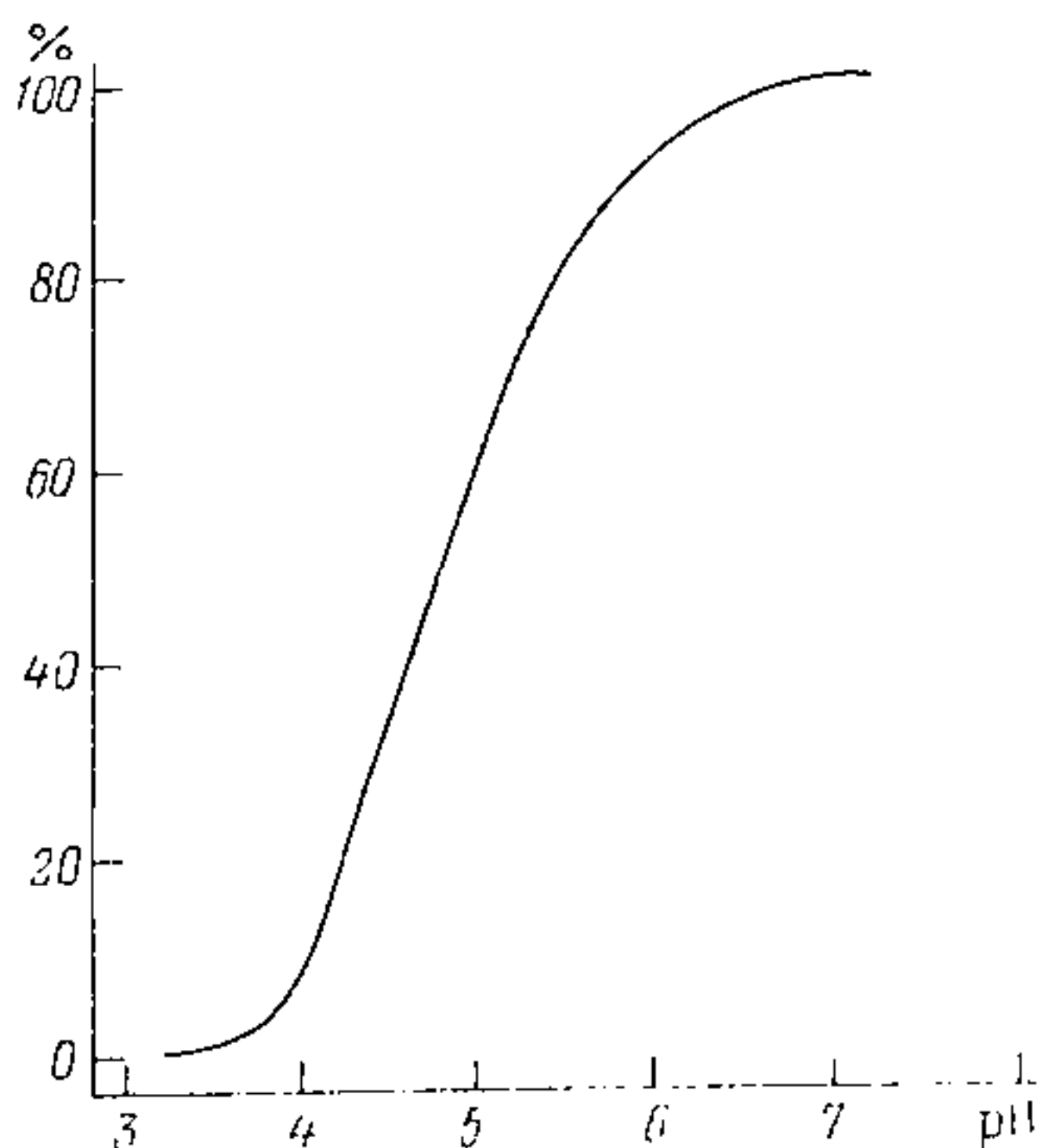


Рис. 4. Частотное распределение значений pH атмосферных осадков в 1988–1990 гг.

вода характеризовалась величинами pH 5.1–6.1 (средняя 5.6) [12]. Однако низкие значения pH осадков (4.0–4.5) в этом регионе периодически регистрировались по крайней мере с 1948 г. [11, 12]. Отмеченный нами уровень pH атмосферных осадков в настоящее время обычен как для стран Европы [54] и Северной Америки [47], так и для европейской территории нашей страны [18]. Величина pH осадков в те-

чение года и даже месяца изменяется в широких пределах и зависит от сезона и от направления перемещений воздушных масс над регионом. Частотное распределение 348 значений pH дождя и снега, выпавших в течение 1988–1990 гг., показывает, что незакисленные осадки с уровнем pH 5.6–5.7 и выше составляют менее 20 % от общего количества, в то время как доля сильно закисленных с pH ниже 4.5 достигает 30 % (рис. 4).

Кислотность атмосферных осадков определяется концентрацией ионов водорода, а основным кислотным агентом в настоящее время считается серная кислота. Связь концентрации водородных ионов с содержанием сульфатной серы в осадках неоднократно отмечалась зарубежными исследователями [31, 53] и была подтверждена результатами анализов атмосферных выпадений на советских станциях ЕМЕП (Европейская программа мониторинга и оценки дальнего переноса загрязняющих веществ) [13]. Эта зависимость описывается уравнением

$$[S] = k \text{ pH} + m,$$

где $[S]$ — концентрация сульфатной серы в осадках, мг/л; k и m — коэффициенты, значения которых варьируют для разных станций наблюдения (от Кольского п-ова до Украины) от -0.15 до -0.36 и от 2.7 до 3.9 соответственно. Использование в уравнении величины pH атмосферных осадков на территории Дарвинского заповедника (pH 4.64) и коэффициентов для станции Свитязь, наиболее близко расположенной к заповеднику ($k = -0.33$, $m = -3.3$), дает содержание сульфатов ($[SO_4] = 3 [S]$) в дождевой и снеговой воде 5.3 мг/л. Измеренная концентрация в осадках¹ (5.44 мг/л или 111 мкгЭкв/л, табл. 4)

¹Основная часть определений химического состава осадков и воды озер выполнена аналитической группой ИБВВ РАН под руководством И. К. Степановой.

Таблица 4

Среднее содержание основных ионов в атмосферных осадках, мкг Экв/л

Время, место сбора осадков	SO_4^{2-}	Cl^-	NO_3^-	NH_4^+	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	pH	H^+	AD	AP	Литератур- ный источ- ник
1900—1950													
Ленинград	315	66	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	[15]
Павловск	86	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Тот же
Луга	54	85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	”
Смоленская обл. 1948	24	86	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	”
Калининская обл. ¹	37	12	—	—	0	0	—	—	4.42	37.8	—	37	”
1956													
Воейково (20 км от Ленинграда)	124	31	8	39	55	17	57	21	5.20	6.30	37	52	[11]
Валдай (240 км от Ленинграда)	73	23	10	22	20	17	48	10	5.50	3.16	15	36	Тот же
Собакино (20 км от Москвы)	184	39	13	56	100	25	61	23	5.70	2.00	45	55	”
1990, ДГЗ	111	46	6	19	59	15	13	10	4.64	22.9	36	37	Наши данные
1991, ДГЗ ²	101	40	5	19	69	16	29	18	—	—	34	16	Тот же

Примечание. ¹Анализ снежного покрова. ²Средние величины за январь—июль.

подтверждает возможность применения этого уравнения для вычисления в исследуемом районе концентрации сульфатов в осадках по величине рН. Приведенное соотношение дает средний уровень содержания сульфатов в дождевой и снеговой воде в 1988–1989 гг. в пределах 5.2–5.4 мг/л. Расчетная плотность выпадения сульфатов (сульфатной серы) без учета сухих выпадений при этом составляет 3.47 (1.16)–4.40 (1.47) г/(м²·год).

В настоящее время считается возможным закисление поверхностных вод при уровне выпадения сульфатов (сульфатной серы), превышающем 1.5 (0.5) г/(м²·год), что соответствует среднему значению рН дождевой и снеговой воды в странах Северной Европы около 4.7 [56]. Среднегодовые рН атмосферных осадков на территории Дарвинского заповедника близки к этой величине, в то время как только влажные выпадения сульфатов с дождем и снегом превышают пороговое значение в 2–3 раза. Аналогичные наблюдения сделаны и в других районах европейской части страны [14]. Вклад сухих выпадений серы обычно составляет до 80 % от общего их количества в промышленных районах центральной Европы, где расположены источники эмиссии в атмосферу окислов серы, и до 20 % – в северной Норвегии, удаленной на значительное расстояние от промышленных районов [26]. Газособразные окислы серы поглощаются водной поверхностью почти в 10 раз более интенсивно, чем снегом и льдом, а хвоя деревьев и особенно растительность болот в бесснежный период года представляют собой эффективный сорбент как двуокиси серы, так и мелкодисперсных аэрозолей, содержащих сульфаты [59]. Высокая влажность в дневные часы и частое образование туманов ночью, преобладание хвойных деревьев и обилие сфагновых мхов характеризуют район исследований как ландшафт, идеально утилизирующий атмосферную пыль и газообразные соединения. Учитывая способность окислов серы в газообразной фазе мигрировать на значительное расстояние и относительно небольшую удаленность от крупных источников эмиссии (Череповец – 60 км, Москва – 280 км, Санкт-Петербург – 440 км), можно предположить, что на сухое выпадение сульфатной серы на территории заповедника приходится до 40 % от влажного и, таким образом, суммарная его плотность (влажное + сухое) может достигать 4.96 (1.65)–6.17 (2.06) г/(м²·год).

Помимо окислов серы определенный вклад в закисление атмосферных осадков вносят соединения азота. Общая их концентрация в осадках составляет 0.1–0.8 мг/л (табл. 4), а их доля не превышает 5–10 % от общего количества кислот, что значительно ниже, чем в Европе и Северной Америке [47]. Плотность выпадений нитратов в 1990 г. составила 0.29 г/(м²·год). Невысок и уровень выпадения аммония – 0.28 г/(м²·год). Ионы аммония нейтрализуют кислоты в дождевой воде, но они могут способствовать закислению водоемов, поскольку в конечном итоге аммоний либо окисляется нитрификаторами почв до нитратов с образованием двух ионов Н⁺ на каждый ион NH₄⁺, либо поглощается растениями, сдвигая баланс ионов в сторону закисления.

Содержание других основных ионов в дождевой и снеговой воде исследованного района определяется более географическим положением, чем антропогенным влиянием. Удаленность от морского побережья обуславливает довольно низкие по сравнению с наблюдающимися в Европе [25, 30, 39] концентрации магния (менее 0.2 мг/л) и особенно натрия (0.3–0.7 мг/л) (табл. 4). С другой стороны, континентальное положение приводит к пылевому выносу в атмосферу кальция и калия и довольно высокому их содержанию в дождевой воде (кальция – 1.2–1.4, калия – 0.4–0.7 мг/л). Значительная часть кальция в атмосферных осадках формируется, вероятно, промышленными выбросами. Благодаря этому 70–80 % серной кислоты нейтрализуется в дождевой воде. Содержащиеся в осадках ионы натрия и хлориды в основном морского происхождения. Однако несоответствие соотношения Cl/Na в атмосферных осадках и морской воде позволяет предположить, что до 30 % хлоридов имеют антропогенную природу.

Значительная часть атмосферного выпадения соединений серы имеет антропогенное происхождение [14]. Для того чтобы определить вклад продуктов хозяйственной деятельности, необходимо знать естественные, фоновые характеристики ионного состава атмосферных осадков. Стабильный и наиболее важный элемент неантропогенного обогащения атмосферных осадков ионами – вынос морских аэрозолей. Содержание компонентов морского происхождения в них можно рассчитать, учитывая, что натрий и хлор попадают в атмосферу главным образом в результате выноса морских солей и что соотношение ионов в морских аэрозолях (несмотря на разбавление) то же, что и в морской воде. Отношение основных ионов морской воды к ионам хлора ($\text{Cl}^- = 1.000$) по массе составляет: $\text{SO}_4^{2-} = 0.140$, $\text{Ca}^{++} = 0.021$, $\text{Mg}^{++} = 0.067$, $\text{K}^+ = 0.020$ и $\text{Na}^+ = 0.556$. Из этого соотношения следует, что сульфаты морского, неантропогенного, происхождения в атмосферных осадках составляют 14 % от содержания хлоридов или 25 % от содержания натрия. Хлоридов и натрия в дождевой и снеговой воде на территории Дарвинского заповедника содержится 1.4–1.8 и 0.30–0.67 мг/л соответственно. Исходя из этого количество природных сульфатов варьирует в пределах от 0.08 до 0.30 мг/л. Таким образом, 85–98 % сульфатов, выпадающих с дождем и снегом в исследуемом районе, поступают в атмосферу с антропогенными выбросами. В общем объеме окислов серы, включая сухие выпадения, антропогенная составляющая окажется еще выше.

Высокое содержание сульфатов в атмосферных осадках на европейской территории России наблюдалось уже в 1-й половине нашего столетия [7, 16]. В центральных (Тульская и Смоленская) и северных (Ленинградская) областях оно составляло 1.20–2.66 мг/л, в крупных промышленных центрах (Санкт-Петербург) – 14.65–15.44 мг/л. Причем концентрация сульфатов сильно варьировала в течение года. В Санкт-Петербурге в 1909–1910 гг. содержание сульфатов изменялось от 2.06–9.76 мг/л в летние месяцы до 30.52–39.50 мг/л зимой,

в Тульской обл. летние и зимние концентрации составляли 1.24–2.79 и 7.65–9.26 мг/л соответственно [10].

Дождь и снег в районах крупных городов (Санкт-Петербург) в 1-й половине века характеризовались повышенным по сравнению с современным содержанием двухвалентных катионов, что способствовало, вероятно, нейтрализации кислот еще в атмосфере. По мере удаления от источника загрязнения содержание сульфатов в атмосферных осадках снижалось (табл. 4). Однако еще более интенсивно происходило снижение плотности выпадения кальция и магния, поскольку эти катионы переносятся в атмосфере только в виде сухих и влажных аэрозолей, тогда как окислы серы перемещаются на значительные расстояния в более подвижной газообразной форме. Поэтому в окрестностях оз. Валдайского (Калининская обл.) и на Карельском перешейке (70–240 км от Санкт-Петербурга) снеговая вода не содержала двухвалентных катионов, тогда как количество сульфатов было достаточно большим – 1.0–2.7 мг/л [11]. Таким образом, на территории вокруг крупных промышленных центров создавались условия, которые могли представлять угрозу закисления низкоминерализованных водоемов, в первую очередь болотных. Вполне возможно, что описанные Скадовским [23, 24] ацидные озера Московской и Тверской областей были уже подвержены действию антропогенного кислотного загрязнения.

Для характеристики кислотного потенциала атмосферных осадков (помимо уровня pH и плотности выпадения сульфатов) используют некоторые соотношения ионов. Образование ионов водорода на водосборе и в водоеме за счет биологического потребления аммония или защелачивания при потреблении нитратов лежит в основе концепции кислотных выпадений (AD) [36]. Исходным положением является полная утилизация нитратов, а величина рассчитывается следующим образом:

$$AD = H^+ + NH_4 - NO_3.$$

Из уравнения следует, что закисление водоемов будет проходить интенсивнее в случае преобладания в дожде аммония над нитратами. Существенное значение это положение должно приобретать в районах, где нагрузка соединений азота на экосистемы по крайней мере соизмерима с влиянием сульфатов.

Часть сульфатов в атмосферных осадках нейтрализована кальцием и магнием, на этом основывается понятие закисляющего потенциала (AP) [35]. В таком случае считается, что опасность кислотного загрязнения представляет лишь свободная серная кислота:

$$AP = SO_4^{2-} - Ca^{2+} - Mg^{2+}.$$

Абсолютные значения AD и AP для атмосферных осадков на территории Дарвинского заповедника равны или превосходят концентрации водородных ионов (табл. 4). Это характеризует выпадения не просто как кислотные, но и говорит о том, что их химический состав

предопределяет закисление низкоминерализованных водоемов с атмосферным питанием.

Таким образом, атмосферные осадки, выпадающие на территории Дарвинского заповедника, имеют низкие значения pH, высокое содержание сульфатов и представляют опасность кислотного загрязнения водоемов.

Влияние водосбора на химический состав вод и процесс закисления озер. Химический состав воды озер определяется поступлением ионов с атмосферными осадками и стоком с площади дренируемого бассейна, где происходит выщелачивание подстилающих пород и трансформация атмосферных выпадений вследствие ионообменных и биологических процессов в почвах. В нейтральных водоемах гумидной зоны основную часть катионов составляют кальций и магний, а анионов — бикарбонаты [6]. Кроме того, вода озер, расположенных на заболоченных территориях, содержит значительное количество органических анионов [34].

Чувствительность озер к кислотному загрязнению зависит от содержания в их водах в первую очередь двухвалентных катионов, которые нейтрализуют кислоты [55]. Эти катионы поступают в воду главным образом с водосборов и их содержание варьирует в широких пределах в зависимости от структуры дренируемых бассейнов и состава подстилающих пород. Потенциально подверженными закислению считаются водоемы с суммарной концентрацией двухвалентных катионов ниже 400 мкгЭкв/л (6–7 мг/л) [49]. Из 29 исследованных озер Дарвинского заповедника к таким относится почти половина, 7 из них уже закислены до уровня pH воды 4.3–4.9 (рис. 2). Эти водоемы расположены на верховых олиготрофных сфагновых болотах — водоразделах речных бассейнов (с мощностью торфяников 4–5 м и более), изолирующих котловины озер от материнских пород.

При более высоком содержании двухвалентных катионов в воде наблюдается меньший уровень ее закисления. В воде нейтральных озер заповедника (pH 6.6–7.5) концентрация кальция и магния составляет 430–1665 мкгЭкв/л. Они отличаются обширными водосборами, в составе которых преобладают переходные болота (мезотрофные осоково-сфагновые березняки, тростниковые топи) и заболоченные леса. Озера этой группы обычно располагаются на склонах водоразделов по краям болотного массива. Нахождение таких водоемов среди верховых болот обычно связано с близостью подстилающих пород (мощность торфяника менее 2 м).

Кислотные атмосферные осадки изменяют соотношение ионов, характерное для вод региона, в частности, происходит замещение бикарбонатов сульфатами [41]. Последние становятся доминирующими анионами в ацидных (как светловодных, так и гумифицированных) озерах с pH ниже 5.0 (табл. 5). Содержание сульфатов в воде конкретного озера зависит от величины и характера дренируемого бассейна. Отмечается, что с заболоченного водосбора сульфатов выносится меньше, чем поступает туда из атмосферы [29]. Для оценки

Таблица 5

Основные характеристики химического состава воды озер
различных типологических групп, мкг Экв/л

Группа озер	HCO_3^-	A	SO_4^{2-}	SR	POB ²	$\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$
Ацидные светловод- ные олиготроф- ные	0–31	0–11	168–203	1.06–1.28	6.2–21.7	149–224
Ацидные темновод- ные дистроф- ные	0–69	29–212	118–140	0.75–0.88	26.6–33.7	140–304
Ацидные светловод- ные мезотроф- ные	0–56	54–83	110–112	0.69–0.70	16.0–20.9	103–253
Олиго- ацидные темновод- ные мезотроф- ные	270–373	66–166	43–110	0.27–0.69	20.0–56.6	400–633
Олиго- ацидные темновод- ные эвтрофные	9–680	195–400 ¹	68–118	0.43–0.65	31.6–58.7	327–1342
Нейтраль- ные темновод- ные эвтрофные	307–895	154–400 ¹	38–143	0.24–0.90	26.7–33.8	432–1665

Примечание. ¹Максимальные расчетные концентрации в феврале 1991 составили 650 мкг Экв/л; A – содержание органических анионов, SR – отношение ожидаемых концентраций SO_4 в воде озер к наблюдаемым. ²POB в мг/л.

влияния площади дренируемого бассейна на процессы закисления озер используют отношение ожидаемых концентраций сульфатов в их водах (из расчета атмосферных выпадений) к реально наблюдаемым. Водосбор принято считать возможным источником поступления сульфатов в водоем в том случае, если это соотношение составляет 1.25–1.50 [50]. По результатам анализа атмосферных выпадений в 1990 г. ожидаемое расчетное содержание сульфатов в воде исследованных озер должно составлять 7.61 мг/л. Обследование 20 озер заповедника в феврале 1991 г. показало, что 5 из них имели концентрацию сульфатов, близкую к расчетной (6.5–9.0 мг/л), а в одном –

существенно превышающую ее (9.76 мг/л). Остальная масса озер характеризовалась более низким содержанием сульфатов (1.8–6.4 мг/л).

Во всех озерах отношение расчетных концентраций к наблюдаемым оказалось очень низким (0.24–1.28), что исключает возможность поступления сульфатов в водоемы из почв и материнских пород. Это объясняется, во-первых, тем, что подстилающие породы региона практически не содержат соединений серы [28], и, во-вторых, низкой скоростью диффузного стока с заболоченных дренируемых бассейнов, что способствует нейтрализации кислот в результате биологических процессов – ассимиляции и восстановления. Косвенным подтверждением высокой степени преобразования сульфатов на водосборах исследованных озер может служить тот факт, что максимальное содержание этих ионов наблюдается в кислых светловодных водоемах с минимальными величинами удельных водосборов, в питании которых более значима часть атмосферных осадков, выпадающих непосредственно на водное зеркало.

Таким образом, заболоченные водосборы исследованных озер заповедника обеспечивают высокий уровень трансформации и ассимиляции поступающих из атмосферы соединений серы, что существенно снижает кислотную нагрузку на эти водоемы. Антропогенное закисление озер происходит в тех случаях, когда поступление кислот в систему озеро/водосбор превышает возможность их нейтрализации, восстановления и ассимиляции.

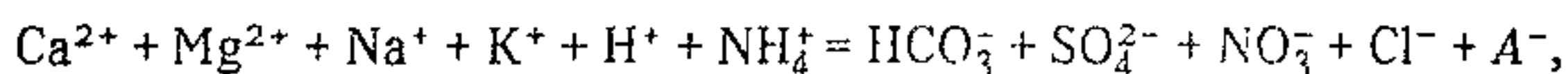
Другой важной причиной закисления озер, расположенных на заболоченных территориях, является приток органических кислот, образующихся на водосборе. В исследованном районе органические анионы доминируют главным образом в воде слабозакисленных (pH 5.5–7.0) гумифицированных (более 200 град) озер. Более закисленные озера характеризуются преобладанием сульфатов над остальными анионами, а в нейтральных (pH 7.0 и выше) озерах доминируют бикарбонаты (табл. 5).

Абсолютное содержание органических анионов, рассчитанное по ионному балансу, варьирует в озерах заповедника от 0 до 678 мкгЭкв/л и положительно коррелирует с концентрацией в воде растворенного органического вещества ($r = 0.64–0.88$, $p < 0.002$). Содержание сульфатов в воде, наоборот, показывает обратную зависимость от содержания растворенного органического вещества ($r = -0.53–0.64$, $p < 0.01$). Это позволяет предположить, что поступление на водосбор сульфатов с атмосферными осадками приводит к уменьшению в воде озер концентрации растворенного органического вещества и, следовательно, органических анионов. Установленные закономерности соответствуют представлению о влиянии сульфатной и кислотной нагрузки на почвенные процессы, которое заключается в том, что высокая кислотность атмосферных осадков изменяет соотношение сульфатов и органических анионов в ионном стоке с площади дренируемого бассейна в основном из-за снижения растворимости последних [36, 45, 46].

Таким образом, озера заповедника имеют сложную природу закисления: естественную — за счет поступления органических кислот с водосбора и антропогенную — вследствие поступления окислов серы с атмосферными осадками. Антропогенная составляющая доминирует в кислых озерах, в особенности в светловодных с низким содержанием растворенного органического вещества, в то время как в слабозакисленных гумифицированных водоемах кислотность определяется главным образом органическими кислотами.

Оценка антропогенной кислотной нагрузки. Предельно допустимой антропогенной кислотной нагрузкой является максимальная плотность атмосферных выпадений окислов серы и азота антропогенного происхождения, которая не приводит на территории данного региона к истощению бикарбонатной буферной системы, изменениям в структуре сообществ биоты и скорости протекания биологических процессов в водоемах. Химическим выражением предельной или критической нагрузки может служить такая плотность выпадения этих окислов, при которой содержание сульфатов и нитратов в водоеме становится равным содержанию основных катионов, несбалансированных органическими анионами.

В настоящее время существуют различные системы оценки кислотной антропогенной нагрузки. Все они основываются на анализе изменений ионного состава поверхностных вод при закислении. Применение наиболее часто используемых методов оценки кислотной нагрузки для анализа состояния водоемов на территории заповедника свидетельствует о сильном антропогенном загрязнении региона. Метод, учитывающий чувствительность водоема и динамику его закисления [38], основывается на сравнении химического состава воды, имевшего место до антропогенного воздействия. Он может быть описан следующим соотношением:



где А — концентрация органических анионов; она определяется из уравнения при условии, что другие ионы, помимо указанных, не имеют существенного значения. Поскольку для большинства озер содержание ионов в воде до начала закисления неизвестно, обычно это соотношение рассчитывается по отношению прироста катионов неморского происхождения к приросту сульфатов неморского происхождения, которое варьирует в очень маломинерализованных водоемах от 0 до 1 при концентрации катионов выше 200–400 мкг Экв/л [38]:

$$F = \frac{\Delta \text{BC}^*}{\Delta \text{SO}_4^*},$$

где * — ионы неморского происхождения. Коэффициент F может быть применен как для прогноза последствий изменения сульфатной нагрузки, так и для расчета концентраций катионов в воде озер до

Таблица 6
Исходные (Co) и современные (Ct) средние за год
концентрации катионов (B) и анионов (A, SO₄)
неморского происхождения в воде озер, мкгЭкв/л

Озеро	BCt	SO ₄ t	A + 15 мкгЭкв/л	BCo300	BCo400	F300	F400
Хотавец	526.7	83.6	160.4	458.1	458.1	1.00	1.00
Кривое	571.7	23.2	263.2	563.5	563.5	1.00	1.00
Долгое	200.7	33.1	19.1	182.8	184.2	0.99	0.91
Островское	191.4	28.2	154.1	179.7	181.0	0.89	0.79
Мотыкино	104.2	112.4	15.0	38.9	53.6	0.67	0.52
Змеиное	100.7	89.0	43.4	60.0	69.6	0.55	0.42
Дубровское	152.0	101.6	87.4	81.9	95.7	0.81	0.65
Дорожив	177.0	181.2	42.3	40.7	67.3	0.82	0.66

начала закисления. В последнем случае величина коэффициента находится из уравнения

$$F = \sin \left(\frac{90 [BC^*]}{S} \right),$$

где S – сумма катионов, при которой $F = 1$ (200, 300 или 400 мкгЭкв/л). Величина этого коэффициента при $S = 300$ и 400 мкгЭкв/л для некоторых озер заповедника дана в табл. 6.

Исходная концентрация сульфатов неантропогенного происхождения в воде (SO₄o) может быть рассчитана или найдена эмпирически, путем анализа химического состава воды в озерах, не испытывающих кислотного воздействия. Эта концентрация для озер Норвегии определена в 15 мкгЭкв/л [35]. Содержание сульфатов природного происхождения в озерах Дарвинского заповедника, по-видимому, еще меньше, поскольку они изолированы от подстилающих пород слоем торфа, в котором происходит ассимиляция и восстановление сульфатов, а сами породы почти не содержат серы [28]. Поэтому за исходную концентрацию анионов в закисленных озерах принималась следующая сумма: 15 мкгЭкв/л + концентрация органических анионов (табл. 6).

Концентрация основных катионов неморского происхождения до начала закисления (BCo) рассчитывается согласно уравнению

$$BCo^* = BCt^* - F \times (SO_4t^* - SO_4o),$$

где BCt^* и SO_4t^* – измеренные современные концентрации основных катионов и сульфатов в воде озер. При этом считается, что содержание нитратов и органических анионов при закислении (по мере роста сульфатной нагрузки) не изменяется. Согласно этому подходу, кислотные водоемы, где расчетная сумма исходных концентраций основных катионов (BCo) ниже суммы органических анионов и фоновых

сульфатов неморского происхождения, принято считать закисленными в результате природных процессов [38]. Анализ данных по 8 водоемам заповедника (табл. 6) показывает, что до начала антропогенной ацидификации вследствие заболачивания были закислены озера Дубровское и Дорожив, которые, вероятно, имели исходную величину рН воды 5.3 или ниже. Другие, к настоящему времени сильно закисленные, водоемы характеризовались слабокислой реакцией (оз. Змеиное) или были нейтральными (оз. Мотыкино).

Другой способ оценки воздействия кислотного загрязнения на водоемы представляют региональные статистические модели, разработанные, в частности, для озер Скандинавии и Северной Америки. Наиболее часто используется модель, предложенная Хенриксеном [41]. Она выполнена на большом статистическом материале по озерам Скандинавии, которые расположены на скальных породах и характеризуются низким содержанием органического вещества. Такие озера нехарактерны для большей части европейской территории России. Модель не учитывает трансформацию сульфатов на водосборе, роль органических кислот и не предусматривает изменения поступления катионов в озера при изменении сульфатной нагрузки. Поэтому ее почти невозможно использовать для определения степени закисления водоемов России.

Применение моделей Крамера и Томпсона [44, 58], также не учитывающих роль органических кислот, может быть успешным, если провести коррекцию содержания катионов в воде и удалить ту их часть, которая эквивалентна органическим кислотам. В модели Крамера уровень рН воды определяется в зависимости от суммы всех катионов и рассчитывается по уравнению, описывающему реакцию углекислотного выветривания. Расчеты с использованием этой модели показывают, что все 8 наиболее исследованных озер заповедника получают избыточное количество ионов водорода, но только одно из них (нейтральное эвтрофное оз. Хотавец) в состоянии нейтрализовать кислотное воздействие, остальные уже закислены или закисляются (рис. 5).

Модель Томпсона предполагает полную сбалансированность катионов бикарбонатами и сульфатами, а также атмосферное происхождение последних. Для всех ионов делается поправка на океанический источник заноса. Согласно этой модели, группа озер заповедника с рН воды ниже 5.0 представляет собой антропогенно закисленные водоемы (рис. 5), остальные подвержены закислению, но прогнозируемые величины рН воды почти на единицу превышают реальные.

Для выявления связи степени закисления конкретной группы водоемов с ионным составом их вод и прогноза эволюции этого процесса при изменении кислотной нагрузки могут быть использованы регрессионные уравнения. Для 8 озер Дарвинского заповедника, по данным за 1990 г., методом пошаговой множественной регрессии была установлена зависимость величины рН воды от содержания основных ионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , Na^+ , K^+ , NH_4^+) растворенного

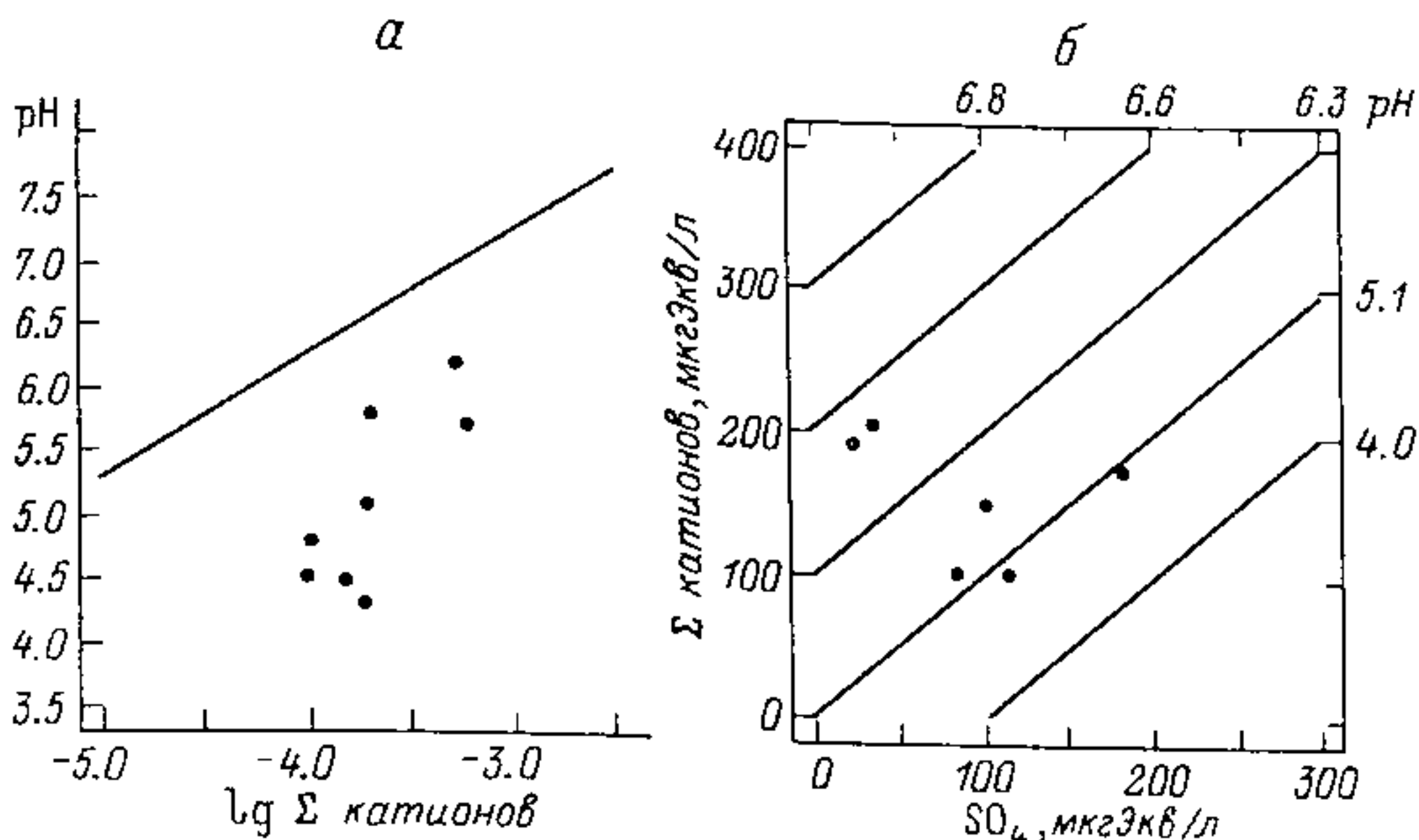


Рис. 5. Оценка уровня антропогенного закисления озер заповедника согласно моделям Крамера (а) и Томпсона (б).

органического вещества (РОВ) и железа, которая с вероятностью 95 % может быть описана следующим уравнением ($R-SQ = 0.93$):

$$\text{pH} = 4.88 + 0.007 (\text{Ca} + \text{Mg}) \text{ мкгЭкв/л} - 0.008 (\text{SO}_4) \text{ мкгЭкв/л} - 1.45 \text{ Fe, мг/л.}$$

Соотношение показывает, что определяющую роль в формировании реакции среды имеет содержание в воде озер двухвалентных катионов и сульфатов.

Используя данную модель и принимая постоянным отношение поступающих на водосбор с осадками сульфатов к их концентрации в воде озер, мы предлагаем прогноз изменения уровня закисления исследованных водоемов Дарвинского заповедника в зависимости от величины сульфатной нагрузки (рис. 6). Современный уровень последней, по нашим расчетам, составляет 5.0–6.2 г/(м²·год). Согласно модели, снижение нагрузки до критического уровня (1.5 г/(м²·год)), при котором начинается процесс закисления водоемов, приведет к повышению величины pH воды озер на 0.24–1.45 ед. Минимальные изменения pH воды будут наблюдаться в переходных, слабозакисленных (0.24–0.3 ед.) и нейтральных (0.7 ед.) озерах. Темноводные и светловодные кислотные водоемы будут по-разному реагировать на снижение сульфатной нагрузки. Если в светловодных озерах (рис. 6) при минимальной нагрузке возможен подъем pH воды до 5.5–6.0, то в гумифицированных этот показатель не превысит 5.2, что свидетельствует о более высокой доле органических кислот в пуле анионов этих водоемов. Дальнейшее увеличение нагрузки в 1.5–2.5 раза [(до 8–14 г/(м²·год))] вызовет падение pH воды в слабокислых и нейтральных озерах на 0.3–1.07 и их переход в группу кислотных озер.

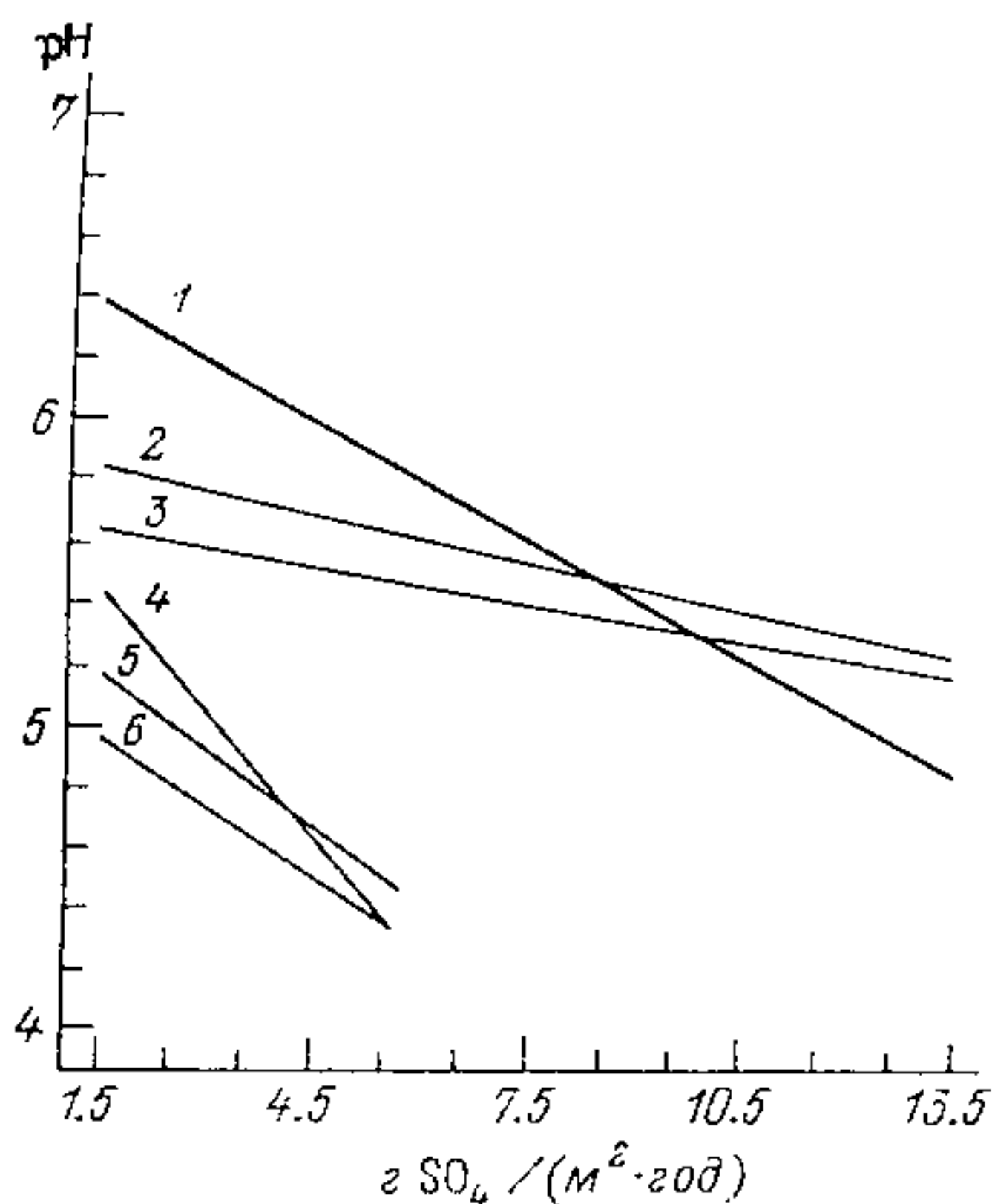


Рис. 6. Прогноз изменения степени закисления исследованных озер в зависимости от сульфатной нагрузки на систему озеро/водосбор.

1 — нейтральные озера; 2, 3 — слабокисленные (переходные); 4, 5 — кислотные, световодные; 6 — кислотные, гумифицированные.

Следует отметить, что реальные величины pH воды, особенно летние, могут существенно отличаться от прогнозируемых вследствие того, что параллельно с изменением степени закисления водоемов в данном регионе существенно будет

меняться трофический статус озер, а следовательно, количественное развитие водорослей и интенсивность фотосинтеза ($r = 0.80-0.84$, $p < 0.05$, табл. 2). Поэтому при снижении сульфатной нагрузки до минимума фотосинтетический подъем pH воды в маломинерализованных озерах заповедника может увеличить значения этого показателя (по крайней мере летом) до 7.0–8.0. Рост нагрузки сульфатов на водоемы, наоборот, может вызвать скачкообразное снижение величины pH ниже 5.0 вследствие их олиготрофизации.

Таким образом, все 3 способа оценки закисления исследованных водоемов Дарвинского заповедника показывают, что лишь немногие из озер до начала антропогенной ацидификации характеризовались пониженными значениями pH воды (5.0–5.5).

Заключение. Кислотность атмосферных осадков определяется концентрацией в них кислотообразующих соединений, главным образом окислов серы. Проведенные исследования показывают, что содержание в осадках юга Вологодской обл. сульфатов неантропогенного происхождения составляет менее 15 % от их общего количества. Большая часть серы, поступающей из атмосферы в водоемы, определяется промышленными выбросами. Плотность выпадения сульфатов в этом регионе в настоящее время в 2–3 раза превышает уровень, при котором начинается закисление поверхностных вод. Таким образом, атмосферные осадки могут быть причиной ацидификации водоемов таежной зоны Северного региона и наиболее подвержены их влиянию небольшие лесные маломинерализованные озера.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что вокруг крупных промышленных центров (Москва, Санкт-Петербург) содержание соединений серы в атмосфере, представляющее угрозу закисления для водоемов, отмечается с начала нашего столетия. Этот

период, вероятно, можно принять за точку отсчета потенциального закисления озер европейской части России.

До сих пор считалось доказанным, что кислотные атмосферные осадки оказывают влияние только на озера Северо-Запада России, расположенные, как и водоемы Скандинавии и Северной Америки, на кристаллических породах, не способных нейтрализовывать и трансформировать поступающие с осадками кислоты. Наши наблюдения показывают, что антропогенной ацидификации подвержены и водоемы Северного региона, базирующиеся на осадочных породах Русской платформы.

Значительная часть кислотных атмосферных осадков, прежде чем попасть в водоемы, поступает в их водосборные бассейны. Здесь кислоты частично нейтрализуются, некоторое количество серосодержащих соединений утилизируется биотой, т. е. в той или иной степени происходит преобразование кислотного загрязнения. В результате этого поступающее в озера количество кислот может существенно отличаться от их концентрации в осадках. Заболоченные водосборы исследованных озер обеспечивают высокий уровень трансформации и ассимиляции попадающих из атмосферы соединений серы за счет низкой скорости латерального стока. Это значительно снижает кислотную нагрузку на водоемы. Антропогенное закисление озер в этом случае происходит, если поступление кислот с атмосферными осадками в систему озеро/водосбор превышает возможность нейтрализации загрязнения этой системой. Именно вследствие различной трансформации кислотного загрязнения на водосборах становится возможным разный темп закисления озер и существование в одном регионе водоемов с широким диапазоном pH воды.

Исследованные водоемы характеризуются высокой степенью заболоченности водосборных бассейнов. Это определяет вторую естественную причину их закисления — поступление органических кислот с водосбора. Проведенные наблюдения свидетельствуют о том, что органические кислоты доминируют в гумифицированных слабокислых озерах. Закисление светловодных водоемов и всех озер, где уровень pH воды ниже 5.0, определяется антропогенной составляющей, а в их водах в пуле анионов преобладают сульфаты.

Предельная (критическая) нагрузка кислотообразующих соединений на систему озеро/водосбор представляет собой такую плотность их выпадения, при которой содержание сульфатов и нитратов в водоеме становится равным содержанию основных катионов, несбалансированных органическими анионами. Использование для оценки нагрузки на озера 3 наиболее известных подходов, основанных на анализе изменений ионного состава поверхностных вод при закислении, подтверждает наличие сильного кислотного загрязнения водоемов региона. Согласно полученным данным, лишь немногие из исследованных озер характеризовались пониженными значениями pH воды (pH 5.0–5.5) до начала антропогенной ацидификации.

Предложенный метод прогнозирования изменений степени

закисления озер в зависимости от кислотной антропогенной нагрузки показывает, что светловодные ацидные озера, закисленные главным образом антропогенно, при снижении кислотной нагрузки до критической величины могут восстановить уровень pH воды до значений 5.5–6.0. Между тем в темноводных, ацидификация которых во многом связана с естественными процессами заболачивания, pH воды не поднимается выше 5.2–5.5.

В качестве одного из последствий закисления поверхностных вод региона следует отметить существенное изменение трофического статуса озер. Анализ зависимости основных трофических показателей от уровня pH воды свидетельствует о достоверном снижении трофности (олиготрофизации) водоемов при закислении. Положительная корреляция этих 2 процессов затрудняет анализ данных о воздействии пониженных значений pH воды на биоту, поскольку это воздействие маскируется параллельным изменением трофического статуса, который сам по себе является одним из важнейших факторов, формирующих состав и структуру водных биоценозов и уровень их продуктивности. Можно предположить, что многие изменения в сообществах закисленных озер, которые рассматриваются как результат прямого влияния низких величин pH воды, на самом деле связаны с опосредованным действием ацидификации через изменение уровня трофности водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абакумов В. А., Казаков Ю. Е., Свирская Н. Л. Гидробиологические последствия антропогенного закисления озер // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тез. докл. 3 междунар. симпоз. Ташкент, 1985.
2. Абакумов В. А., Свирская Н. Л., Иголкина Е. Д. Закисление озер Карелии и водные биоценозы // Мониторинг фонового загрязнения природной среды. М., 1990. № 6.
3. Абросов В. Н. Зональные типы лимногенеза. Л., 1982.
4. Андроникова И. Н. Биологические черты гумифицированных водоемов умеренной зоны СССР // Вопросы современной лимнологии. Л., 1973.
5. Антипов Н. П. Происхождение и типы озерных котловин Вологодского поозерья // Природные условия и ресурсы Севера европейской части СССР. Вологда, 1975.
6. Баранов И. В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962.
7. Бурксер Е. С., Федорова Н. Е. Опыт исследования химического состава атмосферных вод // Гидрохим. матер. 1949. Т. 16.
8. Василенко В. Н., Назаров И. М., Фридман Ш. Д. Атмосферные выпадения серы и азота и их влияние на закисление осадков на территории СССР // Тр. V совет.-америк. симпоз., Вашингтон, декабрь 1986. Харьков, 1987.
9. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
10. Витынь Я. Количество Cl и SO_2 , поступающих в почву с атмосферными осадками // Журн. опыт. агрономии. 1911. Кн. 1.
11. Воронков П. П. Основные черты формирования режима ионного состава поверхностных вод в условиях севера // Тр. ГГИ. 1951. Вып. 33(87).
12. Дроздова В. М., Петренчук О. П., Селезнева Е. С., Свистов П. Ф. Химический состав атмосферных осадков на европейской территории СССР. Л., 1964.
13. Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1964.

14. Израэль Ю. А., Назаров И. М., Прессман А. Я., Ровинский Ф. Я., Рябошапко А. Г., Филиппова Л. М. Кислотные дожди. Л., 1989.
15. Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970.
16. Максимович Г. А. Химическая география вод суши. М., 1955.
17. Мязметс А. Х. Изменение зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980.
18. Обзор фонового состояния окружающей природной среды в СССР за 1987 год. М., 1988.
19. Обзор фонового состояния окружающей природной среды в СССР за 1988 год. М., 1989.
20. Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981.
21. Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М., 1984.
22. Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны и их биологопродукционная характеристика. Л., 1976.
23. Скадовский С. Н. Физико-химический режим Петровских озер и общее заключение // Зоол. журн. 1933. Т. 12, вып. 3.
24. Скадовский С. Н., Щербаков А. Н., Винберг Г. Г. Предварительное сообщение о результатах гидробиологического и физико-химического исследования Петровских озер Тверской губернии // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928.
25. Солюс А. А., Флейшман Д. Г., Леонтьев В. Г. К вопросу о происхождении и миграции лития, натрия и калия в пресноводных экосистемах // Геохимия. 1979. № 4.
26. Трансграничное загрязнение воздуха. Воздействие загрязнения и борьба с ним // Докл. Европейской экономической комиссии ООН. Нью-Йорк, 1988. № 4.
27. Фаустова М. А., Ауслендер В. Г., Гричук В. И., Смирнов В. И., Малыгина Е. А. Вологодская область // Последний ледниковый покров на северо-западе европейской части СССР. М., 1969.
28. Филенко Р. А. Характеристика ионного стока поверхностных вод Вологодской области // Вестн. ЛГУ. 1964. № 12, вып. 2.
29. Цыганенко А. Ф. Опыт изучения гидрохимического (ионного) баланса верхового болота // Вестн. ЛГУ. 1962. Вып. 3, № 15.
30. Anttila P. Characteristics of alkaline emissions, atmospheric aerosols and deposition // Acidification in Finland. Berlin; Heidelberg, 1990.
31. Barrie L. A. The prediction of rain acidity and SO₂ scavenging in eastern North America // Atmos. Environ. 1981. Vol. 15, N 1.
32. Batterbee R. W. The causes of lake acidification with special reference to the role of acid deposition // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 1990. Vol. 327, N 1240.
33. Beamish P., Harvey H. Acidification of the La Cloche Mountain Lakes Ontario and resulting fish mortalities // J. Fish. Res. Board Can. 1972. Vol. 29.
34. Brakke D. F., Henriksen A., Norton S. A. The relative importance of acidity sources for humic lakes in Norway // Nature. 1987. Vol. 329, N 6138.
35. Brydges T. J., Summers P. W. The acidifying potential of atmospheric deposition in Canada // Water, Air and Soil Pollut. 1989. Vol. 43, N 3.
36. Dillon P. J. Chemical alterations of surface waters by acid deposition in Canada // Ecological effects of acid deposition. National Swedish Environment Protection Board, Solna. Rep 1636, 1983.
37. Forsberg C. Global state of lake acidification and its control // Conserv. and Manag. of lakes. Budapest, 1989.
38. Forsius M., Kamari J., Kortelainen P., Manio J., Verta M., Kinnunen K. Statistical lake survey in Finland: regional estimates of lake acidification // Acidification in Finland. Berlin; Heidelberg, 1990.
39. Gore A. J. P. The supply of six elements by rain to an upland peat area // J. Ecol. 1968. Vol. 56, N 2.
40. Gorham E., Bayley S. E., Schindler D. W. Ecological effects of acid deposition upon peatlands: a neglected field in „acid rain” research // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. Vol. 41, N 8.

41. **Henriksen A.** Acidification of freshwaters – a large scale titration // Ecological impact of acid precipitation. Proceedings of an international conference. Sandefjord, 1980.
42. **Jansson M., Persson G., Broberg O.** Phosphorus in acidified lakes: The example of lake Gardsjon, Sweden // *Hydrobiologia*. 1986. Vol. 139, N 1.
43. **Jeffries D. S.** Water Quality Status of lakes in North America: A preliminary Assessment of Surface Water Acidification // Fifth Meeting of the Programme Task Force, Freiburg, FRG, oct. 1989. Berlin, 1990.
44. **Kramer J., Teisser A.** Acidification of aquatic systems: a critique of chemical approaches // *Environ. Sci. and Technol.* 1982. Vol. 16.
45. **Krug E. C., Frink C. R.** Acid rain on acid soil : a new perspective // *Science*, 1983. Vol. 221, N 4610.
46. **LaZerte B. D., Dillon P. J.** Relative importance of anthropogenic versus natural sources of acidity in lakes and streams of central Ontario // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. Vol. 41, N 11.
47. **Likens G. E., Wright R. F., Galloway J. N., Butler T. J.** Acid rain // *Sci. Amer.* 1979. Vol. 241, N 4.
48. **Maemets A.** On Estonian lake types and main trends of their evolution // *Estonian wetlands and their Life*. Tallinn, 1974.
49. **Manual for Chemical and Biological Monitoring.** 1987. International co-operative programme for assessment and monitoring of acidification of river and lakes. Programme manual. Oslo, 1987.
50. **Marmorek D. R., Bernard D. P., Wedeles C. H. R., Sutherland G., Malanchuk J. A., Fallon W. E.** A protocol for determining lake acidification pathways // *Water, Air and Soil Pollut.* 1989. Vol. 44, N 3–4.
51. **Muniz I. P.** Effects of acidification on waterorganisms // *Beyond Energy Crisis: Opportunity and Challenge*. 3rd Int. Conf. Energy Use Manag., Berlin (West), oct. 26–30, 1981. Oxford, 1981. Vol. 4.
52. **Naumann E.** Grundzuge der regionalen Limnologie // *Binnengewasser*. 1932. Bd 11.
53. **Oden S.** The acidity problem – an outline of concepts // *Water, Air and Soil Pollut.* 1976. Vol. 6, N 2–4.
54. **Skjelkvale B. L., Wright R. F.** Overview areas for Western Europe Sensitive to acidification // Fifth Meeting of the Programme Task Force, Freiburg, FRG, oct. 1989. Berlin, 1990.
55. **Sullivan T. J., Eilers J. M., Church M. R., Blick D. J., Eshleman K. N., Landers D. H., DeHaan M. S.** Atmospheric wet sulphate deposition and lakewater chemistry // *Nature*. 1988. Vol. 331, N 6157.
56. **The Stockholm Conference on Acidification of the Environment.** Report from the expert meetings. 21–24 June 1982 // SCA/MC/3. Stockholm, 1982.
57. **Thinemann A.** Die Binnengewässer Mitteleuropas. Limnologische Einführung // *Binnengewässer*. 1925. Bd 1.
58. **Thompson M.** The cation denudation rate as quantitative index of sensitivity of eastern Canadian rivers to acidic atmospheric precipitation // *Water, Air and Soil Pollut.* 1982. Vol. 18, N 2.
59. **Wesely M. L., Lesht B. M.** Comparison of radm dry deposition algorithms with a site-specific method for inferred dry deposition // *Water, Air and Soil Pollut.* 1989. Vol. 44, N 3–4.
60. **Wright R. F., Harriman R., Henriksen A., Morrison B., Caines L. A.** Acid lakes and streams in the Galloway area, southwestern Scotland // *Ecological impact of acid precipitation*. Proceedings of an international conference. Sandefjord, 1980.

В. Т. Комов, И. К. Степанова

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Приводятся данные по ионному составу вод озер Дарвинского заповедника. Сравнивается содержание основных химических компонентов в атмосферных осадках и в воде озер. Обсуждается влияние атмосферных осадков на формирование гидрохимического режима озер.

Глобальное загрязнение атмосферы окислами серы и азота антропогенного происхождения в последние десятилетия привело к снижению уровня pH воды во многих слабоминерализованных водоемах Скандинавии и Северной Америки [12, 13]. Процесс ацидификации поверхностных вод подробно прослежен на озерах, дренируемый бассейн которых находится на кристаллических породах [8]. Водоемы на осадочных породах и сильно заболоченных территориях, характерных для ландшафта северо-запада России, в этом отношении изучены гораздо меньше. Такие озера с низкими значениями pH воды (менее 5.0) неоднократно описывались отечественными исследователями [5, 6], а природа высокой кислотности объяснялась влиянием заболоченного водосбора. Сравнительный анализ химического состава атмосферных осадков и поверхностных вод региона практически не проводился. Исходя из этого целью настоящей работы явилось изучение химического состава воды озер Дарвинского заповедника, подверженных влиянию кислотных осадков, и сопоставление его с составом атмосферных выпадений. Необходимо отметить, что ежегодное количество атмосферных осадков (600–800 мм), выпадающих только на зеркало, соизмеримо с объемом воды в озерах, поскольку их глубина составляет 1–3 м.

Обследование 7 озер, представляющих разные типологические группы, проводили 4–6 раз в год. В 1989–1991 гг. определяли уровень pH, содержание в воде катионов, растворенного органического вещества (РОВ) и кислорода, а в 1990–1991 гг., кроме того, сульфатов, хлоридов, железа и биогенных элементов. Сравнительный анализ химического состава воды 20 озер выполняли в конце февраля 1991 г. Площадь поверхности озер указана в табл. 1. Анализ атмосферных осадков в 1990 г. и 1-й половине 1991 г. сделали выборочно по отдельным датам во все сезоны (всего 10–13 измерений).

Исследовали следующие параметры химического состава вод: уровень pH, содержание HCO_3^- [4], Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , Fe, SO_4^{2-} , NO_3^- , NO_2^- , PO_4^{3-} , $\text{P}_{\text{общ}}$ [1, 2, 8, 10, 11], растворенного органического вещества (РОВ^1) [3]; цветность [4], кислород [4].

¹ Основная часть определений РОВ выполнена И. О. Солнцевой.

Таблица 1

Химический состав воды исследованных озер

Озеро	Площадь, км ²	Цвет- ность, град	Концентрация, мг/л						
			O ₂	N _{общ}	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻	NO ₂ ⁻	P _{общ}	PO ₄ ³⁻
Мороцкое	6.40	171	3.2	1.84	0.59	0.16	0.001	0.024	0.003
Искрецкое	6.70	214	6.4	1.35	0.26	0.22	0.001	0.023	0.004
Хотавец	1.60	158	2.9	1.97	1.10	0.20	0.001	0.028	0.006
Высоцкое	0.08	524	0.3	2.33	1.76	0.02	0.009	0.582	0.533
Долгое	0.48	250	5.0	1.10	0.28	0.06	0	0.029	0.005
Кривое	0.05	461	0.2	1.01	0.68	0.01	0	0.138	0.102
Подберезное	0.18	231	3.6	0.86	0	0.20	0	0.035	0.006
Плотицкое	0.20	—	0	1.35	0.26	0.02	0	0.033	0.011
Островское	0.16	169	3.7	0.62	0.26	0.16	0	0.022	0.003
Белое	0.14	105	3.8	1.00	0.62	0.07	0.002	0.031	0.003
Изинское	0.05	240	5.8	0.63	0.16	0.10	0	0.024	0.004
Окуновое	0.60	103	9.0	0.62	0.09	0.08	0	0.031	0.001
Святое	0.14	316	3.0	0.73	0.26	0.05	0	0.031	0.004
Шуйское	0.03	300	4.6	0.08	0.16	0.02	0	0.030	0.005
Дорожив	2.00	25	9.2	0.36	0.02	0.06	0.001	0.011	0.001
Темное	0.20	55	10.0	0.55	0.02	0.08	0.001	0.034	0
Дубровское	0.19	200	4.8	0.64	0.16	0.04	0	0.018	0.005
Мотыкино	0.02	44	10.0	0.34	0.04	0.03	0	0.030	0.004
Змеиное	0.005	109	8.3	0.72	0.36	0.13	0	0.016	0
Утешково	0.04	154	7.8	0.76	0.09	0.06	0	0.050	0.003

Таблица 1 (продолжение)

Озеро	pH	Концентрация, мг/л										Fe _{общ}	Fe _{мин}	POB
		Na ⁺	K ⁺	Ca ²⁺	Mg ²⁺	SO ₄ ²⁻	Cl ⁻	HCO ₃ ⁻						
Мороцкое	6.63	2.16	1.75	26.25	4.27	1.84	6.74	56.40	1.11	0.26	26.7			
Искренское	6.35	1.63	0.85	14.50	2.30	6.48	3.90	18.74	0.36	0.17	33.8			
Хотавец	6.29	0.73	0.46	11.67	1.78	6.88	3.79	22.45	0.86	0.28	29.6			
Высоцкое	6.25	2.94	0.52	21.25	3.35	4.40	2.02	41.53	10.55	6.00	58.7			
Долгое	5.68	0.80	0.47	7.00	1.05	4.00	1.77	6.15	0.97	0.59	20.0			
Кривое	5.50	0.82	0.42	10.00	1.00	4.88	1.91	11.59	3.51	2.30	48.5			
Подберез- ное	5.35	0.61	0.48	7.44	1.05	5.68	2.98	6.22	1.19	0.58	31.6			
Плотицкое	5.35	1.19	0.91	10.00	1.60	5.28	2.27	10.11	2.07	0.33	56.6			
Островское	5.24	0.56	0.37	4.40	0.70	6.72	2.48	4.20	0.67	0.30	29.0			
Белое	5.23	0.82	0.42	4.40	0.40	5.36	1.91	3.44	0.46	0.17	16.0			
Изинское	5.13	0.51	0.39	6.44	0.93	2.08	2.08	4.03	0.66	0.32	35.4			
Окуновое	4.85	0.58	0.61	3.65	0.50	8.08	4.50	1.89	0.46	0.17	12.9			
Святое	4.70	0.61	0.38	5.55	0.78	3.44	1.12	0.55	1.45	0.78	45.6			
Шуйское	4.50	0.54	0.55	5.33	0.73	3.28	2.02	0.63	1.76	0.74	50.5			
Дорожив	4.47	0.55	0.51	3.30	0.55	9.76	1.91	0	0.11	0.04	6.2			
Темное	4.45	0.55	0.47	2.40	0.35	8.96	3.90	0	0.31	0.09	21.7			
Дубровское	4.43	0.84	0.74	4.95	0.68	6.44	1.77	0	0.43	0.36	33.7			
Мотыкино	4.38	0.73	0.78	2.90	0.40	8.64	2.13	0	0.17	0.05	10.8			
Змеиное	4.25	0.46	0.68	1.55	0.30	5.28	1.06	0	0.32	0.17	20.9			
Утешково	4.23	0.39	0.40	2.30	0.38	5.68	2.98	0	0.53	0.29	26.2			

Таблица 2
Химический состав атмосферных осадков
в 1990–1991 гг., мг/л

Концентрация	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	SO_4^{2-}	Cl^-
Минимальная	0.55	0.08	0.19	0.00	1.84	0.35
Максимальная	1.85	0.30	1.07	1.22	10.80	3.37
Средняя	1.25	0.19	0.45	0.51	5.25	1.54
	NO_3^-	NO_2^-	NH_4^+	PO_4^{3-}	Fe_0	
Минимальная	0.120	0.000	0.040	0.005	0.020	
Максимальная	0.820	0.006	0.800	0.116	0.280	
Средняя	0.340	0.003	0.341	0.040	0.117	

Наиболее важной особенностью исследованных озер является довольно низкая минерализация воды. Сумма основных ионов изменялась в пределах от 9.80 до 100 мг/л, в основном до 30 мг/л при среднегодовом уровне минерализации атмосферных осадков около 8 мг/л. Данное обстоятельство связано с высокой степенью заболоченности водосборных бассейнов, наличием мощных торфяников, изолирующих озера от подстилающих пород, и высокой промытостью верхнего слоя почв.

Анализ данных съемки в феврале 1991 г. показал, что кальций составлял 50–80 % от общего содержания катионов в воде озер всех типов. Именно содержание кальция в воде, варьирующее от 1.5–5.0 мг/л в кислотных озерах до 11.0–26.0 мг/л в нейтральных, определяет химическую группу вод, уровень их минерализации и величину pH (табл. 1). Межгодовые различия и сезонные изменения минимальны в кислотных озерах (Дорожив, Мотыкино, Темном, Дубровском), где эта величина в течение года не превышала 3.0 мг/л. В воде нейтральных и олигокислотных озер пределы флуктуации этого показателя значительно шире при более высоких средних значениях. Например, в оз. Хотавец содержание кальция в воде в последние годы находилось в пределах от 3.0 до 12.0 мг/л, при этом среднегодовое значение в 1989 г. равнялось 4.78 мг/л, в 1990 г. – 8.59, в 1991 г. – 10.48 мг/л. Концентрация кальция в атмосферных выпадениях составляла в среднем 1.3 мг/л (табл. 2).

Количество магния в воде озер менее вариабельно по сравнению с кальцием, хотя и повторяет закономерности его распределения. В нейтральных озерах его концентрация выше 1.7, а в кислотных – ниже 0.7 мг/л (табл. 1). Различия между озерами по содержанию магния в воде незначительны. В период открытой воды его уровень в основном не превышал 2 мг/л (в атмосферных осадках около 0.2 мг/л).

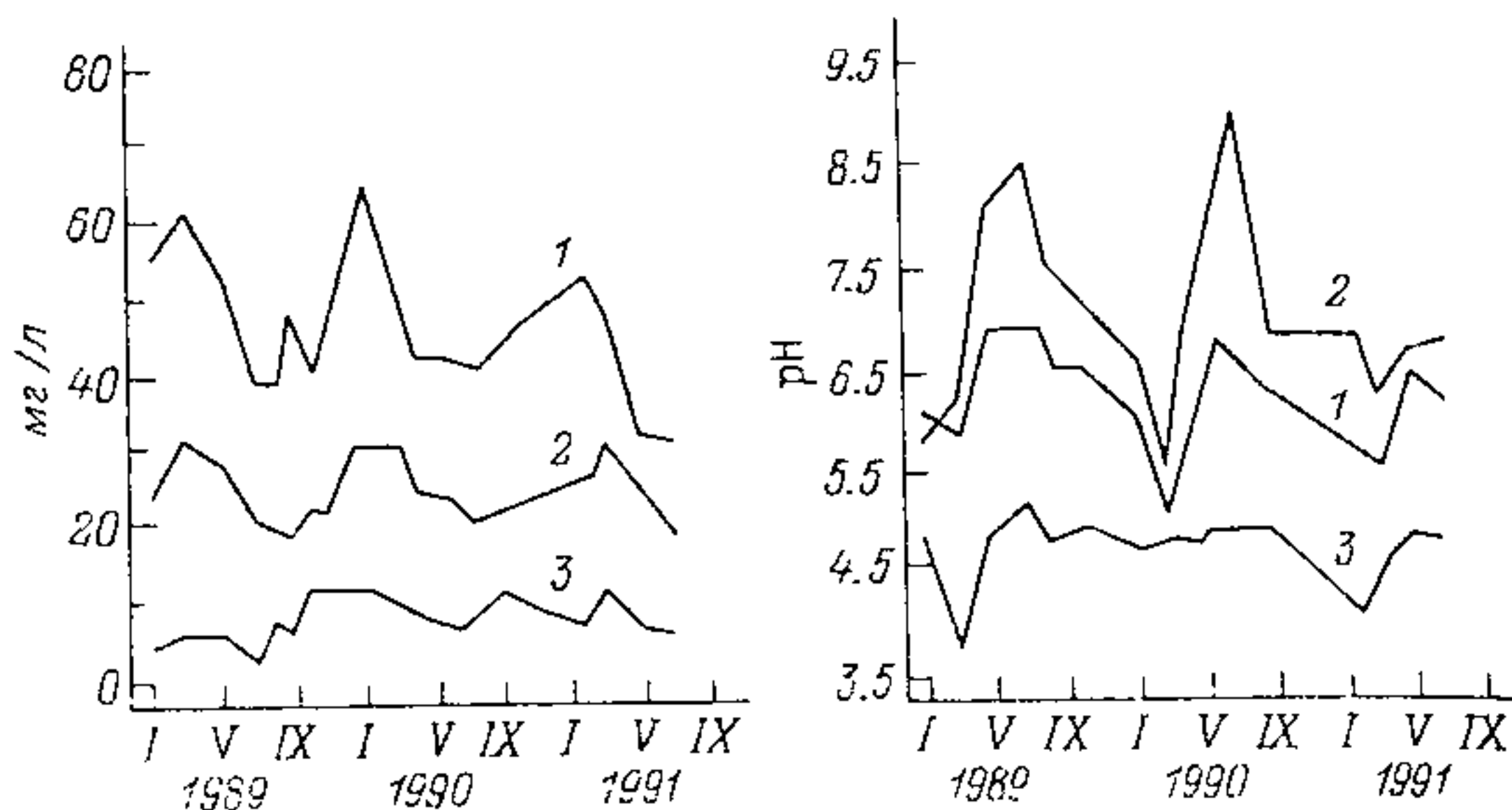
По содержанию одновалентных катионов исследованные озера почти не различались между собой (табл. 1). Концентрация натрия

в воде была меньше 2 мг/л, а калия – 1 мг/л. В течение года количество этих ионов в воде всех исследованных озер было ниже указанного и незначительно превышало величину их содержания в атмосферных осадках в 1990–1991 гг. (0.3–0.7 и 0.4–0.7 мг/л соответственно). Более высокое содержание натрия наблюдалось в озерах Мороцком и Высоцком, а калия – в оз. Высоцком. В воде этих озер отмечены также максимальные концентрации кальция, магния и бикарбонатов, что может свидетельствовать о значительной роли грунтового питания. Почти такой же характер распределения свойствен и хлоридам (табл. 1, 2).

В воде 6 кислотных озер ($\text{pH} < 5$) вообще отсутствовали гидрокарбонаты, а в 6 озерах с уровнем pH воды более 5.5 их содержание изменялось в довольно широких пределах – от 6.2 до 56.4 мг/л (табл. 1). В остальных водоемах (pH 4.5–5.5) концентрация гидрокарбонатов составляла 0.5–10.1 мг/л.

Наибольшие абсолютные концентрации сульфатов зарегистрированы в кислотных светловодных озерах (Мотыкино, Темном, Лорожив – 8.6–9.8 мг/л), наименьшие – в темноводных нейтральных и олигокислотных (Кривом, Хотавец – 1.8–4.0 мг/л) (табл. 1). Содержание сульфатов в последних могло снижаться в течение сезона вплоть до полного исчезновения. Среднее его значение по всем исследованным озерам (5.66 мг/л) немного превышало измеренное в атмосферных осадках в 1990–1991 гг. – 4.8–5.3 мг/л (табл. 2). Доминирование сульфатов в общей сумме анионов исследованных кислотных озер представляет собой следствие атмосферного загрязнения, поскольку подстилающие породы в данном регионе практически не содержат серу [11], а существующий уровень поступления аниона с атмосферными выпадениями превышает возможности водосборных бассейнов по его нейтрализации (см. наст. сб., с. 3).

В большинстве случаев исследуемые воды относятся к высокоцветным с большим содержанием POB (табл. 1), которое соизмеримо с суммой основных ионов. Только в 3 озерах (Мотыкино, Темном и Лорожив) цветность воды в течение всего года не превышала 100 град. Максимальные значения цветности в некоторых темноводных озерах (Кривом, Высоцком) достигали 460–520 град, а весной поднимались до 780. Высокая цветность воды большинства исследованных озер свидетельствует о преобладающем значении POB гумусовой природы, поступающего с площади дренируемого бассейна. Вероятно, поэтому имеет место корреляционная связь между уровнем POB и содержанием в воде двухвалентных катионов ($r = 0.53$), поступление которых в водоем происходит в основном при вымывании из почвы. Сезонные колебания содержания POB в воде зависят от гидрологического режима и характера водосборного бассейна озер. Светловодные кислотные озера, расположенные на водоразделах и окруженные верховыми олиготрофными болотами, характеризовались незначительной амплитудой колебания этого показателя. В темноводных озерах независимо от уровня pH максимальное



Содержание растворенного органического вещества (мг/л) и уровень рН воды в озерах Кривом (1), Хотавец (2) и Мотыкино (3).

содержание РОВ весной в 1.5–2 раза превышало минимальные летние значения за счет поступления с талыми водами (см. рисунок).

Все озера в зимне-весенний период имели кислую или слабокислую реакцию среды, уровень рН воды варьировал в пределах от 4.0 до 7.0 (табл. 1). В течение года этот показатель был наиболее стабилен в кислотных олиготрофных и дистрофных озерах с сульфатным классом воды и, как правило, характеризовался величинами рН, равными 4.4–4.9, т. е. практически не отличался от среднегодового уровня рН (4.5–4.7) атмосферных осадков (см. рисунок). Поступление талых вод весной сопровождалось падением уровня рН воды в озерах всех типов. Летом в эвтрофных олигокислотных и особенно нейтральных озерах наблюдалось увеличение этого показателя, совпадавшее по времени с усилением фотосинтетической активности водорослей. Значительные колебания уровня рН воды нейтральных (Хотавец, 5.5–9.0), олигокислотных (Святое, 4.5–7.0; Кривое, 5.3–6.7) и некоторых кислотных (Островское, 4.5–6.0) озер определяется, вероятно, нестабильным соотношением анионов.

Таким образом, увеличение общей минерализации воды озер происходило за счет двухвалентных катионов (в основном кальция) и гидрокарбонатов. В меньшей степени это связано с сульфатами и еще в меньшей с одновалентными ионами. В озерах с высоким содержанием кальция и магния, более 7.0 и 1.0 мг/л соответственно, гидрокарбонаты доминировали среди анионов, уровень рН воды при этом варьировал в пределах от 5.3 до 6.6. В этих водоемах значения рН воды определялись в основном равновесием между гидрокарбонатами и анионами органических кислот. Более сильное закисление воды (рН 5.3–4.7) при низкой концентрации двухвалентных катионов приводило к разрушению гидрокарбонатной буферной системы, и преобладающими анионами становились гуматы и сульфаты. В зимнее время при содержании в воде кальция и магния ниже 4.0 и 0.7 мг/л соответственно гидрокарбонаты отсутствовали, основными

анионами являлись сульфаты, а уровень pH воды не превышал 4.7. Ионный состав воды этих озер почти не отличался от состава атмосферных выпадений.

Количество железа в воде озер приближалось к содержанию основных ионов, а в некоторых случаях даже превосходило его (табл. 1) и хорошо коррелировало с величиной РОВ ($r = 0.86$). При этом оба показателя имели отрицательную логарифмическую зависимость от концентрации сульфатов в воде ($r = -0.61$ и $r = -0.64$ соответственно). Минимальное содержание железа (100–300 мкг/л) отмечалось в светловодных кислотных озерах (Мотыкино, Дорожив, Темном) и соответствовало его концентрации в атмосферных выпадениях (20–280 мкг/л), максимальное (1500–10500 мкг/л) – в олигокислотных темноводных (Высоцком, Кривом, Плотицком, Святом). Минеральная форма во всех озерах составляла, как правило, более половины от общего содержания. Сезонные изменения концентраций железа в кислотных озерах (Дубровском) были менее выражены по сравнению с нейтральными (Хотавен) при одинаковых значениях РОВ (табл. 3).

С содержанием железа в воде связан характер распределения и сезонной динамики общего фосфора. Его больше там, где выше концентрация $Fe_{\text{общ}}$ ($r = 0.91$). Зависимость от РОВ выражена слабее, но самые высокие концентрации фосфора (138 и 582 мкг/л) зарегистрированы в озерах с высокоцветной водой, содержащей максимальное количество железа (Высоцком, Кривом) (табл. 1). В нейтральных и олигокислотных темноводных озерах корреляционная зависимость между фосфором и железом прослеживалась и при сезонных наблюдениях, в то время как в кислотных она отсутствовала (табл. 3). Общее содержание фосфора в последних соответствовало уровню фосфатов в атмосферных осадках – от 5 до 116 мкг/л при средней концентрации 40 мкг/л. В сезонном аспекте обращает на себя внимание относительно высокое содержание в воде озер минеральной формы фосфора. В основном оно превышало 15 % от общего количества и несколько снижалось в летние месяцы.

Выявлена достоверная зависимость содержания общего азота от уровня pH воды ($r = 0.85$) и не установлено какой-либо связи этого показателя с РОВ. Максимальные величины содержания общего азота (1.3–2.3 мг/л) были обнаружены в озерах с pH воды выше 6.0, минимальные (0.08–0.76 мг/л) – с pH ниже 5.0 (табл. 1). Это может служить еще одним косвенным подтверждением того, что характер органического вещества воды озер определяли гуминовые и фульвокислоты. Нитриты найдены в незначительном количестве во всех озерах во все даты наблюдений, а аммонийный азот, как правило, преобладал над нитратным. В ряду озер содержание аммония возрастало от кислотных к нейтральным и сопровождалось увеличением концентрации общего азота, чего не наблюдалось с нитратами (табл. 1). Содержание аммония в воде кислотных, особенно светловодных, озер было невелико и соизмеримо с количеством NO_3^- . Очевидно, в закисленных озерах условия среды неблагоприятны для процессов аммонификации.

Таблица 3
Годовые колебания количества биогенных элементов
в воде озер, мкг/л

Год, месяц	N _{общ}	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	P _{общ}	PO ₄ ³⁻	Fe _{общ}	Fe _{мин}
Оз. Кривое								
1990 I	1500	120	690	0	68	19	2360	120
III	770	0	220	0	79	15	1460	1140
IV	920	0	350	2	99	39	2420	1140
VI	1360	100	180	1	77	22	1430	460
VII	1280	10	340	2	169	73	4390	1260
IX	980	30	120	0	74	38	1220	890
1991 II	1040	10	620	0	79	62	2600	1080
III	1010	10	680	0	138	102	3510	2300
V	1090	0	650	1	101	55	780	720
VII	770	8	20	0	68	11	1780	780
Оз. Хотавец								
1990 I	1620	60	490	1	33	6	500	110
III	980	40	190	1	82	17	1310	700
IV	1330	50	540	4	51	12	1810	350
VI	1840	2	50	2	101	14	2210	182
VII	1800	0	30	0	78	9	1810	74
IX	2160	30	140	0	68	16	770	110
1991 II	1900	75	820	2	20	5	720	245
III	1970	200	1100	1	28	6	860	280
V	1380	90	680	3	48	6	2410	400
VII	1970	10	490	2	72	6	2540	340
Оз. Дубровское								
1990 I	1440	210	160	0	49	21	730	10
III	1030	210	290	0	86	18	570	500
IV	580	0	40	0	13	8	590	350
VI	440	10	20	0	85	14	530	240
VII	640	0	50	0	38	2	400	200
IX	490	0	40	0	24	6	470	230
1991 II	720	40	90	0	14	7	530	360
III	640	40	160	0	18	5	430	360
V	350	0	60	0	22	2	560	370
VII	550	4	120	0	23	4	620	330
Оз. Мотыкино								
1990 I	280	150	530	1	75	53	230	0
III	760	300	120	2	65	15	110	110
IV	900	4	0	0	25	8	110	0
VI	260	2	30	0	93	24	110	0
VII	410	20	40	0	50	25	200	30
IX	330	30	30	0	48	26	0	0

Таблица 3 (продолжение)

Год, месяц	N _{общ}	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	P _{общ}	PO ₄ ³⁻	Fe _{общ}	Fe _{мин}
1991 II	390	60	60	0	23	10	130	70
III	340	30	40	0	30	4	170	50
V	330	0	20	1	52	9	160	100
VII	260	0	290	0	20	8	200	50

Оз. Змеиное

1990 I	840	80	300	0	40	25	430	40
III	550	80	30	0	21	10	220	220
IV	620	30	110	0	19	9	410	280
VI	1300	3	60	1	75	26	310	130
VII	480	15	90	0	20	3	270	140
IX	440	20	80	0	22	11	230	160
1991 II	710	80	360	0	14	9	800	270
III	720	130	360	0	16	0	320	170
V	600	0	60	0	31	1	300	200
VII	340	0	120	0	18	1	230	160

Оз. Дорожн

1990 I	350	90	80	1	35	4	120	—
III	800	290	150	1	40	7	130	90
IV	300	0	20	1	27	9	60	40
VI	180	2	20	1	98	17	810	0
VII	210	10	60	0	15	4	70	30
IX	220	10	30	0	15	9	30	30
1991 III	360	60	20	1	11	1	110	40
VII	130	0	12	0	12	1	40	30

Оз. Темное

1990 I	480	50	70	2	22	4	290	80
III	430	80	20	1	34	8	220	160
IV	420	0	60	0	19	9	400	250
VI	350	1	10	0	83	20	210	87
VII	310	0	50	0	25	7	130	47
IX	340	20	40	0	17	10	60	60
1991 III	550	80	20	1	34	0	310	90
VII	300	6	110	0	18	2	160	70

В течение года концентрация минеральных форм азота подвергалась большим изменениям, чем общее его содержание в воде (табл. 2), а абсолютные значения обычно не превышали средних за 1990–1991 гг. величин в атмосферных осадках – 340 и 341 мкг/л NO₃⁻ и NH₄⁺ соответственно (табл. 2). При этом самые высокие концентрации отмечались зимой или сразу после схода льда.

Зимой и ранней весной содержание растворенного кислорода

в подледном слое воды озер колебалось от 0 до 10 мг/л (табл. 1) и находилось в обратно пропорциональной зависимости как от уровня pH ($r = -0.60$), так и от величины РОВ ($r = -0.79$). Насыщенность воды кислородом снижалась с увеличением глубины и в грунте его концентрация приближалась к нулю, что указывает на высокую активность микробиологических процессов в донных отложениях. Обилие органического вещества в воде и в грунтах при отсутствии циркуляции вод в зимнее время предопределяет заморные явления. И тем не менее в феврале–марте при толщине льда 40–60 см в кислых световодных озерах (Мотыкино, Дорожив, Темном) регистрировались концентрации растворенного кислорода, превышающие 8 мг/л. Кислые темноводные озера (Дубровское, Утешково) в этом отношении также были благополучными. Нейтральные (Хотавец, Мороцкое, Искрецкое) и особенно олигокислые (Кривое, Высоцкое, Святое, Плотницкое) озера с сильно гумифицированной водой в это время испытывали дефицит кислорода. В свободный ото льда период мелководность и интенсивное ветровое перемешивание обеспечивали благоприятный кислородный режим по всей толще воды большинства озер. Летний дефицит кислорода (начиная с глубины 0.5 м) имел место лишь в сильно гумифицированном оз. Кривом, имеющем небольшую площадь водной поверхности.

Сравнение химического состава воды озер и атмосферных осадков свидетельствует о том, что последние являются важным источником поступления в водоемы как основных ионов, так и биогенных элементов. Озера с минимальным удельным водосбором на верховом болоте представляют собой природный осадкосборник. Химический состав воды в них практически идентичен атмосферным выпадениям и характеризуется кислой реакцией среды, отсутствием гидрокарбонатов, высоким содержанием сульфатов и низкими концентрациями двухвалентных катионов, РОВ и железа. Преобладание сульфатов над остальными анионами указывает на антропогенную природу их закисления.

Если на территории дренируемого бассейна имеются леса, низовые и переходные болота, то атмосферные осадки, прежде чем попасть в водоем, в той или иной степени претерпевают изменения. Последние заключаются прежде всего в обогащении кальцием и магнием, а также в снижении содержания сульфатов, которые, вероятно, поглощаются растительностью или восстанавливаются до сульфидов и серо-содержащих углеводородов. Вследствие этого снижается кислотность и возрастает общая минерализация воды. Параллельно происходит вымывание органического вещества, которое в комплексе с железом поступает в водоем. Соединения азота атмосферного происхождения поглощаются растительностью, а со стоком в озера поступает аммонийный азот – продукт разложения органического вещества. Очевидно, таким образом формируется химический состав воды нейтральных и некоторых олигокислых озер.

Кислые темноводные и некоторые олигокислые озера по

своим характеристикам имеют переходное положение в этой схеме. По всей вероятности, причина заключается в слишком высокой сульфатной и/или кислотной нагрузке на площадь дренируемого бассейна, который не в состоянии нейтрализовать ее за счет выщелачивания катионов или редукции сульфатов. Кроме того, высокая кислотность снижает растворимость гуминовых кислот, а следовательно их подвижность в почвенном растворе. Уменьшается поступление в водоем не только органического вещества, но и железа, а вместе с ним и фосфора. Низкие значения pH воды разрушают комплексы и способствуют растворимости фосфатов железа. Поэтому попавшие в водоем фосфор и железо в значительной степени представлены минеральными формами. Активность разложения РОВ тормозится, в результате чего высокая насыщенность воды кислородом сохраняется в течение всей зимы вплоть до открытой воды.

Таким образом, на ограниченной территории Дарвинского заповедника расположены озера, характеризующиеся значительным разнообразием гидрохимических параметров воды, которое обусловлено различной степенью трансформации атмосферных выпадений на водосборных бассейнах. Относительно низкая минерализация воды исследованных озер определяет их чувствительность к кислотному атмосферному загрязнению. Плотность кислотных выпадений в регионе в настоящее время превышает возможность системы озеро/водосбор по их нейтрализации, поэтому более четверти озер заповедника в течение года имеют уровень pH воды ниже 5.0.

ЛИТЕРАТУРА

1. Акимова Т. Г., Величkevич А. К., Дедкова В. П., Енюшина Л. В., Золотарева Л. С. Анализ вод различного состава на содержание сульфатионов титриметрическими и фотометрическими методами // Определение нормируемых компонентов в природных и сточных водах. М., 1987.
2. Бикбулатов Э. С. О методике определения общего фосфора в природных водах // Гидрохим. матер. 1974. Т. 60.
3. Бикбулатов Э. С. Применимость оптических методов определения органического вещества в природных водах // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
4. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977.
5. Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны и их биологопродуктивная характеристика. Л., 1976.
6. Скадовский С. Н., Щербаков А. А., Винберг Г. Г. Предварительное сообщение о результатах гидробиологического и физико-химического исследования Петровских озер Тверской губернии // Применение методов физической химии к изучению биологии пресных вод. М., 1928.
7. Степанова И. К. Определение растворенного железа в природных водах // Гидрохим. матер. 1977. Т. 74.
8. Трансграничное загрязнение воздуха. Воздействие загрязнения и борьба с ним // Докл. Европ. Экон. Комис. по исследованию проблем загрязнения воздуха. Нью-Йорк, 1988. № 4.
9. Трифонова Н. А. Использование диффузионно-изотермической дистилляции аммиака для определения органического азота в природных водах // Химизм внутренних водоемов и факторы их загрязнения и самоочищения. Л., 1968.

10. Трифонова Н. А., Калинина Л. А. Об определении общего азота в воде // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 16.
11. Филенко Р. А. Характеристика ионного стока поверхностных вод Вологодской области // Вестн. ЛГУ. Географ., геол. 1964. № 12, вып. 2.
12. Jeffries D. S. Water quality status of lakes in North America: A preliminary assessment of surface water acidification // International co-operative programme on assessment and monitoring of acidification of rivers and lakes. Proc. fifth meeting of the programme task force, Freiburg, FRG, oct. 1989. Berlin, 1990.
13. Skjelkvale B., Wright R. Overview of areas for Western Europe sensitive to acidification // International co-operative programme on assessment and monitoring of acidification of rivers and lakes. Proc. fifth meeting of the programme task force, Freiburg, FRG, oct. 1989. Berlin, 1990.

Н. М. Минеева

ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

На основании 2-летних сезонных наблюдений приводятся данные о содержании фотосинтетических пигментов и фотосинтезе фитопланктона малых лесных озер с различной степенью гумификации и величинами pH. В условиях закисления развитие водорослей ограничено содержанием доступного фосфора, а фотосинтез — дефицитом неорганического углерода.

Проведение экологических исследований требует обязательного изучения автотрофного звена. Одним из основных продуцентов органического вещества в пресноводных экосистемах является фитопланктон. Однако особенностям его функционирования в условиях закисления посвящены лишь немногочисленные, в основном зарубежные, работы [14, 23, 25, 35–37].

В 1989–1990 гг. на озерах Дарвинского государственного заповедника определяли фотосинтетические пигменты стандартным спектрофотометрическим методом [28]. Концентрации хлорофиллов, каротиноидов и феопигментов рассчитывали по соответствующим формулам [22, 27, 31]. С мая по октябрь 1989 г. было проведено 5 съемок, в 1990 г. — 2 съемки зимой и 4 в период открытой воды. Пробы отбирали интегрально от поверхности до дна на одной станции, расположенной в центре каждого озера. Фотосинтез и деструкцию органического вещества измеряли в мае–июле 1989 г. в озерах Дубровском, Мотыкино, Кривом и Хотавец кислородным скляночным методом при 24-часовом экспонировании проб *in situ*. Величины фотосинтеза и деструкции приведены в единицах кислорода. Характеристика исследованных водоемов дается в статьях настоящего сборника (см. с. 3, 31).

Содержание фотосинтетических пигментов — общепринятый эколого-физиологический показатель фитопланктона, отражающий уровень его развития, ассимиляционную активность и физиологическое состояние, а также трофический статус водоема.

За время 2-летних наблюдений концентрации хлорофилла в кислотных светловодных (олигогумозных) озерах Дорожив, Мотыкино и Темном изменялись от 0.4–1.2 до 3–6.6 мкг/л, в темноводных (полигумозных) кислотных (Дубровском и Змеином¹) — от 1.2 до 16.2–23.6 мкг/л, в темноводном слабокислом оз. Кривом и нейтральном

¹Оз. Змеиное отнесено нами к полигумозным на основании измерений цветности в 1989 и 1990 гг. По многолетним наблюдениям его относят к олигогумозным (см. ст. наст. сб., с. 3).

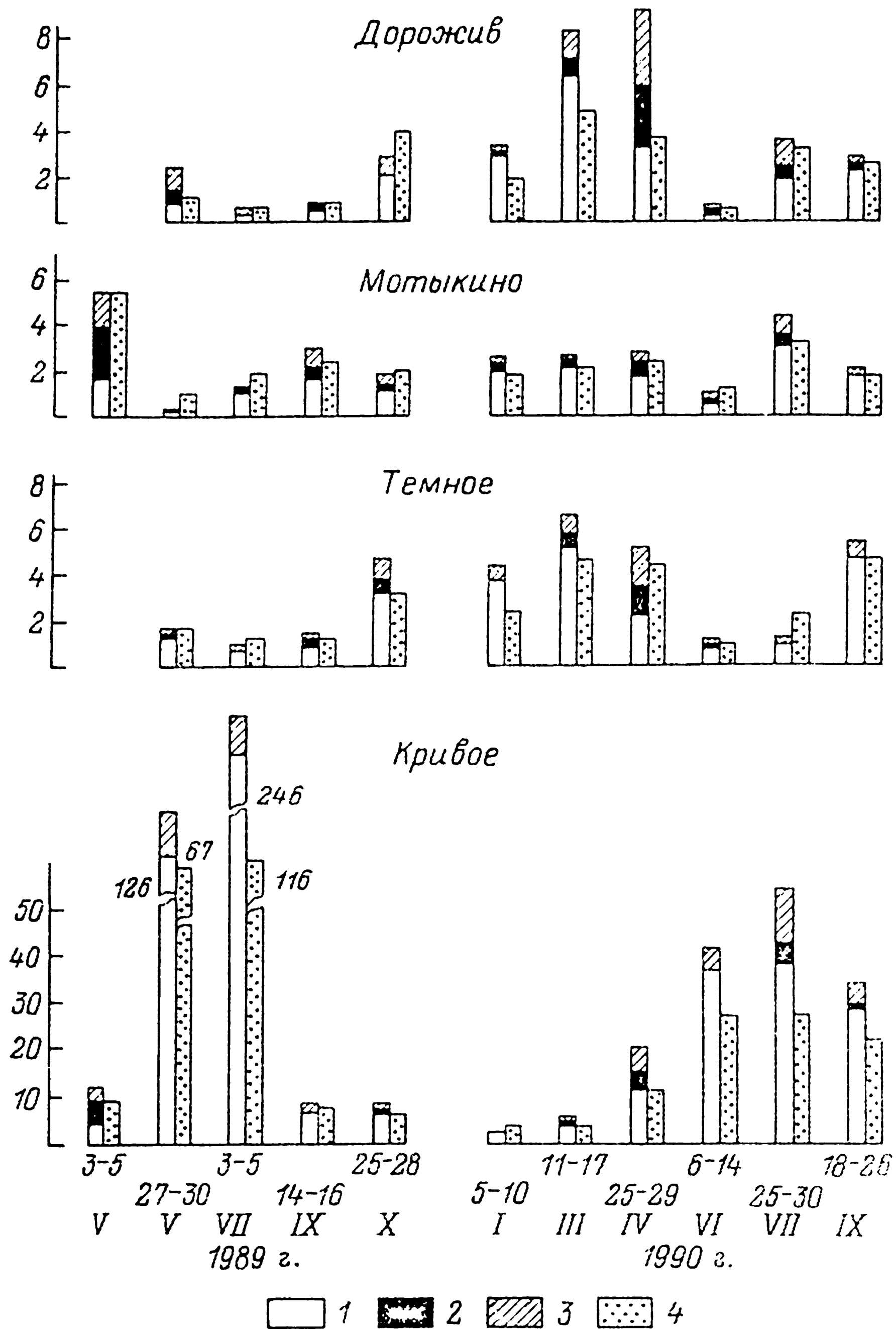


Рис. 1. Содержание пигментов в озерах заповедника.

Вертикальная ось — концентрация хлорофиллов (мкг/л) и каротиноидов (мкSPU/л). 1–3 — хлорофиллы „а“, „b“ и „с“, 4 — каротиноиды.

оз. Хотавец — от 1–2 до 72–246 мкг/л (рис. 1). Максимальные величины зарегистрированы в разных водоемах в различные сезоны года. В конце ледостава (март 1990 г.) они отмечались в озерах Дорожив, Темном, Дубровском и Змеином; ранней весной после вскрытия (начало мая 1989 г.) — в Дубровском и Змеином. В озерах Кривом и Хотавец концентрации пигмента были высокими на протяжении большей части безледного периода, в оз. Мотыкино, напротив, постоянно оставались минимальными. Содержание хлорофилла в каждом отдельном озере, за исключением Дубровского, не зависело от pH воды (табл. 1). Связь между этими показателями прослеживалась для всех исследованных озер по средним величинам (рис. 2). Если из этого

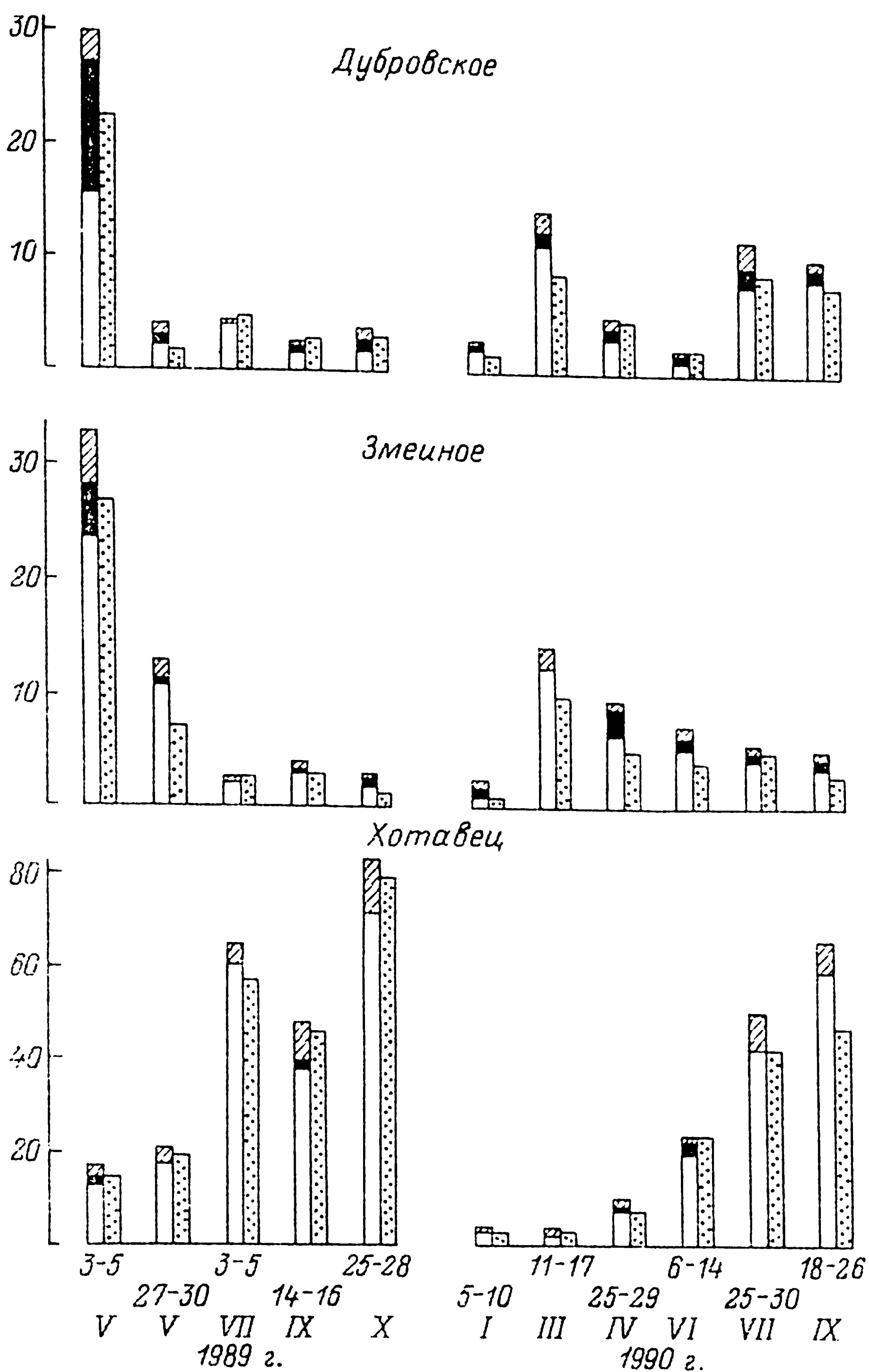


Рис. 1 (продолжение).

ряда исключить озера Кривое и Хотавец, т. е. рассматривать только кислотные водоемы, корреляция нарушается ($r = 0.19$). В литературе, посвященной закисленным водам, можно найти сведения о существовании зависимости содержания хлорофилла от pH, свидетельствующей о лимитирующем влиянии закисления на развитие фитопланктона [25] и об отсутствии этой связи [32], которое отмечается чаще [37].

Основная доля в общем фонде зеленых пигментов в озерах Дарвинского заповедника принадлежит хлорофиллу „а“, но эта доля существенно меняется от озера к озеру (табл. 2). Она минимальна в кислых световодных озерах Дорожив и Мотыкино и максимальна в оз. Хотавец. Во всех озерах отмечено достаточно высокое содержание дополнительных пигментов хлорофилла „b“, которое было

Таблица 1

Коэффициенты парной корреляции между пигментными характеристиками
и факторами среды (для $n = 6$, $r = 0.81$, $P < 0.05$;
для $n = 11$, $r = 0.60$, $P < 0.05$)

Показатель	n	Озеро						
		Доро- жив	Моты- кино	Тем- ное	Змеи- ное	Дубров- ское	Кри- вое	Хота- вец
Хлорофилл— рН	11	−0.08	−0.38	0.01	−0.58	−0.62	0.55	0.32
Хлорофилл— феопигменты	11	0.89	0.80	0.95	0.80	0.76	0.98	0.78
Хлорофилл— общий азот ¹	6	0.94	0.22	0.47	0.14	0.04	0.25	0.81
Хлорофилл— общий фосфор ¹	6	0.36	0.44	0.46	0.18	0.03	0.50	0.27
Феопигмен- ты, %—рН	11	−0.09	−0.15	−0.09	0.19	−0.17	−0.39	−0.86
Феопигмен- ты—числен- ность фито- фагов ²	11	0.07	0.37	0.55	0.34	0.03	0.15	0.09

Примечание. Здесь и в табл. 7: n — объем выборки, r — коэффициент корреляции. ¹Данные в статье настоящего сборника (см. с. 31). ²Данные В. И. Лазаревой.

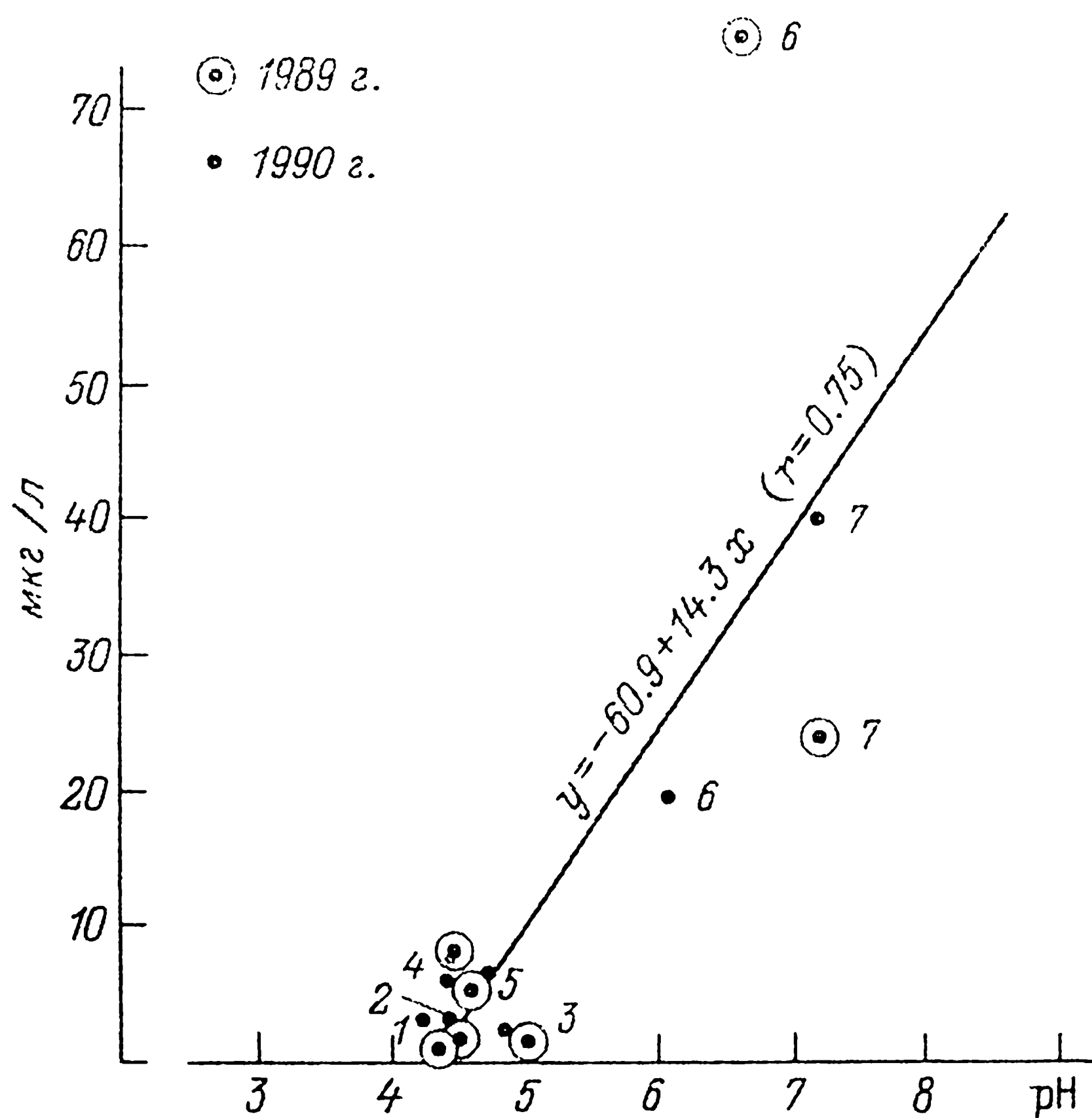


Рис. 2. Зависимость содержания хлорофилла „а” (мкг/л) от рН воды.
Озера: 1 — Дорожив, 2 — Мотыкино, 3 — Темное, 4 — Змеиное, 5 — Дубровское, 6 — Кривое, 7 — Хотавец.

Таблица 2
Состав зеленых пигментов, % от суммарного содержания
хлорофиллов „а”, „b”, „с”

Пигмент	Озеро						
	Доро- жив	Моты- кино	Темное	Дубров- ское	Змеиное	Кривое	Хотавец
Хлоро- филл „а”	$\frac{40-85}{58 \pm 8}$	$\frac{26-89}{63 \pm 6}$	$\frac{42-87}{72 \pm 4}$	$\frac{53-93}{70 \pm 4}$	$\frac{43-86}{72 \pm 4}$	$\frac{31-97}{70 \pm 6}$	$\frac{63-94}{81 \pm 3}$
Хлоро- филл „b”	$\frac{6-28}{11 \pm 2}$	$\frac{7-36}{18 \pm 3}$	$\frac{3-24}{8 \pm 2}$	$\frac{4-38}{14 \pm 3}$	$\frac{1-36}{13 \pm 3}$	$\frac{3-34}{14 \pm 3}$	$\frac{3-11}{4 \pm 3}$
Хлоро- филл „с”	$\frac{6-43}{28 \pm 4}$	$\frac{6-42}{18 \pm 3}$	$\frac{10-34}{20 \pm 2}$	$\frac{7-28}{16 \pm 2}$	$\frac{7-35}{14 \pm 2}$	$\frac{3-36}{18 \pm 3}$	$\frac{6-26}{14 \pm 2}$

Примечание. Здесь и в табл. 5, 6, 8: над чертой – пределы, под чертой – среднее \pm ошибка.

наиболее вариабельным, и хлорофилла „с”, доля которого была более стабильной.

Соотношение концентраций дополнительных хлорофиллов и хлорофилла „а” изменялось в широком диапазоне (табл. 3), хотя около 70 % всех величин как „b”/„а”, так и „с”/„а” не превышали 0.3. Полученные соотношения и доля дополнительных хлорофиллов выше по сравнению с приводимыми в литературе для озерного фитопланктона [8, 12], особенно это относится к величинам „b”/„а”. Постоянное присутствие дополнительных пигментов отражает своеобразие видового состава фитопланктона озер. По данным Корневой (см. ст. наст. сб., с. 65), он характеризуется обилием представителей зеленых водорослей, содержащих хлорофилл „b”, а также золотистых, криптофитовых и диатомовых, содержащих хлорофилл „с”. Известно также, что хлорофилл „b” более устойчив к фотоокислению, чем хлорофилл „а”, и, вероятно, может накапливаться в детрите [19].

В лимнологии хлорофильный показатель используется для характеристики трофической принадлежности водоема. Для этих целей представляют интерес средние за год или вегетационный сезон максимальные (чаще летние) и наиболее часто встречаемые концентрации хлорофилла. Для исследованных озер данные 2-летних наблюдений оказались сходными. В кислых малоцветных озерах Дорожив, Мотыкино и Темном средние за безледный период концентрации составили 1.1–2.2 мкг/л, средние за год – 1.9–3.0, максимальные – 3.0–6.6 (табл. 4) и наиболее часто встречаемые (80 % величин) – ниже 3 мкг/л (рис. 3). Согласно существующим представлениям [4, 26, 39], эти озера олиготрофные. Принадлежность к данному трофическому типу подтверждается и сезонными изменениями хлорофилла, максимальное содержание которого отмечено подо льдом (март 1990 г.). За счет подледного максимума средние за год концентрации здесь выше, чем за период открытой воды, но и те и другие укладываются

Таблица 3
Пигментные характеристики фитопланктона озер (средние величины)

Показатель	Озеро					
	Дорожив	Мотыкино	Темное	Змеиное	Дубровское	Кривое
Хлорофилл „b”/хлорофилл „a” , мкг/мкг	0.27±0.10	0.38±0.10	0.16±0.05	0.22±0.12	0.32±0.14	0.15±0.05
	0.25±0.11	0.21±0.04	0.24±0.12	0.28±0.07	0.20±0.03	0.23±0.07
Хлорофилл „с”/хлорофилл „a” , мкг/мкг	0.60±0.14	0.29±0.09	0.32±0.08	0.19±0.02	0.28±0.08	0.16±0.06
	0.47±0.15	0.20±0.04	0.31±0.11	0.15±0.01	0.22±0.04	0.35±0.11
Феопигменты, % от суммарного содержания с хлорофиллом „a”	64±22	47±12	69±3	45±10	56±12	32±5
	48±2	54±6	75±4	52±12	43±14	36±13
E ₄₈₀ /E ₆₆₄	1.56±0.14	1.85±0.23	1.46±0.18	1.12±0.11	1.51±0.11	1.23±0.35
	1.20±0.14	1.28±0.13	1.38±0.21	0.94±0.06	1.21±0.15	1.14±0.19

Примечание. Над чертой – 1989 г., под чертой – 1990 г.

Таблица 4
Средние и максимальные концентрации хлорофилла „a” в озерах, мкг/л

Озеро	Концентрация			
	максимальная		средняя	
	1989 г.	1990 г.	V–X 1989 г.	IV–IX 1990 г.
Дорожив	2.3	6.6	1.1±0.4	2.1±0.6
Мотыкино	1.7	3.0	1.1±0.3	1.8±0.5
Темное	3.4	5.2	1.0±0.6	2.2±0.9
Дубровское	16.2	11.6	5.4±2.6	5.7±2.0
Змеиное	23.6	12.5	8.1±4.2	5.0±0.6
Кривое	246	37.2	77.3±48.3	28.2±6.0
Хотавец	72.4	60.6	39.9±11.8	33.0±11.8

I–IX 1990 г.
3.0±0.8
1.9±0.3
2.9±0.8
6.1±1.8
5.6±1.5
19.4±6.7
22.7±9.9

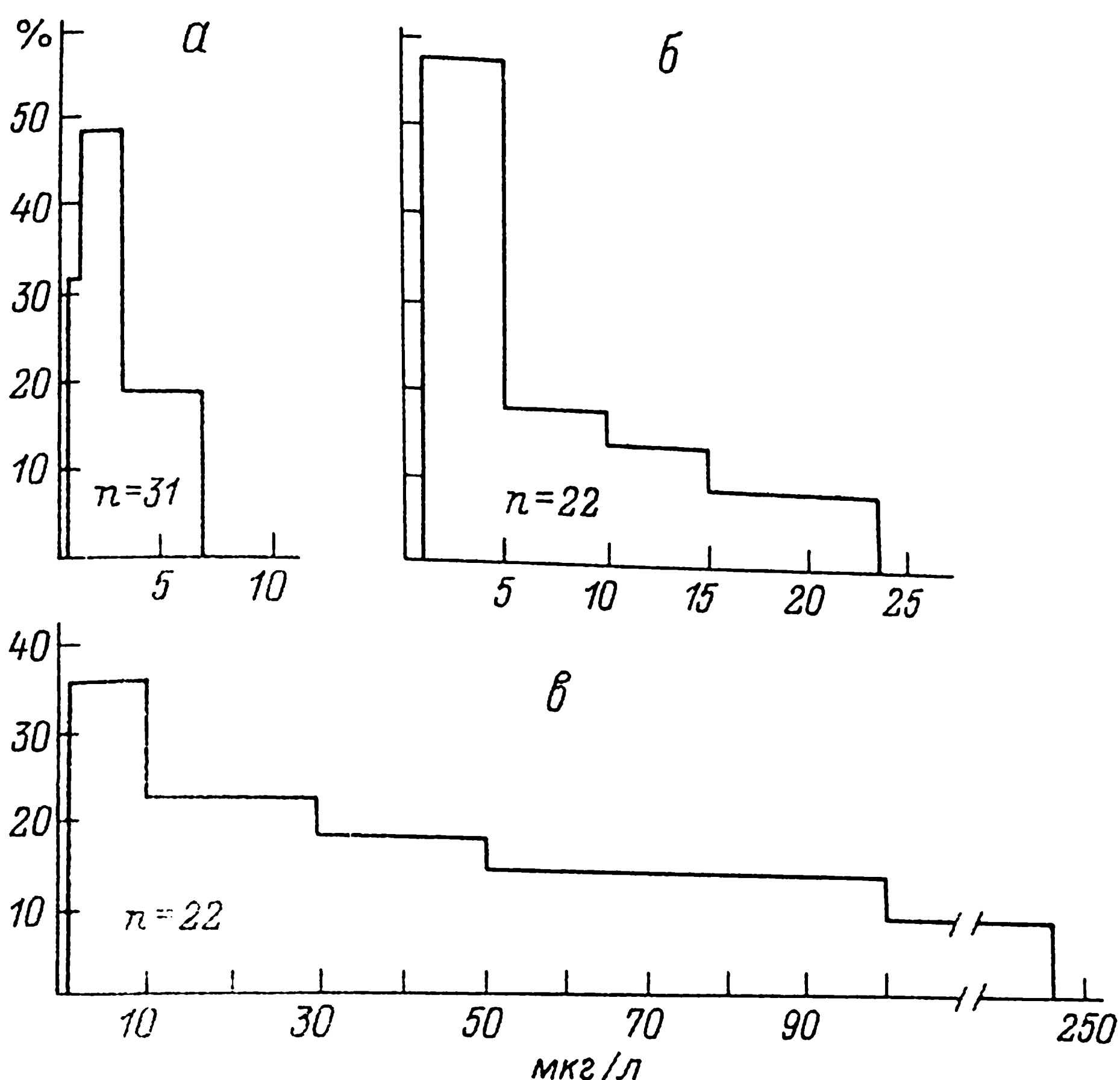


Рис. 3. Частота встречаемости концентраций хлорофилла „а” в озерах.

Группа озер: а -- Мотыкино, Темное, Дорожив; б – Дубровское, Змеиное; в – Кривое, Хотавец. По оси ординат – число наблюдений, % от общего; по оси абсцисс – концентрации хлорофилла, мкг/л.

в пределы, принятые для олиготрофных вод. В кислых цветных озерах Дубровском и Змеином средние концентрации хлорофилла за безледный период обоих лет и за весь 1990 г. составили 5–8 мкг/л, максимальные отмечались или ранней весной (начало мая 1989 г.), или в конце ледостава (март 1990 г.); 59 % полученных величин составили 1–5 мкг/л, а 78 % не превышали 10 мкг/л. Достаточно высокие концентрации в оз. Дубровском наблюдались летом и осенью 1990 г. Уровень содержания хлорофилла в этих озерах характерен для мезотрофных вод [4], но из-за повышенной цветности они попадают в разряд дистрофных [26] или мезотрофных полигумозных [1].

Максимальным содержанием хлорофилла выделяются слабокислые оз. Кривое и нейтральное Хотавец. Средние концентрации пигмента составили за безледный период 1989 и 1990 гг. в первом озере 77 и 28 мкг/л соответственно, во втором – 40 и 33 мкг/л, а за весь 1990 г. – 19 и 23 мкг/л. Зимнее содержание хлорофилла в этих озерах было минимальным, но его высокий уровень отмечался на протяжении большей части безледного периода (рис. 1), поэтому средние за период открытой воды выше среднегодовых. Диапазон наиболее часто встречаемых концентраций в этих озерах четко не выявляется: 36 % всех значений составили 1–10 мкг/л, 58 % не превышали 30, 76 % –

50 мкг/л. Оба озера относятся к эвтрофному типу [4], но для более объективной трофической характеристики их следует назвать эвтрофными полигуמוзными [1].

В исследованных озерах в ощутимых количествах обнаружены продукты распада хлорофилла – феопигменты. Их наибольшее содержание отмечено в кислых водах (табл. 3), более низкое и типичное для нейтральных водоемов [3] – в озерах Кривом и Хотавец. В кислотных озерах хлорофилл был представлен деградированными формами на протяжении всего периода наблюдений (за редкими исключениями), а в оз. Темном – постоянно. В нейтральных озерах повышенное количество феопигментов наблюдалось только подо льдом и ранней весной, в остальное время оно не превышало 30 %.

Пути образования феопигментов различны. Их источником могут служить жизнеспособные и разрушенные клетки водорослей, фекалии зоопланктона, детрит, а феофитинизация хлорофилла может происходить за счет фотоокисления, действия кислот и фермента хлорофиллазы [3]. Повышенное содержание феопигментов обычно отмечается в мелководных и перемешиваемых водоемах, а также на фоне сезонной депрессии фитопланктона при снижении концентраций основного пигмента, эти периоды часто совпадают с пиками развития зоопланктона [9]. Именно за счет подкисления пищевого комка в кишечнике животных образуются феопроизводные хлорофилла. В этой связи можно предположить, что кислая среда и служит одной из причин их повышенного содержания в исследованных озерах. В литературе приводятся данные о деградации хлорофилла в культуре водорослей (вид не указан) при pH среды 3.75–4.5 [38]. В собственной практике автора был случай отбора проб воды из нейтрального водоема в посуду, не отмытую от кислого фиксатора. В результате отмечалась полная феофитинизация хлорофилла при достаточно высоких (более 10 мкг/л) его концентрациях. В то же время в литературе есть сведения о том, что кислая реакция внешней среды не изменяет pH внутри клетки [10]. Если же ее сдвиг все-таки происходит, то первоначальная величина восстанавливается довольно быстро [17].

В каждом из озер отмечались тесная связь между концентрациями феопигментов и хлорофилла и ее полное отсутствие между феопигментами и численностью фитофагов-фильтраторов (табл. 1). Влияние активной реакции среды на относительное содержание феопигментов прослеживалось только в оз. Хотавец, где диапазон изменений pH по 2-летним данным составил 2.5 единицы. В остальных озерах при незначительных (в пределах 1) колебаниях pH корреляция отсутствовала, в оз. Кривом она была слабой. Действие 2 последних факторов можно проследить по средним за 1989 и 1990 годы показателям (рис. 4). Среднее относительное содержание феопигментов тесно коррелирует с pH среды и численностью растительноядного зоопланктона. Увеличение содержания феопигментов происходит по мере сдвига pH в кислую сторону, а также с ростом численности. Последнее соблюдается только для 6 озер (из расчетов исключено

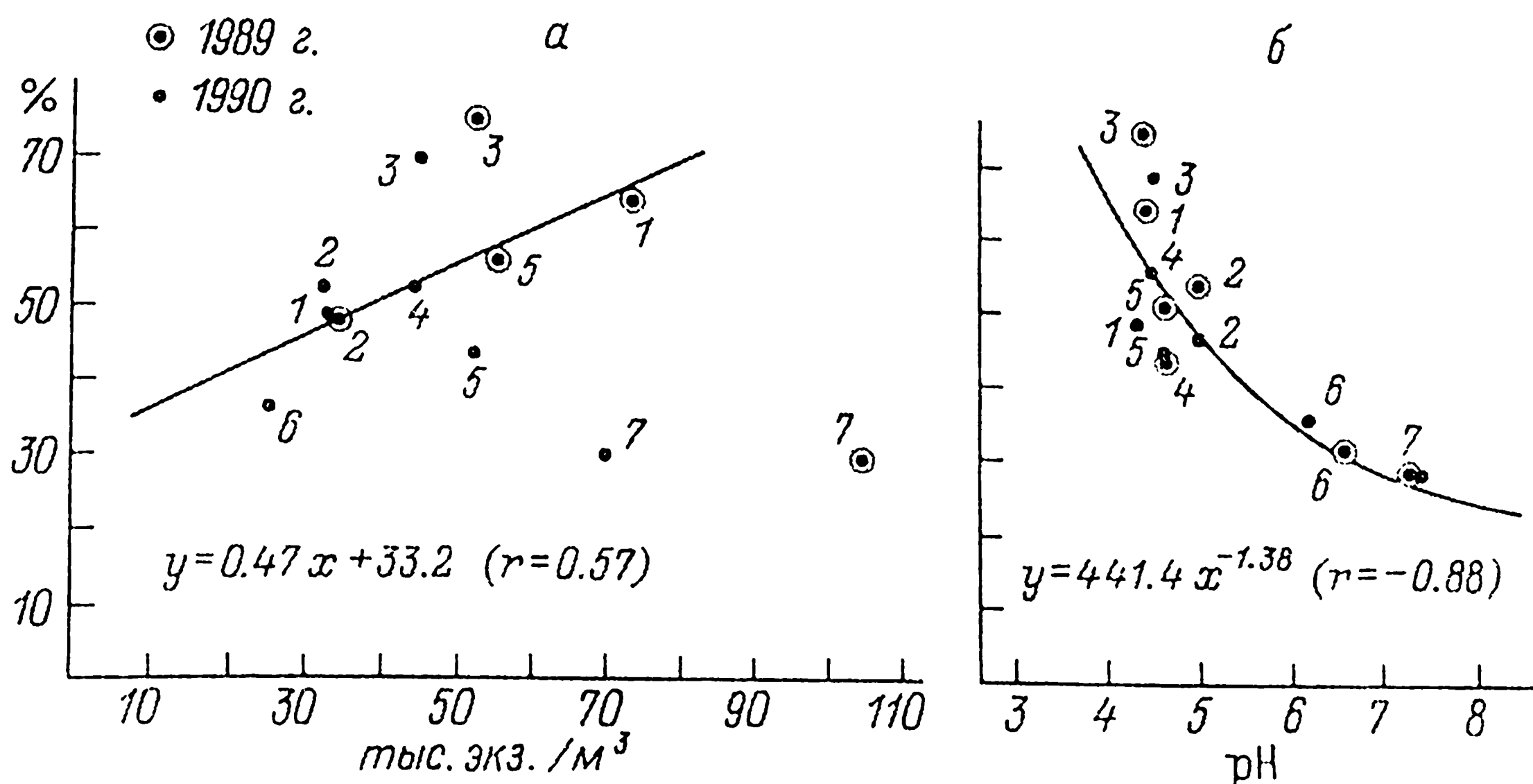


Рис. 4. Зависимость относительного содержания феопигментов от численности фитофагов-фильтраторов (а) и pH воды (б).

По оси ординат — % феопигментов от суммарного содержания с хлорофиллом „а”; по оси абсцисс — численность фитофагов, тыс. экз./мг (а) и pH воды (б). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

нейтральное оз. Хотавец). Из всего сказанного следует, что однозначно объяснить повышенное присутствие феопроизводных хлорофилла в исследованных озерах сложно. Вероятно, все перечисленные факторы играют при этом определенную роль.

Содержание растительных каротиноидов было соизмеримо с хлорофиллом „а” и составило 0.7–3.4 мкSPU/л в кислых световодных озерах, 1.8–27 мкSPU/л — в кислых темноводных и 2.8–116 мкSPU/л — в нейтральных (рис. 1). При этом во всех озерах желтые пигменты присутствовали в большем количестве, чем зеленые. Отношение их концентраций, а также оптических плотностей в максимумах поглощения (E_{480}/E_{664}) в большинстве случаев превосходило 1 (табл. 3). Сезонные изменения желтых и зеленых пигментов происходили синхронно во всех полигумозных озерах при высоких коэффициентах парной корреляции (0.92–0.99). В световодных связь между ними была менее тесной: в озерах Темном и Дорожив коэффициенты корреляции снижались до 0.82 и 0.85, а в оз. Мотыкино — до 0.48.

Количественное соотношение желтых и зеленых пигментов обычно рассматривают как характеристику физиологического состояния фитопланктона, считая признаком его неблагополучия преобладание каротиноидов над хлорофиллом [16]. В работе Боковой [2] именно в этом смысле употребляется термин „водоемы каротиноидного типа” по отношению к водоемам, в которых содержание желтых пигментов выше, чем зеленых. В этот разряд попадают озера Дарвинского заповедника. Однако интерпретировать изменения пигментного отношения достаточно сложно. Во-первых, водоросли различных отделов характеризуются специфическим составом желтых пигментов, которые не имеют такого выраженного максимума поглощения, как

хлорофилл „а”, и не все поглощают световую энергию при длине волны 480 нм или близкой к ней [19]. Во-вторых, пигментный состав водорослей в значительной степени зависит от световых условий и обеспеченности клеток минеральным питанием. Более лабильные зеленые пигменты в первую очередь подвергаются фотоокислению при избыточной энергии ФАР и ультрафиолета [30], величины пигментного отношения при этом возрастают. Это же происходит и в условиях биогенного, в первую очередь – азотного, лимитирования [16]. Каротиноиды содержатся и в организмах водных животных, которые не синтезируют их заново, а получают по пищевым цепям. С экологических позиций соотношение между желтыми и зелеными пигментами рассматривается как показатель отношения гетеротрофного метаболизма сообщества к автотрофному [29]. Хлорофилл доминирует над каротиноидами, когда фотосинтез превышает дыхание. Для планктонного сообщества и культур водорослей это было продемонстрировано Маргалефом (цит. по: [29]).

В исследованных озерах преобладание каротиноидов над хлорофиллом соответствует отрицательному балансу органического вещества в водной толще, что будет рассмотрено нами ниже. Свето-защитную функцию каротиноидов можно проследить на примере светловодных озер Дорожив, Мотыкино и Темного. Отношение E_{480}/E_{664} здесь возросло в период открытой воды, когда в водоем поступает значительное количество лучистой энергии, в том числе синей и ультрафиолетовой части спектра, являющейся наиболее энергоемкой и способствующей фотоокислению хлорофилла [30]. В окрашенных водах энергия этой части спектра перехватывается гуминовыми веществами и не оказывает такого воздействия на хлорофилл [1]. По наблюдениям 1990 г. отношение E_{480}/E_{664} в весенне-летний период снижалось по сравнению с зимним, но не во всех гумифицированных озерах, а лишь в Змеином и Кривом. В остальных, по-видимому, более существенную роль играл состав фитопланктона.

Оценить обеспеченность водорослей минеральным питанием достаточно сложно, поскольку круговорот основных биогенных элементов азота и фосфора как в кислой среде, так и в окрашенных водах имеет свои особенности. В лимнологических исследованиях традиционно анализируется взаимосвязь между содержанием хлорофилла (как показателем биомассы) и общего фосфора [15, 33], реже – хлорофилла и общего азота [21]. В воде исследуемых озер отмечено высокое содержание основных биогенных элементов. По средним за 1990 г. концентрациям общего фосфора (табл. 5) все ацидные озера и оз. Хотавец можно было бы отнести к мезотрофному (согласно Волленвейдеру [39]) или мезо-эвтрофному (согласно Ликензу [26]) типу, а оз. Кривое – к эвтрофному. По содержанию общего азота кислые светловодные озера попадают в разряд олиготрофных, кислые темно-водные – мезотрофных, олигоацидное и нейтральное – эвтрофных, что совпадает с оценкой их трофического статуса по содержанию хлорофилла (см. выше).

Таблица 5

Содержание основных биогенных веществ и рассчитанные по ним концентрации хлорофилла в 1990 г.

Озеро	$N_{\text{общ}},$ мг/л ¹	$P_{\text{общ}},$ мкг/л ¹	$N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$	Хлорофилл, мкг/л	
				рассчитан- ный по $N_{\text{общ}}$ [21]	рассчитан- ный по $P_{\text{общ}}$ [15]
Дорожив	$\frac{0.18-0.80}{0.34}$	$\frac{15-98}{38}$	$\frac{2-20}{12}$	8.3	14.1
Мотыкино	$\frac{0.26-0.90}{0.49}$	$\frac{25-93}{59}$	$\frac{3-36}{12}$	11.3	26.8
Темное	$\frac{0.31-0.48}{0.39}$	$\frac{17-83}{33}$	$\frac{4-22}{16}$	9.3	11.5
Дубровское	$\frac{0.44-1.44}{0.77}$	$\frac{13-86}{49}$	$\frac{5-45}{21}$	16.4	20.4
Змеиное	$\frac{0.44-1.30}{0.71}$	$\frac{19-75}{33}$	$\frac{17-33}{24}$	15.4	11.5
Кривое	$\frac{0.77-1.50}{1.14}$	$\frac{68-169}{94}$	$\frac{8-22}{13}$	22.8	52.6
Хотавец	$\frac{0.98-2.16}{1.62}$	$\frac{33-101}{69}$	$\frac{12-49}{26}$	30.5	33.6

Примечание. ¹Данные статьи настоящего сборника (см. с. 31).

В каждом отдельном озере отсутствовала корреляция между содержанием хлорофилла и общего фосфора, а для хлорофилла и общего азота она отмечена только в 2 самых крупных озерах Дорожив и Хотавец (табл. 1). Отсутствие непосредственной связи между этими показателями наблюдается часто и объясняется рядом причин, в том числе – взаимоисключающих. Так, это может свидетельствовать о том, что биогены не лимитируют развитие водорослей или что их недостаток „маскируется” действием других факторов, например, световым, кислотным или прессом зоопланктона.

Ориентировочную оценку биогенного лимитирования развития водорослей можно получить по соотношению концентраций общего азота и общего фосфора в воде ($N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$). Считается, что при $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ ниже 10–12 водоросли испытывают недостаток азота, а при $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ выше 15–17 – недостаток фосфора [13, 33]. При промежуточных значениях, близких к соотношению элементов в клетке [20], лимитирующий эффект отсутствует.

Соотношение $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ во всех исследованных озерах изменялось в широком диапазоне (табл. 5). На основании этих данных можно предположить, что азот лимитирует развитие фитопланктона в озерах Дорожив, Дубровском и Темном в июне, в оз. Кривом – в апреле и июле, в оз. Мотыкино – большую часть года. Соотношение $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ во всех этих случаях было ниже 10. Фосфор выступал

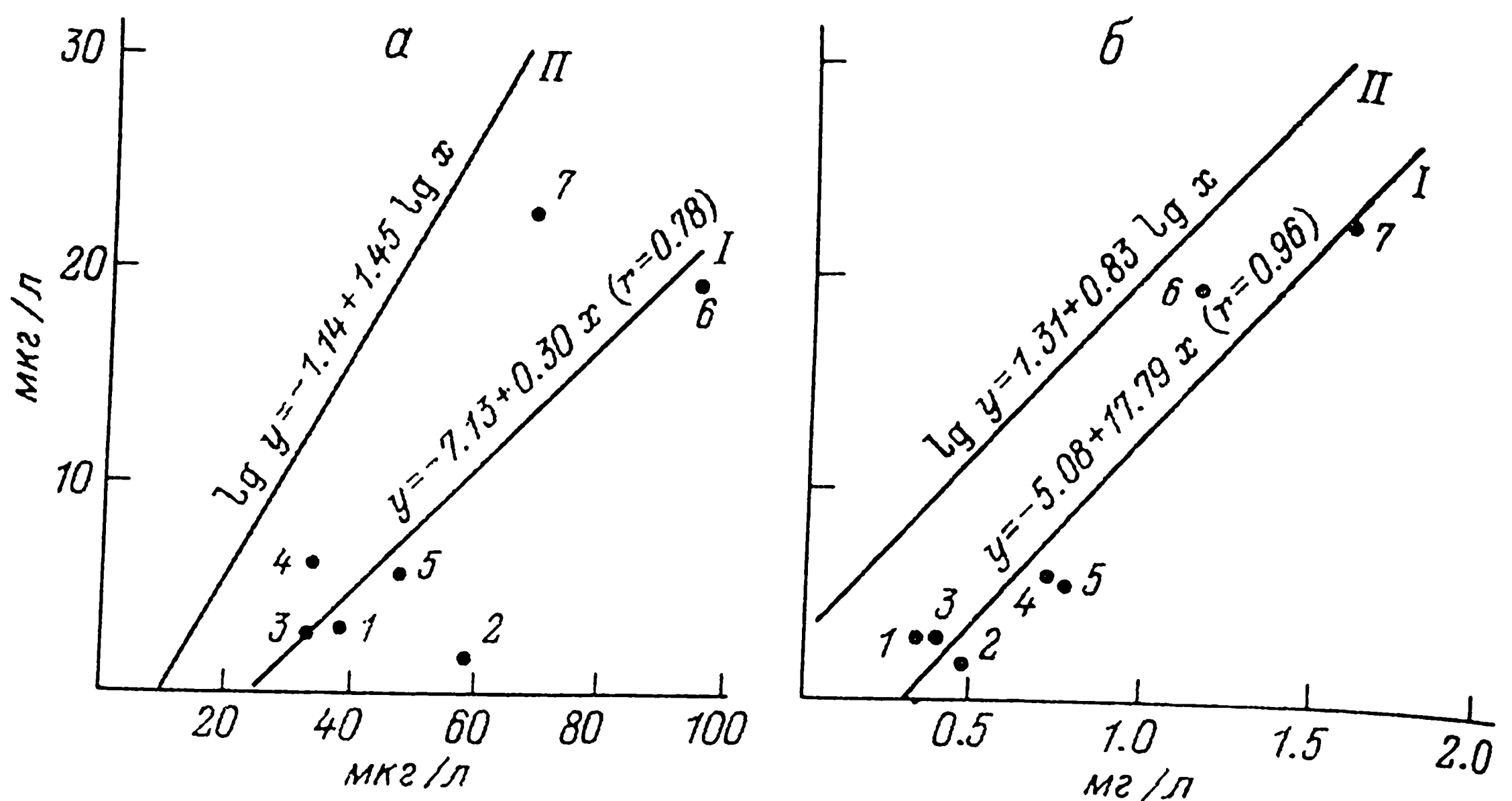


Рис. 5. Зависимость содержания хлорофилла „а” от содержания общего фосфора (а) и общего азота (б).

По оси ординат — концентрация хлорофилла (мкг/л), по оси абсцисс — концентрации общего фосфора (мкг/л) и общего азота (мг/л). I — уравнение регрессии, полученное по нашим данным; II — уравнения Дилона—Риглера (а) и Хойера—Джонса (б). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

в роли лимитирующего фактора зимой во всех озерах, весной (апрель) в озерах Дубровском, Мотыкино и Темном, летом (июнь, июль) в Дубровском и Кривом, осенью (сентябрь) — в Дубровском и Темном. В оз. Змеином в течение всего года соотношение $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ было выше 17, т. е. развитие водорослей лимитировалось фосфором, то же наблюдалось в оз. Хотавец (за исключением марта). Смена лимитирующего биогенного элемента в течение года часто отмечается в водоеме. Это доказывается не только величинами соотношений $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$, но и опытами с биогенными добавками [7].

Нами получена тесная корреляция между средними для озер значениями содержания хлорофилла, общего азота и общего фосфора (рис. 5). Но при этом обе линии регрессии проходят ниже, чем приведенные в литературе для нейтральных озер [15, 21], а угол наклона графика зависимости „хлорофилл—общий фосфор” значительно меньше, чем у линии регрессии Дилона—Риглера. По-видимому, имеющийся в озерах запас биогенных веществ (не только фосфора, но и азота) может обеспечить более высокий уровень развития фитопланктона. Среднегодовые концентрации хлорофилла, рассчитанные по содержанию общего фосфора (по уравнению Дилона—Риглера [15]) и общего азота (по уравнению Хойера—Джонса [21]) (табл. 5) значительно превышают фактически наблюдаемые в каждом озере. Все это соответствует представлениям о том, что в кислой среде, а также при высоком содержании гуминовых веществ снижается количество доступного для водорослей фосфора за счет связывания его в первом случае алюминием, во втором — железом [1, 11]. Отсюда следует, что

фитопланктон темноводных закисленных озер должен испытывать наибольший дефицит фосфора. Если ориентироваться на соотношение $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ в воде, то максимальные его значения, свидетельствующие о фосфорном лимитировании фитопланктона, получены именно в окрашенных водах, при этом не только в кислых озерах Дубровском и Змеином, но и нейтральном оз. Хотавец (табл. 5).

Особенности круговорота азота в кислой среде заключаются в угнетении процессов нитрификации, поэтому содержание аммонийной формы преобладает над нитратной [11]. Однако это не должно угнетать развитие водорослей, так как потребности в аммонийном азоте гораздо ниже, чем в нитратном [6], поскольку восстановленная форма является более энергетически выгодной и более доступной для клеток [20].

Для характеристики зависимости развития фитопланктона от содержания биогенов можно использовать так называемый „отклик” (термин взят из работы Винберга [5]) на азот и фосфор. В озерах Дарвинского заповедника количество хлорофилла на единицу содержания общего фосфора ($Хл/P_{\text{общ}}$) возрастало от бесцветных к окрашенным (табл. 6). Различий этого показателя для кислых и нейтральных гумифицированных вод не обнаружено. „Отклик” на азот $Хл/N_{\text{общ}}$ также возрастал от светловодных озер к окрашенным. В сопредельном с территорией заповедника Моложском плесе Рыбинского водохранилища, по нашим данным, средние величины $Хл/P_{\text{общ}}$ (0.12–0.22 мкг/мкг) занимали промежуточное положение по отношению к полученным в светловодных и окрашенных водах озер; величины $Хл/N_{\text{общ}}$ (10–13 мкг/мг) совпадали с наблюдаемыми в цветных водах. В Рыбинском водохранилище, по нашим предыдущим наблюдениям, отмечено увеличение обоих показателей с возрастанием трофности, оцениваемой по содержанию хлорофилла. Вероятно, эта тенденция сохраняется и в озерах Дарвинского заповедника, поскольку в них также прослеживается тесная связь обеих характеристик с концентрациями хлорофилла (табл. 7). При этом угловой коэффициент в уравнении, полученном для „отклика” на фосфор в озерах Кривом и Хотавец, практически такой же, как в Моложском плесе, а для „отклика” на азот он несколько ниже по сравнению с водохранилищем. Угловые коэффициенты в уравнениях, полученных для кислых озер, значительно выше, чем для нейтральных. Это, по-видимому, также может свидетельствовать об ограниченной обеспеченности водорослей минеральным питанием в условиях ацидификации.

„Отклики” фитопланктона на азот и фосфор по-разному реагируют на соотношение $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$. При азотном лимитировании ($N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ ниже 10) в кислых озерах оба „отклика” минимальны. Они достоверно отличаются от величин, полученных при более высоких (выше 10) соотношениях $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$, а также от „отклика” в нейтральных озерах во всем диапазоне $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$ (табл. 8). В кислых озерах оба „отклика” постоянно ниже, чем в нейтральных, и эти различия достоверны. В самих нейтральных озерах оба „отклика”

Таблица 6

„Отклики” фитопланктона озер на азот (Хл/Ν_{общ}) и фосфор (Хл/Ρ_{общ})

Показатель	Озеро						
	Дорожив	Мотыкино	Темное	Дубровское	Змеиное	Кривое	Хотавец
Хл/Ν _{общ} , мкг/мг	$\frac{2-12}{8.5 \pm 1.4}$	$\frac{1-7}{3.5 \pm 0.9}$	$\frac{2-14}{7.4 \pm 1.9}$	$\frac{1-18}{9.0 \pm 2.7}$	$\frac{2-23}{9.4 \pm 3.0}$	$\frac{1-29}{16.8 \pm 5.3}$	$\frac{2-28}{12.1 \pm 4.7}$
Хл/Ρ _{общ} , мкг/мкг	$\frac{0.004-0.17}{0.11 \pm 0.02}$	$\frac{0.007-0.07}{0.04 \pm 0.01}$	$\frac{0.01-0.28}{0.13 \pm 0.04}$	$\frac{0.01-0.36}{0.18 \pm 0.06}$	$\frac{0.03-0.60}{0.24 \pm 0.08}$	$\frac{0.01-0.47}{0.21 \pm 0.08}$	$\frac{0.02-0.89}{0.32 \pm 0.14}$

Таблица 7

Зависимость „откликов” фитопланктона от содержания хлорофилла

Водоем	„Отклики” на азот		„Отклики” на фосфор	
	уравнение регрессии	r	уравнение регрессии	r
Дорожив, Мотыкино, Темное	$y = 3.05 + 1.41x$	0.55	$y = 0.004 + 0.035x$	0.77
Дубровское, Змеиное	$y = 0.40 + 1.50x$	0.88	$y = 0.028 + 0.031x$	0.71
Кривое, Хотавец	$y = 2.90 + 0.55x$	0.91	$y = -0.006 + 0.013x$	0.94
Рыбинское водохранилище (Моложский плес)	$y = 4.15 + 0.70x$	0.94	$y = 0.040 + 0.012x$	0.97

Таблица 8

Величины „откликов” фитопланктона на азот (мкг/мг) и фосфор (мкг/мкг) при различной обеспеченности водорослей биогенным питанием

Тип озера	$N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$		
	< 10	10–15	> 15
„Отклик” на азот			
Ацидные	$\frac{1-7}{3.3 \pm 0.8}$	$\frac{3-13}{8.8 \pm 1.3}$	$\frac{1-23}{8.9 \pm 1.6}$
Нейтральные	$\frac{12-29}{20.5 \pm 8.5}$	$\frac{2-29}{11.6 \pm 8.8}$	$\frac{1-28}{14.0 \pm 4.6}$
„Отклик” на фосфор			
Ацидные	$\frac{0.004-0.14}{0.04 \pm 0.02}$	$\frac{0.04-0.16}{0.11 \pm 0.02}$	$\frac{0.03-0.60}{0.21 \pm 0.04}$
Нейтральные	$\frac{0.11-0.22}{0.16 \pm 0.06}$	$\frac{0.02-0.38}{0.15 \pm 0.12}$	$\frac{0.01-0.89}{0.34 \pm 0.12}$

достоверно не различаются во всем диапазоне соотношений $N_{\text{общ}} : P_{\text{общ}}$. На этом основании можно предположить, что в условиях закисления, когда количество доступного для фитопланктона фосфора ограничено, именно азот оказывает регулирующее влияние на обеспеченность клеток биогенным питанием.

Опыты по определению фотосинтеза показали его низкую интенсивность в светловодном ацидном оз. Мотыкино (табл. 9), где в мае и июне фотосинтез не улавливался. Деструкция органического вещества была заметно выше продукции (май, июнь, июль) или соизмерима с ней (конец июля) и в целом возрастала в летний период. В оз. Дубровском фотосинтез также был крайне низким в мае и июне, во 2-й половине лета он возрастал. Деструкция не улавливалась в мае, но затем, по мере прогревания озера, увеличивалась. В нейтральных озерах продуцирование и окисление органического вещества шло весьма интенсивно, а низкая величина, полученная в конце июля в оз. Кривом, возможно, обусловлена тем, что измерение фотосинтеза проводилось не в максимуме его вертикального профиля. Деструкция достигала высоких величин. В целом представленные в табл. 10 данные по интенсивности фотосинтеза соответствуют трофической характеристике озер, полученной по содержанию хлорофилла.

Анализ литературы показал, что единого мнения о влиянии ацидификации на фотосинтез не существует. При экспериментальном подкислении небольшого озера снижения фотосинтеза не было отмечено [34], поэтому возникло предположение, что ацидификация сама по себе не оказывает угнетающего воздействия на процессы фотосинтеза, но может влиять на них опосредованно. В условиях закисления фотосинтез может быть ограничен слабым развитием фитопланк-

Таблица 9

Фотосинтез и деструкция органического вещества в 1989 г.
(мг O_2 /(л·сут))*

Озеро	Дата	Глубина, м	Фотосинтез	Деструкция
Мотыкино	16–17 V	0.25	–0.06	0.04
	16–17 V	0.5	0.02	0.16
	12–13 VI	Поверхность	–0.04	0.27
	12–13 VI	0.3	–0.18	0.29
	10–11 VII	Поверхность	0.13	0.72
	10–11 VII	0.3	0.29	0.39
	31 VII–1 VIII	0.25	0.38	0.34
Дубровское	16–17 V	0.25	–0.03	–0.06
	16–17 V	0.5	–0.16	–0.15
	12–13 VI	Поверхность	–0.11	0.24
	12–13 VI	0.3	0.08	0.59
	10–11 VII	Поверхность	0.07	0.31
	10–11 VII	0.3	0.54	0.65
	31 VII–1 VIII	0.25	0.48	0.24
Кривое	27–28 V	Поверхность	1.68	1.36
	27–28 V	0.3	0.61	1.39
	15–16 VI	Поверхность	0.97	1.45
	15–16 VI	0.3	0.04	1.42
	13–14 VII	Поверхность	1.40	1.71
	13–14 VII	0.3	1.01	1.17
	31 VII–1 VIII	0.25	0.10	0.54
Хотавец	27–28 V	Поверхность	2.1	1.32
	27–28 V	0.3	0.92	0.53
	15–16 VI	Поверхность	2.32	0.96
	15–16 VI	0.3	0.65	0.71
	13–14 VII	Поверхность	4.06	1.77
	13–14 VII	0.3	5.79	2.18
	31 VII–1 VIII	0.25	2.01	1.68

Примечание. *Измерения фотосинтеза и деструкции выполнены В. И. Лазаревой.

тона, дефицитом бикарбонатов, свободной углекислоты и доступного фосфора, а также увеличением токсичности тяжелых металлов [23, 25, 37]. В гумифицированных водах низкие pH еще в большей степени усугубляют недостаток неорганического углерода [1, 11]. Вместе с тем в озерах с pH 4.7 фотосинтез был ниже, чем при pH 5.5–6.5 [25], и в литературе описан механизм блокирования фотосинтетических реакций уже на начальных этапах карбоксилирования за счет замещения CO_2 сульфат-ионом [38].

Деструкция представлена отнюдь не низкими величинами даже в кислотных озерах. По-видимому, несмотря на слабый фотосинтез, в них присутствует достаточное количество органического вещества, доступного для микроорганизмов. В нейтральных водах этот запас пополняется за счет интенсивно идущих автотрофных процессов.

Таблица 10
Первичная продукция (ΣA) и деструкция (ΣR) органического вещества
(г $O_2/(m^2 \cdot сут)$) и соотношение интегральной первичной продукции
и фотосинтеза в 1989 г.

Озеро	Дата	ΣA	ΣR	$\Sigma A/\Sigma R$	$A/A_{\text{макс}}$
Мотыкино	16–17 V	0.038	0.25	0.11	1.40
	12–13 VI	—	0.70	—	—
	10–11 VII	0.51	1.39	0.37	1.76
	31 VII–1 VIII	0.67	0.85	0.79	1.76
	Среднее	0.30	0.80	0.38	1.64
Дубровское	16–17 V	Не улавливается			
	12–13 VI	0.035	0.54	0.06	0.44
	10–11 VII	0.27	0.62	0.44	0.50
	31 VII–1 VIII	0.25	0.31	0.81	0.52
	Среднее	0.14	0.37	0.38	0.49
Кривое	27–28 V	0.55	1.38	0.40	0.33
	15–16 VI	0.19	1.44	0.13	0.20
	1–14 VII	0.67	1.44	0.46	0.48
	31 VII–1 VIII	0.062	0.54	0.11	0.62
	Среднее	0.37	1.20	0.31	0.41
Хотавец	27–28 V	1.02	1.39	0.73	0.48
	15–16 VI	0.82	1.35	0.66	0.35
	13–14 VII	5.27	2.96	1.78	0.91
	31 VII–1 VIII	1.86	2.52	0.67	0.84

Для характеристики биотического баланса в водной толще расчеты интегральной первичной продукции и деструкции были выполнены для эвфотной зоны, так как по данным 1990 г. в окрашенных озерах на глубинах более 1 м содержание растворенного кислорода снижается. В светловодном оз. Мотыкино эвфотная зона охватывала всю водную толщу, за ее гипотетическую нижнюю границу (глубину, где фотосинтез не улавливается, а количество проникающей в воду солнечной энергии снижается до 1 % от поступающей на поверхность) принимали величину утроенной прозрачности. В полигумозных озерах, по данным Берджа и Джеди (цит. по: [1]), при цветности 123 град на глубину 1 м проникает 4 % лучистой энергии, а при цветности 200–300 град – 1 %. Исходя из этого эвфотную зону в озерах Дубровском и Кривом мы ограничили глубиной 1 м, а в оз. Хотавец – 1.5 м (определено графически).

Интегральная первичная продукция в оз. Мотыкино (ΣA) была выше, чем в оз. Дубровском и соизмерима со средней величиной в оз. Кривом (табл. 10). Максимальная первичная продукция получена в оз. Хотавец. Количество органического вещества, создаваемого в водной толще за счет фотосинтеза, и его соотношение с масштабом

окислительных процессов служат важной экологической характеристикой водоема. Величина интегральной первичной продукции зависит не только от обилия фитопланктона и его ассимиляционной активности, но в значительной степени — от оптических свойств воды, определяющих глубину распространения фотосинтеза. Все это и повлияло на величины первичной продукции в исследуемых озерах. Так, в светловодном оптически глубоком оз. Мотыкино величина ΣA сравнительно высока при минимальном для 4 озер содержании хлорофилла. Это обусловлено распространением фотосинтеза на всю водную толщу за счет благоприятных световых условий. В полигуменных озерах, напротив, получены низкие величины ΣA . Несмотря на более высокое содержание хлорофилла, присутствие большого количества оптически активных гуминовых веществ ограничивает поступление световой энергии в толщу озер. Характеристикой световых условий в водоеме может быть отношение интегральной первичной продукции к максимальному фотосинтезу. В светловодном оз. Мотыкино оно гораздо выше по сравнению с окрашенными озерами (табл. 10).

Деструкция органического вещества в столбе воды (ΣR) значительно превышала первичную продукцию даже при расчетах на глубину трофогенного слоя. По-видимому, биотический баланс еще в большей степени мог быть смещен в сторону деструкционных процессов при точном определении нижней границы аэробной зоны. Отрицательный баланс органического вещества свидетельствует о гетеротрофной направленности функционирования планктонного сообщества исследованных озер. Лишь в оз. Хотавец в середине июля отмечалась автотрофная стадия ($\Sigma A/\Sigma R$ выше 1).

Считается, что превышение деструкции над первичной продукцией в толще воды в среднем за год или вегетационный сезон ($\Sigma A/\Sigma R$ ниже 1) типично для олиготрофных вод или тех водоемов, в которых велико участие аллохтонного органического вещества в биотических процессах [3]. В высокопродуктивных водах это соотношение обычно близко к 1 или выше. Вероятно, в озерах Дарвинского заповедника фотосинтезу фитопланктона принадлежит незначительная роль в создании общего пула органического вещества, который формируется за счет других источников: остатков высшей водной растительности и сфагноума, листового опада, поступлений с поверхностным притоком.

Проведенные исследования дают возможность проследить действие низких рН на продукционные характеристики фитопланктона. Однако несмотря на то что с величинами рН в озерах Дарвинского заповедника связано содержание хлорофилла, влияние закисления на функционирование фитопланктона тесно переплетается с влиянием гуминовых веществ.

В группе озер с одинаково низкими рН среды (4–4.5), но различающимися по цветности, светловодные относятся к типично олиготрофным с соответствующими этому типу концентрациями общего

азота и хлорофилла и величинами фотосинтеза. Применительно к характеристике этих озер справедливо мнение, что влияние закисления трудно отличить от олиготрофии [24]. Действительно, кислотные озера по содержанию хлорофилла чаще относятся к олиготрофным или ультраолиготрофным [14, 25, 32], хотя среди них встречаются и эвтрофные с соответствующими концентрациями хлорофилла, биогенов и первичной продукцией [36]. Специфическое действие закисления должно проявляться в ограничении количества доступного для фитопланктона фосфора (несмотря на достаточно высокое его содержание) и свободной углекислоты [1, 11].

В высокоцветных кислотных озерах возрастает количество общего азота, хлорофилла и интенсивность фотосинтеза, которые становятся типичными для мезотрофных вод. Считается, что гуминовые вещества „смягчают” влияние низких рН и вместе с тем, подобно гиббереллинам, стимулируют развитие водорослей [11, 18]. Содержание доступного фосфора и неорганического углерода в этих озерах снижается как за счет кислой реакции среды, так и за счет присутствия гуминовых веществ. Специфическое действие последних заключается в ухудшении подводного светового режима. В результате резко снижается общее количество органического вещества, создаваемого в водной толще. Это наглядно прослеживается при сравнении величин интегральной первичной продукции в озерах Мотыкино и Дубровском. Нейтральные озера характеризуются самым высоким содержанием общего азота, обилием фитопланктона и его максимальным фотосинтезом. Однако и здесь суммарная первичная продукция относительно невелика, что является следствием небольшой толщины фотосинтезирующего слоя в высокоцветных водах. Соотношение первичной продукции и деструкции под 1 м² во всех озерах свидетельствует о преобладании гетеротрофных процессов над автотрофными.

В отношении физиологического действия низких рН на клетки водорослей еще в обзоре Успенского [10] отмечается, что наружная реакция среды мало влияет на внутреннюю. В более поздних работах (цит. по: [17]), выполненных, правда, на рыбах, показано, что влияние низких рН на клетку осуществляется как опосредованно через повышение растворимости ионов металлов, так и непосредственно за счет проникновения в клетку ионов водорода и включения их в биохимические процессы. Об активации металлов в кислой среде говорится и в обзоре Стокс [37], в котором рассматривается влияние ацидификации на продукцию водных растительных сообществ. В экспериментах с эвгленой показано, что, если поместить водоросли в среду с рН 2.4, внутриклеточная реакция снижается с 6.0 до 5.0, но ее исходное значение восстанавливается довольно быстро, когда подкисление производится серной или соляной кислотой, и остается пониженным в опытах с азотной кислотой [17].

Этими же авторами установлено, что в кислой среде изменяется проницаемость клеточных мембран, в результате чего происходит потеря кальция. Последнее, вероятно, принципиально важно для

организмов, обитающих в условиях ацидификации (т. е. в водах не карбонатно-кальциевого, а сульфатного типа) и вынужденных запасать кальций, например, в виде гипсовых включений, наблюдаемых у „болотных” десмидиевых водорослей [10]. Именно в сочетании с кальцием фосфорные добавки наиболее интенсивно стимулировали развитие фитопланктона лесных ламб Карелии с высокой цветностью и пониженными значениями рН воды [11].

Проведенные исследования не дают однозначного представления о типологии озер Дарвинского заповедника. Оценки их трофической принадлежности совпадают при использовании таких показателей, как содержание общего азота, хлорофилла „а” и интенсивности фотосинтеза. Содержание общего фосфора предполагает более высокий трофический статус, а интегральная первичная продукция и ее соотношение с деструкцией органического вещества в водной толще — напротив, более низкий. Очевидно, что данные озера нельзя отнести к строго определенному трофическому типу, а для их объективной характеристики следует использовать комплекс экологических показателей. Подобное заключение само по себе не ново. В статье Андрониковой [1] отмечается, что озер, относящихся к определенному трофическому типу, мало. В этой же статье приводится ссылка на публикацию Н. К. Дексбаха, относящуюся к 1928 г., где говорится, что „подавляющее большинство озер можно рассматривать как находящиеся в переходной стадии между типами, а целый ряд мелких, но обширных водоемов не находит себе места в типологической системе”.

Результаты наших исследований позволили проанализировать особенности функционирования фитопланктона в условиях закисления, дополняя таким образом сведения о водоемах, где продукционные процессы протекают в экстремальных внешних условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андроникова И. Н. Биологические черты гумифицированных озер умеренной зоны СССР // Вопросы современной лимнологии. Л., 1973.
2. Бокова И. К. Пигментные характеристики фитопланктона водоемов бассейна оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988.
3. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
4. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
5. Винберг Г. Г. Сравнительно-биологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах. Л., 1986.
6. Гусева К. А. „Цветение” воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1952. Т. 4.
7. Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
8. Ермолаев В. И. Фитопланктон водоемов бассейна озера Сартлан. Новосибирск, 1989.

9. **Пырина И. Л., Минеева Н. М.** Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
10. **Успенский Е. Е.** Железо как фактор распределения водорослей. М., 1925.
11. **Харкевич Н. С.** Материалы по малым лесным ламбам Карелии // Матер. по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск, 1960.
12. **Экосистема озера Плещеево.** Л., 1989.
13. **Claesson A.** Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients. Uppsala, 1978.
14. **Crisman T. L., Schulze R. L., Brezonik P. L., Bloom S. A.** Acid precipitation: the biotic response in Florida lakes // Ecological impact of acid precipitation. Proceeding of an International Conference. Sandefjord, Norway. March 11-14 1980. Oslo, 1980.
15. **Dillon P. J., Rigler F. H.** The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // Limnol. and Oceanogr. 1974. Vol. 19, N 5.
16. **Foy R. H.** A comparison of chlorophyll „a” and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // Freshwater Biol. 1987. N 17.
17. **Gottlieb C. O., Swinehart J. H.** The effect of acid water on glycine uptake by the alga *Euglena gracilis* // Comp. Biochem. and Physiol. 1988. Vol. 89. C. N 2.
18. **Guminski S.** Outline of the history of studies on the effect of humic compounds on algae // Oceanologia. 1983. Vol. 17.
19. **Hallegraeff G. M.** Pigment diversity in freshwater phytoplankton. II. Summer succession in three Dutch lakes with different trophic characteristics // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1977. Vol. 62, N 1.
20. **Harris G. P.** Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1978. Vol. 10, N 1-4.
21. **Hoyer M. V., Jones R. J.** Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll „a” in Midwestern Reservoir // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 2.
22. **Jeffrey S. W., Humphrey G. F.** New spectrophotometric equations for determining chlorophyll „a”, „b”, „c₁” and „c₂” in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. und Physiol. Pflanz. 1975. Bd 167, N 2.
23. **Johanson M. G., Michalski M. F. P., Christic A. E.** Effects of acid mine wastes on phytoplankton communities of two Northern Ontario Lakes // J. Fish. Res. Board Can. 1970. Vol. 27, N 3.
24. **Kippo-Edlund P., Heitto A.** Phytoplankton and acidification in small forest lakes in Finland // Acidification in Finland. Berlin; Heidelberg; New York; L.; Paris; Tokyo; Hong Kong; Barcelona, 1990.
25. **Kwiatkowski R. E., Roff J. C.** Effect of acidity on the phytoplankton and primary productivity of the selected Northern Ontario Lakes // Can. J. Bot. 1976. Vol. 54, N 22.
26. **Likens G. E.** Primary production of inland aquatic ecosystems // Primary Productivity of the Biosphere. Berlin; Heidelberg; New York, 1975.
27. **Lorenzen C. J.** Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol. and Oceanogr. 1967, Vol. 12, N 2.
28. **Lorenzen C. J., Jeffrey S. W.** Determination of chlorophyll in seawater. UNESCO Technical Paper in Marine Science 35. Paris, 1980.
29. **(Odum E. P.) Одум Ю.** Основы экологии. М., 1975.
30. **Paerl H. W., Tucker J., Bland P. T.** Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms // Limnol. and Oceanogr. 1983. Vol. 28, N 5.
31. **Parsons T. R., Strickland J. D. H.** Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3.
32. **Raddum G. G., Hobaek A., Lomslund E. R., Johnsen T.** Phytoplankton and zooplankton in acidified lakes in South Norway // Ecological impact of acid precipitation. Proceeding of the International Conference. Sandefjord, Norway. March 11-14 1980. Oslo, 1980.
33. **Sakamoto M.** Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. 1966. Bd 62, H. 1.

34. **Schindler D. W., Mills K. H., Malley D. F., Findlay D. L. et al.** Long-term ecosystem stress: the effect of years of experimental acidification on a small lake // *Science*. 1985. Vol. 228, N 4706.
35. **Seigfreid C. A., Bloomfield J. A., Sutherland J. W.** Acidity status and phytoplankton species richness, standing crop and community composition in Adirondack New York USA lakes // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 175, N 1.
36. **Shellito G. A., Decosta J.** Primary production in a eutrophic acid lake // *Water, Air and Soil Pollut.* 1981. Vol. 16, N 1.
37. **Stokes P. M.** Ecological effect of acidification on primary producers in aquatic system // *Water, Air and Soil Pollut.* 1986. Vol. 30, N 1-2.
38. **Sundstrom K. P., Hallgren J. E.** Using Lichens as physiological indicators of sulfurous pollutants // *AMBIO*. 1973. Vol. 2, N 1-2.
39. **Vollenweider R. A.** Das Nährstoffbelastungskonzept als Grundlage für den externen Eingriff in den Eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // *Wasser- und Abwasser-Forsch.* 1979. Bd 12, H. 2.

Л. Г. Корнева

ФИТОПЛАНКТОН КАК ПОКАЗАТЕЛЬ АЦИДНЫХ УСЛОВИЙ В НЕБОЛЬШИХ ЛЕСНЫХ ОЗЕРАХ

Впервые изучался фитопланктон 7 небольших разнотипных мягководных лесных озер Дарвинского заповедника (Вологодская обл.). Выявлена последовательность реакции различных биоценотических показателей фитопланктона на закисление вод. Представлен полный систематический список альгофлоры озер.

Экологические последствия антропогенного закисления уже около 2 десятилетий включены в круг наиболее важных проблем ученых Северной Европы, Америки и Японии. При изучении биоты кислотных водоемов прежде всего обращают внимание на первичные продуценты как начальное звено трофической сети водных экосистем. Большая часть информации относится к фитопланктону. Независимо от географического положения водных объектов и их местных экологических условий во всех исследованиях, как полевых, так и экспериментальных, выявлено, что снижение величин рН приводит к уменьшению видового разнообразия планктонных водорослей [18, 19, 23, 28, 31, 33] и изменению в составе сообществ фитопланктона.

Неоднократно указывалось на преобладание в кислых водах динофлагеллят [30, 31, 33], криптоноад [28, 31], а также зеленых [19, 20, 23, 28, 30, 31, 33] и синезеленых (хроококковых) водорослей [28, 31, 35]. В гумозных закисленных озерах регулятором развития фитопланктона является цветность [26]. При эффективном поглощении света гуматами и сужении трофогенного слоя жизненное преимущество получают подвижные формы, способные к активному изменению местоположения в толще воды. Хорошими индикаторами кислотности являются чешуйчатые золотистые и диатомовые водоросли [29, 32, 34], присутствие которых используют для реконструкции условий среды озер. Для последних предложенная Хустедтом [25] система организмов-индикаторов была дополнена Фогтом [22], Порк [16] и продолжает совершенствоваться сегодня [29, 34]. Литературные сведения заставляют предположить, что реакция фитопланктонных сообществ на снижение величин рН как на уровне таксонов крупных систематических групп, так и на уровне таксонов низшего ранга определяется в значительной мере локальными, местными условиями среды обитания.

Биомасса фитопланктона как интегральный показатель сообществ при ацидификации вод реагирует соответственно величинам содержания биогенных элементов [27, 31, 33]. При этом уровень

трофии кислых водоемов может колебаться в тех же пределах, что и в нейтральных. Поэтому часто данный показатель плохо коррелирует с величиной рН.

Для оценки влияния степени кислотности на структурные показатели фитопланктона нами проведены исследования на небольших лесных мягководных озерах, расположенных на территории государственного Дарвинского заповедника (Вологодская область): Хотавец, Кривое, Дубровское, Змеиное, Мотыкино, Темное и Дорожив. Озера располагались близко друг от друга в пределах заболоченного ландшафта; в основном они бессточные, с атмосферным питанием, различающиеся по степени трофии, цветности и рН воды (см. ст. наст. сб., с. 3).

Материал для анализа фитопланктона собирали на реперных точках, приуроченных, как правило, к центральной части озер, ежемесячно с февраля по октябрь 1989 г. и в январе, марте, апреле, июле и сентябре 1990 г. Пробы отбирали батометром Руттнера из всего столба воды, затем концентрировали поочередно через мембранные фильтры № 5 и 6 и консервировали фиксатором, приготовленным на основе раствора Люголя [14]. Дальнейшую количественную обработку фитопланктона в концентратах проводили по стандартной методике [9]. Для подсчета клеток использовали счетную камеру типа „Учинская” объемом 0.01 мл. Биомассу оценивали обычным счетно-объемным методом. Таксономическую принадлежность водорослей определяли в живом и в фиксированном состоянии. Для выявления состава диатомовых изготавливали постоянные препараты для световой и электронной (трансмиссионной и сканирующей) микроскопии. Чешуйчатые золотистые из сем. *Mallomonadaceae* и *Paraphysomonadaceae* определяли также в ТЭМ. При этом использовали обычную технику подготовки диатомовых и золотистых для электронной микроскопии [14].

Флористическое и ценотическое сходство фитопланктона оценивали с помощью коэффициентов Серенсена и Серенсена–Чекановского [15], по величинам которых построены дендрограммы. При определении уровня биоценотического разнообразия сообществ фитопланктона использовали информационный индекс Шеннона (H_B) [15]. Степень доминирования сообществ определяли с помощью меры концентрации Симпсона (S_B) [15]. Индикаторная значимость показательных видов органического загрязнения оценивалась по спискам, предложенным Веглом [36].

Состав полной флоры планктона изученных озер сформирован представителями 9 отделов водорослей (табл. 1). В оз. Хотавец соотношение основных систематических групп фитопланктона соответствовало таковому, свойственному нейтральным крупным и малым озерам умеренной зоны [8] – по числу таксонов рангом ниже рода преобладали зеленые и диатомовые с большим участием синезеленых водорослей. В закисленных озерах пропорция зеленые–диатомовые в основном сохранялась, но на второй план выступали

Таблица 1
Таксономический состав фитопланктона

Отдел водорослей	Озеро						
	Хота-вец	Кривое	Дубров-ское	Змеи-ное	Моты-кино	Темное	Доро-жив
Синезеленые	20	4	5	1	6	1	4
Золотистые	4	13	5	3	4	7	12
Диатомовые	44	22	34	16	13	23	27
Желтозеленые	2	1	—	1	2	—	—
Криптофито-вые	2	5	5	3	3	3	1
Динофитовые	2	4	1	7	2	5	—
Рафидофито-вые	—	1	—	1	—	—	—
Эвгленовые	9	14	3	4	1	1	—
Зеленые	51	38	13	25	21	9	13
Всего	134	102	66	61	62	49	57
Внутривидо-вые таксоны	13	7	5	7	3	4	3

золотистые (оз. Кривое, Темное, Дорожив) или динофлагелляты (оз. Змеиное). При этом резко снижалась доля синезеленых. Сокращалось и число видов эвгленовых, предпочитающих воды с высоким содержанием органического вещества. В составе флоры диатомовых выявлен ряд редких таксонов, которые требуют дальнейших систематических уточнений (табл. 2): мелкие виды рода *Navicula*, а также *Aulacosira* cf. *pfaffiana* и *Melosira* cf. *fennoscandica*¹. Для альгофлоры изученных озер характерно низкое содержание числа внутривидовых таксонов (табл. 1, 2), т. е. она представлена в основном монотипическими видами. Такая тенденция усиливалась с увеличением кислотности и была нами отмечена и при увеличении трофии вод [9]. Очевидно, для флоры водорослей, находящихся в более жестких условиях существования, этот признак носит общий экологический характер.

Часто видовое богатство фитопланктона связывают с особенностями морфометрии водоемов [4, 7]. Попытка оценить величину среднего количества таксонов, выявленных в отдельные сроки наблюдений в зависимости от морфометрического коэффициента, предложенного Шадриным ($K = \frac{2\pi\sqrt{S}}{h}$ [4], где S — площадь водного зеркала водоема, h — его средняя глубина), не дала положительных

¹ Авторы латинских названий приведены в табл. 2.

Таблица 2

Таксономический состав и экологическая характеристика фитопланктона
озер Дарвинского заповедника

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кри-вое	Дубров-ское	Змеи-ное	Моты-кино	Тем-ное	Доро-жив
Суаnophyta									
Chroococcales									
<i>Aphanothece clathrata</i> f. <i>brevis</i> (Bachm.) Elenk.	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.	O	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. naegeliana</i> (Ung.) Lemm.	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. rupestris</i> Kütz.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. turgida</i> f. <i>quaternaria</i> (Zalessky) Hollerb.	-	-	-	-	+	-	+	+	-
<i>Gloeocapsa</i> sp. sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod.	O-β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk.	β	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk.	O-β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. holsatica</i> Lemm.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. pulvere</i> a (Wood) Forti emend. Elenk.	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. wesenbergii</i> Komarek	β	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Synechocystis endobiotica</i> Elenk. et Hollerb.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Nostocales									
<i>Anabaena affinis</i> Lemm.	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr.	-	-	+	-	-	-	-	-	-

A. lemmermannii P. Richt.
A. scheremetievi Elenk.
Anabaena sp. sp.
Anabaenopsis raciborskii Wolosz.
Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs

Oscillatoriales

Lyngbya bipunctata Lemm.
Oscillatoria agardhii Gom.
O. lacustris (Kleb.) Geitl.
O. limnetica Lemm.
O. tenuis Ag.
Phormidium foleolarum (Mont.) Gom.
P. mucicola Hub.-Pest. et Naum.

Chrysophyta

Chromulinales

Chromulina nebulosa Cienkowski
C. cf. vestita Schiller
Chromulina sp. (1)
Chromulina sp. (2)
Chrysococcus biporus Skuja
C. granulatus Hortob.
C. punctiformis Pasch.
C. rufescens Klebs
Kephyrion boreale Skuja
K. ovum Pascher

Ochromonadales

Dinobryon bavaricum Imhof

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Могучино	Темное	Дорожив
<i>D. pediforme</i> (Lemm.) Stein.	β	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>D. sociale</i> Ehr.	О	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Mallomonas akrokomos</i> Rutt.	О	Ац	-	-	-	-	-	-	+
<i>M. canina</i> Krist.	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>M. caudata</i> Iwanov	-	Ал	-	+	+	+	-	-	-
<i>M. crassiquama</i> (Asmund) Fott	-	Ац	+	+	-	-	-	-	+
<i>M. paludosa</i> Fott	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ochromonas</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Paraphysomonas vestita</i> (Stokes) de Saedeler	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Synura sphagnicola</i> (Korsh.) Korsh.	О	Ац	-	-	-	-	-	-	+
Bacillariophyta									
Thalassiosirales									
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	О	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	β-α	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. stelligera</i> Cl. et Grun.	β	Ал	+	+	+	-	+	+	+
<i>Cyclotella</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	α	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. invisitatus</i> Hohn et Hellerman	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. minutulus</i> (Kütz.) Cl. et Möll.	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>S. cf. alpinus</i> Hust.	-	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>Thalassiosira incerta</i> Makar.	-	-	+	-	+	-	-	-	-

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кри-вое	Дубров-ское	Змеи-ное	Моты-кино	Тем-ное	Доро-жив
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	-	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cymbella caespitosa</i> (Kütz.) Brun.	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. elginensis</i> Krammer	-	Ал	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. hebridica</i> (Grun.) Cl.	-	Ац	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. helvetica</i> Kütz.	О	Ал	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. minuta</i> Hisle	-	Ин	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. perpusilla</i> Cleve-Euler	-	Ац	-	+	+	-	-	+	+
<i>C. silesiaca</i> Bleisch	-	Ин	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. tumida</i> (Breb.) Van Heurck	β-α	Ал	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eunotia alpina</i> (Näg.) Hust.	О	Ац	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. diolon</i> Ehr.	О	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>E. exigua</i> (Breb.) Rabenh.	О	Ац	-	+	+	+	+	+	+
<i>E. faba</i> (Ehr.) Grun.	-	Ац	-	-	-	-	+	-	-
<i>E. formica</i> Ehr.	-	Ац	-	+	-	-	-	-	-
<i>E. lunaris</i> (Ehr.) Grun.	О	Ин	-	+	+	+	-	+	+
<i>E. lunaris</i> var. <i>capitata</i> Grun.	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. meisteri</i> Hust.	-	Ац	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. pectinalis</i> (Dillw.? Kütz.) Rabenh.	О	Ац	-	-	-	-	+	-	-
<i>E. robusta</i> Ralfs	О	Ац	-	-	+	+	+	+	+
<i>E. tennella</i> (Grun.) Hust.	-	Ац	-	+	+	+	-	-	+
<i>E. valida</i> Hust.	О	Ац	-	-	+	+	+	+	+
<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i> (Rabenh.) D. T.	О	Ац	-	+	+	+	+	+	+

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr.	O-β	Ин	-	-	-	-	-	-	+
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr.	O-β	Ин	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stenopterobia delicatissima</i> (Lewis) Breb.	O	Ац	-	+	+	-	-	+	+
Xanthophyta									
Heterococcales									
<i>Centritractus belonophorus</i> Lemm.	O-β	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ophiocytium capitatum</i> Wolle	O	-	+	-	-	-	-	-	-
Tribonematales									
<i>Tribonema ulotrichoides</i> Pasch.	O	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Tribonema</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Cryptophyta									
Cryptomonadales									
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	β-α	-	+	+	-	-	+	-	-
<i>Cryptomonas brevis</i> Schindler	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. erosa</i> Ehr.	β-α	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. marssonii</i> Skuja	O-β	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>C. obovata</i> Skuja	O	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. ovata</i> Ehr.	α	-	+	+	+	+	+	-	+
<i>C. pyrenoidifera</i> Geitl.	O-β	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. skujae</i> Ettl	-	-	-	+	-	-	-	-	-

[illegible]

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к рН	Хотя-вещ	Кри-вое	Дубров-ское	Змеи-ное	Моты-кино	Тем-ное	Доро-жив
<i>Euglena</i> sp.	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lepocinclis cylindrica</i> var. <i>minor</i> Chu	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. marssonii</i> Lemm.	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. ovum</i> (Ehr.) Mink.	α	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Phacus acuminatus</i> Stokes	$\beta-\alpha$	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. monilatus</i> Stokes	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>P. monilatus</i> var. <i>suecicus</i> Lemm.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. pleuronectes</i> Duj.	$\beta-\alpha$	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>P. stokesii</i> Lemm.	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>P. suecica</i> Lemm.	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trachelomonas borodini</i> Swir.	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. curta</i> da Cunha	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>T. dybowskii</i> Drez.	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>T. hispida</i> (Perty) Stein emend Defl.	β	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>T. intermedia</i> Dang	O	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>T. planctonica</i> Swir.	O- β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>T. verrucosa</i> Stokes	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. volvocina</i> Ehr. var. <i>volvocina</i>	O- β	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>T. volvocina</i> var. <i>subglobosa</i> Lemm.	O- β	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>T. volvocinopsis</i> Swir var. <i>volvocinopsis</i>	O	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>T. volvocinopsis</i> var. <i>punctata</i> (Poll) Popova	-	-	+	-	-	-	-	-	-

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к рН	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
<i>Dictyochlorella globosa</i> (Kors.) Silva	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i> (Naum.) Kom. et Perm.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>D. elongatum</i> Hind.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>D. pulchellum</i> Wood	β	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>D. sphagnale</i> Hind.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Didymocystis inermis</i> (Fott) Fott	О-β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Diplochloris lunata</i> (Fott) Fott	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eutetramorus planctonicus</i> (Kors.) Bourr.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Franceia minuscula</i> Hind.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Golenkinia brevispina</i> Kors.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohl. var. <i>contorta</i>	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>K. contorta</i> var. <i>elegans</i> (Playf.) Kom	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>K. diana</i> (Bohl.) Comas var. <i>diana</i>	т	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>K. diana</i> var. <i>major</i> (Kors.) Comas	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>K. irregularis</i> (G. M. Smith) Kors.	β	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb.	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Kors.) Hind.	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. contortum</i> (Thur.) Kom.-Legn.	β	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>M. griffithii</i> (Berk.) Kom.-Legn.	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. komarkovae</i> Nyg.	-	-	+	-	-	-	-	-	-

M. minutum (Näg.) Kom.-Legn.
Nephrochlamys willeana (Printz) Kors.
Oocytis lacustris Chod.
O. rhomboidea Fott
Oonephris palustris Kom.
Pediastrum biradiatum Meuen
P. boryanum (Turp.) Menegh.
P. duplex Meyen var. *duplex*
P. duplex var. *subgranulatum* Racib.
P. privum (Printz.) Hegew.
P. tetras (Ehr.) Ralfs
Planctococcus sphaerocystiformis Kors.
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chod.
S. acutiformis Schröd.
S. acutus Meyen
S. armatus Chod.
S. bicaudatus Dedus.
S. brasiliensis Bohl.
S. caudato-aculeolatus Chod.
S. danubialis Hortob.
S. denticulatus Lagerh.
S. ecornis (Ehr.) Chod.
S. heimii Bourr.
S. insignis (W. et G. S. West) Chod.
S. longispina Chod.
S. magnus Meyen
S. opoliensis P. Richt
S. ovalternus Chod.

$\beta-\alpha$
 -
 O- β
 -
 -
 β
 β
 β
 -
 -
 β
 -
 β
 β
 β
 β
 β
 β
 β
 -
 -
 β
 β
 -
 -
 -
 O- β
 β
 -

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кривое	Дубровское	Зменное	Мотыкино	Темное	Дорожив
<i>S. pseudodenticulatus</i> Hegew. et Schnepf.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb.	β	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>S. spinosus</i> Chod.	-	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>S. velitaris</i> Kom.	O-β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Kors.) Bourr.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. schoeteri</i> Chod.	O	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg.	β	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	β	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>T. proteiforme</i> (Turn.) Brunnth.	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Treubaria schmidlei</i> (Schröd.) Fott	β	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Trochiscia aciculifera</i> (Lagerh.) Hansg.	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>T. granulata</i> (Reinsch) Hansg.	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Ulotrichales									
<i>Binuclearia tectorum</i> (Kütz.) Beger	O	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer) Hind.	β	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh.	β	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ulothrix</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-	-
Microsporales									
<i>Microspora</i> sp.	-	-	-	+	+	-	-	-	-
Oedogoniales									
<i>Oedogonium</i> sp.	-	-	-	-	-	+	+	-	+

Zygnematales	
<i>Mougeotia elegantula</i> Wittrock	
<i>Mougeotia</i> sp.	
Desmidiiales	
<i>Actinotaenium cucurbitinum</i> (Biss.) Teil.	
<i>A. rufescens</i> (Cleve) Teil.	
<i>Bambusina brebissonii</i> Kütz.	
<i>Closterium acutum</i> var. <i>variabile</i> (Lemm.) Krieg.	
<i>C. lineatum</i> Ehr.	
<i>C. pronum</i> Breb.	
<i>C. striolatum</i> Ehr.	
<i>Closterium</i> sp.	
<i>Cosmarium bioculatum</i> Breb.	
<i>C. contractum</i> Kirchn.	
<i>C. depressum</i> (Näg.) Lund.	
<i>C. trilobulatum</i> Reinsch	
<i>Cosmoastrum arnellii</i> (Boldt) Pal. — Mordv.	
<i>Euastrum affine</i> Ralfs	
<i>Microsterias truncata</i> (Corda) Breb.	
<i>Penium cylindrus</i> (Ehr.) Breb.	
<i>Spondilosium planum</i> (Wolle) W. et G. S. West	
<i>Stauroastrum boreale</i> W. et G. S. West	
<i>S. gracile</i> Ralfs	
<i>S. pseudopelagicum</i> W. et G. S. West	

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Экологическая характеристика		Озеро						
	сапробность	отношение к pH	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
<i>Staurodesmus indentatus</i> (West) Teil.	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>S. mamillatus</i> var. <i>maximus</i> (West) Teil.	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>S. megacanthum</i> Lund.	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Xanthidium antilopaeum</i> (Breb.) Kütz.	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>X. antilopaeum</i> var. <i>ornatum</i> Andersson	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>X. antilopaeum</i> var. <i>triquetrum</i> Lund.	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>X. armatum</i> (Breb.) Rabenh.	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>X. trispinatum</i> (W. et G. S. West) Pal.-Mordw.	-	-	-	-	+	-	+	+	+

Примечание. О — олигосапробный, т — мезосапробный, β-β — мезосапробный, α-α — мезосапробный, Ал — алкалофил, Ин — индифферент, Ац — ацидофил.

Таблица 3
Изменение морфометрического коэффициента
($K \times 10^2$, в скобках) озер и числа таксонов
водорослей в пробах

Год	Озеро						
	Хота- вец	Кривое	Дубров- ское	Змеиное	Моты- кино	Темное	Доро- жив
	нейтраль- ное	олиго- ацидное	мезоацидные				
	(42.31)	(7.35)	(2.29)	(21.60)	(3.43)	(18.23)	(48.65)
	полигумозные			мезогумозное	олигогумозные		
1989	37	27	15	11	10	13	6
1990	30	25	13	9	10	9	15
1989–1990	9–54	11–41	9–21	4–22	5–18	4–24	3–13

результатов (табл. 3) (коэффициент корреляции 0.13 и 0.20). Резкое снижение общего количества таксонов (до 49–66) прослеживалось в мезоацидных озерах по сравнению со слабокислым (оз. Кривое) и нейтральным (оз. Хотавец) (табл. 1). Обеднение состава фитопланктона при уменьшении pH отмечалось и в отдельно взятые сроки наблюдений (в пробах) (табл. 3).

Связь числа таксонов (n) с величиной pH аппроксимировалась прямой линейной зависимостью (рис. 1) и описывалась уравнением, очень близким к полученному для озер Адирондак (США) ($n = 6.28$, $pH = 11.07$ [31]). Из индикаторов органического загрязнения в циркумнейтральном оз. Хотавец и слабокислом оз. Кривом преобладали β -мезосапробионты (табл. 4). При увеличении кислотности возрастало относительное число олигосапробионтов, предпочитающих воды с низким содержанием органических веществ. Соотношение показательных

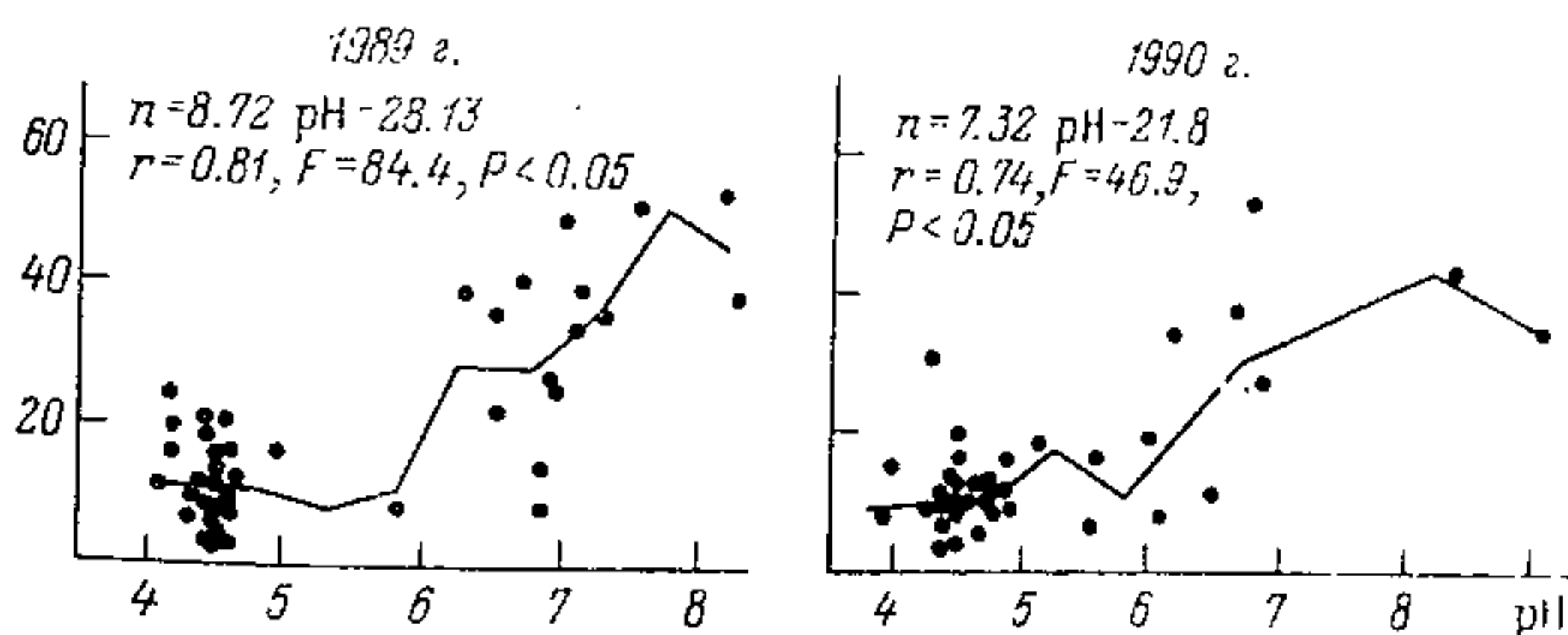


Рис. 1. Изменение таксономического богатства фитопланктона в зависимости от pH воды.

По оси ординат – число видов в отдельные сроки наблюдений.

Таблица 4
Соотношение индикаторных видов, %

Экологическая характеристика	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожив
Сапробность							
О	15	21	36	48	26	46	42
О-β	23	21	25	28	21	21	27
β	46	45	28	21	41	25	23
β-α	9	4	5	—	3	4	—
α	5	7	5	3	9	4	8
т	1	—	—	—	—	—	—
О-т	—	2	—	—	—	—	—
рН							
Ал	57	44	47	29	38	27	30
Ин	33	33	24	1	31	36	40
Ац	12	22	29	71	36	42	46

Примечание. Обозначения сапробности и рН те же, что и в табл. 2.

организмов величин рН оценивалось только по диатомовым и золотистым водорослям, для которых имеются хорошо разработанные шкалы. Число ацидофилов и ацидобионтов (Ац) возрастало с увеличением степени кислотности озер.

Оценка сходства флоры водорослей озер (по полному списку) показала, что по составу таксонов ниже рода водоемы сильно различались (рис. 2). Эта разница прослеживалась не только по общему набору видов, разновидностей и форм, но и среди сезонных аспектов флоры. Наибольшее число общих таксонов, которые присутствовали в большей половине озер, зарегистрировано весной, в период самых низких величин рН. К ним относились прежде всего фитофлагелля-

ты: криптомонады, золотистые — *Chrysococcus rufescens*, *Chromulina* sp., зеленые — виды родов *Chlamydomonas*, *Chlorogonium gracile* и *Tetradion*

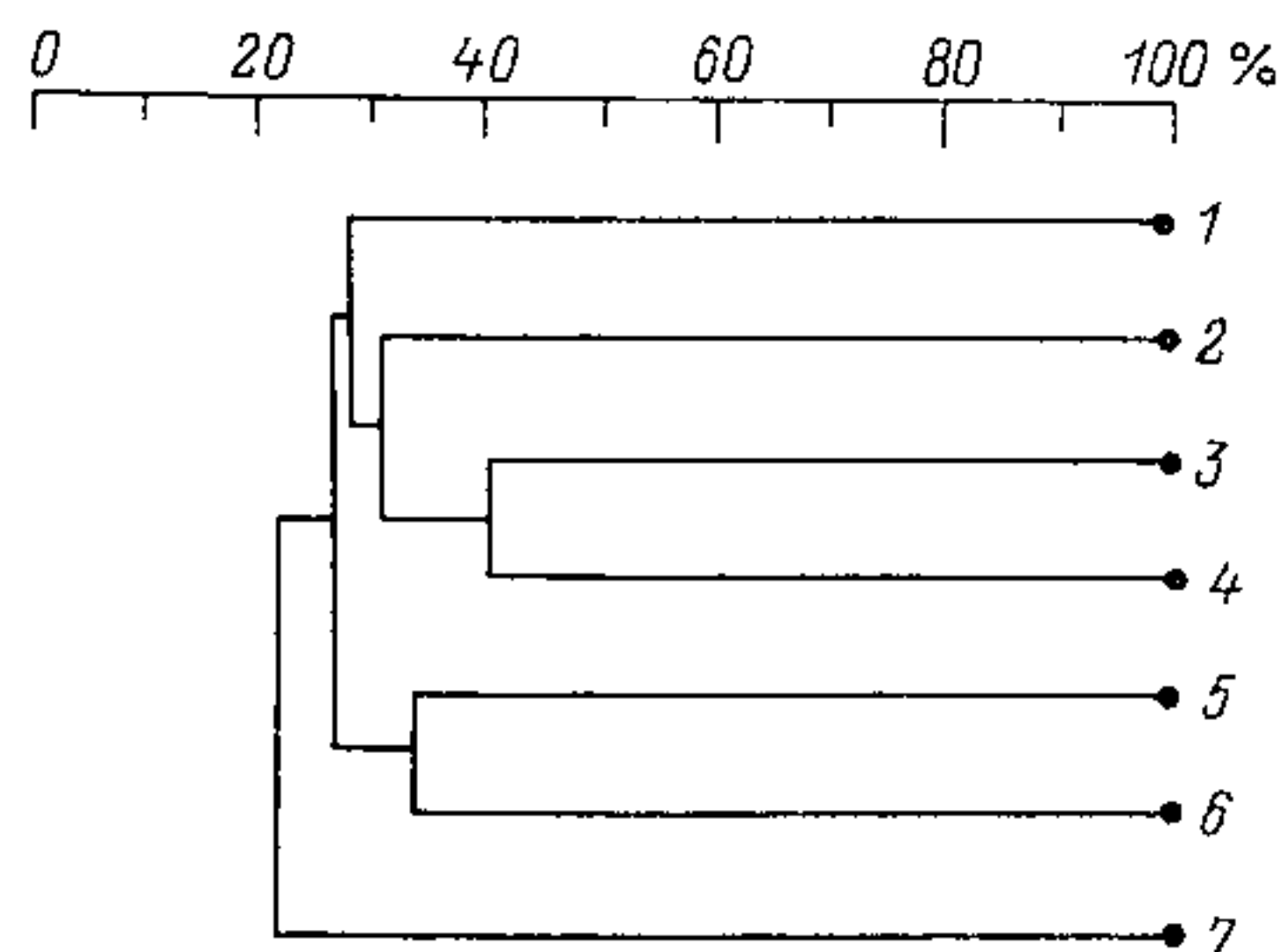


Рис. 2. Дендрограмма флористического сходства фито-планктона озер (по коэффициенту Серенсена). Озера: 1 — Хотавец, 2 — Змеиное, 3 — Кривое, 4 — Темное, 5 — Дубровское, 6 — Мотыкино, 7 — Дорожив.

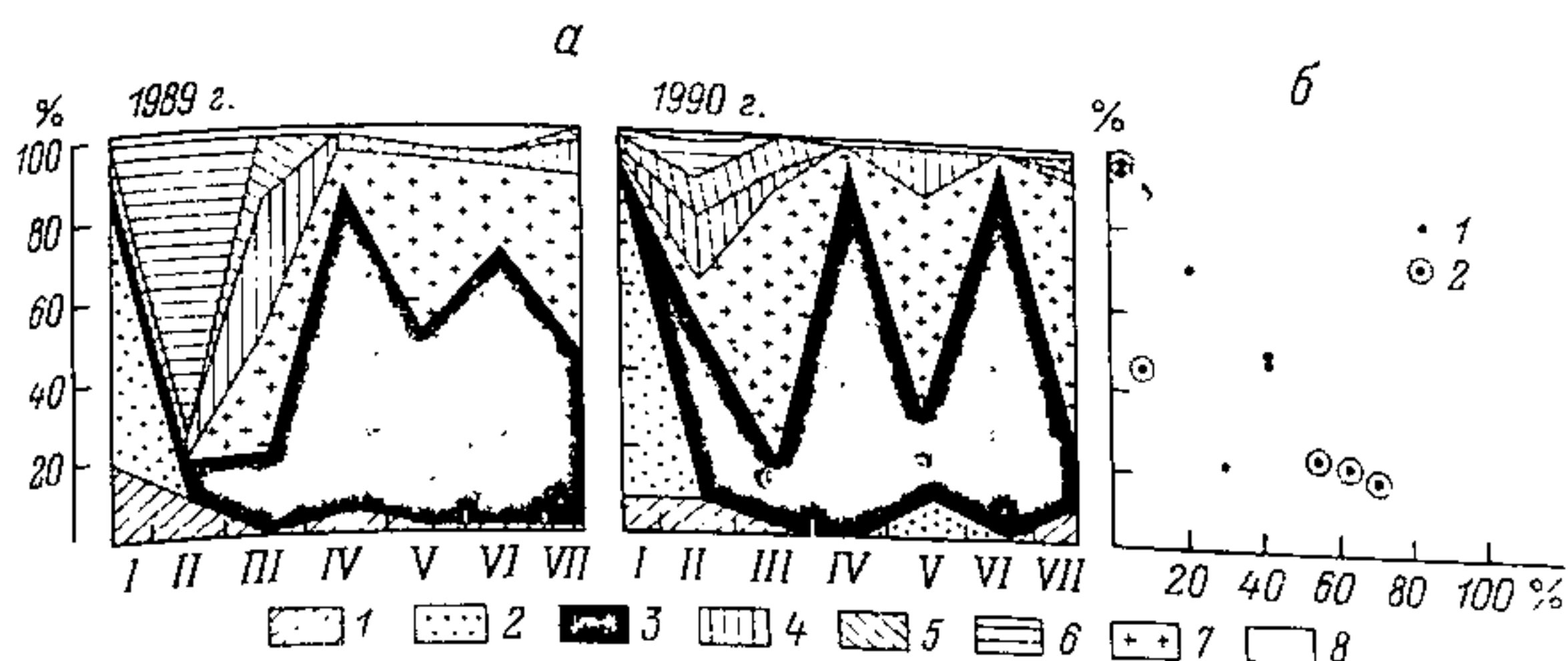


Рис. 3. Соотношение главных систематических групп фитопланктона в озерах (а) и связь между относительным обилием золотистых и зеленых водорослей (б).

1 – диатомовые, 2 – синезеленые, 3 – зеленые, 4 – криптофитовые, 5 – динофитовые, 6 – рафидофитовые, 7 – золотистые, 8 – прочие водоросли. а: по оси ординат – относительная биомасса фитопланктона, по оси абсцисс – озера (I – Хотавец, II – Кривое, III – Змеиное, IV – Дубровское, V – Мотыкино, VI – Темное, VII – Дорожив). б: 1 – 1989 г., 2 – 1990 г.; по оси ординат – относительная биомасса зеленых водорослей, по оси абсцисс – биомасса золотистых.

minimum. Летом 1989 г. во многих озерах были отмечены криптофитовые, а осенью из диатомовых – *Tabellaria flocculosa*, *Aulacosira ambigua* и зеленых (хлорококковых) – *Scenedesmus armatus*. В 1990 г. в летний и осенний периоды общих видов водорослей в озерах вообще не обнаружено. Таким образом, несмотря на сходство отдельных водоемов по ряду показателей среды (цветность, pH, содержание солей, наличие органического вещества и др.), в каждом озере формировалась своя самобытная флора планктона, структура которой, очевидно, определялась прежде всего условиями водосбора и микроландшафта. Специфика состава альгофлоры усиливалась от весны к осени.

Поэтому чтобы проследить отклик на степень кислотности в составе сообществ, анализ проводился на уровне крупных таксономических групп – отделов водорослей. В нейтральном оз. Хотавец по вкладу в общую биомассу преобладали синезеленые водоросли (до 80 % в среднем) (рис. 3, а). В полигумозном слабокислом оз. Кривом была высока доля зеленых и рафидофитовых (до 70 %), до недавнего времени причислявшихся к пиропитовым (хлоромонадовым) [13] и выделенных в самостоятельный отдел [2]. Они были представлены одним видом – *Gonyostomum semen*. Этот таксон широко распространен, хорошо приспособлен к среде с высоким содержанием гуминовых веществ и низкой величиной pH [21]. Массовое развитие *G. semen*, вызывающее аллергическую реакцию у купающихся, впервые зарегистрировано в Швеции в 1948 г. В последние годы наблюдается его дальнейшее распространение и увеличение численности в скан-

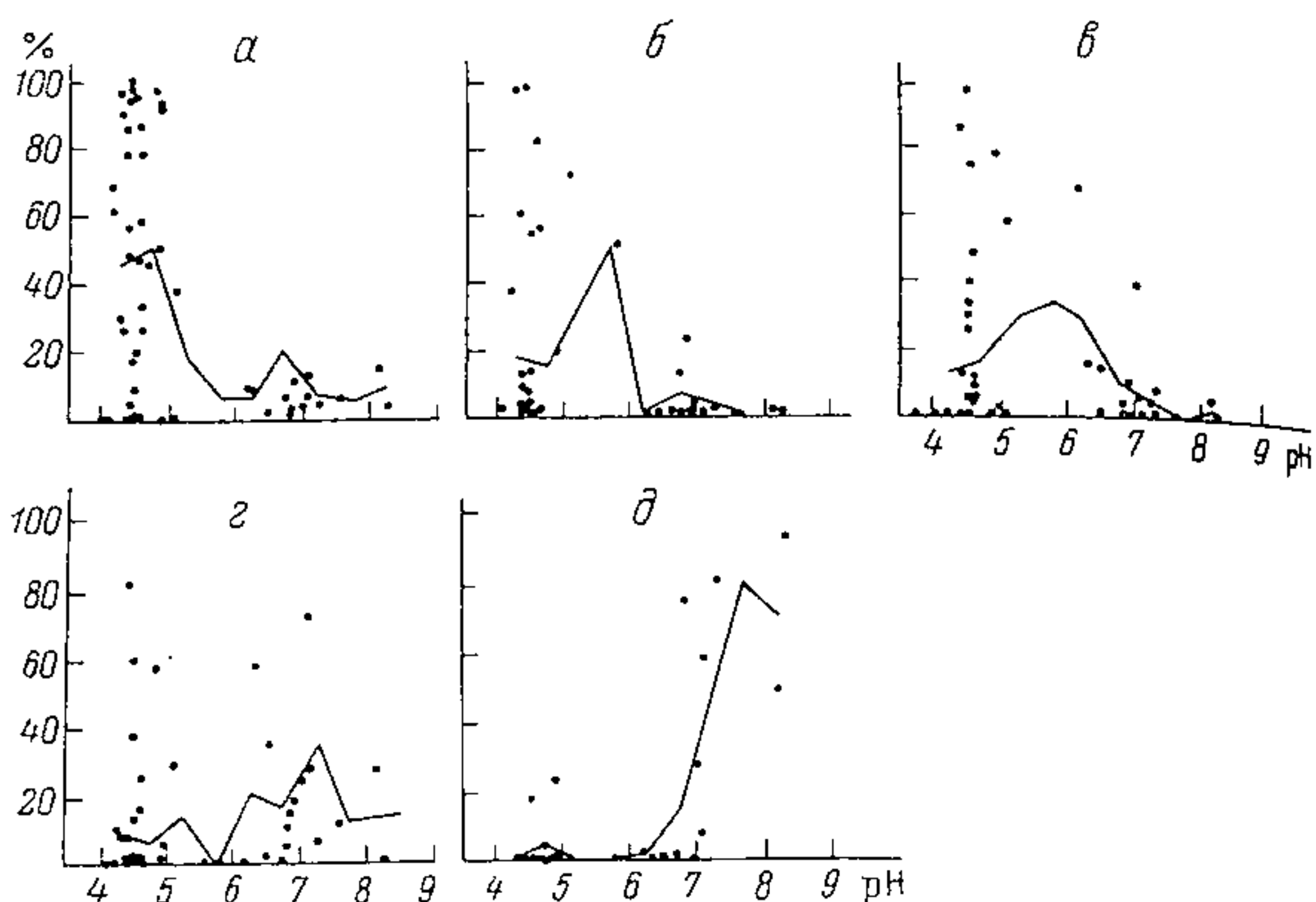


Рис. 4. Изменение относительной биомассы отдельных систематических групп фитопланктона в зависимости от pH воды.

а — зеленые, б — золотистые, в — криптофитовые, г — диатомовые, д — синезеленые водоросли. По оси ординат — относительная биомасса фитопланктона.

динавских озерах. Считают, что расширение ареала местообитания этого вида связано с усиливающимся процессом закисления водоемов. В массовом количестве *G. seten* обнаружен недавно и нашими отечественными альгологами в небольших высокоцветных реках Нижегородской области [3].

В мезоацидных озерах Дарвинского заповедника независимо от величины цветности воды основную часть биомассы фитопланктона составляли зеленые и золотистые водоросли. Такое соотношение характерно для планктона некоторых кислых озер Швеции [19] и США [31]. При увеличении доли золотистых происходило уменьшение ($r = 0.84$) участия зеленых (рис. 3, б). Вероятно, в исследованных озерах эти 2 группы водорослей находятся в конкурентных отношениях. Для оценки влияния степени кислотности вод на соотношение биомассы главных таксонов водорослей построены кривые распределения (рис. 4), а по средневзвешенным значениям процента биомассы получены коэффициенты корреляции:

Зеленые	Золотистые	Криптофитовые	Диатомовые	Сине-зеленые
-0.77	-0.56	-0.60	0.40	0.83

Из данных видно, что первые 3 группы фитопланктона отрицательно скоррелированы с величиной pH, а 2 последние — положительно. Самая тесная связь прослеживалась у зеленых и синезеленых

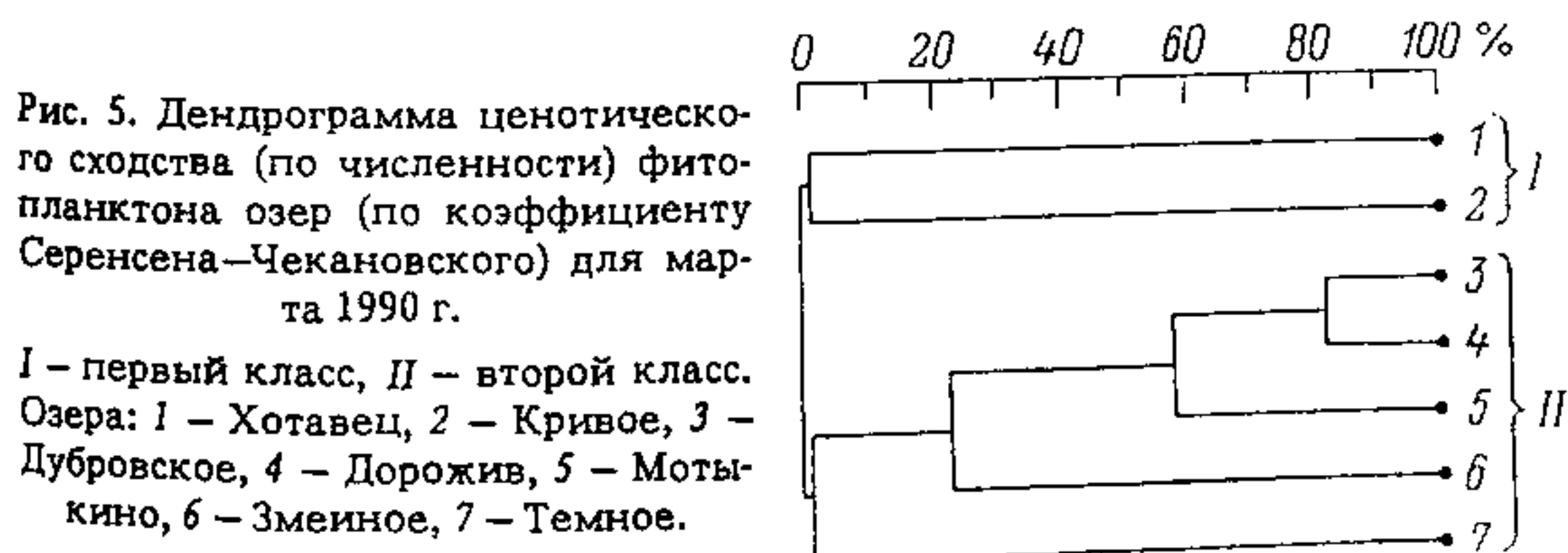
Таблица 5
Соотношение средней относительной биомассы (%)
различных отделов водорослей при разных величинах pH

Отдел водорослей	pH < 7		pH > 7		t	p
	n	$\bar{x} \pm m\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm m\bar{x}$		
Зеленые	39	46.65 ± 5.94	17	12.65 ± 4.81	4.45	< 0.05
Золотистые	40	17.15 ± 4.65	16	2.94 ± 1.65	2.88	< 0.05
Криптофитовые	46	16.10 ± 3.76	6	3.82 ± 1.58	3.01	< 0.05
Диатомовые	40	9.25 ± 2.96	16	19.75 ± 5.19	1.76	< 0.10
Синезеленые	40	2.42 ± 1.50	16	39.12 ± 9.12	2.94	< 0.05

водорослей и достоверно описывалась линейной регрессией ($F = 10.39$ и 17.27 соответственно при $p < 0.05$). Несмотря на недостаток информации для диапазона pH от 5 до 6, можно все-таки утверждать, что основные изменения в количественном соотношении золотистых, криптофитовых и синезеленых происходили при pH < 7 (у золотистых и синезеленых при pH < 6.5), а у зеленых и диатомовых при pH < 6, т. е. в слабокислой среде. Это подтвердилось и сравнением средних значений их относительной биомассы (%) в искомым интервалах по t -критерию (табл. 5).

При известной степени видовой специфичности альгофлоры озер классификационные построения на популяционном уровне были неуместны. Можно отметить лишь единичные случаи высокого уровня сходства сообществ фитопланктона в отдельных водоемах: в октябре 1989 г. — между озерами Дубровским и Змеиным (70 %) и в сентябре 1990 г. — Темным и Дорожив (94 %). Наиболее иерархическая картина получилась для марта 1990 г., когда при кластеризации мер сходства выделились 2 класса озер (рис. 5). В 1-й вошли нейтральное и слабокислое, во 2-й — все остальные кислотные озера независимо от их гуматного типа. Вычленение первых двух водоемов, хотя и на очень низком уровне сходства, наблюдалось в половине сроков наблюдения. К ним иногда присоединялись близкие по цветности вод озера Дубровское и Змеиное.

Прослеживалась тесная обратная связь индекса Симпсона (S_B), характеризующего степень концентрации сообществ, с величинами



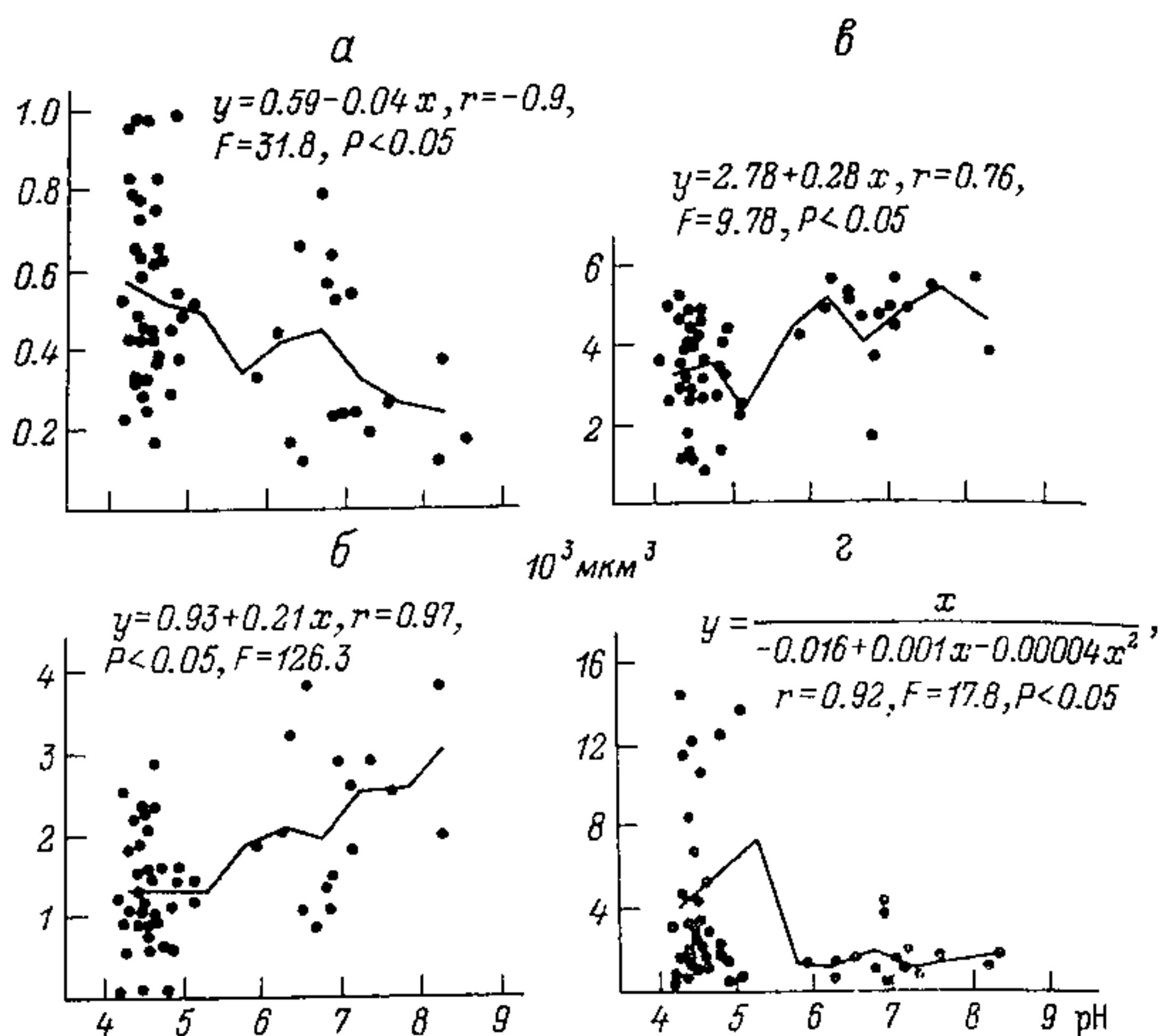


Рис. 6. Изменение биоценотических показателей фитопланктона в зависимости от pH воды.

α — мера доминирования (индекс Симпсона), β — мера ценотического разнообразия по биомассе (индекс Шеннона), γ — мера разнообразия по объемным размерам клеток (индекс Шеннона), δ — средний объем клеток в сообществе.

pH (рис. 6,а). Прямо противоположная ситуация наблюдалась при оценке влияния кислых вод на ценотическое разнообразие альгоценозов (\bar{H}_B) (рис. 6,б). Оно увеличивалось пропорционально значениям pH. Сравнение средних величин индексов по t -критерию показало, что достоверные изменения этих параметров происходили при pH менее или более 5.5:

Индекс	pH < 5.5		pH > 5.5		t, p < 0.05
	n	$\bar{x} \pm m\bar{x}$	n	$\bar{x} \pm m\bar{x}$	
S_B	40	0.54 ± 0.03	17	0.37 ± 0.05	2.73
H_B	40	1.28 ± 0.11	17	2.25 ± 0.22	3.88

В работе Квятковского и Роффа [28], выполненной на 6 озерах Канады, границей начала резкого спада разнообразия сообществ фитопланктона служила величина pH 5.7, очень близкая к полученной нами. Таким образом, закисление вод приводило к формированию

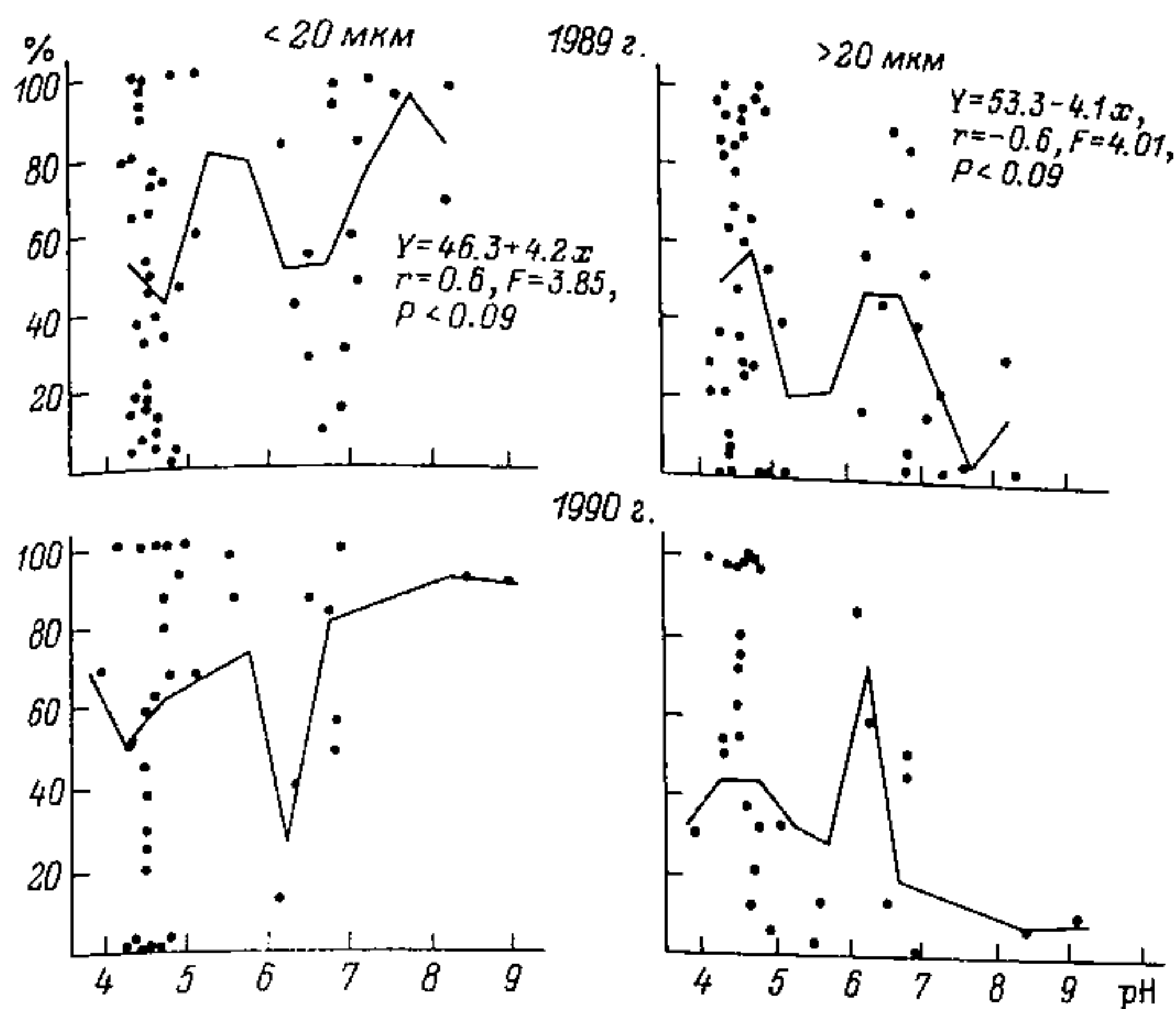


Рис. 7. Изменение относительной биомассы 2 размерных фракций фитопланктона в зависимости от pH воды.

По оси ординат — биомасса размерных групп водорослей.

в озерах монодоминантных сообществ фитопланктона с низким уровнем ценотического разнообразия.

Важным показателем при анализе структуры сообществ гидробионтов являются их размерные характеристики. Величину информационного индекса, рассчитанную по объемам клеток популяций, формирующих альгоценозы (\bar{H}_W), можно рассматривать как критерий сложности их размерной структуры. Значение этого индекса уменьшалось по мере нарастания закисления среды (рис. 6,в). При этом среднеценотические объемы клеток (W) в сообществах водорослей, наоборот, увеличивались (рис. 6,г), т. е. ацидификация озер способствовала упрощению размерной структуры фитопланктона и сдвигу ее в сторону более крупноклеточных видов. Последнее обусловлено увеличением доли в кислых сообществах нитчатых зеленых из рода *Mougeotia* и десмидиевых водорослей.

Подобное явление уже известно исследователям [24]. Границей достоверных различий сравниваемых показателей можно также назвать величину pH, равную 5.5:

Показатель размерной струк- туры сообществ	pH < 5.5		pH > 5.5		t, p < 0.05
	n	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	n	$\bar{x} \pm m_{\bar{x}}$	
W, мкм ³	40	4901 ± 901	16	1439 ± 257	3.69
H _W	40	3.31 ± 0.18	17	4.57 ± 0.24	4.50

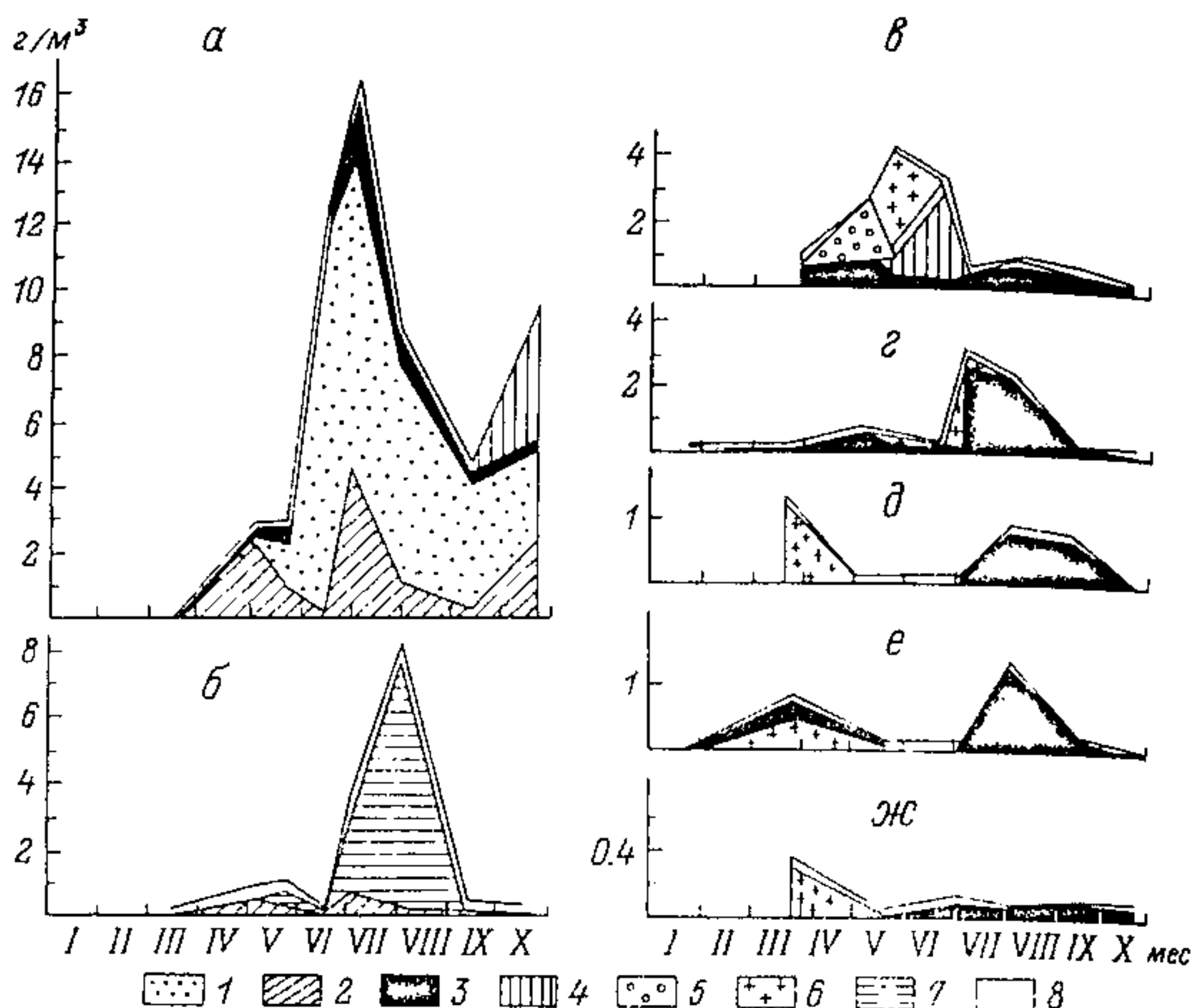


Рис. 8. Сезонная динамика биомассы фитопланктона озер в 1989 г.

Озера: а – Хотавец, б – Кривое, в – Змеиное, г – Дубровское, д – Мотыкино, е – Темное, ж – Дорожив; 1 – синезеленые, 2 – диатомовые, 3 – зеленые, 4 – криптофитовые, 5 – азгленовые, 6 – золотистые, 7 – рафилофитовые, 8 – прочие водоросли. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Укрупнение автотрофного планктона при снижении величин pH происходило за счет организмов, максимальные линейные размеры которых превышали 20 мкм (рис. 7). Относительная биомасса (%) наннопланктонных форм (2–20 мкм), наоборот, увеличивалась с уменьшением кислотности вод. Преобладание в кислых озерах диатомид [12], способных к потреблению крупных водорослей [10], позволяет надеяться, что в этих водоемах не происходило нарушения трофических взаимодействий между фито- и зоопланктоном.

Поскольку каждое сообщество водных организмов представляет собой сложную систему, изменяющуюся во временном континууме, обсуждение их структурных показателей неотделимо от анализа сезонной смены таксономического состава сообществ и динамики их количественных интегральных показателей (численности и биомассы). Сезонная сукцессия фитопланктона рассматривалась на примере более частых сборов материала в 1989 г. Для сезонной периодичности фитопланктона нейтрального полигуменозного оз. Хотавец характерно наличие 3 максимумов: весеннего, летнего и осеннего (рис. 8). Незначительный весенний обусловлен диатомовыми – *Aulacosira ambigua*

Таблица 6
Сезонная смена доминирующих (по биомассе) таксонов фитопланктона в 1989 г.

Срок наблюдений	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Темное	Дорожнев
II	<i>Microcystis aeruginosa</i>	—	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i>	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i>	—	Зеленые нитчатые	—
III	<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> <i>erosa</i> , <i>Ochromonas</i> sp.	<i>Chlamydomonas</i> sp.	<i>Chlorella</i> sp., <i>Petridinium wierzejskii</i>	<i>Chromulina</i> sp.	<i>Chromulina</i> sp.	<i>Chromulina</i> sp.
4 V	<i>Aulacosira ambigua</i>	<i>Aulacosira ambigua</i> , <i>Tabellaria flocculosa</i>	<i>Trochiscia granulata</i>	<i>Glenodinium pygmaeum</i> , <i>Gloeomonas mucosa</i>	<i>Tetraëdron minimum</i>	—	—
27 V	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Anabaena scheremetievi</i>	<i>Gonyostomum semen</i>	<i>Closterium acutum</i> var. <i>variabile</i>	<i>Dinobryon pediforme</i> , <i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Chlamydomonas sphagnicola</i> , <i>Glenodinium</i> sp.	<i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Staurostrum gracile</i>
VI	<i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>A. lemmermannii</i>	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	<i>Cryptomonas</i> sp., <i>Chlamydomonas sphagnicola</i>	<i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Anabaena</i> sp., <i>Mougeotia</i> sp.	—	—
VII	<i>Anabaena lemmermannii</i> , <i>Aulacosira ambigua</i>	<i>Gonyostomum semen</i>	<i>Chlamydomonas sphagnicola</i>	<i>Cryptomonas ovata</i> , <i>Mougeotia</i> sp.	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Rhodomonas lens</i>	<i>Cryptomonas erosa</i>	<i>Oocystis rhomboidea</i> , <i>Chlorella</i> sp.
VIII	<i>Anabaena lemmermannii</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aulacosira ambigua</i>	<i>Gonyostomum semen</i>	<i>Chlamydomonas sphagnicola</i>	<i>Cryptomonas ovata</i> , <i>Chlorella</i> sp.	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Bambusina brevissonii</i>	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Chlamydomonas sphagnicola</i>	<i>Cryptomonas erosa</i>
IX	<i>Anabaena lemmermannii</i> , <i>A. scheremetievi</i> , <i>Microcystis wesenbergii</i>	<i>Aulacosira granulata</i> , <i>Chlorella</i> sp.	<i>Staurodesmus indentatus</i> , <i>Cryptomonas</i> sp.	<i>Dinobryon pediforme</i> , <i>Cryptomonas ovata</i>	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Xanthidium armatum</i>	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Cryptomonas erosa</i> sp.	<i>Mougeotia</i> sp.
X	<i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>Cryptomonas</i> sp., <i>Aulacosira ambigua</i>	<i>Cryptomonas erosa</i>	<i>Frustulia rhomboides</i> var. <i>saxonica</i>	<i>Tabellaria flocculosa</i>	<i>Chromulina nebulosa</i>	<i>Mougeotia</i> sp., <i>Aulacosira granulata</i>	<i>Mougeotia</i> sp.

Таблица 7

Изменение средневегетационной биомассы фитопланктона
(над чертой, г/м³), ее дисперсии (под чертой)
и относительного содержания $P_{\text{мин}}$ от $P_{\text{общ}}$, %

Показатель	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубров- ское	Змеиное	Моты- кино	Темное	Дорожнв
1989 г.							
Биомасса	6.34 ± 1.88	1.83 ± 1.01	0.81 ± 0.36	1.58 ± 0.56	0.41 ± 0.18	0.34 ± 0.19	0.12 ± 0.05
	31.69	8.14	1.19	2.42	0.26	0.24	0.01
1990 г.							
$P_{\text{мин}}/P_{\text{общ}}$	6.37 ± 3.74	0.44 ± 0.15	1.99 ± 1.06	0.34 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.17 ± 0.16	0.06 ± 0.02
	84.34	0.13	6.81	0.11	0.0008	0.16	0.003
	17	36	24	42	42	37	37

(табл. 6). Синезеленые (виды родов *Anabaena* и *Microcystis*) начинали преобладать в фитопланктоне уже в конце мая и доминировали в течение всего безледного периода. Осенью им сопутствовали диатомовые *Aulacosira ambigua* и криптомонады.

Массовое развитие синезеленых в течение всего периода открытой воды – признак высокой трофии вод. В щелочных озерах, как правило, наблюдался 1 или 2 пика развития водорослей (весенний и летний). Во всех водоемах они связаны обычно с вегетацией фитопланктона: в оз. Кривом – с рафидофитовыми (*Gomphonema semen*), в оз. Змеином – криптомонадами, динофлагеллятами и золотистыми, в оз. Дубровском – зелеными (*Chlamydomonas sphagnicola*). Весенний подледный пик в светловодных озерах Мотыкино, Темном и Дорожнв обусловлен мелкими золотистыми из рода *Chromulina*, второй летний максимум в озерах Мотыкино и Темном – конъюгатами (зигномовые и десмидиевые). Анализ дисперсий средневегетационных величин биомассы показал, что степень сезонной вариабельности фитопланктона уменьшалась от нейтрального к кислым светловодным озерам (табл. 7).

Таким образом, ацидификация приводила к снижению уровня сезонной изменчивости биомассы фитопланктона, что происходит обычно при олиготрофизации вод [17]. Если придерживаться известных шкал типизации водоемов [6, 17], то оз. Хотавец по средним величинам биомассы водорослей с учетом характера сезонной сукцессии следует отнести к эвтрофному типу. Несмотря на более редкие сборы материала в 1990 г., среднее значение биомассы фитопланктона в оз. Хотавец практически не менялось по сравнению с предыдущим периодом наблюдения. В остальных озерах ее величина резко снижалась в 2–4 раза (в оз. Мотыкино в 14 раз), за исключением оз. Дубровского, где происходило обратное. Тем не менее в олигогумозных

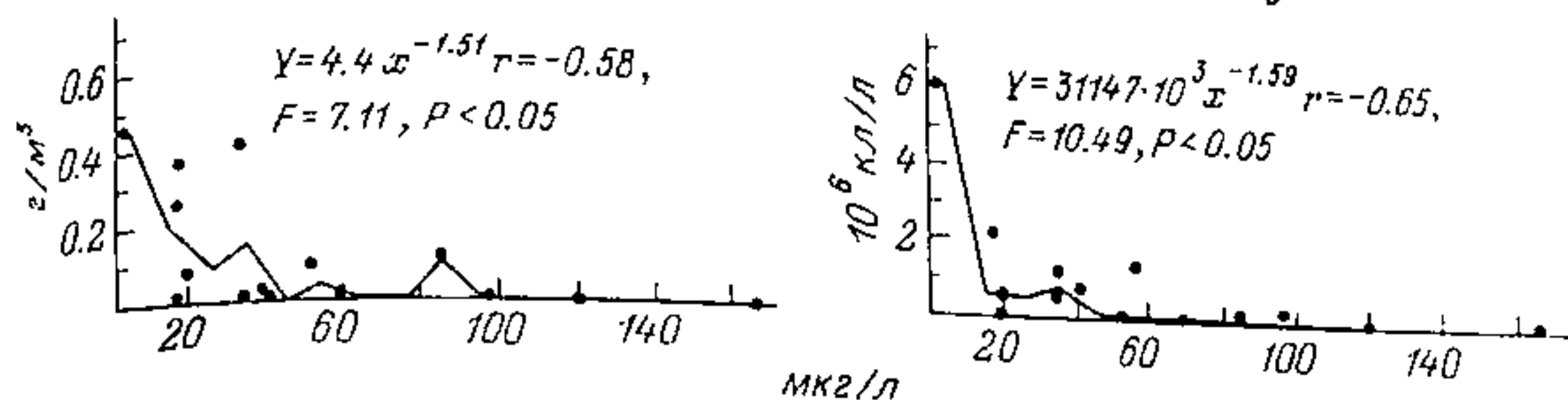


Рис. 9. Изменение биомассы (а, г/м³) и численности (б, 10⁶ кл./л) фитопланктона в зависимости от концентрации ионов алюминия (мкг/л) в воде.

озерах этот показатель колебался в пределах значений, свойственных для олиготрофных и ультраолиготрофных вод. В озерах Кривом, Змеином и Дубровском биомасса фитопланктона изменялась в рамках, свойственных олигомезотрофным водоемам.

Известно, что при ацидификации происходит высвобождение комплекса растворимой формы ионов алюминия, который подавляет клеточное деление, поражает ферментативную систему, разлагающую полисахариды, нарушает поглощение, транспорт и использование Са, Mg, Р и Н₂О [5]. Более интенсивное развитие водорослей в гумифицированных озерах может объясняться снижением уровня токсичности Al^{3+} , который связывается в металлоорганические комплексы [27]. В светловодных озерах, несмотря на хорошие световые условия и высокое содержание минеральных питательных веществ (0.03–0.06 мг/л $P_{общ}$ и 0.3–0.8 мг/л $N_{общ}^2$), сравнимое с величинами концентраций биогенных элементов в небольших нейтральных мезотрофных озерах Северо-Запада России [1], степень развития фитопланктона очень низка. В этом, очевидно, выражался токсический эффект закисления вод, вызывающий функциональные нарушения в фитопланктоне на клеточном уровне. Низкая ассимиляционная активность водорослей в кислых озерах подтверждалась высоким относительным содержанием минерального фосфора (табл. 7). Получена достоверная обратная зависимость численности и биомассы фитопланктона от содержания в воде ионов алюминия (рис. 9). Освобождение ионов металлов в кислой среде и образование труднорастворимых солей могло также снижать их биодоступность.

Несмотря на вышеизложенное, в озерах Дарвинского заповедника отчетливо прослеживалась прямая связь биомассы фитопланктона с содержанием биогенных элементов (рис. 10, а, б). Менее выражена данная зависимость с концентрацией общего фосфора (рис. 10, а). Значительная корреляция между этими 2 параметрами получилась без учета средних величин биомассы фитопланктона оз. Кривого. Однако этот тренд прослежен с использованием всех данных по содержанию хлорофилла „а” (см. ст. наст. сб., с. 43). Подобное

² Данные И. К. Степановой.

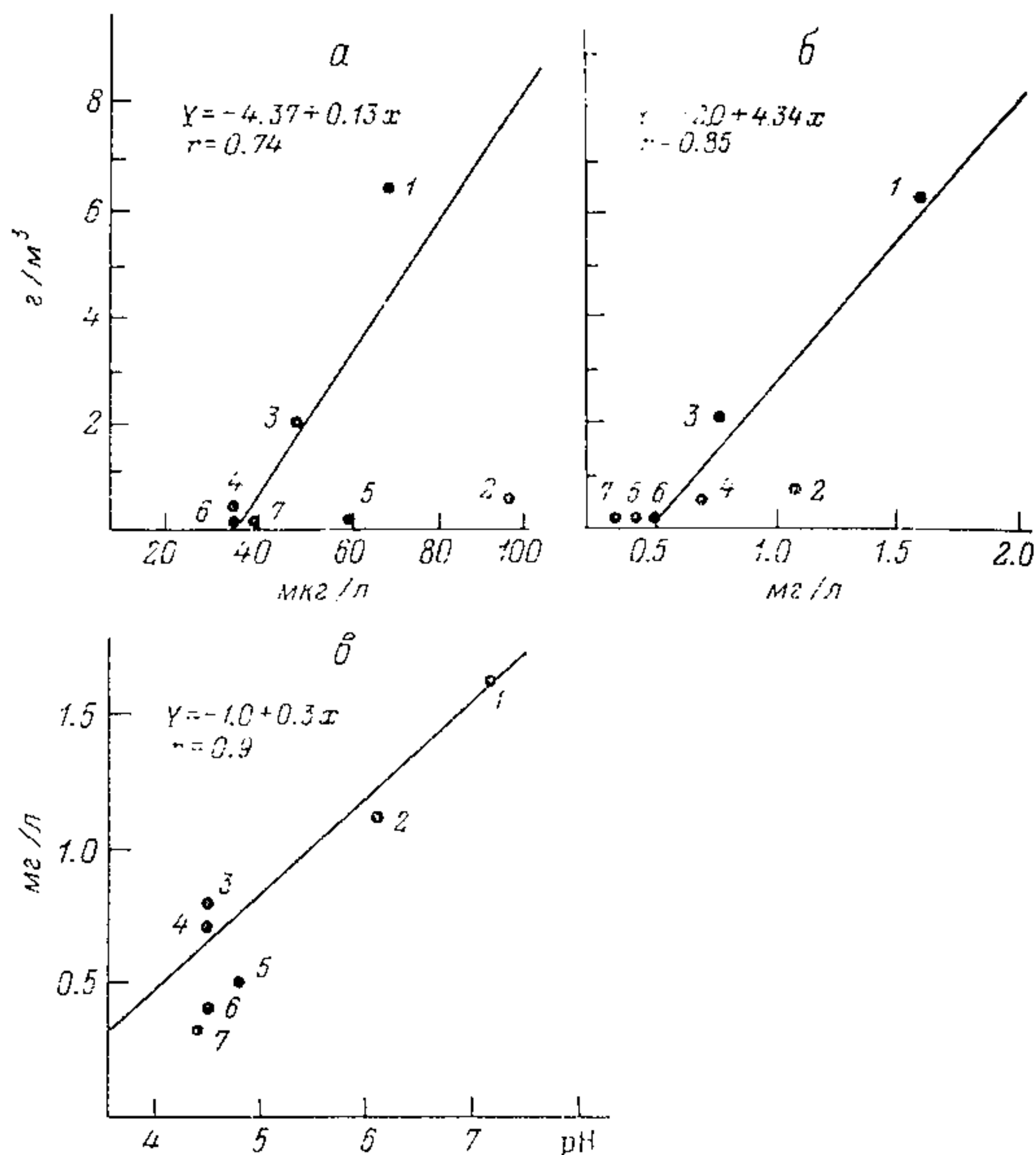


Рис. 10. Изменение биомассы фитопланктона в зависимости от содержания $P_{общ}$ (а) и $N_{общ}$ (б) и связь $N_{общ}$ со степенью алкальности вод (в).

Озера: 1 – Хотавец, 2 – Кривое, 3 – Дубровское, 4 – Змеиное, 5 – Мотыкино, 6 – Темное, 7 – Дорожнев. По оси ординат: а, б – биомасса фитопланктона, в – концентрация $N_{общ}$; по оси абсцисс – концентрации $P_{общ}$ (а) и $N_{общ}$ (б).

расхождение могло быть обусловлено различным методологическим подходом при количественной оценке фитопланктона по экстинкциям экстрактов его пигментов (последние показывают общее содержание хлорофилла в воде, в том числе и внеклеточного) и счетно-объемным методом, требующим учета лишь хорошо сохранившихся недеформированных клеток. Микроскопическая камеральная обработка материала показала наличие в период летнего максимума фитопланктона в оз. Кривом значительного количества полуразрушенных клеток в популяции *Gonyostomum semen*.

С одной стороны, это могло быть вызвано отмиранием части популяции в период ее массового развития, с другой – деформацией клеток за счет концентрации проб методом прямой

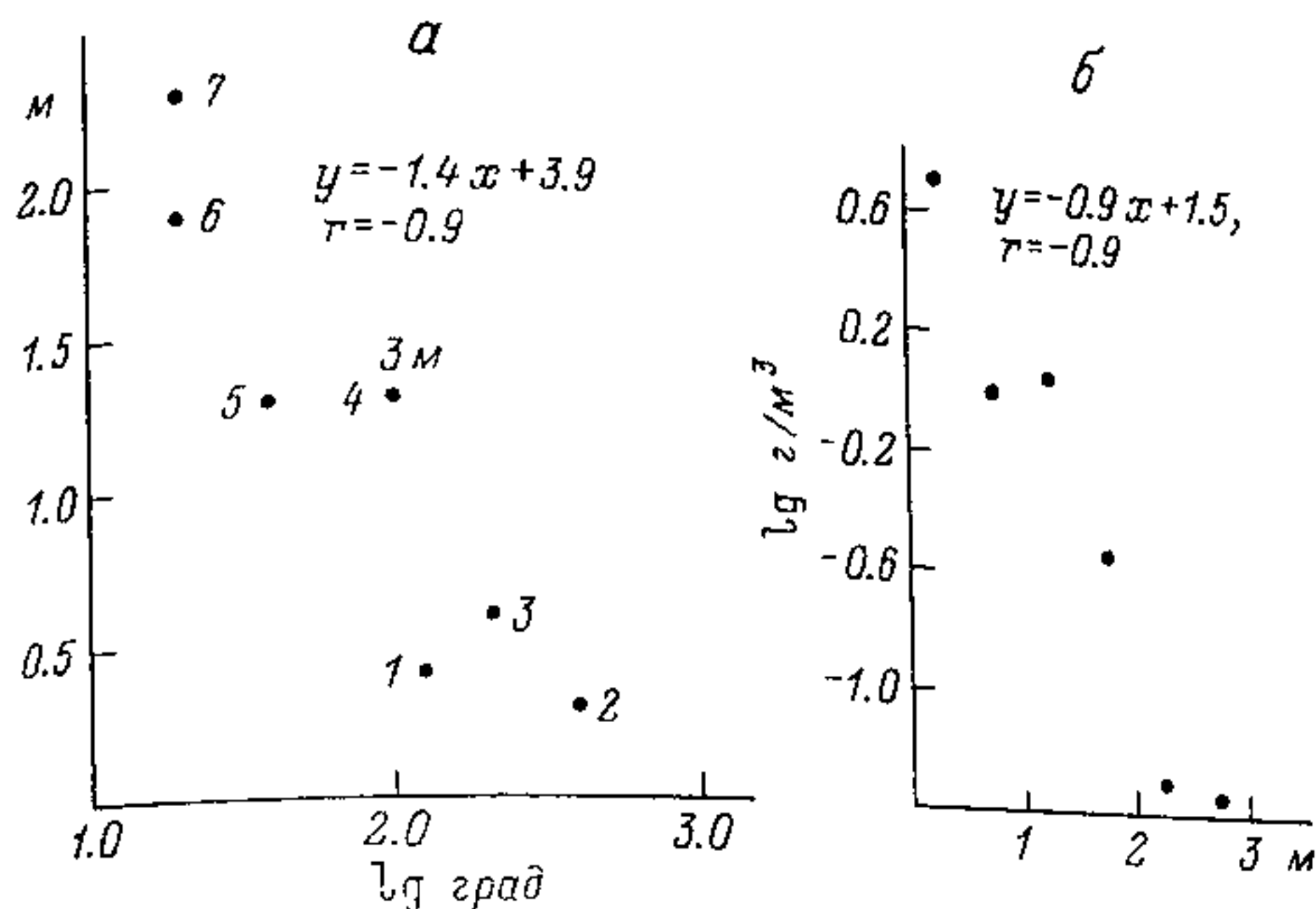


Рис. 11. Изменение прозрачности воды в зависимости от ее цветности в озерах (а) и связь биомассы фитопланктона с прозрачностью (б).

Озера: 1 — Хотавец, 2 — Кривое, 3 — Дубровское, 4 — Змеиное, 5 — Темное, 6 — Дорожлив, 7 — Мотыкино. По оси ординат — прозрачность по диску Секки (а) и биомасса фитопланктона (б), по оси абсцисс — цветность (а) и прозрачность воды (б).

фильтрации. Последнее часто отмечалось предыдущими исследователями [21]. Отсюда возможен недоучет сырой биомассы фитопланктона оз. Кривого. Не менее важный компонент минерального питания водорослей — азот ($N_{\text{общ}}$), снижение концентрации которого происходило прямо пропорционально увеличению кислотности вод (рис. 10, в). Он также оказывал стимулирующее воздействие на развитие фитопланктона (рис. 10, б).

Световой режим в исследованных озерах во многом определялся содержанием гуминовых веществ, о чем свидетельствовала обратная связь прозрачности воды с цветностью (рис. 11, а). Поэтому угнетение

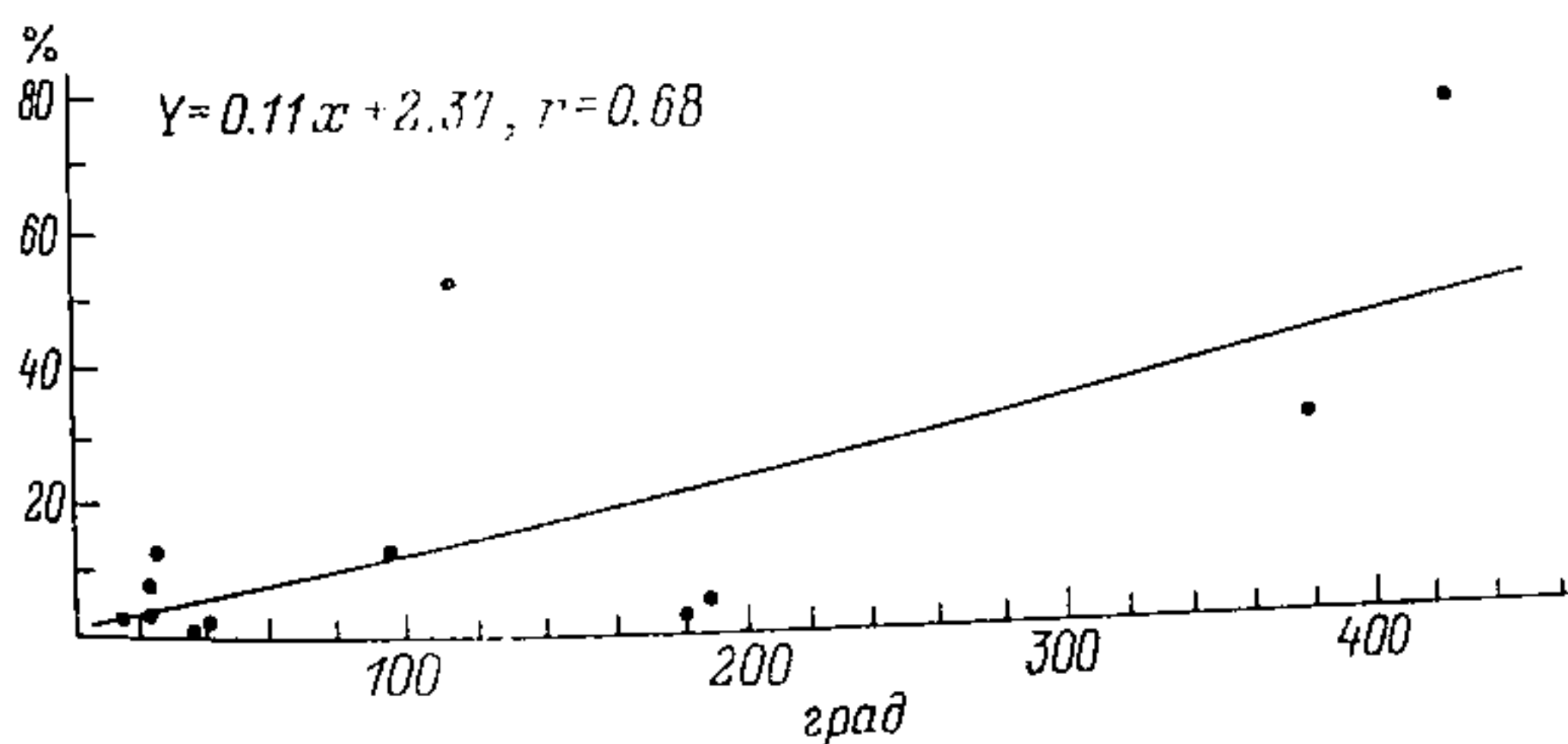


Рис. 12. Связь относительной биомассы фитофлагеллят с цветностью воды (град).

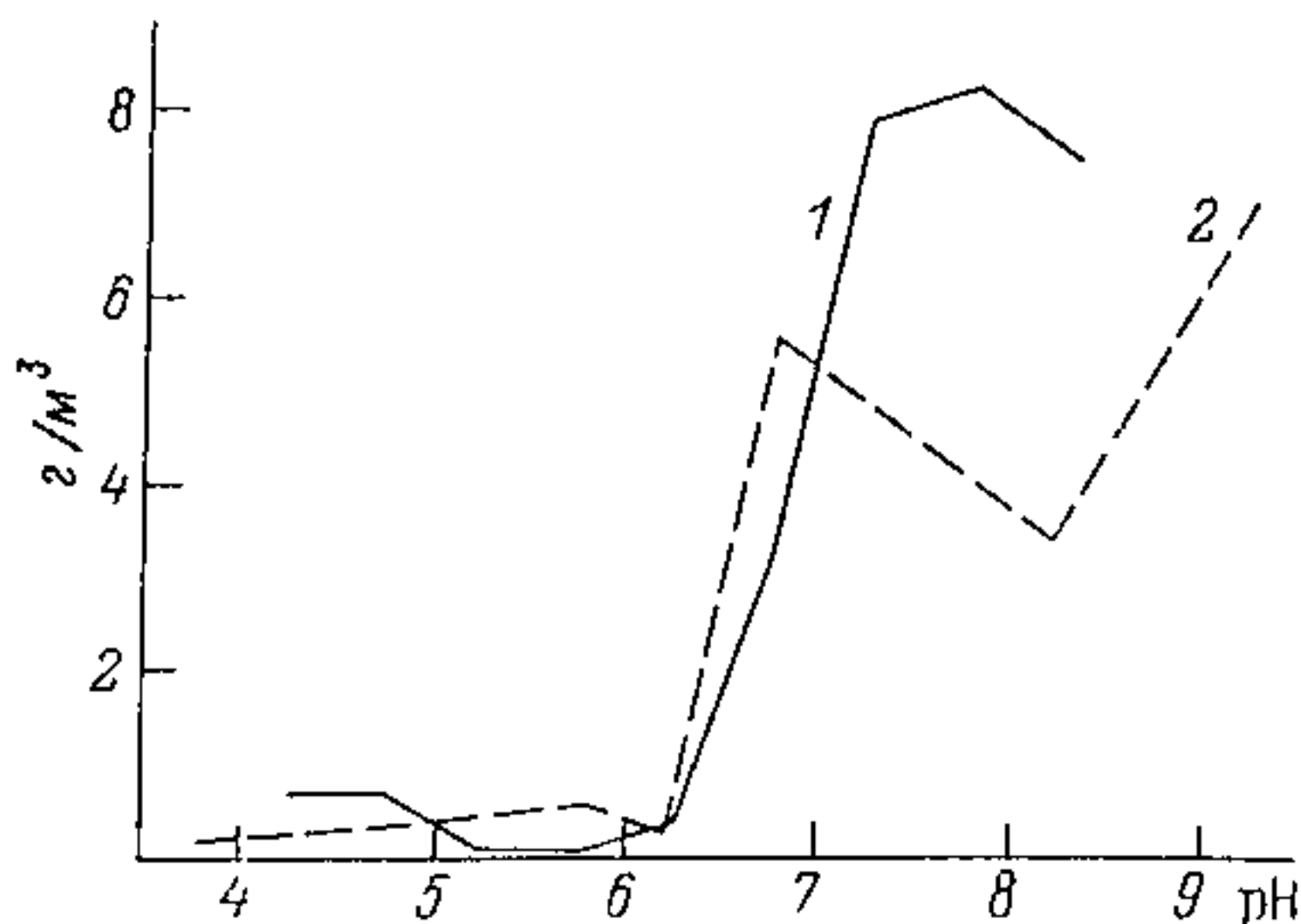


Рис. 13. Изменение суммарной биомассы фитопланктона (г/м³) в зависимости от pH воды.

1 — 1989 г., 2 — 1990 г.

фитопланктона в олигогумозных озерах могло быть вызвано не только токсическим воздействием ионов алюминия, но и избытком света, что иллюстрируется отрицательной линейной зависимостью биомассы водорослей с прозрачностью воды (рис. 11,б). Подобное явление известно для небольших лесных олиготрофных озер Псковской обл., на примере которых показано, что фитопланктон в условиях высокой прозрачности начинает концентрироваться в нижних горизонтах, избегая высокой облученности [11]. В озерах с высокой цветностью вод происходило увеличение относительного обилия фитофлагеллят (рис. 12), что характерно и для многих финских гумозных водоемов [26].

Резкое снижение биомассы фитопланктона в рамках градиента pH наблюдалось при $\text{pH} < 6.5$ (рис. 13). Таким образом, отрицательное влияние ацидификации на интегральные показатели сообществ фитопланктона проявлялось уже в слабокислой среде и усиливалось в озерах с низким содержанием гуматов.

Из вышеизложенного можно сделать следующие выводы. Увеличение уровня кислотности исследованных озер привело к снижению таксономического богатства фитопланктона, флора которого в основном формировалась за счет монотипических видов. Усиление кислотности среды способствовало увеличению в составе индикаторных видов водорослей доли стенобионтов (олигосапробов и ацидофилов). При уменьшении величин pH в составе сообществ фитопланктона происходило изменение в сторону увеличения участия зеленых и золотистых водорослей. При этом наблюдались: снижение биотического разнообразия, колеблющегося по значениям информационного показателя около 1; увеличение степени доминирования, когда преобладали 1–2 вида, составляющие 80–90 % от суммарной численности и биомассы фитопланктона; и упрощение размерной структуры сообществ, сопровождающееся увеличением доли крупноклеточных

форм. Увеличение степени кислотности способствовало снижению величин интегральных показателей альгоценозов и уровня их сезонной дисперсии, принимавших значения, свойственные олиготрофным водам. В кислотных светловодных озерах наблюдалось увеличение доли подледного весеннего максимума, вызванного развитием мелких одноклеточных хризомонад.

Последовательность реакции различных структурных показателей фитопланктона на закисление вод можно представить в виде следующей схемы:

- при $pH < 7$ — изменения в видовом составе сообществ,
- при $pH < 6.5$ — снижение уровня интегральных характеристик,
- при $pH < 6.0$ — снижение таксономического богатства флоры,
- при $pH < 5.5$ — изменение различных размерно-структурных показателей сообществ.

Таким образом, трансформация структуры фитопланктона при закислении начинала осуществляться при $pH = 5-6$, что не противоречит общим экологическим закономерностям [5].

ЛИТЕРАТУРА

1. Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А., Калинина Л. А., Генкал Л. Ф. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
2. Ветрова З. И. О таксономическом статусе рафидофитовых водорослей // Тез. докл. XIII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана (Ташкент, 4-6 сент. 1989 г.). Ташкент, 1989.
3. Ветрова З. И., Охаткин О. Г. Різ *Gonyostomum semen* Dies (*Raphidophyta*) в альгофлорі Радянського союзу // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 2.
4. Загоренко Г. Ф. Зависимость разнообразия планктонной флоры водоема от его морфометрии // Актуальные проблемы современной альгологии. Черкассы, 1987.
5. Израэль Ю. А., Назаров Н. М., Прессман А. Я., Ровинский Ф. Я., Рябошапка А. Г., Филиппова Л. М. Кислые дожди. М., 1989.
6. Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984.
7. Корнева Л. Г. Альгофлора планктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // ИБВВ АН СССР. Борок, 1989. 70 с. Деп. в ВИНТИИ 16.08.89, № 5531-В 89.
8. Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
9. Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993.
10. Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М., 1989.
11. Лаврентьева Г. М. Вертикальное распределение фитопланктона в малых озерах Псковской области // Лимнология Северо-Запада СССР. Таллинн, 1973.
12. Лазарева В. И. Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991.

13. Матвієнко О. М., Литвиненко Р. М. Пірофітові водорості – *Pyrophyta* // Визн. прісн. вод. УРСР. Київ, 1977.
14. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
15. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
16. Порк М. Н. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии // Учен. зап. Тартуского ун-та. 1970. Вып. 268.
17. Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990.
18. Харкевич Н. С. Материал по малым озерам (ламбам) Карелии // Тр. Карел. фил. АН СССР. 1960. Вып. 27.
19. Almer B., Duckson W., Ekström C., Hörnström E., Miller H. Effects of acidification on Swedish lakes // *AMBIO*. 1974. Vol. 3. N 1.
20. Arlova L. Primary production and phytoplankton in two small polyhumic forest lakes in southern Finland // *Hydrobiologia*. 1983. Vol. 101.
21. Cronberg G., Lindmark G., Björk S. Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (*Raphidophyta*) in Swedish forest lakes – an effect of acidification // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 161.
22. Foged N. Observations of the freshwater diatom flora in the neighbourhood of Tromsø in North Norway // *Acta borealia* A. 1960. N 16.
23. Havens K. E., De Costa J. Freshwater plankton community succession during experimental acidification // *Arch. Hydrobiol.* 1987. Bd 111, H. 1.
24. Havens K. E., Heath R. T. Plankton succession during acidification with and without increasing aluminium levels // *Environ. Pollut.* 1990. Vol. 68. N 1–2.
25. Hustedt F. Systematische und ökologische Untersuchungen über die Diatomeenflora von Jowa, Bali und Sumatra // *Arch. Hydrobiol.* 1939. Bd 16. Suppl.
26. Ilmavirta V. Phytoflagellates and their ecology in Finnish brownwater lakes // *Hydrobiologia*. 1988. Vol. 161.
27. Kerekes J., Freedman B. Characteristics of three acidic lakes in Kejimikujik National Park, Nova Scotia, Canada // *Arch. Environ. Contam. and Toxicol.* 1989. Vol. 18, N 1–2.
28. Kwiatkowski R. E., Roff J. C. Effects of acidity on the phytoplankton and primary productivity of selected northern Ontario lakes // *Can. J. Bot.* 1976. Vol. 54, N 22.
29. Round F. E. The effects of liming on the benthic diatom populations in three upland weish lakes // *Diatom Res.* 1990. Vol. 5, N 1.
30. Schindler D. W., Mills K. H., Malley D. F., Findlay D. L., Shearer J. A., Davies L. J., Turner M. A., Linsey G. A., Cruikshank D. R. Long-term ecosystem stress: The affects of years of experimental acidification on a small lake // *Science*. 1985. Vol. 228.
31. Siegfied C. A., Bloomfield J. A., Sutherland J. W. Acidity status and phytoplankton species richness, standing crop and community composition in Adirondack, New-York, USA lakes // *Hydrobiologia*. 1989. Vol. 175, N 1.
32. Siver P. A., Hamer J. S. Use of extant populations of scaled Chrysophytes for the inference of lake-water pH // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47, N 7.
33. Stokes P. Ecological effects of acidification on primary producers in aquatic systems // *Water, Air and Soil Pollut.* 1986. Vol. 30.
34. Van Dam H. Acidification of three moorland polls in the Netherlands by acid precipitation and extreme drought periods over seven decades // *Freshwater Biol.* 1988. Vol. 20, N 2.
35. Watanabe T., Kamijo H., Morishita J., Shinya T., Mashiko K. Studies on the eutrophication of lake Osorezan-ko, a remarkable inorganic acidotrophic lake in Japan // *Ann. Rep. Noto Mar. Lab.* 1973. Vol. 13.
36. Wegl R. Index für die Limnosaprobität // *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd 26.

Н. А. Лаптева, В. А. Гаврилова

МИКРОФЛОРА И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В АЦИДНЫХ ОЗЕРАХ ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Приведены данные по численности бактерий, продукции и деструкции органического вещества, ассимиляции CO_2 , глюкозы, гидролизата белка гетеротрофными бактериями в кислотных озерах. Изучены формы микроорганизмов.

Известные в настоящее время закономерности функционирования микроорганизмов основываются в основном на результатах, полученных при исследовании водоемов с реакцией среды, близкой к нейтральной [1, 2]. В последние годы в связи с проблемой кислотных осадков особое значение приобретает изучение особенностей микробиологических процессов в кислотных водоемах. Исследования за рубежом и в нашей стране касались лишь отдельных звеньев: разложения целлюлозы, нитрификации, сульфатредукции и метанообразования в условиях ацидификации [1, 11, 12, 17].

Цель данной работы — изучить структурные и функциональные показатели микробиологического сообщества в кислотных озерах средних широт. Материал был собран во время зимних и летних экспедиций 1990 г. и весенне-летних 1991 г. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика озер подробно изложена в работе настоящего сборника (см. с. 3). Для характеристики функциональной активности микрофлоры были использованы следующие показатели: суммарная (R_1) и бактериальная (R_2) деструкции органического вещества (ОВ), темновая ассимиляция углекислоты бактериями (T) и продукция их биомассы, время генерации. Критерием активности микрофлоры служила интенсивность потребления и усвоения на биосинтез бактериальной клетки таких органических веществ, как гидролизат белка и глюкозы, меченых по $^{14}\text{C}^*$. Для изучения структуры микробного сообщества были проанализированы следующие параметры: общее число бактерий, размеры их клеток, биомасса и количество сапрофитных и олиготрофных бактерий. Одновременно определяли первичную продукцию ОВ за счет фотосинтеза фитопланктона. Пробы отбирали батометром Руттнера в центре каждого озера с горизонта 0.25 м.

В оз. Кривом воду отбирали с глубин, соответствующих изменениям температуры: из эпилимниона, термоклина и придонного горизонта. Фотосинтез фитопланктона (A) и деструкцию ОВ (R)

*Все расчеты велись по углероду.

анализировали скляночным методом при суточном экспонировании проб. Для определения бактериальной деструкции воду фильтровали через планктонный газ № 76. Одновременно измеряли радиоуглеродным методом первичную продукцию и темновую ассимиляцию углекислоты. Время генерации бактерий и прирост их биомассы определяли прямым методом и по величинам темновой ассимиляции, используя формулу Романенко [7]. Кинетику утилизации глюкозы и белка наблюдали по скорости их включения в бактериальные тела. Концентрация вносимой глюкозы составляла 4, 7, 10 и 18 мкг/л, гидролизата белка — 8, 17, 20, 32 и 40 мкг/л. Пробы экспонировали в темноте в течение 1 ч при температуре исследуемого водоема. Используемые методы описаны в руководствах [3, 7].

Скорость процесса деструкции глюкозы и гидролизата белка изучали в воде и грунтах радиоизотопным методом [10, 17]. Время инкубации проб составляло 1 сут. Пробы фиксировали 5 %-ной щелочью (0.5 мл) и 40 %ным формалином (0.5 мл).

Общее количество бактерий анализировали методом прямого счета на ядерных микрофилтрах с диаметром пор 0.17–0.23 мкм с помощью эпифлуоресцентной микроскопии с акридиновым оранжевым [3]. Количество сапрофитных бактерий учитывали на рыбопептонном агаре (РПА) и инкубировали в течение 10 сут при комнатной температуре. Число гетеротрофных бактерий (олиготрофных) определяли по методам, описанным ранее [8]. Формы микроорганизмов изучали с помощью электронного микроскопа марки JEM-100 С. Препараты готовили по методикам, изложенным в работах [4, 5].

Прежде чем дать характеристику микрофлоре и ее деятельности, остановимся на процессах образования органического вещества и его деструкции. Наблюдения 1991 г. немногочисленны, но сделаны в периоды (май, июнь), когда фитопланктон в озерах был достаточно развит. Весной исследования проводили только радиоуглеродным методом. Согласно этим данным, продуцирование ОВ было наибольшим в кислотных озерах — олиготрофном оз. Мотыкино и дистрофном оз. Дубровском (более 100 мг/(м³ · сут)). В эвтрофных озерах с рН, близкой к нейтральной (Хотавец и Кривое), а также в кислотном мезотрофном оз. Змеином ОВ продуцировалось в 1.5–2 раза меньше (табл. 1), летом в них были выявлены максимальные величины фотосинтеза. Валовая продукция в этих озерах превышала чистую в 2–3 раза, в кислотных озерах Мотыкино и Дубровском — в 7 и 5 раз соответственно. В последних двух значения первичной продукции характерны для олиготрофных озер, в остальных — для мезотрофных [1]. Разницу в величинах, полученных 2 методами, вероятно, можно объяснить низким содержанием общей углекислоты в воде озер (1–2 мг/л). Если учесть, что при кислотном рН среды используется только свободная углекислота, но не карбонаты [16], то очевидно, что недостаток СО₂ лимитирует фотосинтез. Это ограничивает применение радиоуглеродного метода для определения фотосинтеза в кислотных озерах.

Таблица 1
Продуцирование и деструкция органического вещества в озерах,
мг/(м³·сут), 1991 г.

Параметры	Озеро				
	Мотыкино	Дубровское	Змеиное	Кривое	Хотавец
Температура, °С	$\frac{10.0}{20.5}$	$\frac{11.0}{20.5}$	$\frac{10.0}{20.5}$	$\frac{12.5}{20.5}$	$\frac{12.0}{20.5}$
Фотосинтез	—	—	—	—	—
A_1	$\frac{26.0}{109.0}$	$\frac{123.0}{103.0}$	$\frac{337.0}{46.0}$	$\frac{230.0}{44.6}$	$\frac{240.0}{72.0}$
A_2	$\frac{3.40}{90.0}$	$\frac{24.5}{40.0}$	$\frac{152.0}{90.0}$	$\frac{80.0}{100.0}$	$\frac{72.0}{150.0}$
Деструкция (R)	$\frac{60.0}{90.0}$	$\frac{180.0}{40.0}$	$\frac{320.0}{90.0}$	$\frac{70.0}{100.0}$	$\frac{330.0}{150.0}$
A_1/R	$\frac{0.43}{1.42}$	$\frac{0.68}{2.60}$	$\frac{1.10}{3.60}$	$\frac{3.3}{1.73}$	$\frac{0.72}{1.90}$
Темновая ассимиляция (T)	$\frac{0.40}{1.3}$	$\frac{1.86}{2.50}$	$\frac{1.21}{8.00}$	$\frac{3.5}{3.9}$	$\frac{15.2}{2.60}$
T/A_2 , %	$\frac{2.90}{222.0}$	$\frac{7.60}{14.8}$	$\frac{0.8}{17.0}$	$\frac{4.4}{10.0}$	$\frac{21.0}{48.4}$
Время генерации, ч	$\frac{17.4}{22.8}$	$\frac{22.7}{12.6}$	$\frac{141.0}{25.8}$	$\frac{17.6}{31.7}$	$\frac{250.0}{6.70}$
Бактериальная продукция	$\frac{30.0}{33.6}$	$\frac{37.0}{27.0}$	$\frac{77.0}{27.0}$	$\frac{43.0}{75.2}$	$\frac{25.8}{17.6}$
P_1	$\frac{23.7}{6.70}$	$\frac{43.4}{31.0}$	$\frac{60.0}{20.0}$	$\frac{28.9}{58.5}$	$\frac{31.7}{250.0}$
P_2					

Примечание. Определение A_1 — кислородным методом, A_2 , P_2 — радиоуглеродным, P_1 — прямым микроскопированием. Над чертой — май, под чертой — июль.

Полученные в 1991 г. результаты по деструкции ОВ отражали суммарное участие гидробионтов и были близки к данным Романенко [7] для Рыбинского водохранилища (в среднем 0.2 мг/(л·сут)). С наибольшей интенсивностью деструкция протекала в период влияния весеннего паводка в нейтральном оз. Хотавец, где минерализовалось 150 мг/(м³·сут) ОВ. Гораздо медленнее распад ОВ шел в воде кислотного полигуменозного оз. Дубровского — 40 мг/(м³·сут). В остальных величинах деструкции колебались в пределах 100 мг/(м³·сут). Вероятно, в период паводка, когда велико значение ОВ аллохтонного происхождения, низкая рН среды не является определяющим фактором скорости деструкции органического вещества. При расчете деструкции под 1 м² оказалось, что во всех исследованных озерах

Таблица 2
Продуцирование и деструкция органического вещества в озерах,
мг/(м³·сут), 1990 г.

Параметры	Месяц				
	I	III	IV	VII	IX
Оз. Мотыкино					
Температура, °С	1.5	0.5	14.0	20.2	11.6
Деструкция:					
суммарная	16.0	137	—	400.0	130.0
бактериальная	—	50.0	21.0	380.0	110.0
Темновая ассимиляция	0.17	0.05	2.31	1.2	0.25
Бактериальная продукция	2.8	0.8	38.5	20.0	42.0
Оз. Дубровское					
Температура, °С	1.5	1.0	16.0	19.8	11.3
Деструкция:					
суммарная	380.0	10.0	148.0	200.0	50.0
бактериальная	—	9.0	136.0	150.0	40.0
Темновая ассимиляция	0.06	0.02	3.32	2.95	0.87
Бактериальная продукция	1.00	3.3	55.3	49.2	14.5
Оз. Кривое					
Температура, °С	1.0	0.0	9.20	21.2	11.5
Деструкция:					
суммарная	87.0	4.0	241.0	610.0	230.0
бактериальная	—	4.0	231.0	510.0	200.0
Темновая ассимиляция	0.21	6.4	16.7	2.60	0.46
Бактериальная продукция	3.50	107	231.0	43.0	7.60
Оз. Змеиное					
Температура, °С	1.5	0.50	14.5	19.8	11.0
Деструкция:					
суммарная	85.0	28.0	144.0	55.0	400.0
бактериальная	—	28.0	115.0	30.0	400.0
Темновая ассимиляция	0.09	0.72	8.20	2.5	0.40
Бактериальная продукция	1.5	1.2	49.8	42.0	6.7

Таблица 2 (продолжение)

Параметры	Месяц				
	I	III	IV	VII	IX
	Оз. Хотавец				
Температура, °С	1.0	0.5	15.0	21.2	11.3
Деструкция:					
суммарная	98.0	33.0	203.0	640.0	1000.0
бактериальная	—	33.0	167.0	213.0	400.0
Темновая ассимиляция	0.015	1.55	6.62	14.9	3.06
Бактериальная продукция	2.50	25.8	110.0	250.0	51.0

ее величины были близкими: $0.2-0.29 \text{ г/м}^2 \cdot \text{сут}$). Исключение составило оз. Дубровское, в котором за сутки распадалось 0.04 г/м^2 .

Летом при максимальной температуре деструкционные процессы протекали наиболее интенсивно в озерах с высокой первичной продукцией ОВ — в эвтрофном оз. Хотавец и мезотрофном оз. Змеином: за сутки в них разрушалось в 2–3 раза больше ОВ, чем весной. Отношение валовой продукции ОВ к суммарной деструкции было равным $0.7-1.0$, т. е. для жизнедеятельности микроорганизмов было достаточным содержание автохтонного ОВ. В кислом олиготрофном оз. Мотыкино оно соответствовало 0.4 , что свидетельствует о более значительной роли ОВ аллохтонного происхождения в жизни водоема, нежели автохтонного.

В летний период вследствие температурной стратификации водная толща эвтрофного олигоацидного оз. Кривого была разделена на 3 экологические зоны. Температурный скачок располагался на глубине $1.0-1.5 \text{ м}$. Резкое падение содержания растворенного кислорода от 7.3 до 3.0 мг/л наблюдали на глубине 1 м , а у дна оно было нулевым. Наиболее интенсивно деструкционные процессы протекали в зоне термоклина ($100 \text{ мг/м}^3 \cdot \text{сут}$), медленнее ($70 \text{ мг/м}^3 \cdot \text{сут}$) — в поверхностном слое. Скорость же фотосинтеза была наибольшей в поверхностном горизонте, где отношения его величин к значениям деструкции соответствовали 3.3 , а в зоне термоклина — 0.4 мг С/л .

Минерализация ОВ идет на всех уровнях трофической системы. Немногочисленные литературные данные [1, 2, 6, 9] свидетельствуют о ведущей роли микроорганизмов в этих процессах. В 1990 г. нами была определена доля бактериального дыхания в общем потреблении кислорода планктоном озер (табл. 2). Суммарная суточная деструкция ОВ в весенне-зимнее время составила менее 100 мг/м^3 . В ацидном олиготрофном оз. Мотыкино за сутки минерализовалось 16 мг/м^3 . В марте перед вскрытием озер деструкция увеличилась в 2–4 раза. Максимальные величины наблюдались в эвтрофных озерах Хотавец и Кривом. Доля бактериальной деструкции в среднем

по озерам составила 87 %. С наибольшей скоростью распад ОВ протекал летом и ранней осенью – в период вегетации и отмирания водорослей. В июле отношение величины бактериального потребления кислорода к суммарному равнялось 68 %. Минимальное значение (33 %) было отмечено в оз. Хотавец, где интенсивно развивался фито- и зоопланктон, максимальное (95 %) – в олиготрофном оз. Мотыкино. Значение бактериопланктона в деструкционных процессах возросло в момент отмирания водорослей, и доля его участия в среднем для озер составила 78 %.

Таким образом, в озерах болотного происхождения бактериопланктону принадлежит основная роль в процессах минерализации. В кислых озерах бактериальная деструкция может достигать 80–100 % от суммарной. В целом суммарная деструкция ОВ интенсивнее протекает в озерах с рН, близкой к нейтральной. Согласно литературным данным [11], значения рН в пределах от 5 до 6 не снижают скорости минерализации ОВ. В случае снижения ее величин ниже 5 макрофитный детрит разлагается медленнее, чем водорослевый.

Численность и биомасса бактериопланктона за разные периоды исследований в 1990–1991 гг. представлена в табл. 3. В подледный период общая численность бактерий в озерах различалась незначительно. Так, в январе–марте пределы ее колебаний составили 0.78–1.64 млн кл./мл. В половодье (апрель) произошло резкое увеличение количества микроорганизмов – до 4.6–25.0 млн кл./мл. Максимальные значения их были зарегистрированы в кислом дистрофном оз. Дубровском. В это время с паводковыми водами поступает легкодоступное для микроорганизмов ОВ и аллохтонная микрофлора. Необходимо отметить, что в результате ветрового перемешивания происходит взмучивание донных отложений, и в воду поступает значительное количество органоминеральных частиц, на которых обитают бактерии, а также диффундируют низкомолекулярные растворенные органические вещества. Все это оказывает воздействие на увеличение численности бактерий и их функциональную активность – процессы деструкции и ассимиляции углекислоты (табл. 2). Наблюдения 1991 г. показали, что численность микроорганизмов в начале мая колебалась от 0.9 до 2.8 млн кл./мл (с максимумом в олигокислом эвтрофном оз. Кривом). Летом при прогреве воды до 20 °С число бактерий значительно увеличилось в озерах с рН > 6 и мало изменилось в кислых.

Количество гетеротрофных бактерий в воде было невелико, из них сапрофитов содержалось десятки и сотни клеток в одном миллилитре воды, олиготрофных – тысячи и сотни тысяч. Минимальное число сапрофитных бактерий было отмечено зимой 1990 г. и их увеличение – ранней весной (табл. 3). Максимум наблюдали в олигогумозном оз. Мотыкино и полигумозном оз. Дубровском, в которых рН воды была ниже 5. В летний период их содержалось больше в эвтрофных озерах с рН, близкой к нейтральной. Колебания численности олиготрофных микроорганизмов больше связаны с сезонами года,

Таблица 3
Численность и биомасса бактериопланктона
в поверхностном слое воды озер

Параметры	1990 г.			1991 г.	
	I	III	IV	6 V	16 VII
Оз. Кривое					
Число бактерий:					
общее, млн кл./мл	0.78	1.14	8.4	2.8	7.4
сапрофитных, кл./мл	4.0	11.0	48.0	40.3	205.6
олиготрофных, тыс. кл./мл	—	1.0	—	10.0	10.0
Биомасса, мг С/м ³	26.0	78.0	74.0	120.0	550.0
Оз. Хотавец					
Число бактерий:					
общее, млн кл./мл	1.23	1.64	5.12	0.9	9.0
сапрофитных, кл./мл	9.0	9.0	60.0	13.0	129.6
олиготрофных, тыс. кл./мл	—	100.0	1.0	1.0	100.0
Биомасса, мг С/м ³	61.0	553.0	96.0	150.0	11.0
Оз. Мотыкино					
Число бактерий:					
общее, млн кл./мл	<u>1.1</u>	<u>1.33</u>	<u>6.8</u>	<u>1.4</u>	<u>1.2</u>
сапрофитных, кл./мл	6.0	16.0	13.0	27.0	23.0
олиготрофных, тыс. кл./мл	—	1.0	1.0	1.0	10.0
Биомасса, мг С/м ³	24.0	1079.0	201.0	30.0	32.0
Оз. Дубровское					
Число бактерий:					
общее, млн кл./мл	1.0	0.91	25.0	1.10	1.6
сапрофитных, кл./мл	—	58.0	97.0	21.0	31.0
олиготрофных, тыс. кл./мл	—	0.1	10.0	10.0	100.0
Биомасса, мг С/м ³	9.4	14.0	1667.0	400.0	35.0
Оз. Змеиное					
Число бактерий:					
общее, млн кл./мл	1.2	1.47	4.6	1.9	1.5
сапрофитных, кл./мл	16.0	13.0	28.0	36.5	29.0
олиготрофных, тыс. кл./мл	—	0.1	—	1.0	10.0
Биомасса, мг С/м ³	9.0	91.0	78.0	80.0	50.0

чем с рН воды. Так, в пробах, отобранных в марте, их количество не превышало 1.0 тыс. кл./мл и возросло в 10 раз в период вскрытия ото льда. Летом их число составило 10–100 тыс. кл./мл – с наибольшим количеством в нейтральном оз. Хотавец и кислом оз. Дубровском.

Таким образом, влияние рН воды озер мало влияет на численность гетеротрофных бактерий. Это подтвердили и результаты экспериментальных наблюдений. При росте их на РПА и в стерильной воде

исследуемых озер с нейтральной и кислой pH число клеток не имело достоверных различий или было одинаковым. Это свидетельствует о толерантности микроорганизмов к кислым pH.

Малочисленность и мелкие размеры бактериальных клеток зимой ($0.07-0.04 \text{ мкм}^3$) обусловили низкую биомассу бактерий ($6.0-9.0 \text{ мг/м}^3$). С увеличением общей численности и объема их клеток (0.12 мкм^3) в начальный период открытых вод их биомасса возросла в среднем до 48 мг/м^3 . Максимальная ее величина (0.7 мг/м^3) наблюдалась в полигумозном кислотном оз. Дубровском ($V = 0.45 \text{ мкм}^3$) и минимальная — в олигогумозном кислотном оз. Мотыкино (0.024 мкм^3). В мае 1991 г., когда сказывалось влияние паводковых вод, она колебалась от 13 до 40 мг С/м^3 , оставаясь летом в кислых озерах на том же уровне. Такие величины характерны для олиготрофных озер с нейтральной pH [1, 2]. Летние максимальные значения биомассы ($106-130 \text{ мг С/л}$) наблюдались в озерах с $\text{pH} > 6$.

Итак, кислая реакция и цветность воды непосредственно влияют на объем бактериальной клетки, и благодаря снижению фотосинтеза фитопланктона при этих условиях уменьшается общая численность бактерий.

Отсутствие длительных наблюдений не позволяет установить воздействия различных факторов на скорость размножения микроорганизмов. Не наблюдалось прямой ее зависимости от общего количества бактерий и pH среды обитания.

В большей степени информативным показателем активного состояния бактерий служит темновая ассимиляция углекислоты. Результаты исследований показали, что наиболее интенсивно свободную углекислоту ассимилируют бактерии в эвтрофных озерах (олигокислотном оз. Кривом и нейтральном оз. Хотавец). Значительные величины ассимиляции во всех озерах наблюдали в начальный период открытой воды и летом при ее максимальном прогреве. Первый максимум связан с поступлением в озера аллохтонного ОВ с тальми водами, второй — с интенсивной продукцией ОВ за счет фотосинтеза фитопланктона, а также благоприятным температурным режимом. В мае 1991 г. темновая ассимиляция углекислоты составляла $1.4-8.0 \%$ от световой, в июле — $0.4-21 \%$.

Таким образом, продукция ОВ за счет процессов темновой ассимиляции может достигать в болотных озерах значительных величин в зависимости от поступающего в них ОВ аллохтонного и автохтонного происхождения.

При расчете бактериальной продукции по величинам темновой ассимиляции было принято, что 6% углерода потребленной углекислоты включалось в биомассу бактерий [7]. В 1990 г. бактериальная продукция была наименьшей в период ледостава, наибольшей — после вскрытия ото льда. В кислотных озерах она продуцировалась медленнее, чем в олигокислотном и нейтральном. В последних ее величины составили в марте 2.7% , в апреле 25% от первичной продукции ОВ. В олигокислотном оз. Кривом она была в 2-4 раза выше, чем

в нейтральном оз. Хотавец, где максимум ($250 \text{ мг}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$) был отмечен в июле. Самая низкая скорость продукции бактериальной биомассы была в кислом олигогумозном оз. Мотыкино. Величины, полученные по прямому методу, были в основном близкими к рассчитанным (табл. 2, 3). Существенное различие наблюдали в эвтрофном оз. Хотавец, где продукция бактерий, измеренная радиоуглеродным методом, была в 10 раз выше, чем определенная прямым методом. При высокой численности бактерий скорость их размножения была низкой.

Продукция бактериальной биомассы нередко была близка к величинам продукции органического вещества фитопланктона. Это свидетельствует о том, что в метаболизм бактерий вовлекается как автохтонное, так и аллохтонное органическое вещество. Отметим, что в кислых озерах, как правило, величины биомассы и ее продукция соизмеримы, т. е. количество продуцируемых бактерий приблизительно равно к таковому элиминируемых. В озерах с pH воды, близкой к нейтральной, продукция превалирует над биомассой бактерий, что является характерным для эвтрофных водоемов. Наблюдаемые закономерности хорошо известны в литературе по многочисленным исследованиям водоемов с различными экологическими условиями [2].

Гетеротрофная активность бактерий. Для объективной оценки активности водных бактерий используют количественные параметры интенсивности трансформации меченых органических субстратов. Этот процесс характеризуется 2 показателями: максимальной скоростью накопления источника углерода в телах бактерий, потребляющих данный субстрат, и способностью бактерий к деструкции потребленных ОВ. Эти величины зависят от плотности и скорости роста бактериальных клеток, а также интенсивности их основного обмена.

Максимальные скорости потребления органических соединений наблюдали в полигумозном оз. Хотавец (pH 6.8), минимальные — в олигогумозном оз. Мотыкино (pH 4.76). Бактериопланктон гораздо слабее утилизировал глюкозу (примерно, на порядок ниже), чем белок. Это связано с тем, что низкая pH среды замедляет поглощение глюкозы клетками [13]. Характер изменений бактериальной активности, или „гетеротрофного потенциала”, и общей численности бактерий был сходен (табл. 3, 4).

Показателем эффективности использования РОВ на синтез тел бактерий служило отношение радиоактивности бактерий к общей активности меченого ОВ. Наибольшее количество использованного углерода потребленного белка (8 % от исходного) отмечали в полигумозном нейтральном оз. Хотавец, наименьшее (0.4–0.6 %) — в полигумозном кислом оз. Дубровском и олигогумозном кислом оз. Мотыкино. Микрофлора воды гораздо слабее ассимилировала углерод глюкозы (0.25–1.7 %). При одночасовой экспозиции эффективнее используется углерод белка при концентрации 8 мкг/л, глюкозы —

Таблица 4
Сравнительная активность микрофлоры
в озерах с различной рН воды

Озеро	рН	Максимальная скорость потребления субстрата, меченого по ^{14}C мг/м ³		Органический углерод субстратов, использованный на биосинтез, % (в воде)		Распад органического вещества, мкг/(л · сут) (в грунтах)	
		белок	глюкоза	белок	глюкоза	белок	глюкоза
Кривое	6.6	0.40	0.020	2.1	0.40	0.49	0.06
Хотавец	6.8	0.70	0.140	8.0	1.70	2.80	0.08
Дубровское	4.6	0.16	0.017	0.4	0.50	0.24	0.12
Змеиное	4.67	0.23	0.006	1.8	0.80	0.52	0.15
Мотыкино	4.6	0.08	0.020	0.6	0.25	0.39	0.04

при 4 мкг/л. Лишь в нейтральном оз. Хотавец оптимальные концентрации органических субстратов составили 32 и 10 мкг/л соответственно. Вероятно, это результат того, что значительная доля ОВ находится в легкоусвояемой форме и микроорганизмы при оптимальной рН обладают высокой функциональной активностью. Здесь же было зафиксировано самое низкое время оборота этих веществ – 12–25 ч⁻¹. В остальных озерах оно колебалось от 30 до 500 ч⁻¹. При этом скорость обрабатываемости белка была значительно выше, чем глюкозы – 12–50 и 100–500 ч⁻¹ соответственно. Максимальная концентрация белковых веществ наблюдалась в ацидном дистрофном оз. Дубровском (28 мкг/л) и олигоацидном эвтрофном оз. Кривом (12 мкг/л), в других озерах она была низкой (4.0–8.0 мкг/л).

Распад органических субстратов до CO_2 в водной толще был незначителен и выражался тысячными долями микрограммов. В грунтах скорость минерализации была на 2–3 порядка выше (0.24–2.8 мкг/(л · сут)). Максимальные значения были получены при деструкции белка в пробах грунта нейтрального эвтрофного оз. Хотавец, минимальные – в ацидном дистрофном оз. Дубровском. Деструкция глюкозы наиболее интенсивно проходила в ацидных озерах мезотрофного и дистрофного типов, медленнее – в ацидном олиготрофном оз. Мотыкино. В целом скорость распада ОВ была незначительной (0.04–0.15 мкг/(л · сут)).

Результаты исследований трансформации легкоусвояемых органических веществ типа белков свидетельствуют о достаточно высокой функциональной активности микрофлоры в эвтрофных озерах с рН > 6 и ацидном мезотрофном с максимальной первичной продукцией. Применение глюкозы для измерения гетеротрофной активности в ацидных озерах ограничено, так как низкая рН тормозит скорость поглощения глюкозы бактериями [18]. Согласно литературным данным [13–15, 17], скорость ассимиляции применяемых нами веществ в исследованных ацидных озерах характерна для олиготрофных

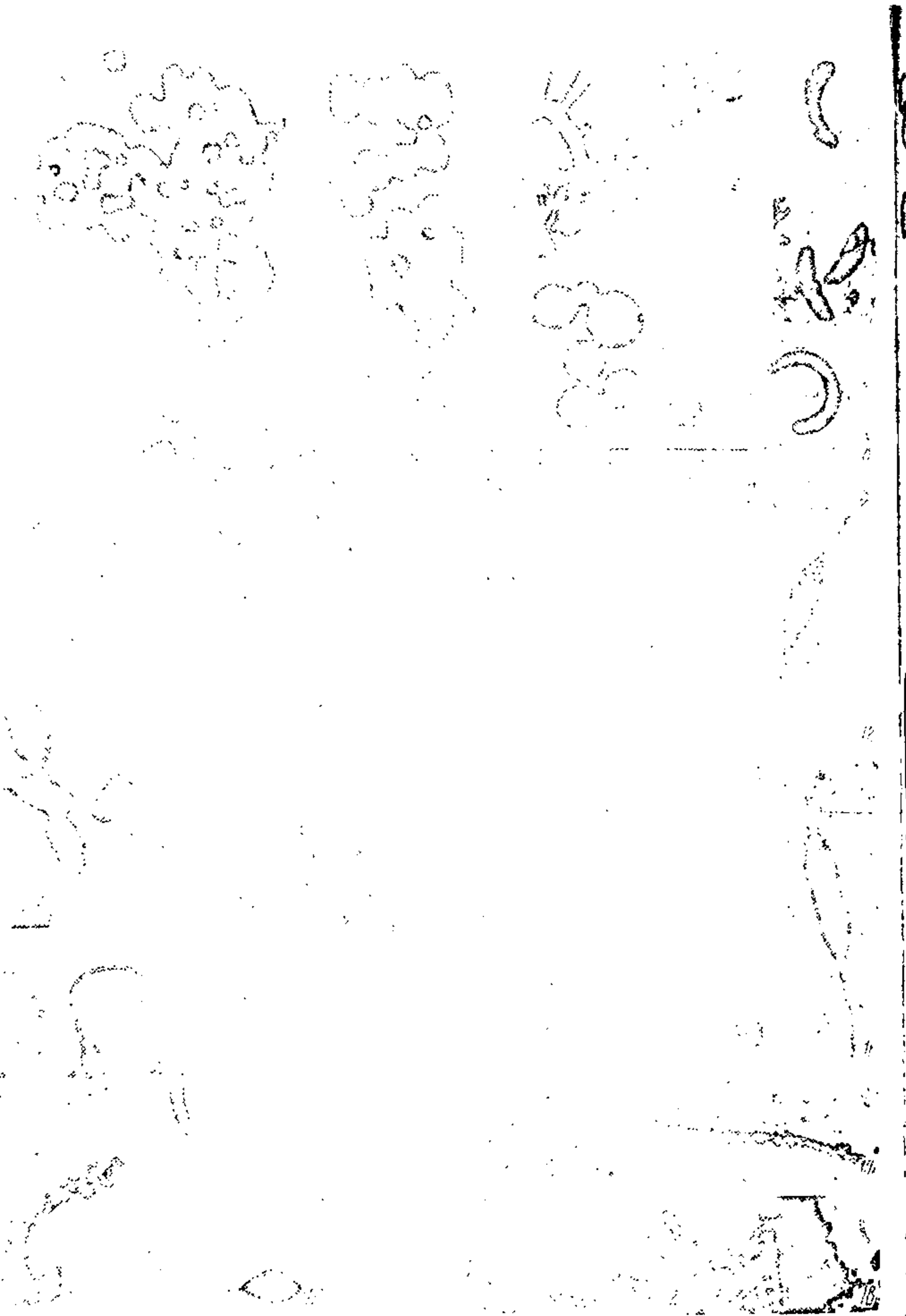
и дистрофных озер с рН 4–5, в нейтральных – для чистых участков Рыбинского водохранилища [6].

Формы микроорганизмов. Любые изменения в экологической обстановке сопровождаются таковыми видовой структуры бактериального сообщества. Ввиду сложности выделения и определения видов микроорганизмов их чаще всего изучают на основании морфологии клетки с помощью электронного микроскопа [1, 4, 5]. Данный метод позволяет обнаружить расположение клеток, размеры, разнообразие форм в их естественном состоянии и дает быструю предварительную информацию об экологической обстановке в водоемах.

Основная часть микробиального сообщества представлена кокковидными формами с диаметром 0.5–1.0 мкм и палочковидными клетками с размерами $0.3\text{--}0.15 \times 1.0\text{--}2.0$ мкм (см. рисунок, 1–46). Помимо этого, в кислотном оз. Мотыкино, где цветность воды и первичная продукция ОВ были самыми низкими, преобладали гетерогенные палочковидные формы (прямые, искривленные, яйцевидные) (рисунок, 1–10). Чаще всего их встречали в микроколониях. Подобные бактериальные формы наблюдали ранее в Вороновской ламбе с цветностью воды 30 град и рН = 5 [4]. Редко встречали стебельковые (см. рисунок, 14, 16, 19) и нитчатые извитые формы (см. рисунок, 15, 17, 18), простекатные микроорганизмы (см. рисунок, 11).

В июле 1991 г. в кислотном мезотрофном оз. Змеином с цветностью воды более 100 град и высокой первичной продукцией присутствовали разнообразные формы микроорганизмов, большинство из которых отличались от таковых в оз. Мотыкино. Здесь бактериальные клетки были меньше по размеру и располагались парно или отдельно. Среди палочковидных наблюдали клетки подковообразной и вибриоидной форм со жгутами (рисунок, 22, 23), мелкие спираиллы (около 1 мкм), микроколонии железобактерий рода *Planctomycetes* (рисунок, 24), нитчатые формы железобактерий. В подледный период были обнаружены бактериальные клетки с газовыми вакуолями (рисунок, 28). Постоянно встречались формы типов *Microcylus* (см. рисунок, 29) и нокардиоподобных (рисунок, 27, 31).

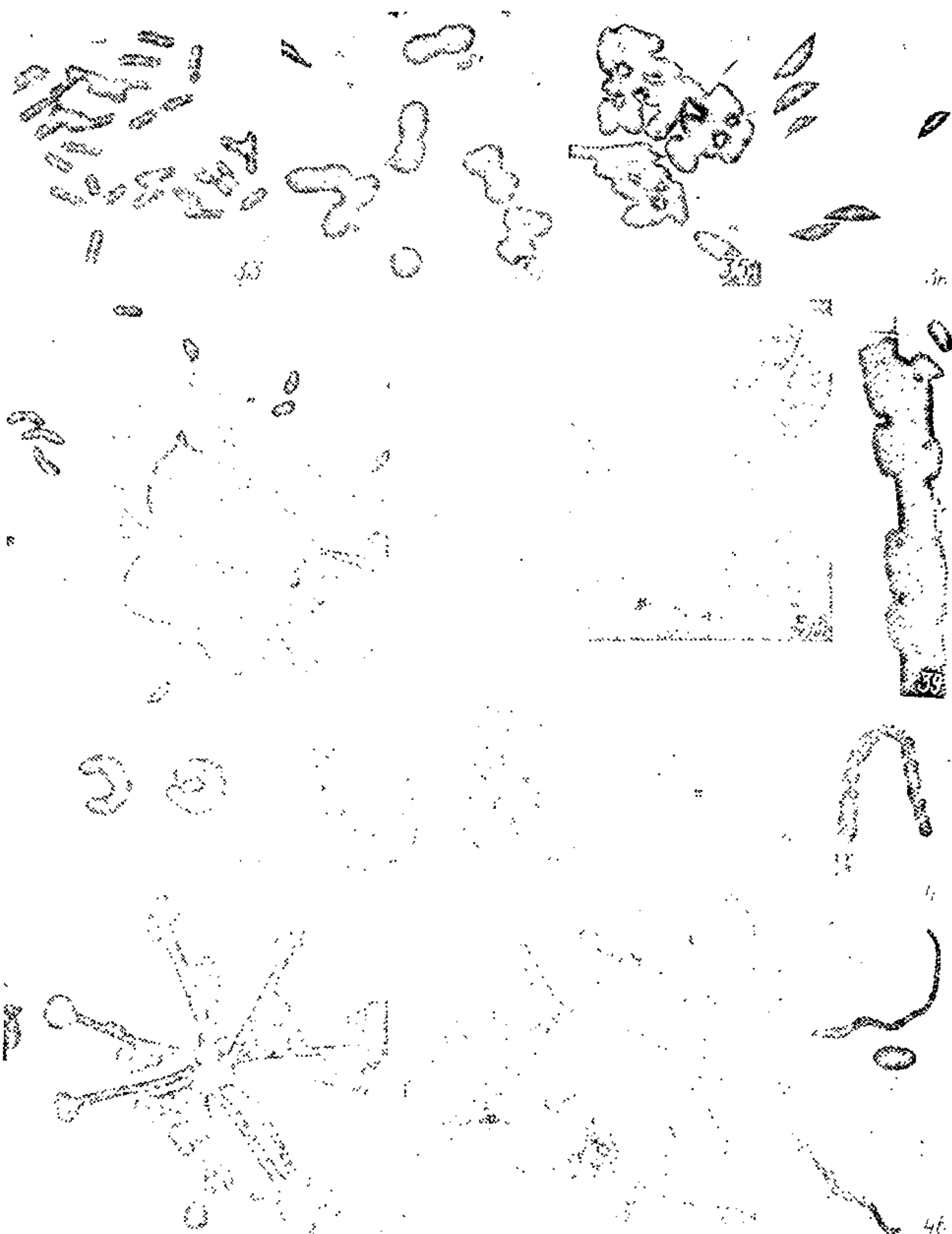
В кислотном дистрофном оз. Дубровском преобладали банальные формы бактерий, которые также образовывали микроколонии. Помимо того, встречались и редкие виды бактерий – *Prostecobacter* (рисунок, 12, 13) и *Caulobacter* лимоновидной формы (рисунок, 19). Значительное разнообразие было обнаружено в олигокислотном эвтрофном оз. Кривом, где цветность воды соответствовала 300 град. Отмечали бактерии с выростами, стебельковые, нокардиоподобные (см. рисунок, 27), мелкие спираиллы (см. рисунок, 30), железобактерии типа *Arthrobacter* и *Galionella*. В нейтральном полигумозном оз. Ховатец бактериальные формы были характерными для гумифицированных озер эвтрофного типа (см. рисунок, 33–46) [1, 5]. Банальные формы находились в микроколониях с рыхлым или плотным расположением клеток. На электронно-микроскопических сеточках часто встречались водоросли, обрастающие микроорганизмами (см. рисунок, 37, 38, 39), клетки



Формы микроорганизмов в кислых озерах Дарвинского заповедника. Объяснения в тексте. Масштабная линейка соответствует 1 мкм.



Продолжение рисунка.



Продолжение рисунка.

с одной выпуклой стороной (см. рисунок, 36), бактерии типа *Microscus*, которые имели все стадии цикла развития: от подковообразной, спиралевидной до свернутой в виде восьмерки (см. рисунок, 29, 40, 41). Для этого озера, как и для кислых, характерно наличие бактериальных клеток с фимбриями (см. рисунок, 42). Обычно такие специфические выросты бактерий образуются при неблагоприятных условиях развития. В озере развивались железобактерии *Planctomyces*,

Seliberia (см. рисунок, 43, 44). В значительных количествах были обнаружены бактериальные формы рода *Nocardia* (см. рисунок, 45), нитчатые извитые формы (см. рисунок, 46), а также *Caulobacter* веретеновидной формы.

Таким образом, определяющими факторами для развития микроорганизмов в изученных озерах являются наличие легкоусвояемого органического вещества, активная реакция воды, газовый режим (CO_2 , O_2) и гумификация воды. Низкое содержание углекислоты, по-видимому, лимитировало фотосинтез фитопланктона. Это в первую очередь сказалось на функциональном состоянии микробного сообщества: снижении скорости ассимиляции углекислоты, потреблении и деструкции отдельных ОВ-глюкозы и белка. Тормозятся общие деструкционные процессы, в которых основное участие принимают микроорганизмы. Наблюдаемые факты особенно характерны для кислых озер. Низкая рН воды оказывает прямое отрицательное действие на биомассу бактерий, которая, как правило, соизмерима с ее продукцией. В нейтральных озерах продукция преобладает над биомассой, что является результатом размножения бактерий и выедания зоопланктоном.

Результаты исследований показали, что гуминовые вещества непосредственно не снижали интенсивности микробиологических процессов в озерах. Наряду с активной реакцией среды они существенно влияли на структуру микробного сообщества. В кислых озерах микрофлора представлена банальными формами, большинство из которых имели на поверхности клеток фимбрии и встречались в микроколониях. В гумифицированных озерах с рН < 5 разнообразие увеличилось и наряду с банальными формами выявились редкие — простекатные, стебельковые и почкующиеся. В эвтрофных полигумозных озерах с рН > 6 редкие формы встречались с наибольшей частотой, нежели в кислых. Здесь были отмечены разнообразные нитчатые формы, нокардиоподобные микроорганизмы. При дефиците кислорода и низкой температуре в таких озерах в массе развивались бактерии с газовыми вакуолями.

Следует отметить, что количественная и видовая структуры могут быть использованы для индикации закисления весьма приближенно. Большинство микроорганизмов развиваются в широком диапазоне рН и ее влияние может быть косвенным. Перспективными являются функциональные показатели бактериального сообщества — скорость потребления и биodeградации до $^{14}\text{CO}_2$ меченых углеродсодержащих соединений. Наиболее четко на закисление реагируют узкоспециализированные группы микроорганизмов, осуществляющие круговорот отдельных элементов [12, 15].

ЛИТЕРАТУРА

1. Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977.
2. Дрябкова В. Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л., 1981.
3. Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М., 1989.

4. Лаптева Н. А. Электронная микроскопия из лесных ламб Карелии // Микробиология. 1983. Т. 52, вып. 1.
5. Лаптева Н. А., Кузнецов С. И. Автохтонная микрофлора пресных водоемов // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.
6. Романенко В. И., Захарова Л. И., Романенко В. А., Гаврилова В. А., Соколова Е. А. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
7. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974.
8. Романенко В. И., Лаптева Н. А., Даукшта А. С. Определение границы развития бактерий в последовательных разведениях с помощью меченого гидролизата белка // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 35.
9. Сорокин Ю. И. Микрофлора // Биология океана. М., 1977. Т. 2.
10. Hobbie J. E., Crawford C. C. Respiration corrections for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters // Limnol. and Oceanogr. 1969. Vol. 14, N 4.
11. Hoeniger J. F. Microbial decomposition of cellulose in acidifying lakes of south central. Ontario // Appl. and Environ. Microbiol. 1985. Vol. 50, N 3.
12. Kelly C. A., Rudd J. W. M., Cook R. B., Schinder D. W. The potential importance of bacterial processes in regulating rate of lake acidification // Limnol. and Oceanogr. 1982. Vol. 27, N 5.
13. Leduc L. G., Ferroni G. D. Glucose mineralization activity and use of the heterotrophic activity method in an acidified lake // Water Res. 1984. Vol. 18.
14. Ramsay A. J. The effect of acidification on measurements of Microbial uptake of radioactive glucose in freshwater // Limnol. and Oceanogr. 1976. Vol. 21, N 6.
15. Seki H., Shortred K. S., Stockner J. G. Turnover rate of dissolved organic materials in glacially-oligotrophic and dystrophic lakes in British Columbia, Canada // Arch. Hydrobiol. 1980. Bd 90, H. 2.
16. Shinder D. W., Mills K. H., Malley D. F., Findloy D. G., Shearer J. A., Davies G. J., Turner M. A., Linsey L. A., Cruikshank D. R. Long-term ecosystem stress: the effect of years of experimental acidification on a Small lake // Science. 1985. Vol. 228, N 47.
17. Simon M. Specific uptake rates of aminoacids by attached and free-living bacteria in a mesotrophic lake // Appl. and Environ. Microbiol. 1984. Vol. 49, N 5.
18. Stokes P. M. Ecological effects of acidification on primary producers in aquatic system // Water, Air and Soil Pollut. 1986. Vol. 30, N 1, 2.

А. Н. Буторин, Е. А. Соколова

ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ И ИНТЕНСИВНОСТЬ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ МАЛЫХ ЛЕСНЫХ ОЗЕР, ПОДВЕРЖЕННЫХ АНТРОПОГЕННУМУ ЗАКИСЛЕНИЮ

При обследовании малых лесных озер юга Вологодской обл. показано, что в илах кислых озер, по сравнению с нейтральным и олигокислым, меньше общее количество и биомасса микроорганизмов, численность сапрофитных бактерий (РПА : 10) и, как правило, интенсивность микробиальных процессов.

Защеление водоемов приводит к резким изменениям в их экосистемах [12, 15, 17], в том числе в структуре и функционировании микрофлоры донных отложений [11, 13, 14]. Цель настоящего исследования — дать количественные характеристики развития микрофлоры в грунтах ряда подверженных антропогенному защелению озер, расположенных на территории Дарвинского государственного заповедника (Вологодская обл.). В связи с этим решались следующие задачи: определение общей численности бактериобентоса и его биомассы, а также количества сапрофитных бактерий; оценка бактериальной продукции, интенсивности процессов деструкции и восстановления сульфатов. Работы проводились периодически в течение 1989, 1990 и 1991 гг. Подробная характеристика водоемов приведена в настоящем сборнике.

Донные отложения отбирали дночерпателем Экмана. Верхний 2-сантиметровый слой ила собирали стерильным шпателем или отрезком стеклянной трубки, переносили в стеклянный флакон и доставляли в лабораторию для проведения анализов. Общую численность и биомассу бактерий определяли методом прямой микроскопии препаратов на ядерных мембранных фильтрах (г. Дубна, Россия) с диаметром пор 0.1 мкм [4] с окраской акридином оранжевым. Сапрофитные бактерии учитывали высевом из 10-кратных предельных разведений на РПА и среду Горбенко (РПА : 10) [4], интенсивность сульфатредукции и ассимиляции углекислоты определяли радиоизотопным методом [7]. Для разграничения автотрофной и гетеротрофной ассимиляции углекислоты использовали азид натрия с конечной концентрацией 7.5 мг/л [8]. Объем ила в экспериментах был равен 5 см³, радиоактивность вносимого карбоната — 4.6 млн имп./мин. мл. Опыты по определению суммарной и аэробной деструкции [4] проводили с ненарушенными водно-иловыми колонками, отобранными трубчатым стратометром. Для характеристики условий

Таблица 1
Краткая характеристика верхнего 2-сантиметрового слоя
озерных илов (1990 г.)

Озеро	Месяц	pH	Eh, мВ	γ_{H_2}	Углекислота, мкг С/г	Органическое вещество, мг С/г
Хотавец эвтрофное, нейтральное	I	—	—	—	—	14.2
	IV	7.2	-60	12	48.8	11.7
	VII	6.2	+140	17	39.4	12.0
	IX	5.9	0	12	23.2	10.9
Кривое эвтрофное, олигоацидное	I	—	—	—	—	12.6
	IV	7.2	-120	10	47.2	12.1
	VII	6.6	-130	9	40.7	9.9
	IX	6.3	+10	13	29.8	9.6
Змеинное мезотрофное, ацидное	I	—	—	—	—	14.1
	IV	4.9	+250	18	22.3	10.7
	VII	4.8	+160	15	16.2	8.1
	IX	3.9	+210	15	11.8	10.8
Дубровское дистрофное, ацидное	I	—	—	—	—	16.3
	IV	4.2	+150	14	23.5	14.4
	VII	4.8	+130	14	16.2	12.1
	IX	5.1	+90	13	11.2	12.4
Мотыкино олиготрофное, ацидное	I	—	—	—	—	15.5
	IV	5.0	+180	16	27.2	8.8
	VII	4.5	+180	15	17.0	9.2
	IX	4.3	+170	15	7.7	10.7
Дорожив олиготрофное, ацидное	I	—	—	—	—	17.5
	IV	5.2	+150	16	18.1	15.4
	VII	3.8	+230	16	12.1	14.2
	IX	4.3	+200	16	13.5	13.1
Темное олиготрофное, ацидное	IV	4.8	+120	14	24.3	14.5
	VII	3.8	+250	16	10.9	13.0
	IX	5.0	+120	14	16.0	12.3

обитания микроорганизмов были установлены окислительно-восстановительный потенциал и pH илов с помощью полевого иономера И-102, их плотность и влажность [1], а также содержание углерода органического вещества, углекислоты, сульфатов и сульфидов [7].

Донные отложения озер были представлены темными жидкими детритными илами, нередко с крупными остатками высшей водной растительности. Они характеризовались высокой влажностью (94–97 %) и малой плотностью (1.01–1.03 г/см³). В ацидных озерах всех типов трофии среднесезонные величины pH илов колебались от 4.4 до 4.7. Четко выраженных сезонных изменений данного параметра не

наблюдалось. В эвтрофных озерах, характеризующихся меньшей степенью ацидификации, значения pH илов были значительно выше и составляли в среднем за сезон 6.4–6.7. Максимальные величины pH приходились на весну, минимальные – на лето и осень (табл. 1).

Окислительно-восстановительный потенциал илов кислотных озер имел положительные значения в течение всего вегетационного сезона, но был относительно невысок вследствие большого содержания в илах органического вещества. В менее закисленных эвтрофных озерах потенциал илов был в целом ниже, а в весенне-летний период имел отрицательные значения. Четкой сезонной динамики окислительно-восстановительного потенциала илов не наблюдалось. Низкие величины показателя rH_2 свидетельствовали о возможности протекания анаэробных микробиологических процессов (табл. 1).

Илы озер характеризовались малым содержанием неорганического углерода, представленного, очевидно, в основном углекислотой. Среднесезонные величины его составляли в разнотипных кислотных озерах 15–17 мкг С/г, а в нейтральном и олигокислотном эвтрофных озерах – 38–39 мкг С/г (табл. 1). Значительно выше содержание в илах углерода органических соединений. Среднесезонные величины его были довольно близки во всех озерах (11–15 мг/г). Размах сезонных колебаний не превышал 1.8 раза, а максимум отмечался зимой, в январе. Наиболее богатыми органическим веществом были илы кислотных озер Дубровского и Дорожив (табл. 1).

Озера Дарвинского заповедника характеризовались высокой численностью бактериобентоса, близкой к отмечавшейся в эвтрофных водоемах [16]. В илах кислотных озер общее количество бактерий составляло в среднем 2.6–3.5 млрд кл./г с пределами колебаний от 2.0 до 4.8 млрд кл./г (табл. 2). В илах эвтрофных озер (нейтральном Хотавец и олигокислотном Кривом) оно было в 1.2–2.3 раза выше (в среднем 4.5 млрд кл./г). Во всех исследуемых водоемах максимальная численность бактерий наблюдалась зимой, а в некоторых озерах еще и осенью (табл. 2).

Бактериобентос озер был представлен почти исключительно палочковидными и кокковидными формами. Количество нитчатых микроорганизмов равнялось, как правило, 0.1–0.3 % от общего числа бактериальных клеток и лишь в эвтрофных озерах осенью достигало 1.0–1.5 %. Палочковидные формы в кислотных озерах составляли 25–60 % от численности бактериобентоса, в нейтральном и олигокислотном эвтрофных озерах – 40–70 %. Их средние размеры во всех озерах были близки: $1.97\text{--}2.38 \times 0.71\text{--}0.78$ мкм с пределами колебаний от 1.3 до 7.6 мкм в длину и от 0.3 до 1.3 мкм в диаметре. Преобладали, как правило, мелкие формы. Диаметр кокков составлял 0.3–2.5 мкм, в среднем 0.86–1.10 мкм. Доминировали кокки диаметром 0.5–1.3 мкм.

Биомасса бактериобентоса в обследованных озерах варьировала от 27 до 93 г/м³, что в целом соответствует ее величинам в торфянистых илах Рыбинского водохранилища вблизи устьев рек [9].

Таблица 2

Общая численность, биомасса бактериобентоса
и количество сапрофитных бактерий в верхнем
2-сантиметровом слое илов (1990 г.)

Озеро	Месяц	Численность, млрд кл./г сырого ила	Биомасса, мг С/г сырого ила	Сапрофитные бактерии, тыс. кл./г сырого ила	
				РПА	РПА : 10
Хотавец	I	5.11	333.9	—	—
	IV	3.74	212.7	49	3247
	VII	4.29	253.1	12	185
	IX	4.68	341.6	13	929
Кривое	I	5.07	339.2	—	—
	IV	3.05	241.9	36	1228
	VII	4.19	265.9	77	3938
	IX	5.84	345.9	46	1026
Змеиное	I	4.81	207.4	—	—
	IV	2.54	147.3	56	96
	VII	3.53	201.3	59	179
	IX	2.95	168.0	53	110
Дубровское	I	4.04	172.6	—	—
	IV	2.03	105.2	18	49
	VII	3.15	163.0	35	87
	IX	2.81	139.1	20	39
Мотыкино	I	2.90	133.7	—	—
	IV	2.06	140.5	18	46
	VII	2.41	156.2	25	97
	IX	2.82	197.8	19	118
Дорожив	I	3.62	184.8	—	—
	IV	1.99	132.0	20	40
	VII	2.89	179.8	12	29
	IX	3.97	192.5	16	36
Темное	IV	2.25	99.4	13	109
	VII	2.64	146.1	32	182
	IX	2.94	148.6	26	31

Выраженная в углероде, она равнялась в кислотных озерах в среднем 131–181 мкг С/г (табл. 2). Биомасса бактериобентоса в нейтральном и олигокислотном эвтрофных водоемах была в 2 раза выше (в среднем 285–298 мкг С/г). Сезонные колебания биомассы бактериобентоса во всех исследуемых водоемах были приблизительно одинаковы (1.4–1.7 раза). Сезонная динамика биомассы бактериобентоса определялась в основном изменениями его численности (табл. 2).

Илы озер содержали довольно мало сапрофитных бактерий,

учитываемых на РПА (табл. 2), что традиционно связывается с недостатком легкодоступных белковых соединений. Их численность в илах большинства исследуемых водоемов составляла в среднем 16–24 тыс. кл./г с пределами варьирования от 12 до 35 тыс. кл./г (табл. 2). Наиболее богаты сапрофитными бактериями илы олигоацидного эвтрофного оз. Кривого и кислого мезотрофного оз. Змеино-го – в среднем 53–56 тыс. кл./г (табл. 2). В целом по численности сапрофитных бактерий илы озер Дарвинского заповедника близки к торфянистым илам открытых участков Рыбинского водохранилища [9].

Более резко различались водоемы по содержанию в илах сапрофитных бактерий, учитываемых на РПА : 10 (табл. 2). В кислых озерах их было на порядок меньше, чем в эвтрофных. Размах сезонных колебаний количества сапрофитных бактерий, учитываемых на РПА : 10, в кислых озерах в пределах одного водоема составлял 1.4–5.9, а в пределах всей группы – 6.3 раза (табл. 2), в озерах эвтрофной группы – 3.8–17.6 раза.

Соотношение результатов учета сапрофитных бактерий на РПА : 10 и РПА в кислых водоемах варьировало от 1.2 до 8.4, тогда как в эвтрофных нейтральном и олигоацидном – от 15 до 70. Тенденция роста этого соотношения с повышением уровня трофии отмечалась и для донных отложений озер, имеющих нейтральную реакцию воды [3]. Скорее всего эти различия были обусловлены не только разницей в значениях pH среды, но и разным качественным составом органического вещества илов.

За сутки в поверхностном слое илов обследованных озер ассимилировалось от 0.14 до 2.39 мкг С углекислоты на 1 г (табл. 3). Эти величины лежат в пределах, характерных для водоемов мезотрофного типа, в частности Рыбинского водохранилища [2, 3, 8]. Наиболее высокие значения темновой ассимиляции отмечались в илах нейтрального эвтрофного оз. Хотавец и кислого мезотрофного оз. Змеино-го. В большинстве озер ассимиляция углекислоты наиболее интенсивно происходила весной или летом. Размах ее сезонных колебаний составлял 1.6–3.8 раза. Применение ингибиторного анализа позволило установить, что ведущую роль в процессе ассимиляции играли азид-чувствительные микроорганизмы, к которым относятся литотрофные и миксотрофные бактерии [8]. В кислых озерах доля хемосинтеза составляла 89–99 %, а в эвтрофных – 68–84 % от величины темновой ассимиляции. Явная тенденция снижения доли хемосинтеза с повышением трофии водоемов отмечалась и ранее [8], однако столь высокие его значения зарегистрированы впервые.

На основании полученных величин гетеротрофной ассимиляции и хемосинтеза нами была рассчитана продукция бактериобентоса (табл. 3). При этом включение углерода углекислоты в биомассу бактерий принималось равным в первом случае 6 %, во втором – 100 %. В нейтральном эвтрофном оз. Хотавец продукция бактериобентоса

Таблица 3

Интенсивность темновой ассимиляции углекислоты
и величина бактериальной продукции в верхнем
2-сантиметровом слое илов

Озеро	Месяц	Ассимиляция за 1 сут		Бактериальная продукция за 1 сут	
		мкг С/г сырого ила	ингибирование азидом, %	мкг С/г	мг С/м ²
Хотавец	IV	2.39	82	9.10	185.89
	VII	1.00	71	5.34	110.20
	IX	0.90	75	4.26	88.09
Кривое	IV	0.20	68	1.22	23.94
	VII	0.52	84	1.72	34.74
	IX	0.58	74	2.93	58.97
Змеиное	IV	1.10	97	1.58	32.32
	VII	1.51	98	1.90	38.74
	IX	0.50	96	0.78	15.83
Дубровское	IV	0.56	99	0.57	12.29
	VII	0.50	93	0.55	11.13
	IX	0.26	99	0.30	6.09
Мотыкино	IV	0.43	97	0.66	13.41
	VII	0.52	89	1.42	28.73
	IX	0.26	99	0.31	6.33
Дорожив	IV	0.53	98	0.66	13.77
	VII	0.17	99	0.18	3.68
	IX	0.14	99	0.14	2.89
Темное	IV	0.33	99	0.38	7.76
	VII	0.21	97	0.31	6.32
	IX	0.25	91	0.61	12.38

(в среднем за вегетационный сезон 6.23 мкг С/г или 130.1 мг С/м²) соответствовала ее величинам в малопродуктивных мезотрофных озерах Латвии и на некоторых участках Рыбинского водохранилища, рассчитанным по данным Саралова [8]. К нижнему пределу этих величин приближались значения бактериальной продукции в илах олигоацидного эвтрофного оз. Кривого и ацидного мезотрофного оз. Змеиног (соответственно 1.96 и 1.44 мкг С/г или 39.2 и 29.0 мг С/м²). В большинстве же ацидных озер продукция бактериобентоса была, как правило, заметно ниже (0.33–0.80 мкг С/г или 6.8–16.2 мг С/м²) и в ряде случаев близка к отмечавшейся на литоральных участках оз. Байкал [6]. Суточное возобновление биомассы бактерий в среднем за вегетационный сезон в ацидных озерах составляло 0.2–0.8 %, в нейтральном оз. Хотавец – 2.5 %.

Озера заметно различались по интенсивности деструкционных

Таблица 4
Интенсивность деструкционных процессов в верхнем
10-сантиметровом слое илов (июль 1991 г.)

Озеро	Деструкция, мг С/сут				
	суммарная		аэробная		
	в 1 дм ³	под 1 м ²	в 1 дм ³	под 1 м ²	% от суммарной
Хотавец	5.2	588.3	0.6	71.9	12.0
Кривое	18.2	2091.4	0.1	7.8	0.4
Змеиное	3.0	349.6	1.9	220.6	63.0
Дубровское	2.4	274.1	0.4	47.0	17.0
Мотыкино	2.0	212.4	0.4	41.7	20.0

процессов в илах (табл. 4). Это могло быть обусловлено как различиями значений рН илов, так и разным количественным составом их органического вещества [14, 15]. В целом величина суммарной (аэробной и анаэробной) деструкции в илах кислотных озер ниже, чем в илах нейтрального и олигокислотного, что согласуется с меньшей численностью сапрофитных бактерий. Максимальная ее величина за сутки отмечалась в олигокислотном эвтрофном оз. Кривом – 2.1 г С/м², а минимальная – в кислотном олиготрофном оз. Мотыкино (0.2 г С/м²) (табл. 4). Определенная нами величина суммарной деструкции, по всей видимости, была несколько занижена, поскольку не учитывалась интенсивность метаногенеза. Аэробная деструкция наиболее активно проходит в иле кислотного мезотрофного оз. Змеиног и за сутки составляла 63 % от суммарной (табл. 4). Анаэробные деструкционные процессы преобладали в илах эвтрофного оз. Кривого (табл. 4).

Содержание сульфатов в илах обследованных водоемов было невелико несмотря на значительное поступление их с осадками (табл. 5). Существенно выше было содержание сульфидов, что свидетельствовало о протекании в илах озер процесса бактериального восстановления сульфатов (табл. 5). Интенсивность процесса в большинстве кислотных озер, за исключением олиготрофного оз. Мотыкино, гораздо ниже, чем в эвтрофном нейтральном оз. Хотавец и олигокислотном оз. Кривом. Его максимальные величины отмечались летом (табл. 5). В целом по величинам сульфатредукции обследованные озера были близки к водоемам мезотрофного типа [5]. Расчеты [10] позволили установить, что летом в илах озер за счет деятельности сульфатредуцирующих бактерий подвергалось разложению 0.06–1.9 мг С органического вещества на 1 кг ила. Сравнивая полученные величины с масштабами анаэробной деструкции в илах озер, мы пришли к заключению о существенной роли сульфатредуцирующих бактерий в этих процессах.

Таким образом, илы обследованных водоемов Дарвинского

Таблица 5

Содержание сульфатов, сульфидов и интенсивность сульфатредукции в поверхностном слое илов (1989 г.)

Озеро	Сульфаты, мг S/кг			Сульфиды, мг/кг			Сульфатредукция, мг S/(кг·сут)		
	Март	Июнь	Сентябрь	Март	Июнь	Сентябрь	Март	Июнь	Сентябрь
Хотавец	8.90	9.36	7.40	35.90	26.70	22.30	0.028	<u>1.406</u>	0.125
Кривое	6.50	10.00	4.80	16.32	26.70	24.20	0.003	<u>0.974</u>	0.077
Змеиное	—	9.35	3.43	—	24.80	26.07	—	<u>0.461</u>	0.017
Дубровское	6.90	10.70	5.02	37.80	27.30	19.70	0.006	<u>0.244</u>	0.002
Мотыкино	6.90	12.56	5.25	35.90	29.20	22.30	0.081	<u>0.950</u>	0.007
Дорожив	21.90	—	11.19	15.67	—	10.17	0.001	—	0.009
Темное	—	—	4.34	—	—	28.60	—	—	0.006
Островское	7.50	—	—	0.65	—	—	0.002	—	—
Утешково	—	9.59	—	—	26.10	—	—	0.045	—

заповедника были близки между собой по внешнему виду, плотности, влажности, валовому содержанию органического вещества, сульфатов и сульфидов, что отражает сходные условия их формирования. Сходны они и по некоторым количественным показателям развития микрофлоры. В то же время кислотные озера характеризовались более низкими значениями общей численности, биомассы и продукции бактерий. В илах этих озер практически вся углекислота ассимилировалась азидчувствительными бактериями, что, по-видимому, указывает на специфику состава бактериобентоса.

Сама величина темновой ассимиляции в илах кислотных озер была, как правило, ниже, чем в нейтральном. Отклонения от этой закономерности можно связать с особенностями окислительно-восстановительных условий в илах отдельных водоемов. Илы кислотных озер содержали меньше сапрофитных бактерий, что более четко выявлялось при посеве на обедненную среду (РПА : 10). Возможно, это было связано как с непосредственным действием более низких pH среды, так и с различным качественным составом органического вещества илов; тем более, что нейтральный и олигокислотный водоемы являлись эвтрофными и их илы, очевидно, были обогащены усвояемыми органическими соединениями автохтонного происхождения.

Можно также сделать предположение о разной реакции различных групп гетеротрофных бактерий на совместное действие указанных факторов. По-видимому, комплекс вышеуказанных факторов, включая меньшую численность сапрофитных бактерий, обусловил более низкие величины суммарной деструкции в илах кислотных озер. В то же время интенсивность аэробной деструкции и ее доля от суммарной были выше в илах кислотных озер, чем в нейтральном. Вероятно, это объясняется более высокими значениями окислительно-восстановительного потенциала. Заметную роль в анаэробных деструкционных процессах в илах обследованных озер, особенно кислотных, играли, по всей видимости, сульфатредуцирующие бактерии. Однако интенсивность сульфатредукции в них, как правило, была ниже, чем в нейтральном.

Очевидно, влияние низких значений pH на микрофлору неоднозначно. Оно более сложно и многопланово, чем предполагалось, осуществляется в комплексе с другими экологическими факторами и проявляется как на индивидуальном, физиологическом, так и на экосистемном уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аринушкина Е. В. Руководство по химическому анализу почв. М., 1961.
2. Буторин А. Н. Сезонная динамика темновой ассимиляции углекислоты микрофлорой поверхностной пленки илов Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 69.
3. Буторин А. Н. Бактерии и бактериальные процессы на границе донные отложения-вода в пресных водоемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991.

4. Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М., 1989.
5. Кузнецов С. И., Саралов А. И., Назина Т. Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М., 1985.
6. Максимов В. Н., Рудых А. Р. Определение продукции микроорганизмов в донных отложениях озера Байкал радиоуглеродным методом // Микробиология. М., 1982. Т. 51, вып. 2.
7. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974.
8. Саралов А. И., Крылова И. Н., Кузнецов С. И. Модификация метода Сорокина для раздельного определения интенсивности бактериального хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты в водоемах // Микробиология. 1984. Т. 53, вып. 6.
9. Сорокин Ю. И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок”. Л., 1958. Вып. 3.
10. Страхов Н. М. Основы литогенеза. М., 1962. Т. 3.
11. Anderson G., Fleischer S., Graneli W. Influence of acidification on decomposition processes in lake sediment // Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 1978. Bd 20.
12. Grahn D. H., Hultberg H., Lander L. Oligotrophication – a selfaccelerating process in lakes subjected to excessive supply of acid substances // AMBIO. 1974. Vol. 3, N 2.
13. Kelly C. A., Rudd J. W. M., Furutani A., Schindler D. W. Effect of lake acidification on rates of organic decomposition in sediments // Limnol. and Oceanogr. 1984. Vol. 29, N 4.
14. McKinley V. L., Vestal J. R. Effect of acid on plant litter decomposition in an arctic lake // Appl. Environ. Microbiol. 1982. Vol. 4, N 5.
15. Olah J. Bacterial gradient at the sediment – water interface of shallow lakes // Ann. biol. Tihany. 1973. Vol. 40.
16. Rao S. S., Dutka B. I. Influence of acid precipitation on bacterial populations in lakes // Hydrobiologia. 1983. Vol. 98, N 2.
17. Wright R. F., Dale T., Gjessind E. T., Henriksen A., Hendrey G. R., Johanssen M., Muniz I. P. Impact of acid precipitation on freshwater ecosystem in Norway // Water, Air and Soil Pollut. 1976. Vol. 6.

Л. В. Воронин, И. О. Солнцева

**ГИФАЛЬНЫЕ ГРИБЫ И ДРОЖЖИ В ОЗЕРАХ,
ПОДВЕРЖЕННЫХ АЦИДИФИКАЦИИ**

Приводятся данные о распространении, численности и видовом составе дрожжей и гифальных грибов в воде, филлоплане и отмерших листьях кубышки 7 озер Дарвинского заповедника. Влияние ацидификации озер на микобиоту неоднозначно, полевыми и экспериментальными исследованиями показано, что значительная часть грибов относится к ацидотолерантным организмам.

Грибы (гифальные и дрожжи) представляют собой группу организмов, входящих в состав гетеротрофного компонента гидроекосистем. Среди них выделяются как постоянные обитатели водной среды, так и мигранты, обладающие различной экологической активностью [18]. Их качественный состав, количество и характер распределения находятся в связи с различными факторами, в том числе гидрологическим и гидрохимическим режимами, определяющими доступность необходимого для питания органического вещества. В свою очередь определенный состав микобиоты, особенно видов, получивших массовое развитие в водоеме, может служить одной из характеристик данной экосистемы. В связи с усилением антропогенного закисления поверхностных вод, особенно озер, и предполагаемым вследствие этого существенным изменением в них гетеротрофного комплекса исследование микобиоты озер представляется весьма актуальным.

Данные о влиянии низких значений pH воды на грибы немногочисленны. Имеются сведения о воздействии этого фактора на распространение оомицетов [19] и водных гифомицетов [6, 14], а также росте ряда этих грибов *in vitro* в зависимости от уровня pH среды [14]. Полевые эксперименты, проведенные в водотоке, показывают уменьшение количества колонизованных водными гифомицетами субстратов при pH 4 [15]. Сведения о грибах в кислотных озерах практически отсутствуют, за исключением сообщений о водных гифомицетах в дистрофных и вулканических ацидотрофных озерах Японии [21, 22]. Основную массу работ по устойчивости дрожжей к низким значениям pH проводили экспериментально *in vitro*, поскольку дрожжи являются объектом биотехнологических процессов, а подкисление питательной среды рассматривается как барьер для развития бактерий. В то же время сведений о численности и видовом составе дрожжей в природных условиях при закислении водоемов крайне мало [17].

Исследование микобиоты проводили в 1989–1991 гг. на 7 озерах: 3 олиготрофных кислотных олигогумозных (Мотыкино, Дорожив и Тем-

ном), мезотрофном кислотном олигогумозном (Змеином), дистрофном кислотном полигумозном (Дубровском), эвтрофном слабокислом полигумозном (Кривом) и эвтрофном нейтральном полигумозном (Хотавец). Была изучена микобиота воды, филлопланы и отмерших листьев кубышки желтой. Отбор интегрированных проб воды производили во все сезоны 14–18 раз преимущественно в центральной части озер, на тех же станциях, что и сбор бактерио-, фито- и зоопланктона. Пробы обрабатывали в день отбора методом глубинного посева [2, 7–11]. Содержание зооспор оомицетов определяли с мая 1989 по январь 1990 г. с применением общепринятого метода приманок [7]. Микобиоту филлопланы кубышки исследовали в 1989 и 1991 гг. (7 дат), кроме того, в октябре 1989 и июле 1991 г. изучали грибы отмерших листьев. Обработку проб производили методом отпечатков 1 см² в 3–10 повторностях [11], отмершие листья – методом накопительной культуры [3]. Рассчитывали частоту встречаемости, массовость (обилие), а также индекс значимости (ИЗ) отдельно для дрожжей и гифальных грибов как сумму относительной частоты встречаемости и относительной массовости [20]; максимально возможное значение ИЗ вида (рода) равно 2. При исследовании микобиоты озер Дарвинского заповедника было выделено в чистую культуру около 2.5 тыс. дрожжей и гифальных грибов.

Экспериментальное исследование реакции грибов на закисление среды проводили на природных штаммах, выделенных из различных мест обитания. Для опытов было отобрано 202 штамма (21 вид из 11 родов) дрожжей и 20 штаммов (17 видов из 11 родов) гифальных грибов, выделенных из озер Дарвинского заповедника и других водоемов. Серии опытов включали в себя изучение влияния уровня pH среды на биомассу, выживаемость и морфологическую структуру клеток дрожжей, характер роста, особенности морфологии и спорообразования гифальных грибов. Определяли оптимальные и предельные концентрации ионов водорода, при которых еще нет явных морфологических изменений, но затронуты репродуктивные функции [12].

Анализ микобиоты воды проводили отдельно для дрожжей и гифальных грибов. Это связано с их различной функциональной активностью в экосистемах озер. Согласно классификации гетеротрофных микроорганизмов Д. Парка [18], оомицеты и большинство дрожжей – аборигенные обитатели, обладающие постоянной, периодической или спорадической активностями. Грибы, которые обнаруживают методом глубинного посева на агаризованные питательные среды, – в основном организмы-иммигранты, характеризующиеся спорадической активностью или ее отсутствием.

Типично водные гифальные грибы, представители порядка *Saprolegniales*, во всех исследованных озерах были обнаружены в сентябре и в большинстве – в мае. Летом они развивались преимущественно в эвтрофных, зимой – в кислотных озерах. Наибольший средний процент колонизации субстрата отмечен в эвтрофных озерах:

Таблица 1
Численность диаспор грибов (дрожжи и гифальные) и биомасса дрожжей в воде

Озеро	Показатель	Среднегодовые			Средние за все даты наблюдений
		1989	1990	1991	
Хотавец	а	2.2(0-6.8)	5.4(0-18.3)	6.4(0.1-21.4)	4.2
	б	0.16(0-0.5)	0.33(0-1.14)	0.53(0.01-1.4)	0.34
	в	14.0(3.1-103.7)	2.4(0.1-7.6)	3.4(0.3-6.4)	7.8
Кривое	а	3.0(0.2-8.0)	2.6(0-8.2)	6.1(1.6-10.2)	3.6
	б	0.23(0.02-0.5)	0.17(0-0.54)	0.40(0.12-0.62)	0.26
	в	3.8(1.0-7.7)	8.8(0.8-36.2)	40.8(1.3-134.8)	14.3
Дубровское	а	5.4(0.2-29.0)	4.3(0-22.0)	37.7(4.2-95.0)	12.2
	б	0.40(0.01-2.0)	0.26(0-1.36)	2.59(0.26-6.7)	1.08
	в	3.0(0.2-10.4)	29.8(0.4-169.0)	8.6(2.1-18.2)	13.2
Змеиное	а	3.3(0-22.0)	5.1(0.1-17.0)	2.1(0.3-7.0)	3.6
	б	0.20(0-1.3)	0.37(0.01-1.1)	0.17(0.02-0.6)	0.25
	в	2.1(0.5-4.4)	12.5(0.6-60.2)	11.5(1.2-37.7)	7.6
Мотыкино	а	6.2(0-30.0)	3.1(0.3-14.0)	5.0(0-16.2)	4.9
	б	0.45(0-2.2)	0.24(0.03-1.07)	0.36(0-1.2)	0.37
	в	1.8(0-4.6)	5.1(0.2-24.0)	68.5(1.4-267.0)	17.8
Дорожив	а	1.8(0-6.3)	6.5(0-15.7)	49.9(0.1-99.6)	10.3
	б	0.14(0-0.5)	0.40(0-0.94)	4.34(0.01-8.66)	1.6
	в	0.66(0.3-1.2)	16.0(0.2-71.1)	0.7(0-1.4)	6.2
Темное	а	4.7(0-30.0)	20.9(0-100.1)	59.6	15.1
	б	0.32(0-2.0)	1.56(0.03-7.54)	3.0	1.62
	в	1.3(0.2-3.8)	107.4(0.3-334.7)	8.3	2.73

Примечание. а — численность дрожжей, тыс. кл./л; б — биомасса дрожжей, мкг/л; в — численность диаспор гифальных грибов, тыс. диаспор/л. В скобках указаны минимальные и максимальные значения.

нейтральном Хотавец (39 %) и слабокислом Кривом (35 %). В кислотных озерах зарегистрированы более низкие значения этого показателя: от 25 % в Змеином до 3 % в Мотыкино. В эвтрофных озерах при этом преобладали грибы рода *Saprolegnia*, в кислотных – *Achlya*. Полученные предварительные данные свидетельствуют о снижении численности аборигенных водных обитателей, сапролегниевых грибов, и изменении их качественного состава при ацидификации.

Численность дрожжей и гифальных грибов, определенных методом глубинного посева, за весь период наблюдений значительно варьировала (табл. 1), но были выявлены ее особенности и общие тенденции изменения по сезонам с 2–3 пиками: наиболее выраженным весенним и летним или осенним.

В марте 1989 и 1991 гг. в большинстве озер установлен отчетливо выраженный весенний максимум численности и биомассы дрожжей. Весной 1990 г. увеличение количества дрожжей было отмечено только в нейтральном оз. Хотавец, а пик их численности в остальных озерах приходился на июнь. Летний максимум в 1989 и 1991 гг. был выражен в мезотрофном светлом оз. Змеином и гумифицированных озерах – эвтрофных Хотавец и Кривом, дистрофном оз. Дубровском. Осеннее увеличение численности дрожжей наблюдалось в сентябре–октябре преимущественно в тех же гумифицированных озерах. В некоторых случаях было зарегистрировано высокое содержание клеток дрожжей в январе. В целом средняя численность дрожжей за весь период наблюдений в кислотных озерах соответствовала или превосходила в 2–3 раза их количество в слабокислом и нейтральном озерах (табл. 1). Особенно значительное превышение численности и биомассы дрожжей в кислотных озерах по сравнению со слабокислым и нейтральным наблюдалось во время весеннего или летнего максимумов.

Соотношение среднего уровня заспоренности воды диапорами гифальных грибов между кислотными, слабокислыми и нейтральными озерами за весь период наблюдений носило тот же характер, что и выявленное для численности клеток дрожжей (табл. 1). Количество диапор грибов в кислотных озерах либо было сопоставимо с их численностью в нейтральном озере, либо превосходило последнюю в 1.5–3.5 раза. Сезонная же динамика уровня заспоренности существенно отличалась по годам. Так, в 1989 г. весенний (начало или конец мая) и осенний (сентябрь–октябрь) пики численности диапор гифальных грибов наблюдались во всех исследованных озерах, тогда как летним (июль) увеличением содержания диапор, как и клеток дрожжей, характеризовались лишь эвтрофные озера Хотавец и Кривое. В 1990 г. абсолютный максимум заспоренности воды во всех озерах приходился на январь; весеннее, летнее или осеннее увеличение численности диапор было незначительным, при этом не выявлено его зависимости от уровня pH, гумификации и трофического статуса озер. В 1991 г. также не наблюдалось явно выраженных пиков количества диапор. Правда, во всех озерах было отмечено некоторое

увеличение их содержания весной (май), в ряде озер (Змеином, Кривом, Дубровском) численность диаспор была высокой в январе, а в эвтрофных (Кривом, Хотавец) опять наблюдалось летнее (июль) возрастание их количества.

Таким образом, определение уровня заспоренности дрожжами и гифальными грибами на агаризованной питательной среде показало отсутствие непосредственного влияния pH на содержание диаспор в воде озер. Средний уровень заспоренности, рассчитанный по 3-летним данным, и его сезонная динамика были сопоставимы с этими показателями для нейтральных водоемов, либо превосходили их по численности, а дрожжи — и по биомассе.

Анализ качественного состава микобиоты выявил в исследованных озерах 22 таксона дрожжей и 68 таксонов гифальных грибов в ранге вида и разновидности (табл. 2). Список видов был пополнен при качественном анализе микобиоты донных отложений. Дрожжевые популяции в исследованных озерах состоят в основном из аспорогенных дрожжей (18 таксонов) с преобладанием окрашенных форм (13 таксонов). Аскомицетовые дрожжи были представлены только 4 видами — *Debaryomyces hansenii*, *Hansenula anomala*, *Metschnikowia pulcherrima* и *Saccharomyces cerevisiae*, встречающимися нерегулярно и в небольшом количестве; грибы — 7 видами зигомицетов, 1 — аскомицетов, а преобладающее положение занимают несовершенные грибы — гифомицеты и целомицеты (48 и 11 таксонов соответственно). Все выявленные виды относятся к так называемым наземным грибам. Практически при всех сборах был обнаружен светлый и темноокрашенный стерильный мицелий, особенно в эвтрофных слабокислом (Кривом) и нейтральном (Хотавец) озерах.

В нейтральном и слабокислом озерах было выявлено по 11 видов дрожжей. В кислых светлых озерах их число сопоставимо и варьирует от 9 до 14 видов, а в кислом гумифицированном оз. Дубровском — возрастает до 18. Видовое разнообразие гифальных грибов, установленное за 3 года наблюдений, более существенно зависит от типа озер. Так, в нейтральном оз. Хотавец было обнаружено 37 таксонов в ранге вида и разновидности, сходное количество (35) — в кислом дистрофном оз. Дубровском. В мезотрофном кислом оз. Змеином их число снижается до 31, в остальных озерах (слабокислом эвтрофном и кислых олиготрофных) — до 25–28. Таким образом, снижение видового разнообразия микобиоты наблюдается при закислении только в олиготрофных светлых озерах, а в дистрофных — его сохранение или увеличение по сравнению с нейтральными водоемами. Специфичных для какого-либо типа озер видов дрожжей и гифальных грибов не было обнаружено.

Поскольку большинство доминирующих родов грибов представлено минимальным числом видов, анализ доминантных комплексов микобиоты озер был проведен преимущественно на уровне рода с использованием индекса значимости (табл. 3).

Во всех исследованных озерах независимо от трофического

Таблица 2
Видовой состав микобиоты

Таксон	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Дорожиз	Темное
Дрожжи							
Аскомицетовые							
<i>Debaryomyces hansenii</i> (Zopf) Kudriavzev	—	в	ф	—	—	—	—
<i>Hansenula anomala</i> (Hansen) H. et P. Sydow	в, и, ф	—	в	—	в, и, ф	—	в
<i>Metschnikowia pulcherrima</i> Pitt et Miller	ф	—	в, ф	ф	—	ф	—
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> Hansen	в, и, ф	—	—	—	—	—	—
Аспорогенные							
<i>Candida humicola</i> (Daszewska) Diddens et Lodder	ф	ф	в, ф	ф	ф	ф	—
<i>C. krusei</i> (Cast.) Berk.	в, ф	в, ф	в, и, ф	ф	в, и, ф	ф	в
<i>C. lambica</i> (Lin. et Gen.) v. Uden et Buckley	ф	ф	в	ф	—	в, и, ф	—
<i>C. oregonensis</i> Phaff et do Carmo-Sousa	в, ф	в, ф	в, и, ф	в, ф	в, и, ф	в, и, ф	в
<i>C. tropicalis</i> (Cast.) Berk.	ф	—	ф	ф	—	ф	—
<i>C. vini</i> (Desm. ex Lodder) v. Uden et Buckley	ф	—	ф	—	—	ф	—
<i>Candida</i> sp.	—	в	—	—	—	в	—
<i>Cryptococcus albidus</i> (Saito) Skinner var. <i>albidus</i>	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и
<i>C. albidus</i> (Saito) Skinner var. <i>diffluens</i> (Zach) Phaff et Fell	в, ф	в, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, ф	в, и
<i>C. informo-miniatius</i> (Okunuki) Phaff et Fell	ф	ф	ф	—	ф	ф	—

<i>C. laurentii</i> (Kuff.) Skin.	ф	в	в, и, ф	ф	—	в, и, ф	в, и
<i>C. terreus</i> di Menna	ф	—	ф	—	—	ф	—
<i>Rhodotorula aurantiaca</i> (Saito) Lodder	в, ф	в, ф	в, ф	в, ф	в, ф	в, и, ф	в, и
<i>R. glutinis</i> (Fres.) Harrison	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	ф	в, и	—
<i>R. graminis</i> di Menna	ф	ф	в	в	ф	в, и, ф	—
<i>R. minuta</i> (Saito) Harrison	ф	—	в, ф	в, и, ф	в, ф	в, и	в
<i>R. rubra</i> (Demme) Lodder	в, ф	в, ф	в, и, ф	в, и, ф	—	в	—
<i>Sporobolomyces hoisaticus</i> Windisch	—	—	в, и, ф	в, и, ф	—	—	—
<i>S. roseus</i> Kluyver et v. Niel	ф	—	ф	ф	—	ф	—
<i>Torulopsis candida</i> (Saito) Lodder	в, и, ф	—	в, ф	—	—	в, ф	в
<i>T. ernobii</i> Lodder et v. Rij	ф	—	в, ф	в, ф	—	—	—
<i>Trichosporon pullulans</i> (Lindner) Diddens et Lodder	в, ф	в, ф	в, ф	в, ф	в, ф	в, ф	—
Гифальные грибы							
<i>Zygomycotina</i>	в	в	—	—	—	—	—
<i>Mortierella isabellina</i> Oud.	в, и, ф	в	в, ф	в	в, и	в, и	в, и
<i>Mortierella</i> sp.	в, и	в, и, ф	в, и	в, и	в, и	ф	—
<i>Mucor circinelloides</i> v. Tiegh.	в, и	и	в, ф	в	—	—	—
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	ф	—	—	—	—	и, ф	в, и
<i>M. racemosus</i> Fres.	—	—	в	и, ф	в, и, ф	и, ф	—
<i>M. ramannianus</i> Moeller	и, ф	ф	и, ф	в	ф	—	—
<i>Mucor</i> sp.	и	и	и	в	—	—	—
<i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thamnidium elegans</i> Link.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ascomycotina</i>	ф	—	—	—	—	—	—
<i>Emericellopsis</i> sp.	—	—	—	и	—	—	—
<i>Pseudeurotium</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2 (продолжение)

Таксон	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Дорожнв	Темное
<i>Deuteromycotina</i>							
<i>Acromonium curvulum</i> W. Gams	—	—	—	и	—	—	—
<i>A. strictum</i> W. Gams	—	и	—	—	—	—	—
<i>Acromonium</i> sp.	ф	в	—	ф	—	в, и	—
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	ф	в	ф	в, ф	ф	ф	в
<i>A. tenuissima</i> (Fr.) Wiltshire	—	ф	—	—	—	—	—
<i>Aphanocladium album</i> (Preuss) W. Gams	—	в	—	—	—	—	—
<i>Ascochyta</i> sp.	—	—	—	—	в	—	—
<i>Aspergillus niger</i> v. Tiegh.	и	—	в	—	—	—	—
<i>Aspergillus</i> sp.	и	в, и	в	и	в	в, и	в, и
<i>Aureobasidium pullulans</i> (dBy.) Arn.	в, ф	в, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, ф	в, и, ф	в, и
var. <i>pullulans</i>	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и
<i>A. pullulans</i> (dBy.) Arn. var. <i>melanigenum</i>							
Hermanides—Nijhof							
<i>Botrytis cinerea</i> Pers. ex Fr.	ф	в, и	в, ф	в, ф	ф	ф	в
<i>Cladosporium avellaneum</i> De Vries	ф	—	—	ф	—	—	—
<i>C. cladosporioides</i> (Fres.) De Vries	в, и, ф	в, и, ф	в, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и, ф	в, и
<i>C. macrocarpum</i> Preuss	в	—	в, ф	ф	—	—	—
<i>C. sphaerospermum</i> Penzig	в, и, ф	ф	и	и, ф	—	ф	—
<i>Cytospora</i> sp.	—	—	в	—	—	в	—
<i>Dactylaria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Epicoccum</i> sp.	ф	—	—	—	ф	—	—
<i>Fusarium culmorum</i> (W. G. Smith) Sacc.	—	—	—	—	—	ф	—

Таксон	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубровское	Змеиное	Мотыкино	Дорожн	Темное
<i>Phialophora</i> sp.	—	—	—	—	—	—	в
<i>Phoma cava</i> Shulzer	—	—	—	—	—	—	и
<i>P. eupyrena</i> Sacc.	в	—	в, и	—	в	в, и	—
<i>P. exigua</i> Desm.	в	—	—	в	в	—	—
<i>P. glomerata</i> (Cda.) Wr. et Hochapf.	в, ф	в, и	в, и	в	в, и, ф	в	в
<i>P. herbarum</i> West.	в, ф	в, ф	в	в, и	в, и, ф	в	в
<i>P. macrostoma</i> Mont.	—	—	—	—	—	ф	в
<i>P. medicaginis</i> Malbr. et Roum. var. <i>pino-</i>	—	—	—	—	в	—	—
<i>della</i> (L. K. Jones) Boerema	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. pomorum</i> Thum.	—	—	—	—	—	в	—
<i>Phoma</i> sp.	в, ф	в	в, и, ф	в, и	в, и	в, ф	в
<i>Stephanosporium cerealis</i> (Thum) Swart	—	—	—	—	—	в	в
<i>Trichoderma album</i> Preuss	—	—	—	—	—	и	—
<i>T. hamatum</i> (Bon.) Bain.	—	—	—	—	—	ф	—
<i>T. harzianum</i> Rifai	—	—	—	—	в	—	—
<i>T. koningi</i> Oud.	в	—	в	—	—	—	—
<i>T. viride</i> Pers. ex S. F. Grey	в, и	в, и, ф	в, и, ф	в, и	в, и, ф	в, и, ф	в
<i>Tritirachium</i> sp.	—	—	ф	—	—	—	—
<i>Verticillium cyclosporum</i> (Grove) Mason	в	—	—	—	—	—	—
et Hughes	—	—	—	—	—	—	—
<i>Vericillium</i> sp.	—	—	в	—	—	—	—
<i>Varicosporium elodeae</i> Kegel	—	—	в	—	—	—	—
<i>Mycelia sterilia</i>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sclerotium rolfsii</i> Sacc.	—	—	—	в	—	—	—

Примечание. в — вода, ф — филлопланна, и — ил, „—“ — не обнаружено.

Таблица 3

Индексы значимости основных родов дрожжей и гифальных грибов
в воде озер (средние за 1989–1991 гг.)

Род	Озеро						
	Хотавец	Кривое	Дубров- ское	Змеиное	Мотыкино	Дорожн	Темное
Дрожжи							
<i>Candida</i>	0.24	0.06	0.17	0.05	0.04	0.03	0.10
<i>Cryptococcus</i>	0.53	0.76	0.55	0.95	0.70	0.51	1.13
<i>Rhodotorula</i>	0.96	1.11	1.11	0.97	1.23	1.14	0.66
<i>Trichosporon</i>	0.15	0.04	0.14	0.03	0.02	0.14	0.08
Гифальные грибы							
<i>Mucor</i>	0.11	0.09	0.10	0.06	0.02	0.07	0.03
<i>Aureobasidium</i>	0.13	0.14	0.10	0.09	0.10	0.12	0.17
<i>Cladosporium</i>	0.19	0.10	0.14	0.18	0.35	0.30	0.14
<i>Fusarium</i>	0.04	0.03	0.04	0.03	0.02	0	0
<i>Hormonema</i>	0.02	0	0.10	0.02	0.09	0	0
<i>Penicillium</i>	0.69	1.00	0.96	0.97	0.84	0.86	0.76
<i>Phialophora</i>	0.01	0	0	0	0	0.28	0.32
<i>Phoma</i>	0.19	0.11	0.20	0.17	0.21	0.16	0.20
<i>Trichoderma</i>	0.19	0.13	0.15	0.12	0.04	0.04	0.05

статуса, степени гумификации и величины pH воды доминантные комплексы дрожжей круглогодично формируются представителями только 2 родов – *Rhodotorula* и *Cryptococcus*. Именно видами этих родов, прежде всего *Rhodotorula glutinis*, *R. rubra*, *R. graminis* (29–99 % от общего количества дрожжей) и *Cryptococcus albidus*, *C. laurentii* (32–98 %), по отдельности или совместно определялся во всех случаях максимум численности дрожжей. Максимум видового разнообразия дрожжей наблюдался в конце мая–июне, при этом некоторые виды достигали массового развития, становясь содоминантами (*Sporobolomyces roseus* и *S. holsaticus*, *Candida oregonensis*, *Saccharomyces cerevisiae*). Несмотря на отдельные случаи относительно массового развития ряда других видов дрожжей, в целом их значимость существенно уступает вкладу основных доминантов дрожжевой популяции во всех исследованных озерах (табл. 3).

Доминирующее положение среди гифальных грибов во всех озерах занимали представители рода *Penicillium* (табл. 3), определявшие практически все случаи максимальной численности диаспор (43.9–100 % от общего количества). Среди них преобладали убиквитные почвенные грибы – *P. verrucosum* var. *cyclopium*, *P. canescens*, *P. funiculosum* и др. Содоминантами во время пиков заспоренности воды были отмечены также *Phoma glomerata* (37.1 %), *Aureobasidium pullulans* (34.1 %), *Hormonema dematioides*, *H. macrosporum* (37.7 %) и некото-

рые другие. Видовое разнообразие гифальных грибов, как и дрожжей, минимально зимой и в конце лета и возрастает весной и осенью. Оно зависит от типа водоема, однако состав доминантных комплексов грибов характеризуется большой степенью сходства. Коэффициенты видового сходства Серенсена–Чекановского за период наблюдений составляли 0.56–0.95 для дрожжей и 0.37–0.70 – для гифальных грибов, причем максимальные их значения в том и другом случае характеризовали биоту кислотных озер, минимальные же наблюдались между видовым составом нейтрального озера, с одной стороны, и кислотных – с другой. Коэффициенты сходства, рассчитанные с использованием показателей доминирования [1], составляли 0.64–0.94 для дрожжей и 0.68–0.88 – для гифальных грибов.

Исследование микобиоты озер Дарвинского заповедника показало отсутствие непосредственного влияния pH на содержание клеток дрожжей и диаспор гифальных грибов в воде и их видовое разнообразие. По-видимому, особенности микобиоты в большей степени, чем от уровня pH, зависят от трофического статуса озера, уровня гумификации воды и других показателей. Сходные результаты были получены нами ранее при исследовании микобиоты кислотных олиготрофных и дистрофных малых озер Эстонии и Карелии [2, 4, 5, 8–11].

Во многом количественные и качественные параметры микобиоты озер определяются терригенными организмами, т. е. влиянием наземных процессов, особенностями ландшафта и водосбора. Диаспоры грибов заносятся ветром, смываются вместе с растительными остатками, на которых они активно развиваются в наземных условиях. Особенно существенно это влияние во время весеннего таяния снега, а также в конце вегетационного периода. Однако пик численности дрожжей и гифальных грибов наблюдается и в зимний период, когда поступление органического вещества подобным путем незначительно. По нашему мнению, увеличение заспоренности воды в этих случаях и формирование микобиоты озер в целом являются во многом следствием микробиологических процессов, происходящих в экотоне вода–берег (вода–сплавина) круглогодично (в том числе и в период ледостава) с разной интенсивностью.

Известно, что ряд дрожжей и гифальных грибов, в частности, разнообразные представители доминирующего рода грибов *Penicillium*, способны активно функционировать даже при температурах, регистрируемых нами в воде озер зимой. Учитывая, что озера расположены на заболоченной территории и характеризуются наличием большого количества славин, размеры этого экотона в них весьма существенны. Здесь происходит активное функционирование грибов – деструкторов мхов и других растительных остатков, диаспоры которых в большом количестве попадают в воду. Это предположение объясняет факт минимального уровня заспоренности диаспорами грибов воды оз. Дорожив, в котором отсутствуют сплавины (табл. 1). Кроме того, видовой состав гифальных грибов исследованных озер характеризуется значительным сходством с составом микобиоты верховых болот и торфяников Северного региона [13].

Таким образом, микобиота воды озер состоит как из аборигенных обитателей — оомицетов и дрожжей, так и иммигрантов — части дрожжей и грибов, прежде всего дейтеромицетов. Часть диаспор грибов попадает в воду с субстратов, непосредственно находящихся в озерах. С субстратами связаны практически все известные виды грибов, поэтому исследование комплексов грибов именно на субстратах дает более ясное представление о состоянии микобиоты в той или иной гидроэкосистеме. Исходя из этой особенности грибов, в 1989 и 1991 гг. было проведено исследование микобиоты филлопланы кубышки *Nuphar lutea* L., наиболее распространенного в исследованных озерах Дарвинского заповедника макрофита.

В целом во всех озерах была отмечена тенденция к увеличению численности грибов филлопланы от начала вегетационного периода (мая) к середине (июль). Особенно отчетливо происходил процесс нарастания численности гифальных грибов. Прямым микроскопированием было установлено, что активные клетки дрожжей при этом распределены неравномерно и наблюдались в крупных скоплениях. Практически во все даты анализа общее количество грибов, в особенности гифальных, сопоставимо с их численностью в нейтральном озере, либо превосходит ее. Наиболее высокие показатели численности грибов были отмечены в слабокислом эвтрофном оз. Кривом (до 1360 диаспор/см²) и дистрофном оз. Дубровском (до 1050 диаспор/см²).

В июле (1989 г.), когда наблюдались наиболее стабильные комплексы грибов филлопланы, было проведено сравнение численности грибов и сапрофитных бактерий. Обработку проб производили общепринятым методом смыва с 1 см² листа и посева на РПА и сусло-агар. Численность бактерий в нейтральном оз. Хотавец была на порядок выше (35.3 тыс. кл./см²), чем в кислых озерах (0.1–3.0 тыс. кл./см²). Также была выявлена отрицательная корреляция численности грибов и бактерий: $r = -0.75$, $p < 0.05$ для суммарной численности грибов и бактерий; $r = -0.94$, $p < 0.01$ для численности гифальных грибов и бактерий. Следовательно, при ацидификации озер снижается количество бактерий и увеличивается численность грибов филлопланы кубышки.

Анализ качественного состава микобиоты филлопланы выявил снижение видового разнообразия при ацидификации. Так, в нейтральном оз. Хотавец было обнаружено 23 вида дрожжей и 31 — гифальных грибов, несколько ниже их количество в гумифицированном дистрофном оз. Дубровском (21 и 26 соответственно) и более существенно снижается в остальных: до 13–17 видов дрожжей и 20–22 — гифальных грибов.

Состав доминантных комплексов дрожжей во всех озерах определялся главным образом представителями 3 родов — *Candida*, *Cryptococcus* и *Rhodotorula* (табл. 2, 4), соотношение которых варьировало как в зависимости от года и времени отбора проб, так и от озера, не проявляя видимых связей. В оз. Хотавец массового развития достигал и *Saccharomyces cerevisiae* (до 36 % от общей численности

Таблица 4
Массовость основных родов микобиоты филлопланы кубышки, %

Род	Озеро					
	Хотавец	Кривое	Дубров- ское	Змеиное	Моты- кино	Дорожив
Дрожжи						
<i>Candida</i>	29.3	—	29.7	18.7	29.0	4.0
	23.2	42.5	25.3	39.2	29.7	9.0
<i>Cryptococcus</i>	6.0	—	28.7	33.7	6.5	42.0
	39.5	6.5	38.8	27.5	19.2	81.0
<i>Hansenula</i>	11.7	—	0	0	30.5	0
	0	0	0	0	0	0
<i>Rhodotorula</i>	13.7	—	21.0	24.4	34.0	45.7
	32.7	48.0	28.8	33.3	49.8	10.0
<i>Sacharomyces</i>	17.7	—	0	0	0	0
	0.3	0	0	0	0	0
<i>Trichosporon</i>	5.7	—	3.3	16.7	0	3.3
	1.7	0	2.0	0	0	0
Остальные	15.9	—	17.3	6.5	0	5.0
	2.6	3.0	5.1	0	1.3	0
Гифальные грибы						
<i>Aureobasidium</i>	15.3	—	13.1	14.0	10.5	41.6
	9.9	7.4	12.9	10.6	18.0	6.4
<i>Cladosporium</i>	32.9	—	57.4	58.9	73.6	42.4
	34.3	35.7	36.6	38.3	27.6	70.5
<i>Hormonema</i>	0.2	—	22.1	4.2	0	2.1
	4.7	19.6	9.0	10.5	6.2	6.9
<i>Penicillium</i>	6.2	—	0.7	2.3	6.6	0.5
	21.8	11.9	14.8	8.0	32.6	1.2
<i>Phoma</i>	16.2	—	0.1	0	0	0.1
	3.2	0	0	0	0	0
Остальные	29.2	—	6.6	20.6	9.3	13.3
	26.1	25.4	26.7	12.6	15.6	15.0

Примечание. Над чертой — 1989 г., под чертой — 1991 г.

дрожжей), типичный для эвтрофных водоемов вид. Относительно высокая численность других дрожжей (*Hansenula*, *Trichosporon*, *Torulopsis*) была отмечена в единичных случаях вне зависимости от уровня pH и трофического статуса озера.

Комплексы гифальных грибов филлопланы во всех озерах в основном состоят из представителей родов *Cladosporium*, *Penicillium* и темных дрожжеподобных гифомицетов (*Aureobasidium* и *Hormonema*),

соотношение которых также варьирует (табл. 2, 4). Индексы доминирования Симпсона, рассчитанные по данным за 1991 г., составляют 0.197 для нейтрального оз. Хотавец, 0.275 — для слабокислого оз. Кривого, 0.292 — для гумифицированного кислотного оз. Дубровского и 0.323–0.455 для светлых кислотных озер, т. е. ацидификация приводит к росту уровня доминирования.

Исследования филлопланы наземного растения (березы) по воздействию искусственных кислых дождей (рН 4 и 3), проведенные финскими учеными [16], показали снижение численности гифальных грибов после полива водой, особенно с рН 3. Сохранение высокой численности грибов в филлоплане кубышки исследованных нами кислотных озер и даже превышение ее по сравнению с таковой нейтрального озера связано, по-видимому, с разным характером влияния низких значений рН. Кислотные дожди оказывают сильное стрессовое действие на грибы филлопланы наземных растений, приводя к снижению их численности. Постоянное же обитание кубышки в среде с низкими значениями рН приводит, по всей видимости, к формированию на ее листьях комплексов ацидотолерантных штаммов грибов.

Таким образом, проведенный анализ свидетельствует о формировании более или менее однообразных комплексов грибов филлопланы кубышки во всех озерах, стабилизирующихся к середине вегетационного периода, при этом усиление ацидификации свидетельствует о возрастании экстремальных условий обитания грибов.

Микобиота филлопланы была исследована также 14–16 октября 1989 г., когда наблюдались естественное отмирание листьев кубышки и прекращение поступления прижизненных выделений, т. е. происходило качественное изменение субстрата, при этом возрастающую роль на нем занимали организмы (прежде всего дрожжи), способные развиваться за счет утилизации отмерших организмов-обрастателей. На отмерших листьях еще сохранялись грибы, характерные для филлопланы, однако в связи с качественными изменениями субстрата большее значение приобретали организмы-деструкторы.

Для выяснения участия грибов в деструкции отмерших листьев кубышки на 5 озерах были проведены исследования с помощью метода накопительной культуры, позволяющего выявить грибы, непосредственно развивающиеся на субстрате. 25–29 октября 1989 г. были проанализированы отмершие, а 16–22 июля 1991 г. оторванные в результате волнения или иных причин и разлагающиеся листья. При визуальной оценке плотности учитывали не только спорообразующие грибы, но и активно растущие в течение 1–3 сут инкубации гифы. Последние, по нашему мнению, свидетельствуют о существовании на субстрате в озерах успешно развивающихся грибов в вегетативной стадии.

Заселение отмерших листьев кубышки грибами и их видовой состав в значительной степени зависят от типа озера. Все исследованные образцы в кислотных озерах были заселены грибами. Осенью на

листьях в дистрофном оз. Дубровском была выявлена монокультура водного гифомицета *Varicosporium elodeae*, он же доминировал и в других кислых озерах (ИЗ = 0.88–1.82). Его содоминантом в оз. Мотыкино был так называемый наземный гриб *Botrytis cinerea* (ИЗ = 1.12), обнаруженный и в оз. Дорожнев (ИЗ = 0.18). Из других видов на отмерших листьях был найден только *Penicillium canescens* в оз. Змеинном (ИЗ = 0.16). Несколько разнообразнее был состав грибов на разлагающихся листьях в июле, однако и в этом случае водные гифомицеты играли исключительную или весьма существенную роль в их деструкции в кислых озерах. В озерах Дорожнев и Мотыкино доминировали 2 вида водных гифомицетов — *V. elodeae* (ИЗ = 1.63 и 0.63 соответственно) и *Articulospora tetracladia* Ing. 1. *angulata* S. Nilss (ИЗ = 0.37 и 0.21); в оз. Дубровском — *V. elodeae* (ИЗ = 0.55) и *Tricladium* sp. (ИЗ = 0.18). В мезотрофном оз. Змеинном было отмечено минимальное развитие водного гифомицета *V. elodeae* (ИЗ = 0.17), а доминирующее положение занимали *Botrytis cinerea* (0.78) и неидентифицированный темноокрашенный гифомицет (0.87). Летом на листьях в озерах Дубровском и Мотыкино был выявлен активно растущий стерильный мицелий (1.02 и 0.68 соответственно).

Исследованные в эвтрофном нейтральном оз. Каганец образцы отмерших листьев существенно отличались от проб, собранных в кислых озерах. В июле только на 40 % разлагающихся листьев был зарегистрирован очень слабо развитый, с чрезвычайно низкой плотностью стерильный мицелий. В сентябре были выявлены лишь 22 % образцов одним видом *Phialophora malorum*, так как отмечавшимся ранее в эвтрофных водоемах.

Таким образом, в кислых озерах происходит активное заселение отмерших листьев кубышки микодеструкторами — водными гифомицетами. В нейтральном озере эти листья почти не заселяются грибами, что свидетельствует о преобладании бактериальных условий бактериальной деструкции. Сходные особенности отмечены в озерах Карелии и Эстонии [3, 5]. Кроме исследования роста и распространения дрожжей и гифальных грибов, в кислых водоемах была проведена серия экспериментальных работ для выяснения реакции этих организмов на закисление среды, причем как выделенных из кислых озер (Мотыкино, Дубровского), так и других водоемов. Результаты опытов с культурами дрожжей сообщались нами ранее [12]. У каждого из испытанных видов дрожжей существуют штаммы, наиболее или наименее устойчивые к изучаемому фактору независимо от их происхождения, и разница в устойчивости между штаммами одного вида больше, чем между видами и родами дрожжей. Иными словами, способность к росту и размножению в условиях закисления не является родовым или видовым признаком, а внутривидовая изменчивость, в свою очередь, служит основой отбора штаммов к существованию в изменяющихся условиях окружающей среды.

В опытах с гифальными грибами рост в течение 4 сут наблюдался у всех штаммов во всех вариантах. Результаты анализа мы приводим

по данным на 18-е сутки эксперимента. При pH среды 4.0 отмечался рост у 92 % штаммов (у 84 % он был интенсивный, у 8 % — слабый), при pH 3.3 росли те же штаммы, но количество интенсивно растущих снизилось до 68 %. При pH 2.75 был отмечен рост 76 % штаммов, из которых у 48 % — интенсивный, а при pH 2.5 росли только 24 % культур, причем лишь половина из них характеризовалась интенсивным ростом.

Таким образом, лимитирующее воздействие на рост исследованных штаммов грибов оказывают только очень низкие значения pH среды, особенно ниже 2.75.

Изменения морфологических признаков и спорообразования начинались у небольшого количества штаммов при pH 4.05, у большинства — при pH 3.3, а у некоторых — лишь при pH 2.75: гифы становились тоньше, извилистей, их клетки были четковидной формы, либо гифы оказывались более широкими, их стенка утолщалась, приобретая более интенсивную темную окраску, увеличивалось количество хламидоспор и склероциев. При наиболее низких значениях pH (2.75–2.15) колонии и гифы распадались на многочисленные фрагменты. У ряда культур (*Alternaria alternata*, *Trichoderma koningi*, *Cladosporium cladosporioides*, *Hormonema dematioides* и *Penicillium funiculosum*) изменения в морфологии гиф практически не наблюдалось, лишь при pH 2.15 колония каждого из этих штаммов расчленялась на несколько.

Снижение интенсивности спорообразования при pH 4.05 было зарегистрировано только у 2 штаммов (склероциальный *Penicillium* и *Phialophora* sp.), а его полное отсутствие — у одной культуры (*Cytospora* sp.). При pH среды 3.3 и 2.75 у большего количества штаммов наблюдалось снижение интенсивности спорообразования, а в некоторых случаях — измельчение спор. Ряд штаммов при таких значениях pH утратил способность к спорообразованию. Однако у штаммов, сохранивших типичные морфологические признаки гиф (за исключением *Hormonema macrosporum*), при pH 2.75 не наблюдалось снижения интенсивности спорообразования и изменения морфологии спор. Более того, у исследованного штамма *Penicillium funiculosum* при pH среды 2.75 и даже 2.15 не только сохранялось интенсивное спорообразование, но в культуральной жидкости наблюдалось большое количество прорастающих спор. Остальные штаммы (20 %), способные к росту при pH 2.15, были отмечены в этом варианте только в виде вегетативного мицелия.

Экспериментальные исследования выявили способность большинства штаммов гифальных грибов, независимо от места их выделения, развиваться в жидкой среде при pH 3.3 (большое их количество наблюдается при pH 2.75). Сохранение типичных морфологических признаков и интенсивности спорообразования отмечено прежде всего у штаммов обычных для кислых озер видов [2, 4, 10, 11].

Проведенные исследования показали, что влияние ацидификации озер на микобиоту неоднозначно. При низких значениях pH воды

снижается численность и изменяется качественный состав низших водных грибов, оомицетов. В то же время ацидификация не оказывает лимитирующего воздействия на заспоренность воды клетками дрожжей и дияспорами гифальных грибов, известных как почвенные или наземные грибы-деструкторы. Их количество сохраняется в кислых озерах, либо превышает в них уровень заспоренности нейтральных вод. При этом видовое разнообразие уменьшается или сохраняется в светлых и увеличивается в гумифицированных кислых озерах. В таких озерах, расположенных на заболоченных территориях, наиболее важны, на наш взгляд, популяции дрожжей и гифальных грибов в экотоне вода-берег (сплавина), где могут активно функционировать грибы как водные, так и характерные для торфяников и болотных почв. Высокая численность этих организмов является косвенным свидетельством их вклада в организацию экосистем водоемов, особенно гумифицированных, с низким уровнем pH воды.

При ацидификации озер увеличивается обилие дрожжей и гифальных грибов филлопланы макрофитов, сопровождающееся уменьшением видового разнообразия, но сохранением при этом стабильных, сходных в разнотипных озерах, доминантных комплексов грибов. Особое внимание вызывает активное участие водных гифомицетов в начальных этапах деструкции субстратов растительного происхождения. Известно, что эти грибы чутко реагируют на изменение многих абиотических и биотических факторов, в частности, они не были выявлены нами при многократном анализе отмерших макрофитов в высокоминерализованных и сильно эвтрофированных озерах [5].

Данные, полученные нами на озерах Нарвского заповедника и Эстонии, свидетельствуют о способности водных гифомицетов (с ограниченным видовым составом) к массовому развитию в экстремальных условиях ацидификации, особенно при отсутствии дефицита кислорода. В закисленных водоемах могут существовать и представители различных видов дрожжей, но преимущественное развитие в низкоминерализованных водах получают организмы, способные обходиться без витаминов и аминокислот, усваивающие нитратные и даже нитритные формы азота. Фактором, лимитирующим развитие дрожжей в кислых водоемах, является скорее отсутствие достаточного количества питательных веществ, а не низкий уровень pH воды. Максимальной устойчивостью к низким значениям pH без нарушения репродуктивной функции обладают прежде всего штаммы доминирующих видов микобиоты, выявленных в воде, филлоплане и на отмерших растениях.

Таким образом, значительная часть грибов относится к ацидотолерантным организмам, способным компенсировать существование в экстремальных условиях среды с помощью регуляции дыхания и ферментных систем, являясь одной из редких групп организмов в озерах, которые могут „извлекать выгоду” из эффекта ацидификации и участвовать в изменении циркулирования питательных веществ на разных трофических уровнях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.
2. Воронин Л. В. Сапротрофные грибы озер Эстонии // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, № 3.
3. Воронин Л. В. Грибы на отмерших гидрофильных растениях озер Эстонии // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 86.
4. Воронин Л. В. Сапротрофные грибы малых озер Карелии // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 87.
5. Воронин Л. В. Влияние антропогенного воздействия на микобиоту пресных водоемов // Методы исследования и использования гидроэкосистем: Тез. докл. Рига, 1991.
6. Дудка И. А. Водные несовершенные грибы СССР. Киев, 1985.
7. Литвинов М. А., Дудка И. А. Методы исследования микроскопических пресных и соленых (морских) водоемов. Л., 1975.
8. Солнцева И. О., Виноградова Г. И. Численность и видовой состав дрожжей в разнотипных озерах Эстонии // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, № 4.
9. Солнцева И. О., Виноградова Г. И. Численность и видовой состав дрожжей в воде малых озер Карелии // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб, 1992. № 92.
10. Солнцева И. О., Виноградова Г. И., Воронин Л. В. Численность и видовой состав грибов в озерах Дарвинского заповедника // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 76.
11. Солнцева И. О., Виноградова Г. И., Воронин Л. В. Микобиота гуминовых озер Эстонии // Изв. АН Эстонии. Биология. 1990. Т. 39, № 3.
12. Солнцева И. О., Виноградова Г. И., Черняховская Т. Ф. Характеристика дрожжевой флоры озер Дарвинского заповедника // Микробиол. журн. Киев, 1989. 16 с. Деп. в ВИНТИ. 21.08.1989, № 5561-B89 деп.
13. Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. Л., 1969.
14. Bärlocher F., Rosset J. Aquatic hyphomycete spora of two Black Forest and two Swiss Jura streams // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1981. Vol. 76, pt. 3.
15. Hall R. J., Likens G. E., Fiance S. B., Hendrey G. R. Experimental acidification of a stream in the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire // Ecology. 1980. Vol. 61, N 4.
16. Helander M. L., Rantio-Lehtimäki A. Effects of watering and simulated acid rain on quantity of phyllosphere fungi of birch leaves // Microb. Ecol. 1990. Vol. 19, N 1.
17. Mendonea H., Leda C., Hagler A. N. The yeasts of fresh water and sewage // Ann. microbiol. 1978. Vol. 23, N 1.
18. Park D. On the ecology of heterotrophic microorganisms in fresh water // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58, pt 2.
19. Sparrow F. K. Aquatic phycomycetes. Ann. Arbor, 1960.
20. Suberkropp K., Klug M. J. Fungi and bacteria associated with leaves during processing in a woodland stream // Ecology. 1976. Vol. 57, N 4.
21. Suzuki S., Nimura H. Relation between the distribution of aquatic hyphomycetes in Japanese lakes and lake types // Bot. Mag. Tokyo, 1961. Vol. 74, N 842.
22. Suzuki S., Nimura H. Distribution of aquatic hyphomycetes in the inorganic acidotrophic lakes in Japan // Jap. J. Limnol. 1962. Vol. 23, N 3/4.

В. А. Золотарев, Б. Ф. Жуков

ИНДИКАТОРНЫЕ СООБЩЕСТВА МИКРОПЕРИФИТОНА РАЗНОТИПНЫХ ЗАКИСЛЕННЫХ ОЗЕР

В настоящей работе впервые приводятся данные многолетних исследований организмов микроперифитона, заселяющих стекла обрастания в ацидных озерах. Основное внимание уделено видовому составу так называемых модельных сообществ.

Универсальные методы биомониторинга с использованием индикаторных сообществ до сих пор еще не получили должного распространения в гидробиологической практике [7]. Известно, что лучшими индикаторами качества вод служат сообщества организмов, обладающих коротким жизненным циклом, способных развиваться в массе при благоприятных условиях и столь же быстро исчезать при неблагоприятных [2, 4, 6]. Простейшие, составляющие существенный компонент таких сообществ, изучены в основном в планктоне озер, бентосные и перифитонные формы почти не исследованы [3]. В то же время в модельные (индикаторные) сообщества перифитона входят все основные элементы биотического круговорота: фотосинтетики, гетеротрофы, деструкторы и субстрат с адсорбированными веществами органического и минерального составов. Следует напомнить, что одноклеточные организмы индикаторных сообществ перифитона, кроме быстрого отклика на антропогенные воздействия, обладают практически равной вероятностью вселения одних и тех же видов в водоемы различных широт [5, 6, 8].

Пробы микроперифитона отбирали в 5 озерах Дарвинского заповедника: Хотавец, Кривом, Змеином, Мотыкино и Дубровском. Стекланные пластины размером 76 × 26 мм (стандартные предметные стекла для микроскопов) экспонировали в озерах на расстоянии более 3 м от берега в вертикальном положении в специальных пластмассовых штативах. Глубина погружения стекол составляла обычно одну величину прозрачности по диску Секки (0.5–1 м). Примерно таким же было расстояние от дна.

Время экспозиции в летний период (из-за быстрого обрастания водорослями) составляло 1 мес, в остальные сезоны — 6 мес и более. Летом пробы отбирали через 1–2 нед, а зимой, ранней весной и осенью — через 1–3 мес. Учет и определение простейших проводили методом прямого микроскопирования, без фиксации, при 300-кратном увеличении микроскопа МБИ-3 с фазово-контрастным устройством. Просматривали 20 полей зрения на каждой пластине. В пробе отбирали 2 пластины. Для оценки плотности обрастаний полученные результаты пересчитывали на площадь 1 см².

© В. А. Золотарев, Б. Ф. Жуков, 1994

Таблица 1

Видовой состав доминирующих простейших перифитона
озер Дарвинского заповедника

Таксон	Озеро				
	Хотавец	Кривое	Змеи- ное	Моты- кино	Дубров- ское
Класс Zoomastigophorea					
Отряд Choanoflagellida					
<i>Codonosiga botrytis</i>	Ⓛ	Ⓛ	-	-	-
<i>Lagenoecca variabilis</i>	Д	Д	С	+	+
<i>Monosiga</i> sp.	+	-	В	-	-
<i>Salpingoecca gracilis</i>	-	-	Ⓢ	Ⓢ	-
<i>S. butschli</i>	В	-	Д	Д	В
Отряд Bicosoecida					
<i>Bicoeca</i> sp.	-	-	-	Ⓛ	-
<i>B. oculata</i>	-	-	Ⓛ	+	-
<i>B. lacustris</i>	Д	Д	С	В	В
Подотряд Bodoina					
<i>Pleuromonas jaculans</i>	Ⓢ	+	-	-	-
<i>Bodomorpha</i> sp.	В	+	+	С	В
<i>Rhynchomonas</i> sp.	В	Ⓢ	+	+	В
<i>Bodo saltans</i>	С	С	В	Д	Д
<i>B. caudatus</i>	В	+	В	-	-
<i>B. mutabilis</i>	+	+	С	-	+
<i>B. minimus</i>	В	+	С	В	+
<i>B. curvifilus</i>	Ⓢ	Ⓢ	-	-	+
<i>B. repens</i>	С	+	В	В	В
<i>B. repens</i> 2	Ⓛ	-	+	+	+
<i>B. ovatus</i>	В	-	-	-	-
<i>B. saltans</i> 2	В	-	-	-	-
<i>Cercobodo</i> sp.	В	+	-	-	-
Класс Phytomastigophorea					
Отряд Chrysomonadia					
<i>Cladomonas</i> sp.	-	-	В	-	-
<i>Monas</i> sp.	В	В	В	С	+
<i>Physomonas vestita</i>	В	В	С	+	С
<i>Dynobryon</i> sp.	-	-	Ⓢ	+	-
<i>Spongomonas uvella</i>	В	-	-	-	-
<i>Chrysodendron ramosum</i>	В	+	Д	С	С
<i>Rhipidodendron splendidum</i>	-	-	-	Ⓛ	-
<i>Phalansterium</i> sp.	-	-	-	Ⓢ	-
<i>Ancyromonas</i> sp.	-	-	Ⓢ	+	Ⓢ

Таблица 1 (продолжение)

Таксон	Озеро				
	Хотавец	Кривое	Змеи- ное	Моты- кино	Дубров- ское
Отряд Euglenida	Ⓢ	+	+	—	+
<i>Anisonema pusillum</i>	В	+	—	+	+
<i>Peranema granulifera</i>	+	В	—	—	—
<i>P. trichophorum</i>					
Отряд Cryptomonadida	В	+	+	—	—
<i>Cryptomonas truncata</i>	Ⓢ	Ⓢ	—	—	—
Подтип Suctorina	В	+	—	—	—
<i>Heliophrya collini</i>					
Подтип Ciliata	Д	Д	Д	В	В
<i>Vorticella</i> sp.	Ⓢ	—	—	—	+
<i>Ophrydium</i> sp.	+	+	+	—	—
<i>Carchesium</i> sp.	—	+	+	—	+
<i>Aspidisca</i> sp.	+	—	—	В	—
<i>Cinetochilum</i> sp.	—	—	Ⓢ	—	—
<i>Cyclidium</i> sp.	В	—	—	—	—
<i>Stentor</i> sp.	—	—	Ⓢ	—	—
<i>Lembadion</i> sp.	В	+	—	+	—
<i>Oxytricha</i> sp.	В	В	В	В	В
<i>Chilodonella</i> sp.	В	В	В	В	В
Подтип Sarcodina					
<i>Amoeba</i> sp.	В	В	В	В	В
<i>Chlamydaster</i> sp.	+	+	Ⓢ	—	—
<i>Clathrulina</i> sp.	—	—	С	—	В

Примечание. Д — доминант, С — субдоминант, В — встречается, + — единичные встречи. Виды, встреченные лишь в одной пробе, в таблицу не включены.

Видовой состав. В обрастаниях исследованных озер было обнаружено более 90 видов простейших. Список жгутиконосцев (около 50 видов) включает в себя следующие отряды: *Choanoflagellida* — 7 видов, *Bicosoecida* — 5, *Kinetoplastida* — 15 видов, *Cercomonadida* — 5, *Chrysomonadida* — 10 и *Euglenida* — 8 видов. Отмечено также более 30 видов инфузорий и 10 видов саркодовых. Видовой состав доминирующих простейших перифитона указан в табл. 1. Более 10 отмеченных видов простейших встречались во всех обследованных озерах (табл. 1, подчеркнуто). Многие виды могут служить превосходными индикаторами физико-химических условий водоема (табл. 1, обведено). Так, например, для низких значений pH характерны жгутиконосцы *Salpingoeca gracilis*, *Chrysodendron* и *Ancyromonas*, только в оз. Мотыкино отмечены в массе *Rhipidodendron* sp. и *Bicosoeca* sp., а также только в Змеином — *Bicosoeca oculata*.

Таблица 2
Динамика численности микроперифитона
с 25 мая по 22 июня 1989 г., кл./см²

Озеро	Микроперифитон	Экспозиция, сут		
		5	13	28
Хотавец	Прикрепленные жгутиконосцы	600	2000	50
	Неприкрепленные жгутиконосцы	50	100	230
	Инфузории	0	20	220
	Водоросли	100	1000	150000
Змеиное	Прикрепленные жгутиконосцы	20	700	1400
	Неприкрепленные жгутиконосцы	10	400	500
	Инфузории	10	30	30
	Водоросли	0	10	2800
Дубровское	Прикрепленные жгутиконосцы	20	170	600
	Неприкрепленные жгутиконосцы	10	330	4700
	Инфузории	0	10	1000
	Водоросли	10	100	12500

Сукцессия микроперифитона. Динамика численности, скорость колонизации искусственных субстратов микроорганизмами – превосходные индикаторы трофического статуса водоема. На 3 озерах (Хотавец, Змеиное и Дубровское) удалось проследить первичную сукцессию микроперифитона (табл. 2). В летний период динамика численности прикрепленных флагеллят в незакисленных водоемах (оз. Хотавец) обычно имеет пикообразный характер, период достижения максимальной численности этих организмов зависит главным образом от трофности водоема. Так в оз. Хотавец максимальная численность жгутиконосцев (2000 кл./см²) отмечена на 13-е сутки экспозиции стекол, что соответствует эвтрофным водоемам с нейтральным рН (Рыбинское водохранилище, пруды, оз. Пертозеро) [1]. Пик численности прикрепленных жгутиконосцев в нейтральных водоемах формируется за счет модельного вида *Codonosiga botrytis*. Однако в кислых озерах эта закономерность нарушается. *C. botrytis* исчезает, меняются доминирующие формы, снижается темп нарастания численности организмов.

Максимальная численность неприкрепленных жгутиконосцев (4700 экз./см²) и неприкрепленных инфузорий (1000 экз./см²) отмечалась в оз. Дубровском, первые были представлены монокультурой

одного вида *Bodo saltans*, по водорослям также сильно доминировал один вид. При такой ситуации в нейтральных водоемах принято говорить о высоком содержании в них органических веществ [1], но в дистрофных водоемах, по-видимому, эта закономерность выглядит иначе, чем в отсутствие закисления. Столь сильное снижение видового разнообразия обычно наблюдается при токсическом воздействии [2, 6]. В оз. Змеином также отмечено снижение видового разнообразия простейших и водорослей по сравнению с оз. Хотавец, однако не столь сильное, как в дистрофном Дубровском. После месячной экспозиции субстратов численность простейших и водорослей в оз. Змеином была ниже, чем в Дубровском. Снижение численности простейших в оз. Хотавец объясняется конкуренцией с водорослями (в оз. Хотавец плотность водорослей на порядок выше, чем в оз. Дубровском).

В летний период 1990 г. в развитии микроперифитона на озерах Хотавец, Змеином и Дубровском были отмечены аналогичные тенденции. При 2- и 3-месячной экспозиции субстратов в кислых водоемах обычно формировалась монокультура водорослей, в нейтральных водоемах сохранялось довольно высокое разнообразие.

В зимний период характер сукцессии микроперифитона имел некоторые особенности. Наиболее интенсивно сообщество развивалось в олиготрофных водоемах. В марте 1990 г. в оз. Мотыкино численность простейших достигла 12 тыс. экз./см², водорослей — 7 тыс. экз./см². В оз. Кривом дефицит кислорода зимой лимитировал развитие микроперифитона — встречались лишь отдельные экземпляры жгутиконосцев. В оз. Хотавец максимальная численность простейших составила 3 тыс. экз./см², водорослей — также 3 тыс. экз./см², в оз. Змеином — 900 и 600 экз./см² соответственно. При этом максимальное видовое богатство водорослей (11 видов) наблюдалось в оз. Хотавец, а в закисленных озерах Мотыкино и Змеином — 3 и 6 видов соответственно. В зимний период существенно снижалась скорость сукцессии микроперифитона, однако характерные доминирующие организмы сохранялись в течение всего года.

Таким образом, ацидификация озер приводит к изменению структуры сообществ микроперифитона. Наблюдаются снижение видового богатства и рост уровня доминирования простейших и микроводорослей, а также замедление первичной сукцессии на субстратах. В дистрофных и нейтральных озерах преобладают эврибионтные формы, в олиготрофных и мезотрофных кислых озерах — обычно стенобионтные простейшие. Для каждого из 5 исследованных озер Дарвинского заповедника характерен свой специфический доминантный комплекс микроперифитона, отражающий физико-химические условия водоема. Методы, основанные на использовании индикаторных сообществ микроперифитона, с успехом могут применяться для мониторинга и моделирования разнотипных водных экосистем.

Авторы выражают глубокую признательность за организацию исследований и помощь в работе В. Т. Комову, В. И. Лазаревой, З. М. Мыльниковой и А. П. Мыльникову.

ЛИТЕРАТУРА

1. Золотарев В. А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.
2. Золотарев В. А. Закономерности влияния токсикантов на низшие звенья трофической сети // Вторая Всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. СПб., 1991.
3. Лаврентьев П. Я. Сообщества инфузорий субарктических тундровых озер: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1991.
4. Максимов В. Н., Горидченко Т. П. Применение методов функции желательности для оценки качества воды по составу перифитона // Биол. науки. 1985. № 8.
5. Artificial Substrates. Ann Arbor, 1982.
6. Cairns J. Jr. Zooperiphyton (especially Protozoa) as indicators of water quality // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97.
7. Cairns J. Jr. The genesis of biomonitoring in aquatic ecosystems // The Environ. Professional. 1990. Vol. 12.
8. Cairns J. Jr., Pratt J. R. Developing a sampling strategy // Rationale for Sampling and Interpretation of Ecological Data in the Assessment of Fresh-water Ecosystems. Philadelphia, 1986.

В. И. Лазарева

ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ ОЗЕР ПРИ ЗАКИСЛЕНИИ

По результатам исследований 1983–1989 гг. анализируется состав и структура сообществ зоопланктона 28 малых мелководных полигумозных озер, расположенных на юге Вологодской обл. при различных уровнях pH воды и трофности. Приводится экологическая характеристика видов-доминантов.

В настоящее время накоплен обширный материал по сравнительной характеристике сообществ зоопланктона водоемов с различным уровнем pH воды. В большинстве работ основное внимание уделяется изменению качественного состава фауны при снижении величины pH [8, 22, 24, 29, 30, 34, 40, 41] и почти во всех отмечается уменьшение количества видов в пробе в 2–2.5 раза. Менее изучены трансформации характера доминирования и соотношения обилия видов-доминантов [29, 35, 42]. В частности, отсутствуют более или менее систематизированные сведения об изменении структуры доминантных комплексов зоопланктона при закислении в озерах Европы, в том числе в водоемах европейской части России. Хотя известно, что параметры структуры более чувствительны к стрессу, чем состав сообществ или показатели их суммарного количественного развития [33].

В связи с этим была поставлена задача выделить ассоциации планктона, свойственные озерам с определенным уровнем pH воды, и проследить трансформацию их состава и структуры по градиенту pH.

Исследования проводили на 28 водоемах, близких по морфометрии и происхождению, которые расположены на юге Вологодской обл. (58°30' – 58°50' с. ш.). По схеме районирования Пидгайко [16] они относятся к Северному лимнофаунистическому региону. Это небольшие мелководные озера с площадью в основном не более 1 км² и различным уровнем трофности: эв-, мезо-, олиго- и дистрофные. Большинство из них сильно гумифицированы (цветность воды выше 100 град), но есть светловодные озера с цветностью ниже 30 град, которые относятся к сильно закисленным (pH ниже 5). В целом диапазон летних модальных значений pH воды исследованных озер варьирует от 4.1 до 7.5. Подробная характеристика водоемов и водосборов приведена в статье настоящего сборника (см. с. 3).

Зоопланктон собирали в 1983–1989 гг. Полностью все озера обследовали трижды в год: в марте, июне–июле и августе–сентябре

1984, 1985 и 1988 гг. В остальные годы проводили более подробные (в основном ежемесячные) наблюдения на 8 водоемах, включавших все градации трофических условий, величины pH воды и гумификации. Зоопланктон отбирали на постоянных станциях в пелагиали озер. Для сбора ракообразных и коловраток *Asplanchna* использовали тотальные ловы малой сетью Джеди с диаметром входного отверстия 115 мм и ситом № 42, мелких коловраток и науплиусов копепод учитывали в пробах из батометра Руттнера объемом 0.5 л с последующим отстаиванием. Камеральную обработку сборов зоопланктона проводили согласно принятой в гидробиологии методике. Биомассу зоопланктеров рассчитывали по формулам связи массы и длины [2, 43]. Трофический статус озер оценивали по соотношению числа видов-индикаторов эвтрофных и олиготрофных вод (индекс „Е”) [10], в последующем для 7 наиболее изученных водоемов определяли концентрацию хлорофилла „а” (см. ст. наст. сб., с. 43), которая соответствовала трофности по индексу „Е” (коэффициент корреляции 0.85).

Под структурой доминантных комплексов зоопланктона понимали ранжированный ряд средних за вегетационный период величин относительной биомассы составляющих его видов. За нижнюю границу доминирования принимали обилие 5 % от суммарного. Среди популяций ведущих видов выделяли главные доминанты или эдификаторы, субдоминантные и характерные [15]. Зоопланктеров с обилием менее 5 % от суммарной биомассы считали второстепенными. Сходство видового состава оценивали по формуле Шимкевича—Симпсона, этот индекс позволяет сравнивать фаунистические списки, существенно различающиеся по числу входящих в них видов [15]. Полученные матрицы мер общности обрабатывали с помощью иерархического неперекрывающегося кластерного анализа. Связь количественного развития отдельных видов с факторами среды исследовали с использованием линейного коэффициента корреляции Пирсона. Основная часть расчетов проводилась вычислительным центром ИБВВ РАН на ЭВМ МЕНА-САМАС.

Состав зоопланктона. Зоопланктон большинства исследованных озер описан впервые автором [5, 6]. Фауна озер представлена обычными видами, широко распространенными в водоемах севера и северо-запада России. Суммарный список зоопланктона включает в себя 145 таксонов (табл. 1), среди которых преобладают ветвистоусые рачки (54) и коловратки (67), число видов копепод значительно меньше (24). В разных озерах было отмечено от 17 до 88 видов и форм. В течение года в зависимости от числа наблюдений встречалось 7–40 видов, что составляло 39–56 % от суммарного их количества, выявленного в озере за весь период наблюдений. Только 20–25 % таксонов, указанных в общем списке, отмечались ежегодно, они, как правило, развивались в массе.

В число ведущих форм пелагического планктона озер входили коловратки (*Trichocerca cylindrica* Imhof, *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Polyarthra dolichoptera* Idelson, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Asplanchna*

Таблица 1
Состав зоопланктона малых озер
при различном уровне pH воды

Вид	pH > 7	pH 6—7	pH 5—6	pH < 5
Crustacea (Cladocera)				
<i>Sida cristallina</i> Muller	++	+	++	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	++	+	—	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin	++	++	+++	+++
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	++	+	++	+++
<i>Daphnia longispina</i> Muller	++	+++	+	+
<i>D. cristata</i> Sars	+++	+	+	++
<i>D. galeata</i> Sars	+	+	—	+
<i>D. hyalina</i> Leydig	+	—	—	+
<i>D. cucullata</i> Sars	+	—	—	+
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> Muller	++	++	+++	+++
<i>Simocephalus expinosus</i> Koch	+	—	—	—
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	—	+	+	—
<i>Scapholeberis mucronata</i> Muller	+	+	—	++
<i>Megaphenestra aurita</i> Fisher	+	—	—	++
<i>Macrothrix rosea</i> Jurine	+	—	+	—
<i>M. hirsuticornis</i> Norman	+	—	—	—
<i>M. laticornis</i> Jurine	—	—	+	—
<i>Acantholeberis curvirostris</i> Muller	+	—	+	++
<i>Streblocerus serricaudatus</i> Fisher	+	—	+	++
<i>Derpanotrix dentata</i> Ehrenberg	+	—	+	+
<i>Ilyocriptus agilis</i> Kurz	+	—	—	+
<i>I. acutifrons</i> Sars	+	—	—	+
<i>I. sordidus</i> Lievinser	—	+	—	—
<i>Euricercus lamellatus</i> Muller	+	+	—	—
<i>Pleuroxus laevis</i> Sars	+	—	—	+
<i>P. striatus</i> Schoedler	+	+	—	—
<i>P. trigonellus</i> Muller	+	—	+	—
<i>P. adunctus</i> Jurine	+	—	—	+
<i>P. truncatus</i> Muller	+	+	+	—
<i>Leydigia leydigii</i> Schoedler	+	—	—	—
<i>Acroperus harpae</i> Baird	+	+	+	+++
<i>A. elongatus</i> Sars	+	—	+	+++
<i>Chydorus sphaericus</i> Muller	+++	++	+	+++
<i>Alonella nana</i> Baird	+	+	+	+
<i>A. excisa</i> Fisher	—	—	—	+

Таблица 1 (продолжение)

Вид	pH > 7	pH 6-7	pH 5-6	pH < 5
<i>A. exigua</i> Lilljeborg	-	+	-	-
<i>Camplocercus rectirostris</i> Sars	+	-	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> Fisher	+	+	-	+
<i>Biapertura affinis</i> Leydig	++	-	+	++
<i>Alona quadrangularis</i> Muller	++	-	-	+
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+	-	-
<i>A. guttata</i> Sars	+	+	+	+
<i>A. costata</i> Sars	+	+	-	+
<i>A. protzi</i> Hartwig	-	+	-	-
<i>Alona</i> sp.	-	-	-	+
<i>Bosmina longirostris</i> Muller	+++	++	+	+
<i>B. longispina obtusirostris</i> Sars	++	++	+++	+++
<i>B. longispina longispina</i> Leydig	+	+	-	+
<i>B. coregoni</i> Baird	+++	+	-	++
<i>B. crassicornis</i> Muller	+	-	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i> L.	++	++	++	+++
<i>Leptodora kindtii</i> Focke	++	+	+	-
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	++	+	-	+
Crustacea (Copepoda)				
<i>Macrocyclus albidus</i> Jurine	++	++	+	++
<i>Eucyclops serrulatus</i> Fisher	+	+	-	++
<i>E. speratus</i> Lilljeborg	-	+	-	-
<i>E. macrurides</i> Lilljeborg	++	+	+	++
<i>E. macrurus</i> Sars	++	+	-	++
<i>Eucyclops</i> Copepodit	+	-	-	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> Fisher	+	-	-	+
<i>P. affinis</i> Sars	+	-	-	-
<i>Paracyclops copepodit</i>	+	-	-	-
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg	+++	+	+	+
<i>C. strenuus</i> Fisher	++	+	+	-
<i>C. insignis</i> Claus	-	+	+	-
<i>Cyclops</i> sp.	+	-	-	+
<i>Acanthocyclops viridis</i> Jurine	+	+	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus	+++	+++	+++	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> Sars	++	+++	-	-
<i>T. crassus</i> Fisher	+	-	-	-
<i>Microcyclops minutus</i> Claus	-	-	-	+
<i>M. varicans</i> Sars	+	+	+	++

Таблица 1 (продолжение)

Вид	pH > 7	pH 6-7	pH 5-6	pH < 5
<i>Diacyclops nanus</i> Sars	-	-	+	+
<i>Cyclopoida copepodit</i>	++	++	+	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	+++	+	-	+
<i>E. graciloides</i> Lilljeborg	+++	+++	+++	+++
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	+	-	-	-
Rotatoria				
<i>Cephalodella</i> sp.	+	+	+	+
<i>Monommata longiseta</i> Muller	-	-	-	+
<i>Monommata</i> sp.	-	-	-	-
<i>Trichocerca</i> (s. str.) <i>cylindrica</i> Imhof	+++	++	++	+
<i>T.</i> (s. str.) <i>capucina</i> Wierzejski	++	++	+	-
<i>T.</i> (s. str.) <i>longiseta</i> Schrank	-	-	-	+
<i>T.</i> (s. str.) <i>mucosa</i> Stockes	-	-	-	+
<i>T.</i> (s. str.) <i>rosea</i> Stenrovs	-	-	-	+
<i>T.</i> (s. str.) <i>rattus</i> Muller	-	-	-	+
<i>T.</i> (s. str.) <i>flava</i> Voronkov	-	-	-	+
<i>Trichocerca</i> (s. str.) sp.	+	+	+	+
<i>Trichocerca</i> (<i>Diurella</i>) <i>parvula</i> Carlin	++	+	+	+
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>taurocephala</i> Hauer	++	-	-	+
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>tenuior</i> Gosse	-	-	-	+
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>similis</i> Wierzejski	+	+	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>dixon-nuttalli</i> Jennings	+	-	-	-
<i>T.</i> (<i>D.</i>) <i>bidens</i> Lucks	+	-	+	-
<i>Trichocerca</i> (<i>Diurella</i>) sp.	+	-	-	+
<i>Ascomorpha</i> sp.	+	++	+	-
<i>Postclausa hyptopus</i> Ehrenberg	-	+	+	-
<i>Epiphanes</i> sp.	+	-	-	-
<i>Proales doliaris</i> Rousselett	-	+	-	-
<i>Synchaeta</i> sp.	+	-	+	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+++	+++	+	+++
<i>P. dolichoptera</i> Idelson	+++	++	+	+
<i>P. minor</i> Voigt	+	+	-	+
<i>P. longiremis</i> Carlin	++	+++	+	+
<i>E. euryptera</i> Wierzejski	++	+	+	-
<i>P. luminosa</i> Kutikova	+	-	-	-
<i>P. major</i> Bruckhardt	+	+	-	+
<i>Polyarthra</i> sp.	-	+	+	-
<i>Ploesoma truncatum</i> Levander	++	+	-	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> Imhof	++	++	+	-
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+++	+++	+++	+++
<i>A. herriki</i> Guerne	-	-	+	-
<i>Mytilina</i> sp.	-	+	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид	pH > 7	pH 6-7	pH 5-6	pH < 5
<i>Trichotria truncata</i> Whitellegge	-	+	-	-
<i>Lecane luna</i> Muller	+	-	-	+
<i>L. clara</i> Bryce	-	-	-	+
<i>Monostyla Lunaris</i> Ehrenberg	+	-	+	+
<i>Monostyla</i> sp.	++	+	+	+
<i>Colurella obtusa</i> Gosse	+	-	-	+
<i>Lepadella</i> sp.	+	-	-	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	++	++	+	-
<i>E. deflexa</i> Gosse	+	-	-	+
<i>E. meneta</i> Myers	+	+	-	+
<i>E. incisa</i> Carlin	+	+	+	-
<i>E. callista</i> Myers	-	-	-	+
<i>Euchlanis</i> sp.	-	-	+	+
<i>Platias quadricornis</i> Ehrenberg	+	-	-	-
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	+	+	-	-
<i>B. angularis</i> Gosse	+++	+	-	-
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	++	+	-	-
<i>B. urceus</i> Linneus	+	-	-	+
<i>Keratella cochlearis</i> Gosse	+++	+++	+++	++
<i>K. quadrata</i> Muller	+++	++	++	+
<i>K. hiemalis</i> Carlin	+++	+	+	+
<i>K. serrulata</i> Ehrenberg	-	-	-	++
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	+++	+	+	+
<i>Conochilus hypocreps</i> Schrank	++	-	-	+
<i>C. unicornis</i> + <i>hypocreps</i>	++	+	+	+
<i>Collotecidae</i> gen. sp.	+	-	-	+
<i>Filinia longiseta</i> Ehrenberg	+++	++	-	-
<i>F. major</i> Colditz	+	+	-	-
<i>Hexarthra intermedia</i> Wierzejski	+	-	-	-
<i>Hexarthra</i> sp.	+	++	-	-
<i>Rotaria</i> sp.	++	++	+	++
Суммарное число видов	117	82	62	92

Примечание. + — вид редок, ++ — обычен, +++ — встречается в большинстве озер постоянно, +++ — доминанты зоопланктона данной группы водоемов, „-“ — вид отсутствует.

herricki Guerne, *Keratella cochlearis* Gosse и *Conochilus unicornis* et *hypocreps*), клadoцеры (*Diaphanosoma brachyurum* Lievin, *Holopedium gibberum* Zaddach, *Daphnia longispina* Sars, *Daphnia cristata* Sars, *Ceriodaphnia quadrangula* Muller, *Chydorus sphaericus* Muller, *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina longispina* f. *obtusirostris* Sars, *Bosmina* (*Eubosmina*))

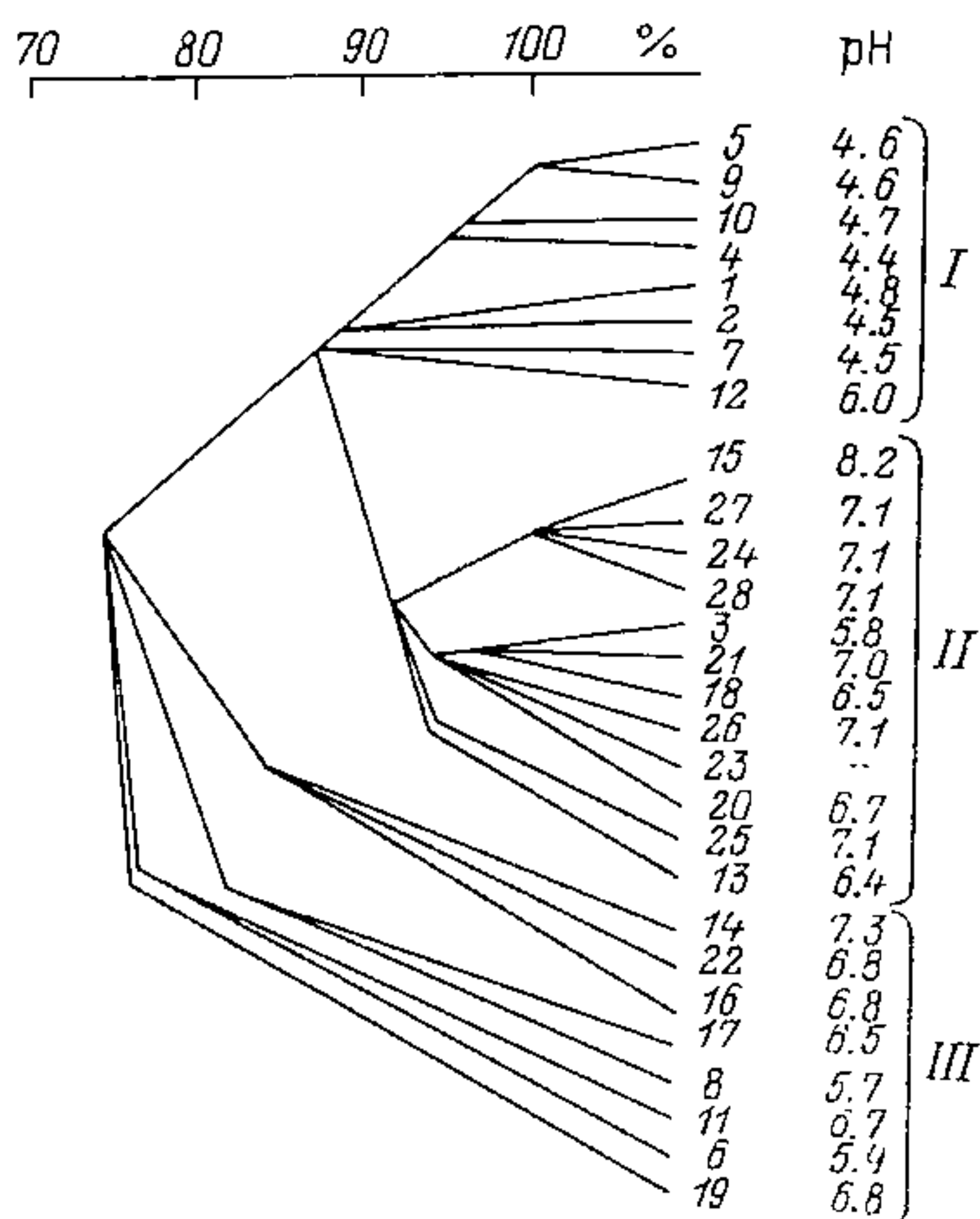


Рис. 1. Сходство видового состава зоопланктона по суммарному списку видов за 1983–1989 гг.

($I_{SzS} = a/(a + c)$, $b \geq c$). I–III – группы озер; озера: 1 – Мотыкино, 2 – Дорожов, 3 – Ветреное, 4 – Темное, 5 – Змеиное, 6 – Белое, 7 – Дубровское, 8 – Островское, 9 – Утешково, 10 – Гагарское, 11 – Изинское, 12 – Долгое, 13 – Подберезное, 14 – Мороцкое, 15 – Хотавец, 16 – Искрицкое, 17 – Ягницкое, 18 – Плотницкое, 19 – Шуйское, 20 – Кривое, 21 – Высоцкое, 22 – Святое, 23 – Васюковское, 24 – Язинское, 25 – Мелковское, 26 – Изможевское, 27 – Малое Глухое, 28 – Большое Глухое.

coregoni Baird, *Bosmina* (s. str.) *longirostris* Muller) и копеподы (*Cyclops kolensis* Lilljeborg, *Acanthocyclops viridis* Jurine, *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Thermocyclops oithonoides* Sars, *Eudiaptomus gracilis* Sars и *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg). Большая часть из них – представители озерно-пелагического зоопланктона или эвритермные формы, широко распространенные в Палеарктике и Голарктике [16] и названные Николаевым [11] бореально-лимническим комплексом зоопланктона.

Перечисленные виды можно характеризовать как эвритермные и умеренно-тепловодные [12, 19, 25]. В зимне-весенний сезон развивались *Cyclops kolensis*, *Polyarthra dolichoptera* и *Keratella hiemalis*, которые Ривьер относит к специально зимним видам [18]. Кроме того, в кислых озерах при pH воды ниже 6 зимние генерации довольно часто образовывали *Bosmina longispina obtusirostris* и *Holopedium gibberum*. *Daphnia cristata*, *Eudiaptomus gracilis* et *graciloides*, *Acanthocyclops viridis*, *Keratella cochlearis* и *Polyarthra vulgaris* встречались круглый год. Все остальные виды характерны для летнего планктона.

Кластерный анализ сходства структуры доминантных комплексов зоопланктона водоемов с различным уровнем рН воды показывает, что по суммарным спискам зоопланктона нейтральные, слабо-кислые и кислые озера различались очень мало (рис. 1). На дендрограмме группа кислых озер с величиной рН воды ниже 5 (I) присоединяется к остальным на уровне сходства 88 %. Общность фаун этих водоемов внутри группы составляет 88–100 %. Нейтральные и слабокислые озера (II) по составу зоопланктона практически не различаются (сходство их фаун 92–100 %). В третью группу входят разные озера в основном с рН 5–7.5, их зоопланктон несколько более оригинален отчасти из-за большей удаленности этих водоемов друг от друга, отчасти вследствие меньшей изученности их фауны. При этом индексы сходства все равно остаются высокими (75–86 %).

Такая высокая степень сходства зоопланктона во всем интервале рН воды от 4.1 до 7.5 не дает возможности различать по качественному составу фауны сообщества водоемов даже с крайними значениями рН. Констатируемое большинством авторов изменение состава зоопланктона при закислении относится только к группе ведущих зоопланктеров и представляет собой следствие перераспределения обилия между видами в сообществах, при котором происходит полное или частичное замещение видов в доминантных комплексах.

Доминантные комплексы. При анализе состава и соотношения видов в доминантных комплексах зоопланктона мы устанавливали жесткую границу доминирования (5 % от суммарной биомассы). По такому же принципу сообщества зоопланктона, сходные по составу доминантов, объединяли в ассоциации. Это позволило четко определить число доминантов и их качественный состав и, несмотря на сравнительно небольшое количество исследованных озер, достаточно полно выявить основные закономерности изменения структуры зоопланктона по градиенту рН воды.

В число ведущих вошли 23 вида, названные в предыдущем разделе. После объединения их в ассоциации осталось 14, поскольку были исключены зоопланктеры, доминировавшие в единичных водоемах. В результате мы получили 4 зоопланктоассоциации, соответствующие группам озер, выделенным по химическому составу воды: ассоциация нейтральных вод (рН выше 6.6–7.5), слабокислых (рН 6.1–7.0) и 2 ассоциации кислых, одна из которых формируется при рН 5.1–6.0, вторая — при рН ниже 5. В пелагиали нейтральных полигумозных мезоэвтрофных озер развивалась ассоциация *Asplanchna priodonta*, место субдоминантов в которой занимали *Mesocyclops leuckarti* и *Daphnia cristata*, а *Chydorus sphaericus*, *Eudiaptomus graciloides* и *E. gracilis* относились к числу характерных видов. Эдификатор в озерах этой группы формировал от 25 до 80 % от суммарной биомассы зоопланктона. Последняя цифра относится к сообществам сильно гумифицированных водоемов с цветностью воды выше 250 град, которые мы называем „коловоротными” и в которых из ракообразных более или менее многочисленны только циклопы *Mesocyclops* или *Thermocyclops*.

В наиболее крупных среди исследованных нейтральных озер (свыше 1 км²) основную часть биомассы зоопланктона составляли рачки. Ценозообразующими видами здесь выступали *Daphnia cristata* или *Mesocyclops leuckarti* (в среднем по 25 % от общей биомассы). Субдоминантами в этом случае являлись *Eudiaptomus gracilis* или *E. graciloides* и *Chydorus sphaericus*, а в число характерных видов входили *Bosmina coregoni* и коловратки *Asplanchna*.

Сособщества зоопланктона с эврибионтным космополитом *Asplanchna priodonta* в качестве эдификатора широко распространены в небольших озерах гумидной зоны. Севернее 55-ой параллели это единственный ценозообразующий вид коловраток, поскольку большинство из них теплолюбивы и ареалы их доминирования смещены к югу [16]. Массовое развитие *Asplanchna* свойственно в основном высокоэвтрофным водам [4]. Вид обитал во всех исследованных озерах, но при pH воды ниже 5 доминировал редко, что скорее всего связано с низким трофическим статусом этих водоемов (олиго- или дистрофные).

Эвритопный стеноионный тепловодно-термофильный космополит *Mesocyclops leuckarti*, оптимум pH среды для которого лежит в пределах 6.0–8.5 [21], обычен в хорошо прогреваемых мелководных озерах и водохранилищах таежной зоны [12, 16, 19]. При pH воды ниже 5 он встречался единично и, по нашим наблюдениям, не размножался. Нарушения репродуктивного цикла у некоторых пелагических циклопов, в том числе и этого вида, отмечены в алданных озерах Норвегии с pH воды ниже 5 [44]. *M. leuckarti* доминировал в нейтральных и слабокислых водах с цветностью до 250 град. в более гумифицированных он частично или полностью замещался экологически близким *Thermocyclops oithonoides*. Массовое развитие *M. leuckarti* может считаться индикаторным для водоемов с pH выше 6 на юге Вологодской обл. (табл. 2).

Голарктическая *Daphnia cristata*, как правило, входит в доминантные комплексы северных, главным образом глубоких стратифицированных озер, но сравнительно редко встречается в качестве эдификатора [11, 16]. Литературные данные об отношении этого рачка к pH воды очень противоречивы. Одни считают [8], что он, как и другие дафнии, выпадает из планктона при снижении pH до 5.3, другие [22, 36] описывают его как ацидофила, массового в озерах с уровнем pH воды от 4 до 7. По нашим наблюдениям, *D. cristata* доминировала только в нейтральных водоемах, хотя малочисленные популяции были характерны для большинства озер, в том числе и для кислых с pH воды до 4.5.

Другие пелагические дафнии (*Daphnia galeata* Sars, *D. hyalina* Leydig и *D. cucullata* Sars), которые отмечаются в числе ведущих видов в обширных мелководных водоемах Северного региона [12, 15, 19], в малых озерах не доминировали. Их популяции в этих водоемах составляли менее 1 % от суммарного обилия зоопланктона и были одинаково малочисленны при любом уровне pH воды в интервале от 4.1 до 7.5.

Таблица 2
Виды-индикаторы закисления водоемов
юга Вологодской области

Вид	Среднемноголетние значения относительного обилия, % от суммарной биомассы	
	pH > 6	pH < 6
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	9 (30)	0 (5)
<i>Bosmina longispina obtusirostris</i>	0 (0)	8 (45)
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	9 (25)	22 (40)

Примечание. В скобках — максимальные значения относительного обилия.

Один из субдоминантов зоопланктоценозов нейтральных эвтрофных озер *Chydorus sphaericus* был наиболее многочислен в пелагиали в период массового развития синезеленых водорослей, что характерно для этого вида [10, 19]. Он считается индифферентным к pH, поскольку имеет 2 оптимума развития: при pH 5 и 9 [22, 27]. Для Западной Европы и Северной Америки этот вид указывается в числе наиболее часто доминирующих в кислотных озерах [32], но в рассматриваемой группе водоемов с pH воды ниже 6 он был очень малочислен и никогда не входил в комплекс доминантов зоопланктона.

Таким образом, в нейтральных гумифицированных мезоэвтрофных водоемах юга Вологодской обл. наиболее обычны сообщества зоопланктона с эдификатором *Asplanchna priodonta*. Кроме того, в крупных озерах формируются ценозы с доминантами *Daphnia cristata* и *Mesocyclops leuckarti*, их состав и структура характерны для мелководных эвтрофных водоемов таежной зоны Северного региона. В настоящей работе эти сообщества рассматриваются как исходные при характеристике изменений состава и структуры доминантных комплексов зоопланктона при закислении.

К слабокислым водоемам мы отнесли наиболее гумифицированные (цветность выше 250 град) мезоэвтрофные озера с преобладающей величиной pH воды летом 6.1–7. В них развивалась ассоциация зоопланктона с эдификатором *Asplanchna priodonta*, относительное обилие которого составляло 20–40 % от суммарной биомассы. В качестве другого ценозообразующего вида в очень редких случаях выступала *Daphnia longispina*, формировавшая 10–45 % от общей биомассы зоопланктона. Однако чаще в сообществах озер этой группы она занимала место субдоминанта. Из других субдоминантов были обычными *Eudiaptomus graciloides* и *Thermocyclops oithonoides*. *Mesocyclops leuckarti*, занимавший высшие уровни в иерархии доминантов зоопланктона нейтральных озер, в слабокислых переходил в разряд характерных видов с очень низкой биомассой (5 % от суммарной) наряду с *Bosmina longirostris* и коловратками *Polyarthra*. В слабокислых

озерах юга Вологодской обл. из числа доминантов выпадала *Daphnia cristata*.

Распространенный в Евразии литорально-прудовый вид *Daphnia longispina* имеет ареал доминирования, смещенный к югу от 55-ой параллели [16], поэтому как доминант зоопланктона озер Северного региона он отмечается довольно редко. По мнению многих авторов [16, 22], этот вид предпочитает слабокислую среду и исчезает из планктона при pH ниже 5.0–5.3 [8, 31].

Палеарктический умеренно тепловодный *Thermocyclops oithonoides* обладает более широким, чем *Mesocyclops leuckarti*, пределом толерантности к pH среды и встречается в диапазоне pH 5.8–9.0 [23]. Как правило, он замещает *M. leuckarti* в слабокислых гумифицированных озерах [16, 21, 23]. По нашим наблюдениям, массовое развитие этого рачка характерно как для слабокислых, так и для нейтральных вод при высоком уровне гумификации. В исследованных озерах с pH воды ниже 6 он не доминировал.

Таким образом, при переходе от нейтральных водоемов к слабокислым эдификатор зоопланктона не изменяется, но происходят существенные трансформации на уровне субдоминантов зоопланктоценозов. Обычные для сообществ нейтральных озер рачки *Daphnia cristata* и *Mesocyclops leuckarti* замещаются таксономически близкими *Daphnia longispina* и *Thermocyclops oithonoides*, приспособленными к существованию при пониженном уровне pH воды и высокой гумификации.

Группа кислых водоемов с pH воды 5.1–6.0 включала в себя как гумифицированные, так и световодные мезотрофные, дистрофные и переходные между ними озера. Сообщества зоопланктона в них по-прежнему формировала *Asplanchna priodonta*, которая в этих озерах имела максимальную количественную представленность в планктоне – 50–55 % от суммарной биомассы. Состав других доминантов был качественно иным. Субдоминантов в полигумозных водоемах этой группы представляли эврибионтные виды с очень широким географическим распространением – *Ceriodaphnia quadrangula* и *Eudiaptomus graciloides*, которые давали соответственно от 15–55 до 30 % всей биомассы сообщества. В световодных озерах коловратки *Asplanchna* уступали место эдификатору диаптомидам *E. graciloides*, субдоминантами в этом случае являлись *C. quadrangula* или *Diaphanosoma brachyurum*, последняя образовывала до 15 % от суммарного обилия.

В этой группе водоемов впервые в качестве эдификатора зоопланктона появился циркумбореальный эврибионт *Eudiaptomus graciloides*, обитающий главным образом в пелагиали озер и обладающий очень широким диапазоном толерантности к уровню pH воды. Он населяет водоемы с pH 3.9–9.0 [22, 26] и, по нашим данным, играет ведущую роль в формировании сообществ зоопланктона сильно закисленных озер. Ареал доминирования этого вида в нейтральных водах, по данным Лидгайко [16], смещен к северу и чаще всего он

формирует зоопланктоценозы в зоне тундры. Для тайги и особенно подтайги на границе Северного и Центрального лимнофаунистических регионов более обычен в качестве ценозообразующего вида близкий ему *E. gracilis*. Однако он требует для своего оптимального развития слабощелочной среды (рН 6.2–6.8) [7], поэтому в доминантных комплексах водоемов с рН воды ниже 6 он замещался эврионным *E. graciloides*. В данном случае мы имеем дело, по-видимому, с аazonальным расширением ареала доминирования *E. graciloides* по градиенту рН воды.

Следует отметить, что диаптомиды как эдификаторы зоопланктона кислых озер европейской части России указываются впервые. В водоемах Скандинавии с рН ниже 5.5 [36, 42] и гумидной зоне России [22] обычно доминируют кладоцеры. Известны единичные наблюдения массового развития *E. graciloides* в карельской ламбе с рН 3.9 [26] и *E. gracilis* в 3 озерах системы Гардшён в Швеции с рН 4.6–5.3 [47]. Однако в олиготрофных озерах Северной Америки доминирование *Diaptomus* (= *Neutrodiaptomus*) *minutus* Lill. отмечается при рН 4.5–7.2, причем в кислых он часто остается единственным доминантом [29, 35].

Проведенный нами анализ зависимости относительного обилия *E. graciloides* от уровня рН воды показал, что положение этого вида в иерархии доминантов тесно коррелирует с рН ($r = -0.75$, $p < 0.01$). В диапазоне рН воды 4.1–7.5 его биомасса (%) может быть определена из уравнения линейной регрессии:

$$B = 75.4 - 8.8 \text{ рН.}$$

В нейтральных водоемах этот вид входил в доминантные комплексы в качестве характерного со среднегодовой величиной суммарного обилия до 10 % от общей биомассы, в слабокислых он становился субдоминантом с обилием до 25 %, в озерах с рН воды 5.1–6.0 его доля в планктоне достигала 3 %, а при рН воды ниже 5 в наиболее закисленных водоемах *E. graciloides* постоянно занимал место эдификатора сообществ зоопланктона и образовывал до 40 % от суммарного обилия (в отдельные годы – 45–55 %). Таким образом, массовое развитие *E. graciloides* в малых озерах юга Вологодской обл. может указывать на низкие величины рН воды, т. е. он может рассматриваться как индикатор закисления. То же показывает отсутствие в числе доминантов *E. gracilis* (табл. 2).

Среди субдоминантов зоопланктона этой группы озер отмечался *Ceriodaphnia quadrangula* – умеренно тепловодный литорально-прудовый эврибионт, имеющий Всесветное распространение, который многие авторы считают фитофилом [16, 22]. Он способен, по нашим наблюдениям, к массовому развитию в диапазоне рН 4–9. Большинство исследователей [8, 22, 23] отмечают этот вид как ведущий в озерах с пониженными значениями рН, при этом указывают, что в кислых водоемах он распространяется из литорали в пелагиаль. Последнее характерно также и для группы малых озер, рассматриваемых в настоящей статье.

Тепловодный эвриотный эврибионтный рачок *Diaphanosoma brachyurum*, доминировавший в планктоне светловодных кислых озер, обычен для литорали мелководных и эпилимниона глубоких стратифицированных водоемов [11, 16, 22]. Он распространен повсеместно и не встречается только в циркумполярных областях, считается индикатором олигомезотрофных вод [10]. Описания пределов толерантности к pH среды этого вида противоречивы. Салазкин [22] считает оптимальным для его развития слабокислые и нейтральные воды и для гумидной зоны России указывает его в числе массовых форм планктона при pH воды не ниже 5.5. По другим данным [26, 47], этот вид обитает и в озерах с pH ниже 3.9–5.3. Наши наблюдения позволяют считать его эвриотным, населяющим водоемы с pH воды 4.1–7.5. Доминировала *D. brachyurum* обычно в светловодных кислых озерах, при pH ниже 5 выступала одним из эдификаторов зоопланктона. Ареал доминирования этого вида в нейтральных водах расположен южнее 55-ой параллели [16], в качестве эдификатора зоопланктоценозов в северных областях он встречается, по-видимому, только в закисленных водоемах. Здесь мы наблюдали еще один пример азонального расширения области доминирования по градиенту pH воды.

Итак, состав доминантов зоопланктона в группе кислых водоемов с pH 5.1–6.0 претерпевает кардинальные изменения по сравнению с сообществами нейтральных. Типичные доминанты мелководных нейтральных озер – представители родов *Daphnia* и *Mesocyclops* – замещаются эврибионтными космополитами *Ceriodaphnia* и *Diaphanosoma*, а в светловодных водоемах в качестве ценозообразующего вира впервые появляются диаптоиды *Eudiaptomus graciloides* и формируется характерный для сильно закисленных озер комплекс эврибионтных доминантов. Группу ведущих видов этих озер можно считать переходной от сообществ нейтральных и слабокислых водоемов к сообществам сильно закисленных сульфатных озер с pH ниже 5.

Кроме того, среди доминантов зоопланктона в этих озерах отсутствуют все характерные для менее закисленных водоемов виды *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus* и *Eudiaptomus gracilis*. Собственно в сообществах кислых озер вообще нет характерных доминантов, уровень доминирования в них так высок, что комплексы ведущих видов представлены только эдификаторами и субдоминантами. Все остальные зоопланктеры характеризуются очень низким относительным обилием (менее 5 %) и входят в группу второстепенных. Вследствие крайне неравномерного распределения видов по обилию резко возрастает количественная представленность в сообществах видов-эдификаторов.

Наиболее сильно закисленными среди исследованных озер (pH 4.1–5.0) оказались водоемы 2 типов: полигумозные дистрофные и светловодные олиготрофные. Ассоциация зоопланктона этих водоемов имела 2 отличительные черты. Во-первых, в качестве

ценозообразующего вида здесь выступал *E. graciloides*, который доминировал во всех озерах этой группы, его доля в планктоне достигала 40–55 % от общей биомассы. Коловратки *Asplanchna* были характерными видами, а в олиготрофных водоемах вообще не входили в число доминантов.

Во-вторых, для комплексов доминантов озер с pH воды ниже 5 было характерно существование 2 эдификаторов с близкими величинами относительного обилия. Такие сообщества мы называли „бидоминантными“. Дополнительными ценозообразующими видами, как правило, служили клadoцеры *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Holopedium gibberum* и *Bosmina longispina obtusirostris*, они же выступали в роли субдоминантов. В зоопланктоценозах этих озер, как и водоемов предыдущей группы, отсутствовали характерные доминанты и схема комплекса ведущих видов выглядела так:

основной эдификатор > дополнительный эдификатор > субдоминанты
(диаптомиды) (клагоцеры) (клагоцеры).

В течение вегетационного периода 2 эдификатора бидоминантных комплексов зоопланктона ацидных озер образовывали до 90 % от общей биомассы. Уровень доминирования в сообществах, рассчитанный по формуле Симпсона [46], при этом достигал 0.66–0.93.

В числе доминантов в озерах с pH воды ниже 5 появились 2 циркумполярных вида северного фаунистического комплекса, которые считаются индикаторами олигомезотрофных вод [10, 32], — *Bosmina longispina obtusirostris* и *Holopedium gibberum*. *Bosmina (Eubosmina) longispina longispina* + *obtusirostris* — холодное одно-стенотермная форма планктона глубоких и очень глубоких северных водоемов [11, 16, 22], но может развиваться и в литорали [1, 31]. Многие авторы [16, 22] относят ее к ацидофилам. Популяции большой плотности отмечались преимущественно в литорали исследованных озер при pH воды ниже 6. Доминировала в группе сильно закисленных озер с pH воды ниже 5, в некоторых из них достигала уровня эдификатора с обилием до 45 % от общей биомассы. В нейтральных водоемах встречалась единично. Вид может рассматриваться как один из самых надежных индикаторов закисления вод (табл. 2).

Из других форм *B. longispina* в ацидных озерах встречается *B. longispina longispina* f. *lacustris* [16, 37], которая, как и предыдущая, ранее определялась в составе вида *B. obtusirostris* Sars. Сведения о доминировании *B. longispina* в озерах Скандинавии с pH воды ниже 5 [36], вероятно, относятся к этим 2 вариантам, поскольку типичная форма подвида *B. longispina longispina* (s. str) известна только из нейтральных вод [16, 37]. В североамериканских озерах с pH воды ниже 6 в числе ведущих видов обычно указывают *B. (s. str) longirostris* [29, 35, 41]. Европейские же популяции этого вида-космополита, напротив, избегают закисленных водоемов [22, 31], что подтверждается и нашими наблюдениями.

Holopedium gibberum — стенобионт, свойственный пелагиали мягководных озер, угнетается при содержании кальция в воде 37–50 мг/л

[9, 48]. Он населяет озера с рН воды 4.0–7.4 и считается ацидофилом [9, 22], хотя, судя по диапазону значений рН среды, к которым он толерантен, это скорее эврионная форма. В большинстве нейтральных водоемов *H. gibberum* не доминирует, по-видимому, вследствие высокой минерализации их вод, малочисленные популяции этого вида были отмечены в исследованных водоемах при содержании кальция до 100 мг/л. Кроме того, по нашим наблюдениям, он чувствителен к содержанию детрита в воде и практически не встречался в мелководных водоемах с сильным ветровым перемешиванием водных масс.

Таким образом, для сильно закисленных водоемов с рН воды ниже 5 характерна своеобразная структура сообществ зоопланктона, при которой на фоне высокого уровня доминирования формируются комплексы зоопланктона с 2 эдификаторами и происходит полное замещение коловраток *Asplanchna* диаптомидами как в светловодных, так и в гумифицированных озерах. В сообществах этой группы водоемов резко возрастает доля кладоцер, по числу видов эти рачки оказываются доминирующей группой зоопланктона (80 % от общего количества видов), хотя го обилию соотношение кладоцер и диаптомид составляет 1 : 1. Таким образом, основную часть биомассы в закисленных озерах образуют ракообразные. Коловратки играют незначительную роль в планктоне этих водоемов, их доля по численности не превышает 30 %, по биомассе — 6 % от суммарных значений этих величин. Практически отсутствуют в планктоне ацидных озер пелагические циклопы. В целом соотношение основных таксономических групп зоопланктона в наиболее закисленных озерах близко к наблюдаемому в циркумнейтральных олиготрофных.

Итак, при закислении озер происходит смена доминантных комплексов зоопланктона. Доминирующих в исследованных водоемах зоопланктеров можно разделить на 2 группы. Первую составляют виды, доля которых в планктоне уменьшается при снижении рН воды, — *Asplanchna priodonta*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*. Они развиваются в массе в нейтральных и слабокислых водоемах при величине рН выше 6 (рис. 2). Во вторую группу входят *Eudiaptomus graciloides*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longispina obtusirostris* и *Holopedium gibberum*, их количественная представленность в сообществах возрастает при закислении. Это комплекс доминантов зоопланктона ацидных водоемов с рН воды ниже 6 (рис. 3). Уровень рН воды 6 может быть назван критическим для сообществ зоопланктона малых озер, при рН ниже 6 происходит полная перестройка состава и структуры их доминантных комплексов.

Почти все виды-доминанты зоопланктона ацидных озер, за исключением литорального *Ceriodaphnia quadrangula*, входят в состав пелагического комплекса зоопланктона глубоких морфометрически олиготрофных озер Северо-Запада с циркумнейтральным уровнем рН воды. Сходство доминантных комплексов зоопланктона

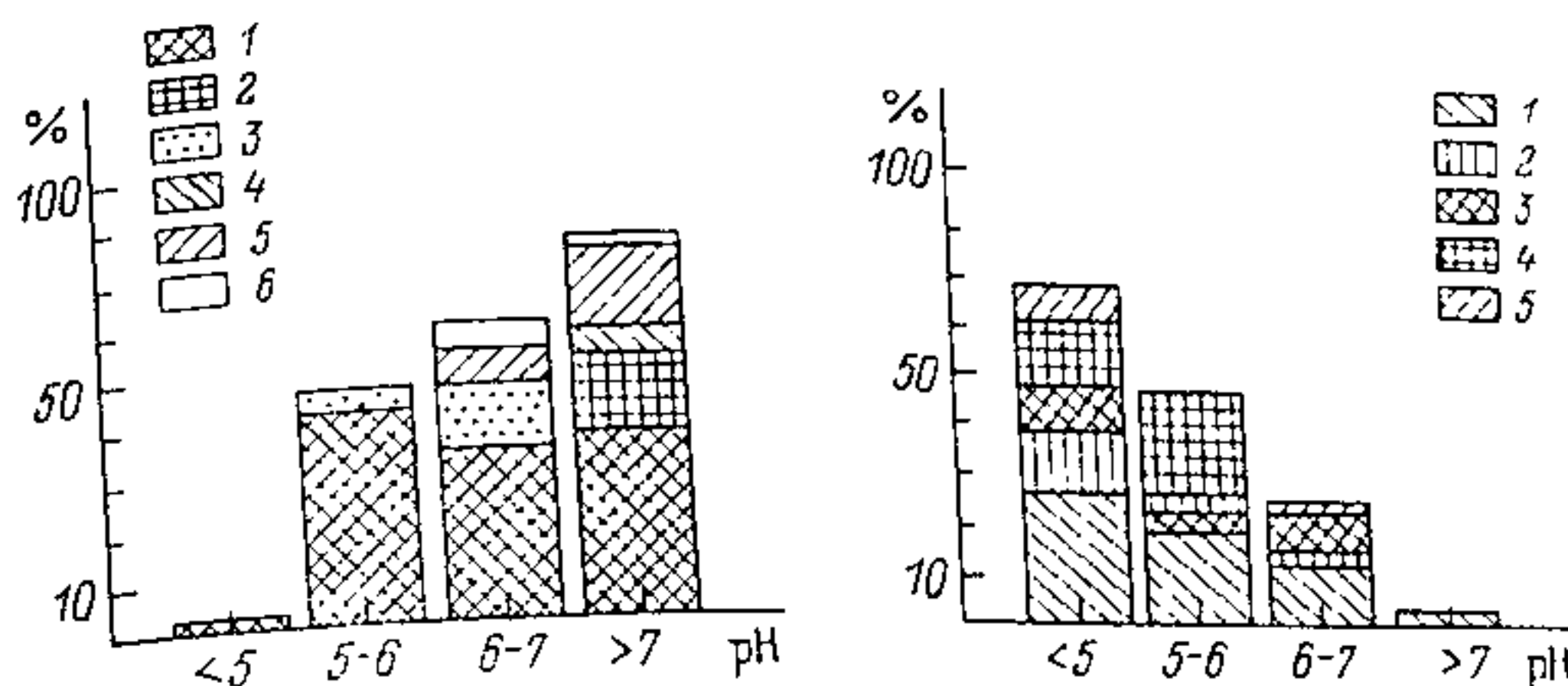


Рис. 2. Распределение относительного обилия видов-доминантов нейтральных вод по градиенту pH.

1 – *Asplanchna priodonta*, 2 – *Daphnia cristata*, 3 – *Daphnia longispina*, 4 – *Eudiaptomus gracilis*, 5 – *Mesocyclops leuckarti*, 6 – *M. oithonoides*.

Рис. 3. Распределение относительного обилия видов-доминантов кислых вод по градиенту pH.

1 – *Eudiaptomus graciloides*, 2 – *Diaphanosoma brachyurum*, 3 – *Bosmina longispina* 1. *obtusirostris*, 4 – *Ceriodaphnia quadrangula*, 5 – *Holopedium gibberum*.

нейтральных и закисленных олиготрофных водоемов показано также для большого числа крупных озер Канады (около 240 озер) [35]. В тех и других основную часть биомассы зоопланктона образуют каляниды, способные развиваться в большом количестве при очень низкой концентрации пищи [39]. Обратная корреляция относительной биомассы калянид (диаптомиды) с содержанием в воде хлорофилла a и трофностью озер ($r = -0.95$, $p < 0.001$), полученная нами для исследованной группы озер, аналогична отмечавшейся ранее для нейтральных [3, 28]. Связь количества диаптомид с трофическим статусом озер прослеживается более отчетливо, чем с pH воды, что говорит о большей зависимости их обилия от концентрации пищи.

Доминирующие в кислых озерах кладоцеры представлены в основном мелкими, медленно растущими и медленно размножающимися видами, но откладывающими крупные яйца и устойчивыми к нехватке пищи в течение всей жизни. Такие формы зоопланктона Романовский [20], используя классификацию растений Раменского [17], относит к пациентам. Согласно концепции r - и K -отбора [14], их можно считать K -стратегами, которые способны успешно существовать в сообществах, формирующихся в крайне неблагоприятных трофических условиях. По-видимому, замещение обычных для мелководных озер юга Вологодской обл. доминантов комплексом эврибионтных зоопланктеров, которое происходит в закисленных водоемах, определяется в основном не прямым токсическим действием концентрации водородных ионов, а связано с изменением трофического статуса озер и трансформацией биотических отношений в сообществах зоопланктона вследствие ацидификации.

Второстепенные виды. На долю второстепенных видов приходилось 85 % таксонов, составивших суммарный список, но численность их популяций была невелика, суммарная количественная представленность в сообществах редко превышала 20 % (обычно 5–10 % от общей биомассы). Принципиального различия по составу этих зоопланктеров в нейтральных и кислых озерах, вероятно, не существует, что и определяет высокие индексы сходства их фаун. Сообщества зоопланктона даже наиболее сильно закисленных озер не содержали видов, неизвестных для нейтральных водоемов. Из 145 таксонов суммарного списка только один *Keratella serrulata* Ehrenberg, обычный в озерах с pH воды ниже 5, полностью отсутствовал в водах с pH выше 6.

Значительно большее число видов (31), обнаруженных в нейтральных и слабокислых озерах, не были найдены в кислых при pH ниже 5. В этих водоемах отсутствовали некоторые пелагические ракообразные (*Limnoscia frontosa* Sars, *Leptodora kindtii* Focke, *Cyclops strenuus* Fischer и *Heterosigma appendiculata* Sars), а также коловратки (*Trichocerca capucina* Wierzejski и *Polyarthra latipoda* Kutikova), все виды родов *Platias* и *Brachionus* и ряд придонных и фитофильных зоопланктеров. Отсутствие перечисленных зоопланктеров в исследованных кислых озерах скорее всего не связано с низким уровнем pH воды, а обусловлено другими причинами, поскольку большинство указанных ракообразных известны и из более кислых биотопов [35, 44], а распространение коловраток, по данным некоторых авторов [45], не лимитируется величиной pH среды. В частности, многие из них просто не были обнаружены из-за малой численности их популяций.

Заслуживает внимания тот факт, что крупные пелагические дафнии, традиционно считающиеся стенобионтами-ацидофобами [22, 42] (*Daphnia galeata*, *D. cucullata* и *D. hyalina*), почти ежегодно развивались в водоемах со среднегодовой величиной pH воды около 5 и ниже (до pH 4.1), хотя и формировали весьма немногочисленные популяции. То же отмечено для данных видов или их экологических эквивалентов в водоемах Канады [35, 38]. Следовательно, даже в отношении этих наиболее чувствительных к закислению зоопланктеров нельзя с уверенностью утверждать, что они полностью отсутствуют в водах с pH ниже 5, можно лишь обсуждать те или иные изменения их количественной представленности в планктоне.

Вполне вероятно, что в каждом озере обитают практически все виды зоопланктона, известные для водоемов данного региона. В зависимости от их обилия они могут быть доминирующими (многочисленными), второстепенными (малочисленными) или вообще не найденными вследствие того, что использованные для сбора планктона методы не улавливают такие супермалочисленные популяции. На наш взгляд, при оценке трансформации сообществ зоопланктона под действием стрессовых факторов не следует придавать слишком большого значения отсутствию в сборах редких и малочисленных,

чувствительных к стрессу видов. Их отсутствие может определяться случайными причинами, а не направленным воздействием какого-либо фактора среды. По всей видимости, вообще не имеет смысла считать индикаторными виды, не относящиеся к числу доминантов ни в одном из сравниваемых сообществ. Оценку степени изменения зоопланктона по градиенту, например pH среды, следует проводить на основе анализа состава и структуры доминантных комплексов.

Таким образом, в малых морфометрически однородных озерах при закислении происходит смена доминантных комплексов пелагического зоопланктона. В диапазоне летних модальных значений pH воды 4.1–7.5 выделены 4 ассоциации зоопланктона. В группе нейтральных озер с pH выше 7 доминирует ассоциация видов *Asplanchna priodonta*, *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cristata* и *Chydorus sphaericus*, в слабокислых водоемах при pH 6.1–7 развивается комплекс *Asplanchna priodonta*, *Daphnia longispina*, *Thermocyclops oithonoides* и *Eudiaptomus graciloides*. Ацидные озера представлены 2 ассоциациями: при pH воды 5.1–6 формируется комплекс *Asplanchna priodonta*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Eudiaptomus graciloides*, а в наиболее закисленных водоемах с pH 4.1–5.0 — *Eudiaptomus graciloides*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longispina* f. *obtusirostris* и *Holopedium gibberum*.

На начальном этапе закисления подвергается изменениям главным образом распределение биомассы между видами-доминантами и происходит замещение некоторых стеноионных видов эврионными. Максимальная трансформация состава и структуры доминантных комплексов зоопланктона наблюдается в озерах с pH ниже 6 и, особенно, с pH ниже 5. Эти изменения определяются в основном происходящим при закислении снижением трофического статуса озер, а не собственно токсическим действием ионов водорода.

В пелагиали сильно закисленных водоемов формируется комплекс доминантов, состоящий из эврибионтных видов с широким географическим распространением, и стенобионтов, свойственных циркумполярным олиготрофным озерам. Эти виды толерантны к пониженным значениям pH воды и по типу жизненной стратегии могут быть отнесены к пациентам или К-стратегам, доминирующим в неблагоприятных трофических условиях.

Состав второстепенных зоопланктеров в интервале pH воды от 4.1 до 7.5 почти не различается. Отсутствие ряда видов в ацидных озерах может быть объяснено высоким уровнем доминирования в сообществах этих водоемов, вследствие чего возрастает доля редких, малочисленных популяций, которые не всегда обнаруживаются стандартными методами лова зоопланктона. Поэтому к видам-индикаторам закисления имеет смысл относить только тех зоопланктеров, которые доминируют или не доминируют при низких значениях pH. В качестве индикаторов ацидификации водоемов юга Вологодской обл. могут быть использованы *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longispina* f. *obtusirostris* и *Eudiaptomus graciloides*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андроникова И. Н. О двух уровнях продуктивности зоопланктона сильно гумифицированных водоемов Карельского перешейка // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, вып. 4.
2. Балупкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л., 1979.
3. Крючкова Н. М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Тр. Зоол. ин-та АН БССР. 1987. Т. 165.
4. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.
5. Лазарева В. И. Зоопланктон озер различных типологических групп // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., 1986.
6. Лазарева В. И. Малые озера Дарвинского заповедника как эталонные экосистемы при изучении процессов закисления поверхностных вод и реакции биоты на ацидификацию // Антропогенные изменения экосистем малых озер: Матер. Всесоюз. совещания. СПб., 1991. Кн. 2.
7. Маловицкая Л. М. Летальные значения активной реакции среды (pH) и концентрации O_2 для *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* (Copepoda, Calanoida) // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1961. № 11.
8. Мануйлова Е. Ф. Влияние дистрофии водоемов на фауну *Cladocera* // Тр. 1 науч. сессии Карело-Финск. гос. ун-та. 1949. Вып. 2.
9. Мязметс А. Х. О качественном составе фауны ракообразных летнего зоопланктона озер Эстонской ССР // Гидробиологические исследования. Тарту, 1958.
10. Мязметс А. Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980.
11. Николаев И. И. Сравнительно-лимнологическая характеристика зоопланктона Онежского озера // Зоопланктон Онежского озера. Л., 1972.
12. Николаев И. И. Зоопланктон озера Кубенского // Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 3.
13. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
14. Пианка Э. Эволюционная экология. М., 1981.
15. Пидгайко М. Л. Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 135.
16. Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М., 1984.
17. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М., 1938.
18. Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
19. Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
20. Романовский Ю. Е. (Romanovsky Y.) Food limitation and life history strategies in cladoceran crustaceans // Arch. Hydrobiol. 1985. Bd 105, H. 21.
21. Рылов В. М. Cyclopoida пресных вод // Фауна СССР. М.; Л., 1948. Т. 3.
22. Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны и их биолого-продукционная характеристика. Л., 1976.
23. Свирская Н. Л. Ракообразные и коловратки и изменения динамики их развития в малых гумифицированных озерах южной Карелии под влиянием химической мелиорации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1975.
24. Скадовский С. Н. Физико-химический режим Петровских озер: Общее заключение // Зоол. журн. 1933. Т. 12, вып. 3.
25. Смирнова Т. С., Ривьер И. К., Пихтова Т. С. Зоопланктон // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. 2.
26. Филимонова З. И., Белоусова Н. А. О микрофауне болотных водоемов заповедника „Кивач“ // Проблемы заповедного дела. 1988. № 2.
27. Яценко А. Комбинированное влияние активной реакции, температуры и света на размножение *Chydorus sphaericus* // Применение методов физической химии к изучению биохимии пресных вод. М., 1928.
28. Cannon Y. E., Stemberger R. S. Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1978. Vol. 97, N 1.
29. Confer J. L., Kaaret T., Likens G. E. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 1.
30. Crisman T. L., Brezonik P. L. Acid rain: Threat to sensitive aquatic ecosystems // Proc. 73 Annu. Meet., June 1980. Montreal, 1980. Vol. 2.
31. Flössner D. Kiemen- und Blattfusser Brachiopoda Fischlaue, Brachiura. Jena, 1972.
32. Geelen I. F., Leuven R. S. Impact of acidification on phytoplankton and zooplankton communities // Experimentia. 1986. Vol. 42, N 5.
33. Gray J. S. Effects of environmental stress on species rich assemblages // Biol. J. Linn. Soc. 1989. Vol. 37, N 1-2.
34. Harnisch G. Die Biologie der Moore // Binnengewässer. 1929. Bd 7.
35. Keller W., Pitblado I. R. Crustacean plankton in northeastern Ontario. Lakes subjected to acidic deposition // Water, Air and Soil Pollut. 1984. Vol. 23, N 3.
36. Kettamies R., Haapaniemi S., Hynynen L., Joki-Heiskola P., Kamori I. Biological characteristics of small acidic lakes in southern Finland // Aqua fenn. 1985. Vol. 15, N 1.
37. Lieder U. Revision of the Genus *Bosmina* Baird, 1845 (Crustacea, Cladocera) // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1983. Vol. 68, N 1.
38. Mally D. F., Chang P. S. S. Increase in the abundance of *Cladocera* at pH 5.1 in experimentally-acidified lake 223. Experimental lakes area Ontario // Water, Air and Soil Pollut. 1986. Vol. 30, N 3-4.
39. McNaught D. S. A hypothesis to explain the succession // Verh. Intern. Vertheor. und angew. Limnol. 1975. Vol. 19.
40. Nilssen J. P. An ecological Jig-Saw puzzle: Reconstructing aquatic biogeography and pH in an acidified region // Rept. Inst. Fresh-water Res. Drottningholm. 1984. Vol. 61.
41. Pinel-Alloul B., Methot G., Verreault G., Vigneault Y. Zooplankton species associations in Quebec lakes: Variation with abiotic factors, including natural and anthropogenic acidification // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47, N 1.
42. Raddum G., Hoback A., Lomslund E., Johnsen T. Phytoplankton and zooplankton in acidified lakes in South Norway // Ecological impact of acid precipitation: Proc. Intern. Conf., Sandefjord, 1980.
43. Ruttner-Kolisko A. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // Limnol. Arch. f. Hydrobiol. Ergebniss. 1977. H. 8.
44. Sanday S., Nilssen J. P. Cyclopoida copepods in marginal habitats: Abiotic control of population densities in anthropogenic acidic lakes // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Vol. 76, N 3.
45. Sigfried C. A., Bloomfield J. A., Sutherland J. W. Planktonic rotifer community structure in Adirondack lakes in relation to acidity, trophic status and related water quality characteristics // Hydrobiologia. 1989. Vol. 175, N 1.
46. Simpson E. H. Measurement of diversity // Natura. 1949. Vol. 163, N 4148.
47. Stenson J. A. E., Oscarson H. G. Crustacean zooplankton in the acidified Lake Gardsjon System // Ecol. Bull. 1985. N 37.
48. Thiemann A. *Holopedium gibberum* in Holstein // Zeitschr. f. Morphol. und Ökologie der Tiers. 1926. H. 5.

И. А. Скальская

РЕАКЦИЯ ЗООПЕРИФИТОНА ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА НА АЦИДИФИКАЦИЮ

Рассмотрена структура зооперифитона, приводится список видов беспозвоночных ацидных озер Дарвинского заповедника. С помощью метода искусственных субстратов дана количественная оценка уровня развития зооперифитона, выделены виды гидробионтов, характерные для нейтральных и кислых озер.

Большинство современных работ по влиянию закисления на биоту водоемов посвящено основным биотопическим группам беспозвоночных — планктону, бентосу и значительно меньше перифитону, причем касались они главным образом его растительной части.

В природных и экспериментальных исследованиях показана высокая чувствительность водорослей на резкие изменения pH воды [7]. Наибольшую толерантность к низким pH проявляли диатомовые и зеленые водоросли перифитона [8, 9, 13, 14]. На различных субстратах в озерах в массе развивалась *Mougetia* sp. В реках на участках с низкими значениями pH увеличивались первичная продукция, содержание хлорофилла „а” и объем клеток водорослей. Увеличение биомассы водорослей некоторые исследователи [11, 14] склонны рассценивать отчасти как результат уменьшения их выедания, поскольку количество беспозвоночных при закислении снижалось [9]. В кислых озерах Швеции и Канады с pH 4.67–5.7 на специфическом биотопе — донных бактериальных матах из синезеленых водорослей — доминировали нематоды, из которых *Ironus intermedius* оказался наиболее ацидофильным видом [12].

В обзоре литературы, посвященном проблеме закисления водоемов [10], упоминалось об исчезновении зарослей макрофитов в кислых озерах. Следовательно, в таких водоемах потенциальные возможности для развития перифитона снижались вследствие угнетения водных растений, служащих естественным субстратом для обрастателей.

В задачу наших исследований входило изучение видового состава и динамики зооперифитона на искусственных субстратах (древесина) и выявление основных тенденций в трансформации структуры под влиянием закисления. Подробное изложение методических приемов сбора и обработки материалов было опубликовано [2].

Работы велись в 1989–1990 гг. на 7 озерах, расположенных на заболоченной территории заповедника, но довольно сильно отличающихся по морфометрии, гидрохимическим и гидробиологическим характеристикам. Всего было обнаружено 50 видов и групп беспозвоночных (табл. 1).

Таблица 1
Видовой состав и динамика зооперифитона

Вид	Озеро						
	Хота- вец	Моты- кино	Дубров- ское	Доро- жив	Змеи- ное	Кри- вое	Остров- ское
<i>Hydra</i> sp.	+	-	-	-	-	-	+
<i>Nematoda</i> (gen. sp.)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paractinolaimus mac-</i> <i>rolaimus</i> (De Man)	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dwad.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ironus ignavus</i> Bastian	-	-	+	-	-	-	-
<i>Aphanolaimus viviparus</i> Plotn.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruith.)	+	+	+	-	-	-	+
<i>C. diastrophus</i> (Gruith.)	+	-	-	+	+	+	+
<i>C. crystallinus</i> Veyd.	+	+	+	-	+	-	+
<i>Nais variabilis</i> Piguot	+	+	+	-	-	+	+
<i>N. pseudobutusa</i> Piguot	+	-	-	-	-	+	-
<i>N. barbata</i> Müll.	+	-	-	-	-	-	-
<i>N. pardalis</i> Piguot	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ripistes parastita</i> (Schmidt)	+	-	-	-	-	+	+
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	+	-	-	-	-	-	+
<i>Pristina breviseta</i> Bourne	-	-	-	-	-	-	+
<i>Dero digitata</i> (Müll.)	-	+	+	+	-	-	-
<i>D. obtusa</i> Udek.	+	-	-	-	-	+	-
<i>Veydovskiiella comata</i> (Veyd.)	+	+	+	-	+	-	+
<i>Acelosoma niveum</i> Leyd.	-	+	+	-	-	-	+
<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müll.)	+	-	-	-	-	-	+
<i>Odonata</i> (juv)	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ephemeroptera</i> (juv)	+	-	+	-	-	+	+
<i>Caenis</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Paraleptophlebia sub-</i> <i>marginata</i> (Stephens)	-	+	+	-	+	-	-
<i>Cloen simile</i> (Eaton)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Baetidae</i> (gen sp.)	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trichoptera</i> (juv.)	+	-	+	-	-	+	-
<i>Mystacides longicornis</i> L.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cyrtus insolutus</i> McLach	-	+	+	-	+	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Озеро						
	Хота- вец	Моты- кино	Дубров- ское	Доро- жив	Змеи- ное	Кри- вое	Остров- ское
<i>Triaenodes bicolor</i> Curt.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	+	-	-	-	-	+	+
<i>Oxyethira costalis</i> Curt.	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ecnomus tenellus</i> Ramb.	-	-	-	-	-	-	+
<i>Bezzia bicolor</i> (Meig.)	-	+	+	-	+	+	+
<i>Polypedilum convictum</i> Walk	-	+	+	-	-	-	-
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>lestagei</i> G.	-	+	+	+	+	-	-
<i>Parachironomus ar- cuatus</i> Goet.	+	-	-	-	-	+	-
<i>Endochironomus albi- pennis</i> Mg.	+	-	-	-	+	+	+
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	+	+	+	-	-	+	+
<i>Limnochironomus ner- vosus</i> Staeg.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cricotopus intersectus</i> (Staeg.)	+	-	-	-	-	+	-
<i>C.</i> gr. <i>silvestris</i> F.	+	-	-	-	+	+	-
<i>Psectrocladius simulans</i> Joh.	-	+	+	-	+	-	+
<i>P. bisetus</i> Goetgh.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Psectrocladius</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Tendipedini</i> gen. min. <i>macrophthalma</i> Tschern.	+	-	-	-	-	+	-
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	+	-	-	-	-	-	+
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	+	+	+	-	-	+	+
<i>Parakiefferiella bathop- hila</i> (Kieff)	-	+	+	-	-	-	+
<i>Orthocladiinae</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Plumatella</i> sp. (<i>fruti- cosa</i>)	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. repens</i> L.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tardigrada</i> (gen sp.)	-	-	+	-	+	-	-

Наибольшим богатством видов отличаются 2 семейства — хирономиды (16 видов) и наидиды (13 видов). Личинки ручейников представлены 6 таксонами, а остальные группы — гидры, нематоды, аэлосоматиды, мокрецы, мшанки и ракообразные включали по 1–5 видов. На формирование фауны озер большое влияние оказало Рыбинское водохранилище, созданное 50 лет назад. Немалое число видов беспозвоночных были общими для водохранилища и озер. Отличия сводились к отсутствию во всех озерах моллюсков, в том числе *Dreissena polymorpha*. Кроме того, в озерах найдены личинки мокрецов *Bezzia bicolor*, личинки хирономид *Tanytarsus* gr. *lestagei* и *Psectrocladius bisetus*, личинки ручейников *Cyprinus insolutus*, нематоды *Ironus ignavus* и *Paractinolaimus macrolaimus*, которые отсутствовали в водохранилище. Некоторые из них — типичные обитатели заболоченных, кислых водоемов.

Наиболее разнообразен видовой состав зооперифитона озер Хотавец, Дубровского, Островского и Кривого, где найдены 21–26 видов, и почти вдвое беднее обрастания озер Змеиног и Мотыкино, в которых обнаружено соответственно 13 и 17 видов беспозвоночных.

Среди хирономид общими для большинства озер (кроме озер Дорожив и Змеиног) оказались личинки *Corynoneura scutellata* и *Glyptotendipes glaucus*, но первый из них малочислен, а второй преобладал только в озерах Хотавец и Кривом. В последних 2 озерах обнаружен довольно сходный состав личинок хирономид. Массовые в этих водоемах личинки хирономид *Cricotopus intersectus* во всех остальных озерах отсутствовали. Этот вид в числе доминирующих отмечен нами в перифитоне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища [4], а в последние годы он стал одним из доминантов перифитона Горьковского водохранилища разных температурных зон у Костромской ГРЭС [3], что позволило отнести его к эврибионтам. Однако личинки, по-видимому, не переносят значений pH менее 5. И наоборот, преобладающие в кислых озерах личинки хирономид *Psectrocladius simulans* и *P. bisetus* отсутствовали в наименее кислых озерах Хотавец и Кривом.

Из 13 видов наидид, найденных в перифитоне озер, наиболее распространенными оказались *Nais variabilis*, *Chaetogaster diastrophus* и *Vejdovskiella comata*. Встречен также единственный представитель семейства аэлосоматид — *Аeolosoma niveum*. Этот вид обитает преимущественно в стоячих водоемах, зарегистрирован в Рыбинском водохранилище, но в перифитоне отсутствовал.

Несмотря на богатый состав наидид, они малочисленны и по биомассе часто уступали другим более крупным беспозвоночным. Лишь в оз. Хотавец в значительном количестве присутствовал *Ripistes parasilis* — вид, который характерен для зооперифитона Шекснинского и Волжского плесов Рыбинского водохранилища. Он найден также в озерах Кривом и Островском, но в незначительном количестве. Как правило, наидиды в массе развивались в перифитоне водохранилищ на участках с повышенным содержанием органических веществ

в толще воды и на субстратах [4]. При избытке взвесей обильны наидиды по способу питания — „собиратели”, потреблявшие в пищу на-капливавшийся на субстратах детрит, водоросли. Роль хищников незначительна. Способ питания олигохеты *K. parasita* считается фильтрационным. Осуществляется он путем синхронного взмахивания трех пар гигантских щетинок, симметрично расположенных на первых постларвальных сегментах, и последующей периодической их очисткой от налипших пищевых частиц. Вследствие этого массовое развитие данной олигохеты возможно лишь при оптимальном содержании пищевых взвесей в толще воды, а их избыток, равно как и недостаток, неблагоприятен для червей.

Обнаружено 6 видов личинок ручейников, из них *Triaenodes bicolor* и *Mystacides longicornis* многочисленны в водохранилище, личинки *Cyrtus insolutus* найдены в озерах Дубровском, Мотыкино и Змеином, вообще же в водоемах они редки, но в озерах иногда были в числе доминантов.

Характерным компонентом зооперифитона большинства озер оказались личинки мокрецов — *Bezzia bicolor*. В некоторых водоемах (озера Дубровское и Островское) они входили в число доминантов, но в оз. Хотавец отсутствовали. Личинки мокрецов широко распространены в водоемах разного типа, в том числе и болотах. Большинство из них приурочено к мелководной зоне, но есть и профундальные виды [1]. В перифитоне Рыбинского и Горьковского водохранилищ практически не встречались. Личинки мокрецов имеют прозрачную кутикулу, закрытую трахейную систему, личинную дыхалец; способны переносить суровые условия среды, даже длительное отсутствие пищи. Так, например, у личинки *B. bicolor* продолжительность голодания может составить 22 сут, у других видов — до 30 сут и более. Эти биологические особенности мокрецов способствовали выживанию личинок в условиях закисления водоемов.

Личинки поденок представлены всего 3 видами, из них *Paraleptophlebia submarginata* встречена в озерах Мотыкино, Дубровском и Змеином, личинки *Cloen simile* и *Caenis* sp. — в оз. Кривом. В перифитоне озер они не имели существенного значения и чаще всего обнаруживались единично. В бентосе рек поденки оказывались наиболее чувствительными к закислению и исчезали при pH меньше 5.9 [6].

Нематоды были встречены во всех озерах, но заметную роль играли *Ironus ignavus* и *Paractinolaimus macrolaimus*, иногда они выступали в качестве доминантов. Преобладание видов нематод, характерных для заболоченных водоемов, может служить показателем закисления.

Наблюдения за динамикой зооперифитона проводились в течение 2 лет, которые сильно отличались по метеоусловиям. 1989 г. характеризовался теплой, сухой погодой в течение всего лета. В июле температура воды составляла 22–24.5°C. Лето 1990 г. было очень холодным и дождливым.

Озеро Хотавец имеет периодическую связь с Рыбинским водохра-

Таблица 2
Индекс видового разнообразия Кабэ зооперифитона

Озеро	1989 г.				1990 г.		
	VII	VIII	IX	X	VI	VII	IX
Хотавец	10.2	13.3	13.4	—	12.2	14.3	10.4
Кривое	—	13.3	—	12.4	8.5	7.4	—
Дубровское	9.5	10.3	7.4	—	6.4	10.3	9.3
Мотыкино	9.3	—	—	7.6	3.7	9.5	9.6
Змеиное	—	7.2	5.6	—	1.5	5.8	10.5
Дорожн	5.1	—	—	—	—	—	—
Островское	—	20.4	—	—	12.2	11.4	—

нилищем и осуществляется она, как правило, весной во время паводка. Озеро имеет глубину около 3 м, площадь составляет 1.6 км². За последние 7 лет размах колебаний pH составил здесь 5.5–10.0, в 1989 г. значение этого показателя находилось в пределах 6.2–8.5. В озере практически круглый год доминировали синезеленые водоросли, но в марте в обилии отмечались жгутиковые. В мае основную биомассу водорослей создавали диатомовые, которые на протяжении лета сопутствовали синезеленым. Следовательно, здесь складывались относительно благоприятные условия для развития зооперифитона. Индекс видового разнообразия Кабэ [5] изменялся от 10.2 до 13.4 (табл. 2) и был значительно ниже, чем на природных участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, с зооперифитоном которых имелось наибольшее сходство. Среди личинок хирономид доминировали *Cricotopus intersectus*. Максимальная численность личинок (19500 экз./м²) была отмечена в начале июля в период появления молоди размером 0.8–1.5 мм, доля которых в это время составляла 78.4 %. Из наидид преобладали *Ripistes parasita* и *Nais pseudobutusa*. Черви *Ripistis parasita* характерны и для зооперифитона Рыбинского водохранилища, но появлялись они в обрастаниях только в августе, избегая самых верхних горизонтов. В озере они многочисленны уже в июне и довольно обильны на всех глубинах от поверхности до дна. В августе возрастала роль личинок *Glyptotendipes glaucus*. Из других групп беспозвоночных регулярно присутствовали в небольшом количестве рачки *Sida crystallina*. Личинки поденок и нематоды встречались единично.

В 1990 г. состав доминирующих форм не изменился, но из-за слабого прогрева водоема размножение хирономид проходило не столь интенсивно, как в предыдущем году, поэтому их численность в июле была почти вдвое ниже, но биомасса всего зооперифитона за годы исследований (1989, 1990) была одного порядка (рис. 1, б).

Озеро Кривое среди других водоемов выделялось высокой цветностью. Водоем площадью 0.05 км² расположен на уровне 102 м

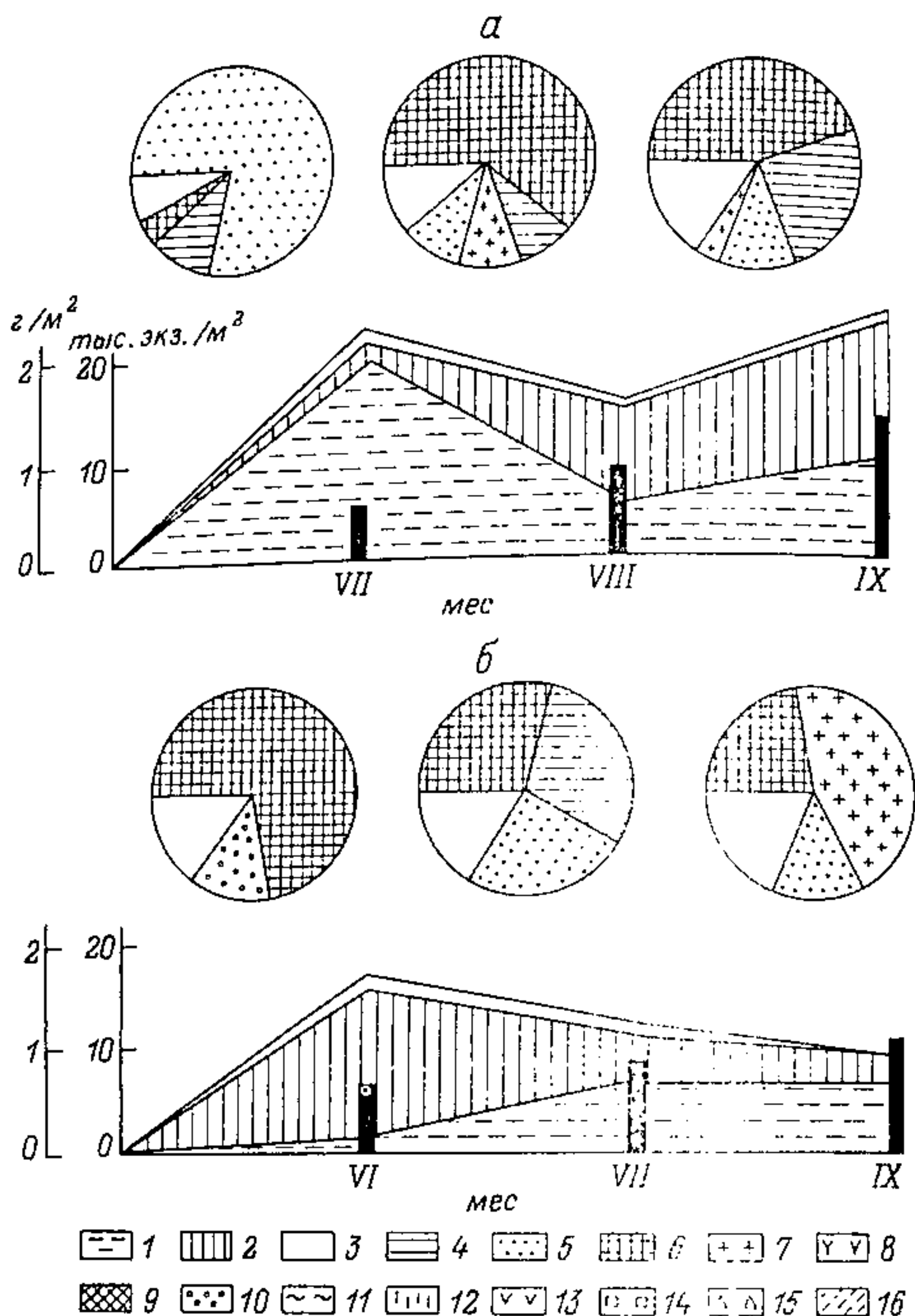


Рис. 1. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Хотавец в 1989 (а) и 1990 (б) гг.

Столбики — биомасса, циклограммы — процентное соотношение численности беспозвоночных. 1 — личинки хирономид, 2 — наидиды, 3 — прочие, 4 — *Cricotopus intersectus*, 5 — личинки хирономид 1 возраста, 6 — *Ripistes parasita*, 7 — *Glyptotendipes glaucus*, 8 — *Ecnomus tenellus*, 9 — *Psectrocladius bisetus*, 10 — *Nais variabilis*, 11 — *Bezzia bicolor*, 12 — *Nematoda*, 13 — *Tanytarsus gr. lestagei*, 14 — *Psectrocladius simulans*, 15 — *Cyrrhus insolutus*, 16 — *Acelosoma niveum*.

БС, что, вероятно, ставит его в жесткую зависимость от водосбора, обеспечивающего приток высокоцветных болотных вод. Растворенный кислород у дна отсутствовал в течение всего года. Динамика фитопланктона на протяжении года определялась рафидофитовой водорослью *Goniostomum semen* — типичным сфагнофилом, представителем гумифицированных водоемов.

Из-за высокой цветности и, следовательно, сравнительно низкой

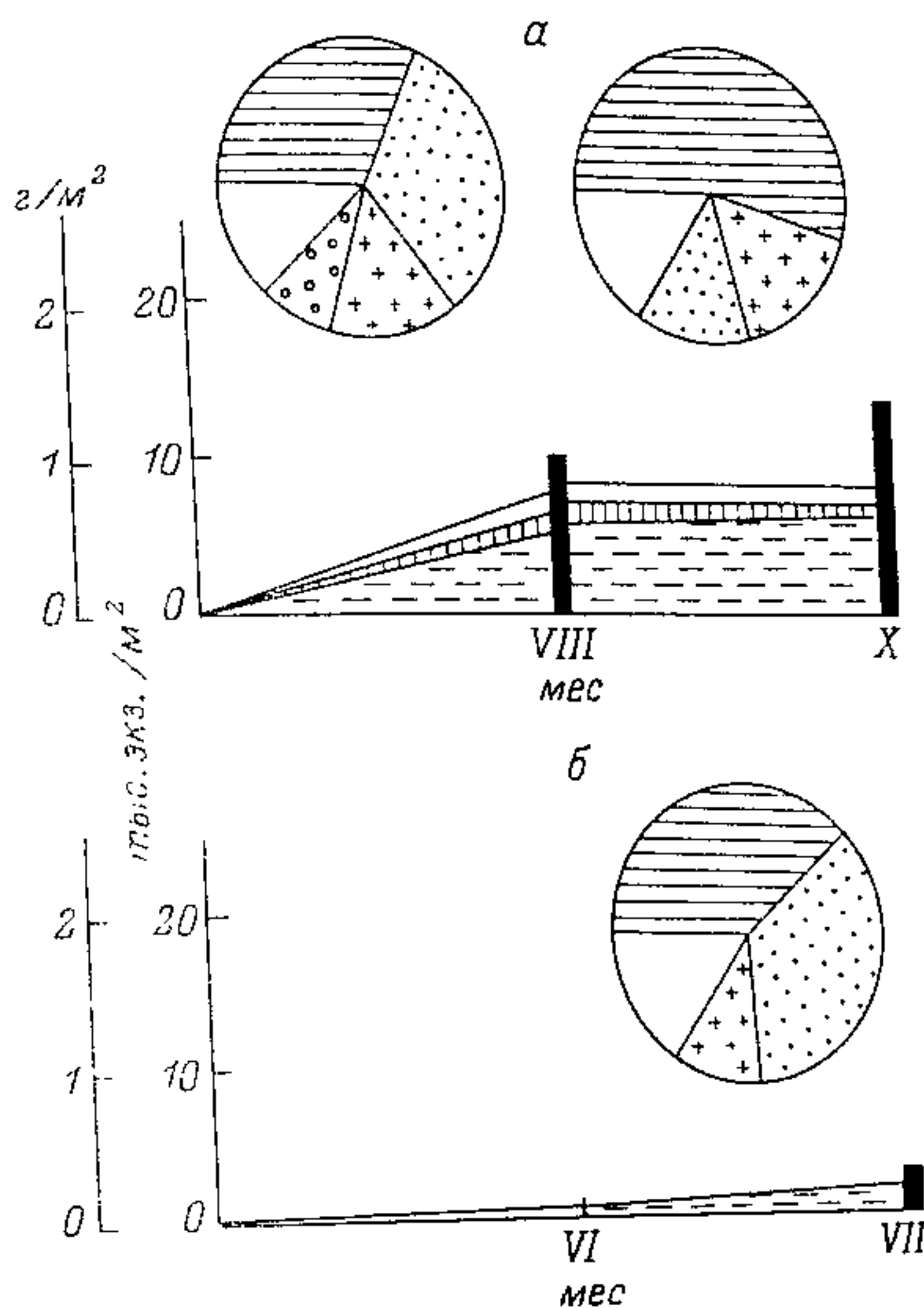


Рис. 2. Биомасса ($г/м^2$) и численность (тыс. экз./ $м^2$) зооперифитона оз. Кривого в 1989 (а) и 1990 (б) гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

прозрачности воды развитие водорослей, видимо, ограничивалось верхними слоями (глубина озера 2.5 м). В обрастаниях на искусственных субстратах водоросли, как правило, почти не развивались. Характерный для субстратов детритно-водорослевый осадок не накапливался.

В 1989 г., отличавшемся очень теплым и сухим летом, в течение сезона численность беспозвоночных не превышала 7700 экз./ $м^2$ при биомассе 1.1 $г/м^2$ и оказалась ниже, чем в оз. Хотавец (рис. 2, а). На долю личинок хирономид приходилось до 81.1 % от общей численности и до 95.2 % от биомассы. Индекс видового разнообразия был равен 12.4–13.3. Преобладали личинки хирономид *Cricotopus intersectus* и *Glyptotendipes glaucus*, т. е. те же виды, которые доминировали в перифитоне оз. Хотавец. Наидиды составляли незначительную долю перифитона, но преимущественное развитие получали виды *Nais variabilis* и *Dero obtusa*.

В конце июля 1990 г. на придонном горизонте (2 м) образовалась мертвая зона, где животные практически отсутствовали, хотя

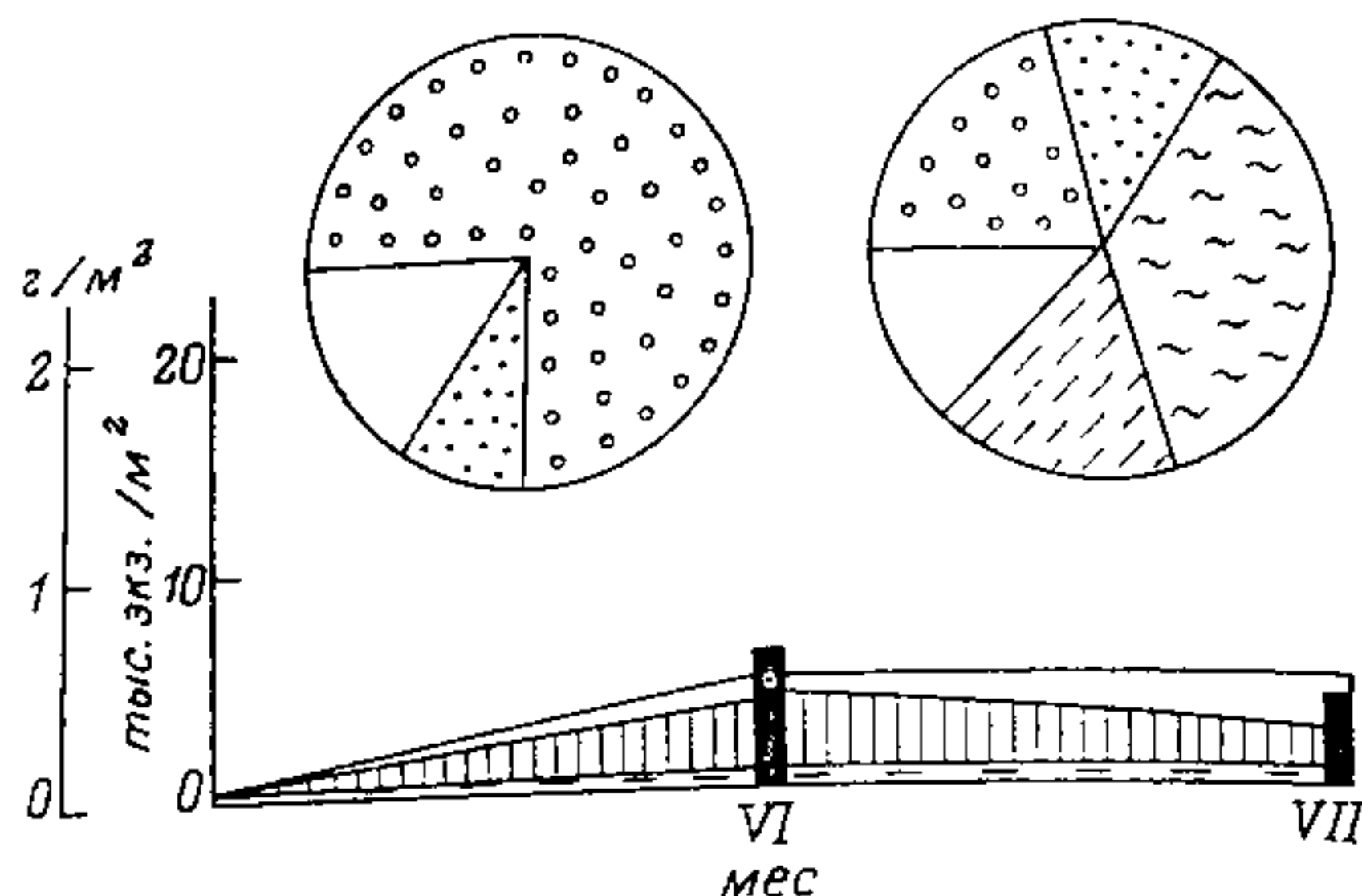


Рис. 3. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Островского в 1990 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

у поверхности их численность составляла 3200 экз./ м^2 , биомасса – 0.5 г/м^2 . В сообществе развивались личинки хирономид, главным образом *Cricotopus intersectus*. Полностью отсутствовали наидиды. Кроме того, здесь же были обнаружены мшанки *Plumatella repens* с живыми зооидами и трубками цистидов, заполненными флота-блантами.

Таким образом, зооперифитон нейтрального оз. Хотавец и олиго-ацидного оз. Кривого характеризовался сходством доминантного состава личинок хирономид. Отличия наблюдались в преобладании разных видов наидид, а также количественном превосходстве зооперифитона оз. Хотавец по отношению к оз. Кривому. Реакция фауны оз. Кривого на ухудшение климатических условий лабильнее, чем таковая оз. Хотавец. В целом зооперифитон оз. Кривого относился к хирономидному, а зооперифитон оз. Хотавец – к хирономидно-наидидному типу.

Озеро Островское. Водоем относится к категории среднецветных (150–250 град). Озеро расположено на уровне 105–106 м БС, что, видимо, ставит его в меньшую зависимость от водосбора, чем оз. Кривое. Значительный размах колебаний цветности может быть результатом разложения листового опада, так как озеро с северо-востока окружено березовым лесом.

Одноразовые сборы материала в августе 1989 г. показали, что среди исследованных озер зооперифитон в этот период был самым богатым, с индексом разнообразия 20.4, т. е. в 1.5 раза выше, чем в озерах Хотавец и Кривом, и почти в 3 раза выше, чем в самом бедном оз. Змеином (табл. 2). Однако общая численность гидробионтов была невелика – 4500 экз./ м^2 , а биомасса – 3.3 г/м^2 , при этом на долю биомассы мшанок и мокрецов приходилось соответственно 49.7 и 37.7%. Численно преобладали наидиды *Nais variabilis* и *Ripistes parasita*, мокрецы *Bezzia bicolor*, из ручейников – *Ecnomus tenellus*. Составной

частью перифитона были нематоды, в основном *Paractinolaimus macro-*
laimus – обитатель кислых болотистых водоемов. Они составляли
11.8 % от численности и 2.9 % от биомассы. Осадок, накапливавшийся
на субстратах, содержал детрит и водоросли.

В июне и июле 1990 г. зооперифитон был представлен в основном
олигохетами (*Nais variabilis* и *Aselosoma niveum*) и мокрецами (рис. 3).
Черви *A. niveum* очень мелкие, от 0.3 до 1 мм. В предыдущем году они
не были обнаружены ни в одном из озер. Виды этого рода характерны
для дистрофных озер и способны инцистироваться при пересыхании
водоемов. Не исключена вероятность появления этого вида с водо-
сбора в результате высокой водности года. В то же время олигохета
Ripistes parasita (один из доминантов прошлого года) отсутствовала,
хотя в оз. Хотавец ее численность колебалась от 3 до 12 тыс. экз./м².
Численность и биомасса перифитона не превышали 4400–4600 экз./м²
и 0.6–0.4 г/м² соответственно. Сравнительно высокое положение
озера относительно БС, по-видимому, ставит его в меньшую зависи-
мость от водосбора в засушливый год, что ведет к формированию
богатой смешанной фауны, включавшей в себя как виды, свойствен-
ные нейтральным водоемам, так и виды болотного комплекса. При
усилении влияния болотных вод происходила перестройка структу-
ры обрастателей в сторону обеднения за счет выпадения видов, избе-
гавших заболачивания.

В оз. Дубровском наличие летнего пика численности зеленых во-
дорослей давало основание полагать, что беспозвоночные – фильтра-
торы перифитона обеспечены в летнее время вполне удовлетвори-
тельной пищей. Озеро мелководное, поэтому во время сильных вет-
ров, вероятно, размучивались донные отложения. В результате этого
на субстратах накапливался большой осадок, включавший мине-
ральные частицы, детрит и водоросли *Frustulia rhomboides* (Ehr.).

Подавляющее число видов доминирующего комплекса – болот-
ные формы, которые практически отсутствовали в нейтральном оз.
Хотавец. В сезонном аспекте в первый год зооперифитон претерпевал
существенные изменения – в июле по численности доминировали
наидиды *Nais variabilis*, которые составляли 46.6 % от численности
и 1.9 % от биомассы (рис. 4, а). Основную же часть биомассы создавали
немногочисленные, но крупные личинки ручейников *Cyrtus insolu-*
tus. Кроме того, заметную роль играли личинки хирономид (*Tanytar-*
sus gr. *lestagei* и *Psectrocladius simulans*) и личинки мокрецов *Bezzia*
bicolor. Общая численность и биомасса были невысокими –
3300 экз./м² и 0.5 г/м² соответственно.

В августе стали преобладать личинки хирономид, которые соста-
вили 86.3 % от численности и 90.2 % от биомассы при доминировании
личинок *Psectrocladius simulans*. Усилилась роль нематод *Ironus ignavus*
и *Plectus cirratus*, общие величины численности и биомассы возросли
до 6800 экз./м² и 1.3 г/м² соответственно. В этот период индекс видо-
вого разнообразия был равен 9.5–10.3. В сентябре происходило
обеднение видового состава и снижение количественных

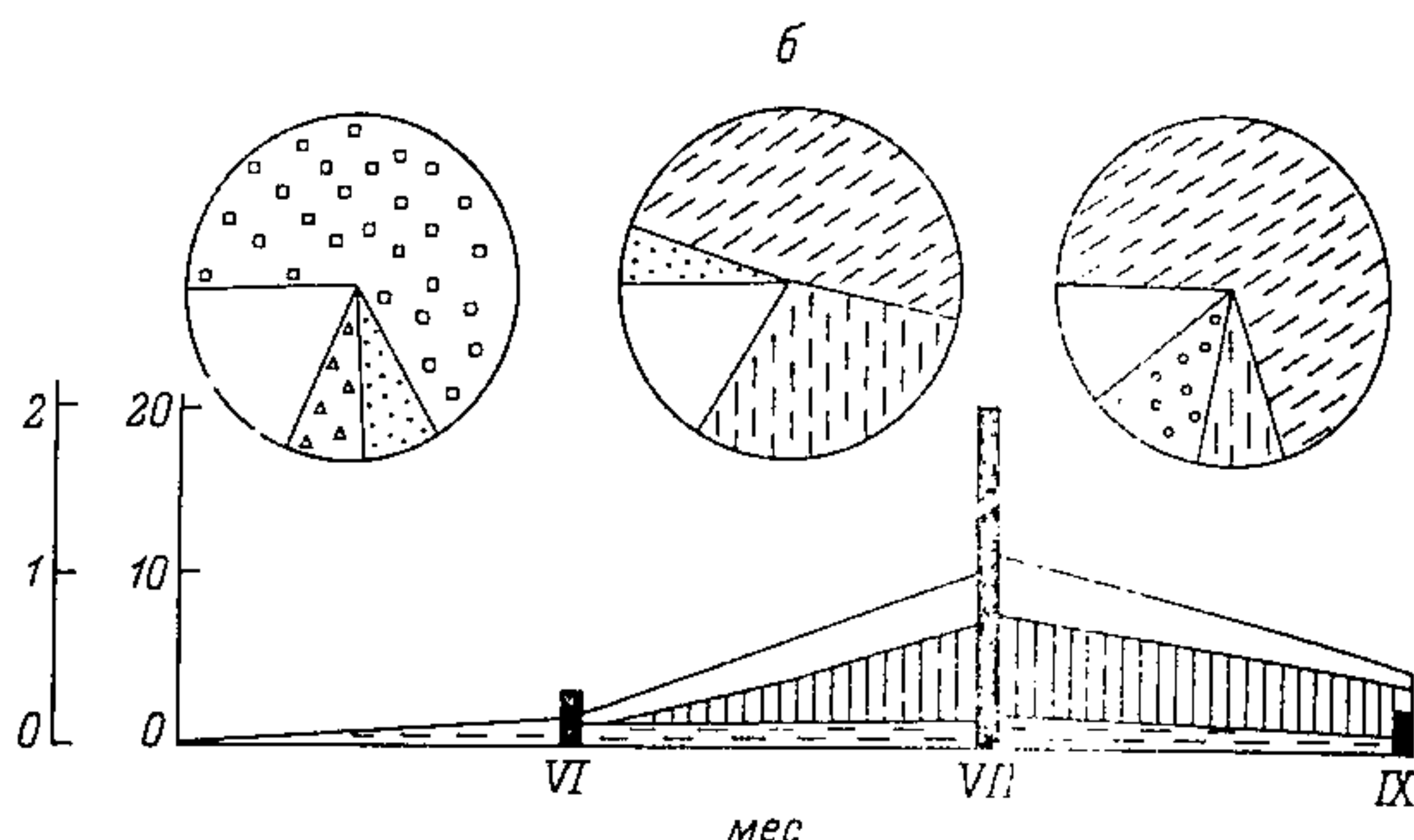
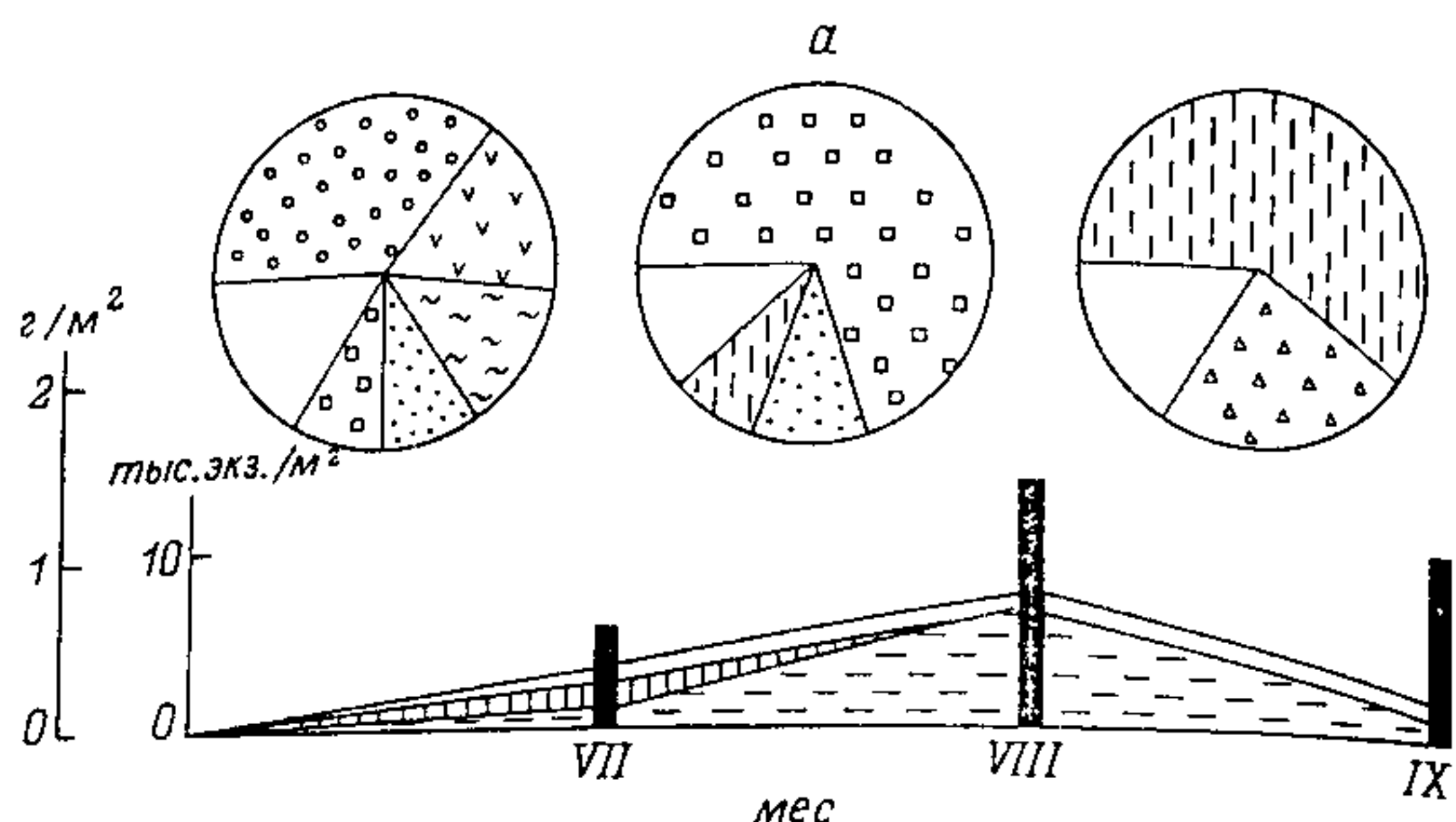


Рис. 4. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Дубровского в 1989 (а) и 1990 (б) гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

характеристик. Сообщество состояло в основном из нематод и личинок ручейников.

В 1990 г. зооперифитон испытывал значительную перестройку доминирующего комплекса беспозвоночных. Уменьшилась роль личинок хирономид, одновременно появились и стали доминантами аэлосоматиды, отсутствовавшие в предыдущем году. В июле и сентябре численно преобладали мелкие черви *Acelosoma niveum* и хищные, довольно крупные нематоды *Ironus ignavus*, очевидно связанные отношениями хищник–жертва (рис. 4, б). Преобладание в кислых озерах нематод – нередкая и, вероятно, специфическая черта фауны этих водоемов. Так, в водоемах Швеции и Канады с pH 4.7–5.7 в донных бактериальных матах (в основном из синезеленых) и бентосе нематоды составляли до 80–90 % от общей численности беспозвоночных [12].

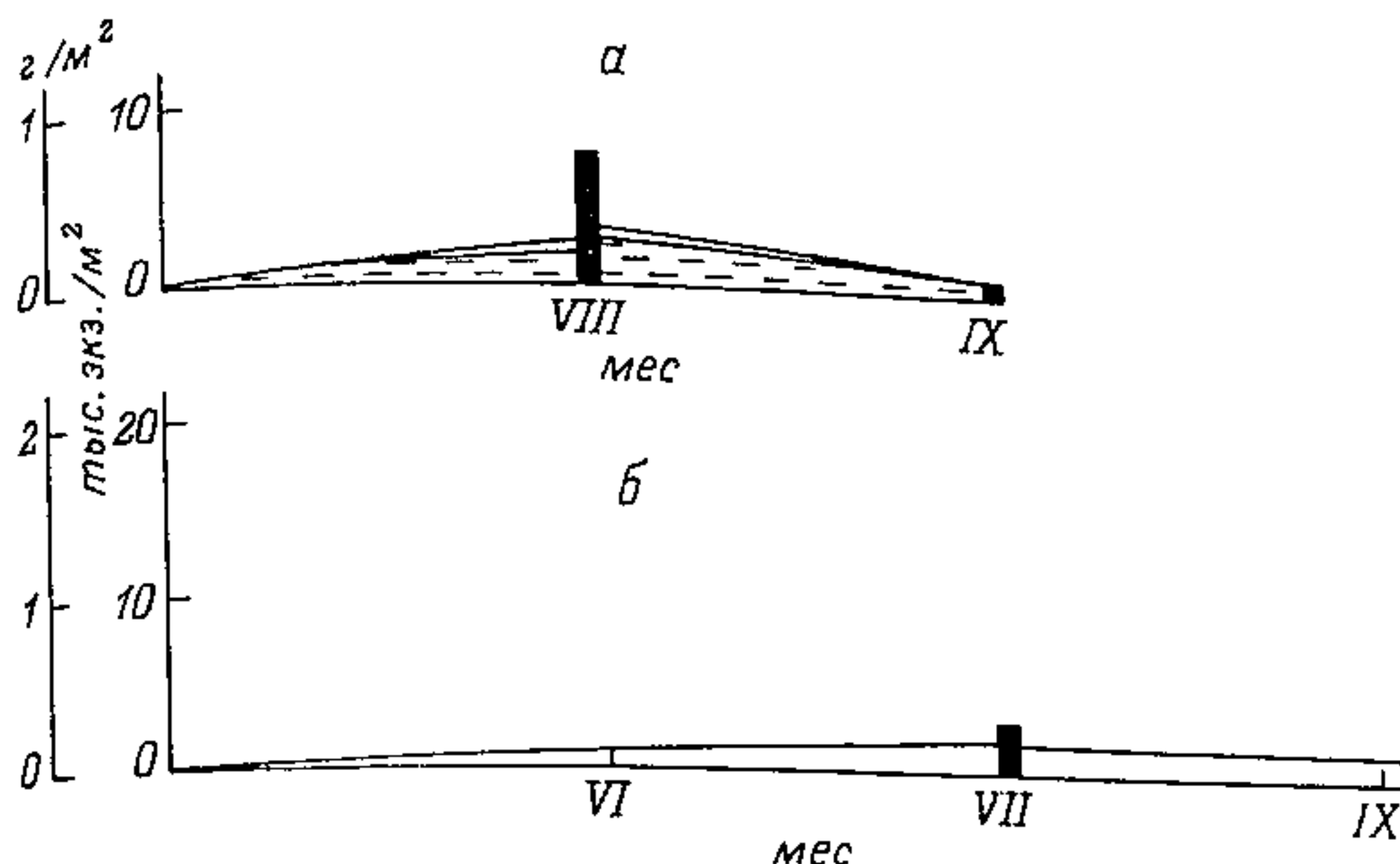


Рис. 5. Биомасса ($\text{г}/\text{м}^2$) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Змеиногo в 1989 (а) и 1990 (б) гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

В оз. Дубровском в июле отмечена довольно высокая биомасса — $5.9 \text{ г}/\text{м}^2$, но 98 % приходилось не на численно преобладавший комплекс, а на сравнительно немногочисленных, но крупных личинок ручейников *Mystacides longicornis* и *Cyrnus insolutus*; первый из них альгофаг, второй — хищник. Образование довольно большого осадка на субстратах, по-видимому, создавало специфические микроусловия для развития на них сравнительно богатой фауны.

Озеро Зmeinное по многим параметрам сходно с оз. Дубровским, но по площади в 40 раз меньше и в 2 раза глубже. Вероятность ветрового перемешивания воды ниже, чем в оз. Дубровском, поэтому на субстратах меньше накапливалось осадка, который состоял в основном из нитчаток. В отличие от оз. Дубровского летний максимум зеленых здесь не наблюдался, хотя они доминировали в планктоне.

Деградация фауны оз. Зmeinного шла по пути сокращения видового разнообразия и количественного обилия обрастателей. В августе формировалось довольно бедное сообщество численностью 2100 экз./ м^2 и биомассой $0.7 \text{ г}/\text{м}^2$ при доминировании личинок хирономид *Psectrocladius simulans*, на долю которых приходилось 81.6 % от численности и 81.1 % от биомассы (рис. 5, а); личинки мокрецов составляли лишь 5.8 и 5.0 % соответственно. В целом зооперифитон был представлен гетеротопами — представителями болотной фауны. Остальные беспозвоночные встречались в единичных экземплярах. В сентябре зооперифитон становился еще беднее и хотя обнаруживались все группы беспозвоночных, свойственные этому озеру, общая численность и биомасса оказались ничтожными — 200 экз./ м^2 и $0.05 \text{ г}/\text{м}^2$. Индекс видового разнообразия был равен 5.6–7.2. В 1990 г. наблюдалось снижение роли личинок хирономид в зооперифитоне.

С июня по сентябрь его численность слабо возрастала с 140 до 1000 экз./м² при ничтожной биомассе — 0.03 г/м² (рис. 5, б). Осенью в слабо развитом сообществе около 30 % от численности составляли тардиграды, отсутствовавшие в прошлом году, еще 30 % приходилось на долю нематод и 12 % — на долю мокрецов. Эти данные свидетельствовали о крайней деградации фауны, и жизнь в озере сохранялась за счет болотных форм.

Аналогичные данные получены и для бентоса кислых озер и рек Северной Америки и Европы. В них отмечалось снижение видового разнообразия (в 3 раза), причем уменьшалось число видов амфипод, моллюсков, поденок и ручейников при одновременном увеличении численности хищных личинок стрекоз и вислкрылок [6, 10].

Озеро Мотыкино отличалось высокой прозрачностью и низкой цветностью воды (20 град), чему, возможно, способствовали 2 фактора: высокое положение относительно БС, ограничивающее влияние водосбора, и отсутствие дополнительной органики в озере в виде листового опада, так как водоем окружен низкорослыми соснами. По-видимому, из-за высокой прозрачности на субстратах развивались нитчатки и зеленые водоросли — *Xanthidium armatum* (Breb.) Rabenh. Несмотря на высокое содержание биогенов, степень развития фитопланктона оказалась очень низкой, летний максимум формировался за счет зеленых водорослей. Таким образом, для беспозвоночных перифитона складывались крайне неблагоприятные условия, сочетавшие как прямое отрицательное влияние закисчения, так и косвенное — через недостаточную обеспеченность пищей.

В июле 1989 г. численность и биомасса зооперифитона были соответственно равны 1100 экз./м² и 0.2 г/м² при доминировании *Nais variabilis* (рис. 6, а). Крайняя бедность фауны приводит к тому, что основной вклад в биомассу вносили единичные, но крупные личинки ручейников *Cyrtus insolutus*, на долю которых приходилось 71.3 %. К концу октября численность еще больше понизилась (до 300 экз./м²), биомасса оказалась ничтожной — 0.06 г/м². Встречались практически единичные экземпляры беспозвоночных.

В 1990 г. основные тенденции в развитии зооперифитона сохранялись. Заметно возросла доля личинок ручейников *C. insolutus* и мокрецов, соответственно увеличилась биомасса, численность оставалась крайне низкой (рис. 6, б). По-прежнему было характерно большое количество водорослей *Xanthidium armatum* и нитчаток.

Озеро Дорожнев — самое крупное из исследованных водоемов, относящееся к светловодным, с ярко выраженной олиготрофностью и высокой стабильностью pH. К сожалению, сборы материала ограничены июльской съемкой 1989 г. Индекс видового разнообразия был равен 5.1, что указывает на бедность и высокую степень монодоминантности сообщества. Значение индекса оказалось меньшим, чем в других озерах к данному периоду времени. Численность и биомасса фауны составили 3400 экз./м² и 1.0 г/м². Преобладали личинки хирономид *Psectrocladius bisetus* (77.7 и 90 % от численности и биомассы).

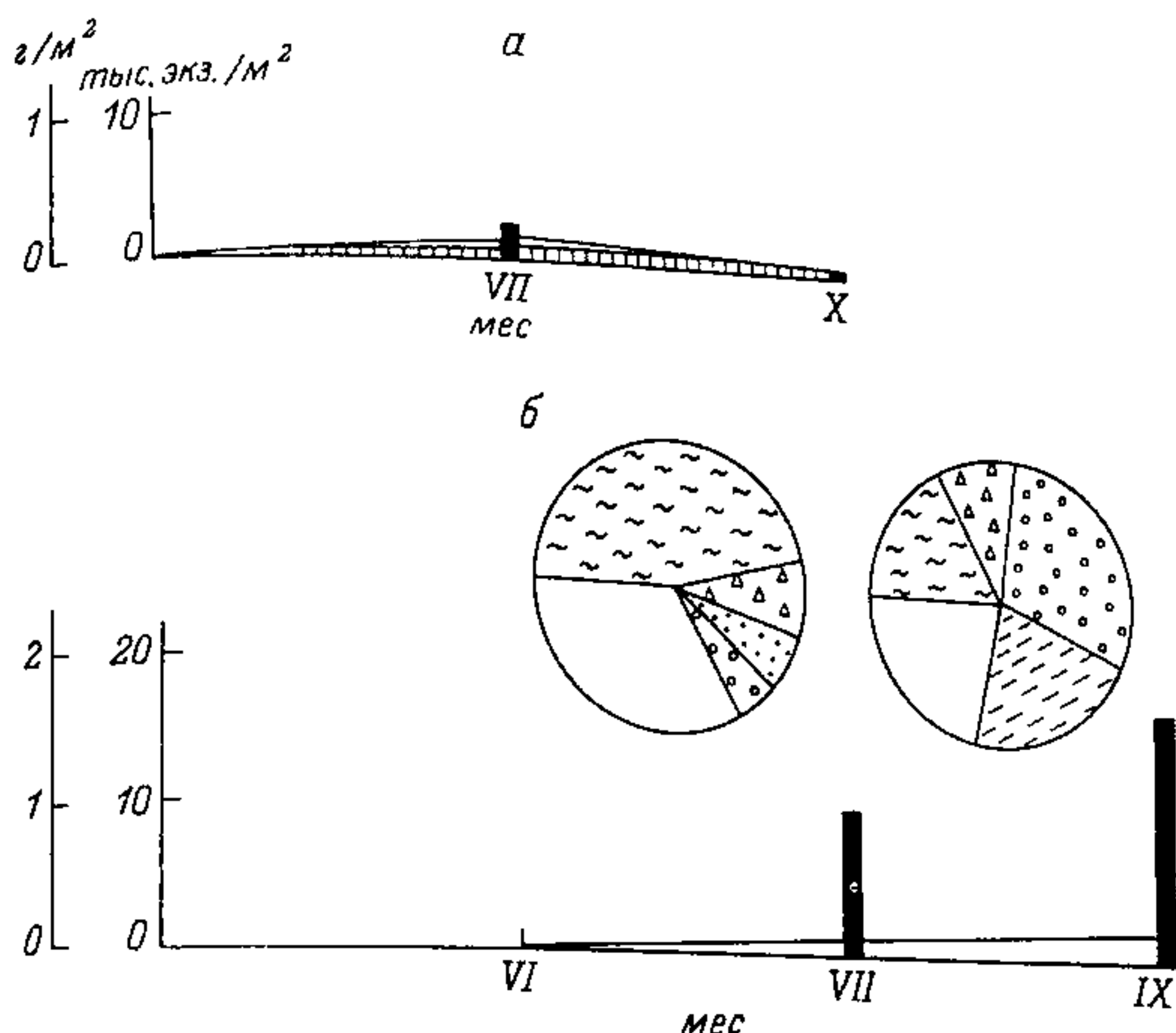


Рис. 6. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Мотыкино в 1989 (а) и 1990 (б) гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

соответственно) (рис. 7). Во всех других озерах они отсутствовали. У личинок отмечены aberrации в строении зубцов ментума. Анальные папиллы были в 2 раза длиннее, чем у личинок этого вида из водоемов Лапландии и Лунца, описанных Вюлькером [15]. Вероятно, гипертрофия папилл связана с повышенной функциональной нагрузкой по осморегуляции.

Таким образом, влияние закисления на биоту водоемов следует рассматривать в единстве с факторами, определявшими в целом ее структурно-функциональные особенности, поскольку закисление – один из факторов, который воздействовал на гидробионтов как прямым путем через физиологические процессы, так и косвенным – через изменение связанных с ним гидрохимических параметров. Оно может перекрываться еще более сильным влиянием других не менее значимых факторов.

Каждое озеро уникально, характеризовалось своеобразными морфометрическими и гидрохимическими характеристиками (площадь водоема, глубина, характер водосбора, положение относительно БС, рН, трофность и т. д.). Частные характеристики озер находили отражение в сложной системе регулирования внутриводоемных процессов.

Не менее значимый фактор для беспозвоночных – трофность

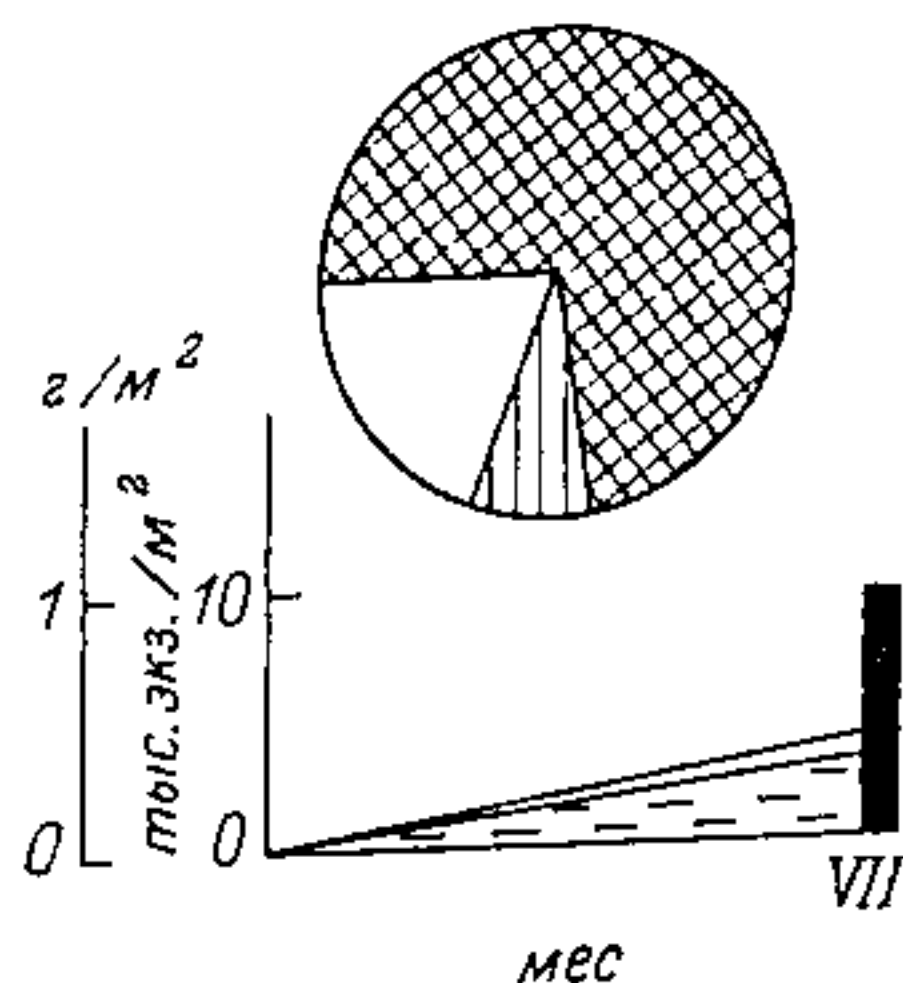


Рис. 7. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона оз. Дорожив в июле 1989 г.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

озер. Через количество и качество произведенной первичной продукции обеспечивался определенный уровень количественного развития беспозвоночных — фильтраторов и собирателей. И наконец, еще один фактор — температура, с которой связана ско-

рость протекания абиотических и биотических процессов. В итоге в каждом озере эффект закисления проявлялся не всегда четко.

Так, для озер Хотавец и Кривого, у которых обнаружено наибольшее сходство структуры зооперифитона с таковой Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, отрицательное влияние пониженных значений pH в период снеготаяния наряду с низким содержанием кальция сказывалось на отсутствии моллюсков дрейссены. В целом же невысокие по сравнению с водохранилищем показатели видового разнообразия и количественных характеристик зооперифитона оз. Хотавец могли быть связаны с доминированием в фитопланктоне синезеленых водорослей и, хотя параллельно им сопутствовали диатомовые, наибольшую кормовую ценность для беспозвоночных перифитона имели не синезеленые, а зеленые и диатомовые. Кроме того, при массовом развитии синезеленых возможно выделение токсинов, которые могли подавлять беспозвоночных.

В оз. Кривом существовали дополнительные неблагоприятные факторы для беспозвоночных перифитона: высокая цветность воды, которая с увеличением глубины через подавление процесса фотосинтеза, а также через дефицит кислорода в придонных горизонтах отрицательно сказывалась на гидробионтах. Слабое развитие олигохет на отдельных горизонтах — это результат недостатка для них пищи. В целом в составе зооперифитона этих озер отсутствовали виды, характерные для кислых водоемов.

Для оз. Островского, характеризовавшегося значительными колебаниями pH и цветности, свойственно промежуточное переходное состояние от нейтрального к кислотному типу. Особенности режима регулирования внутриводоемных процессов приводили к формированию здесь смешанной фауны (сохранению видов, свойственных нейтральным озерам), а при усилении влияния водосбора — и появлению видов болотного комплекса. В остальных озерах, темноводных и светловодных кислых, доминирующий комплекс включал лишь виды болотного комплекса или эврибионтов. Поскольку уровень развития фитопланктона невысок, появлялся сопутствующий низким значениям pH дополнительный неблагоприятный фактор для

беспозвоночных — слабая обеспеченность пищей. Роль организмов-фильтраторов снижалась, появлялись собиратели и хищники.

В целом на первых этапах закисления при значительных колебаниях pH, цветности и трофности отмечалось обогащение видового состава беспозвоночных путем сохранения видов, характерных для нейтральных водоемов, и появления видов болотного комплекса. По мере снижения pH происходило обеднение видового состава и снижение уровня количественного развития беспозвоночных, уменьшалось число гомотопных видов, из них оставались только нематоды и тар-диграды, которые практически отсутствовали в наименее кислых озерах. Среди нематод индикатором закисления может служить *Igonus ignavus* (sin. *I. intermedius*), который отмечен в числе доминантов в оз. Дубровском, а также в кислых озерах Канады и Швеции. Из гетеротопов в закисленных водоемах преобладали личинки хирономид рода *Psectrocladius*, личинки ручейников рода *Cyrtus*, а также личинки мокрецов, которые не живут в нейтральных озерах.

В водоемах с наименьшими значениями pH у беспозвоночных возможны адаптационные морфофизиологические изменения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Глухова В. М. Личинки мокрецов подсемейств *Palmomyiinae* и *Ceratopogoninae* фауны СССР. Л., 1979.
2. Скальская И. А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
3. Скальская И. А. Трансформация структуры зооперифитона Горьковского водохранилища при многолетнем воздействии подогретых вод Костромской ГРЭС // ИБВВ АН СССР. Борок, 1989. 34 с. Деп. в ВИНТИ 28.12.89, № 7745-В89.
4. Скальская И. А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
5. Cube T. R. Diversity: a two - level approach „Ecology”. 1981. Vol. 62, N 1.
6. Guerold F., Pihan J. L'acidification des torrents vosgiens. Mise en évidence: Impact sur les populations de macroinvertébrés // Rev. sci. eau. 1989. Vol. 2, N 4.
7. Keithan E., Barnese G. Effects of pH and nutrients on periphyton colonization // J. Phycol. 1989. Vol. 25, N 2.
8. Mulholland P. J., Elwood J. W., Palumbo A. V., Stevenson R. J. Effect of stream acidification on periphyton composition, chlorophyll and productivity // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, N 10.
9. Müller P. Effects of artificial acidification on the growth of periphyton // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 3.
10. Muniz I. P. Acidification — effects on aquatic organisms. „Beyond Energy Crisis: Opportunity and Challenge // 3rd Int. Conf. Energy Use Manag., Berlin (West.) oct. 26–30, 1981. Oxford; Vol. 4.
11. Planas D., Moreau G. Reaction of lotic periphyton to experimental acidification // Water, Air and Soil Pollut. 1986. Vol. 30, N 3–4.
12. Prejs K., Lazarek S. Benthic nematodes in acidified lakes: case of a neglected grazer // Hydrobiologia. 1988. Vol. 169, N 2.
13. Stokes P. M. An historical overview of studies on periphyton and acidification // J. Phycol. 1989. Vol. 25, N 2.
14. Turner M. A., Jackson M. B., Findlay D. L., Graham R. W., DeBruyn E. R., Vandermeer E. M. Early responses of periphyton to experimental lake acidification // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, N 1.
15. Wülker W. Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff (Dipt., Chironomidae) // Arch. Hydrobiol. 1956. Bd 24, H. 3.

А. Е. Жохов, А. В. Тютин

ПАРАЗИТОФАУНА РЫБ В УСЛОВИЯХ АЦИДИФИКАЦИИ ОЗЕР

Обсуждаются особенности паразитофауны рыб в кислотных озерах с позиций концепции лимитирующих факторов. Установлено, что основное ограничивающее влияние на видовое разнообразие паразитов имеет рН: при рН воды ниже 5 резко снижается число видов паразитов.

При изучении зависимости паразитофауны рыб от типа озера паразитологи обращали внимание прежде всего на уровень трофности водоема. Подобные исследования проводились на многих озерах. Некоторые авторы пришли к заключению, что эвтрофные и олиготрофные озера обладают определенной, характерной для них паразитофауной [4, 19, 20, 21, 29]. Результаты других исследований [26, 27] свидетельствуют об отсутствии четкой корреляции между видовым составом паразитов и уровнем трофности водоема. Зависимость паразитофауны рыб от стадии сукцессии озер с применением метода фаунистических комплексов была подробно изучена на озерах Карело-Кольской лимнологической области [15]. Показано, что сукцессия озер сопровождается сменой фаунистических комплексов паразитов, но связь эта очень сложна и разнонаправленна [15]. Несмотря на имеющуюся в ряде случаев связь между уровнем трофности и типом паразитофауны, ряд авторов считает [14, 25, 28], что решающее влияние на состав паразитов в некоторых озерах могут оказывать физико-химические и биологические факторы.

В данной работе обсуждаются особенности паразитофауны рыб в озерах разной трофности и уровня рН с позиций концепции лимитирующих факторов. Для исследования выбрана группа озер со среднегодовым уровнем рН от 7 и ниже. Основное воздействие на биоту в таких озерах оказывает низкая концентрация водородных ионов и другие, сопутствующие ей факторы.

Рассматривая процессы сукцессии озер, Румянцев [15] приходит к выводу, что кислототрофные озера практически не развиваются в том или ином направлении, а их низкотрофность является результатом исходного состояния. Однако кислототрофное состояние далеко не для всех озер является следствием естественных процессов. В последние десятилетия резко усилилось антропогенное закисление водоемов, вызванное атмосферными осадками, содержащими соединения серы и азота и имеющими низкие значения рН. Закислению чаще подвержены небольшие озера, подстилаемые кристаллическими слабоветриваемыми породами. При сохранении имеющихся темпов эмиссии

в атмосферу окислов серы и азота все большее число малых и средних озер будет переходить в категорию кислотных и терять свое рыбопродуктивное значение. Различный уровень pH в исследованных озерах, неодинаковый химический состав воды и видовое разнообразие животных-хозяев позволяют выделить лимитирующие факторы, ограничивающие распространение паразитов, и проследить динамику изменения их сообщества в процессе закисления озер. Подробная характеристика озер заповедника приводится в статье настоящего сборника (см. с. 3).

Нами изучалась паразитофауна рыб 11 озер. Рыб подвергали полному паразитологическому или гельминтологическому вскрытию. За период с 1990 по 1991 г. было исследовано 622 экз. рыб 5 видов. Основной материал был собран в феврале-марте. Вскрытие рыб производили также в июне, июле, сентябре и октябре. Исследовали рыб разного пола и возраста, от годовиков до восьмилеток. Паразитофауна щуки в статье не рассматривается, так как материал собран только от 3 видов рыб. В слабокислых озерах изучали лишь гельминтов, простейших не учитывали.

По уровню pH озера были разделены на 3 группы: нейтральные с pH 6.0–8.0 (Хотавец, Мороцкое), слабокислые с pH 5.0–6.0 (Святое, Долгое, Островское) и кислые с pH 4.0–5.0 (Дубровское, Мотыкино, Утешково, Дорожнев, Темное). Ихтиоценозы нейтральных озер представлены 4 видами (окунь, ерш, щука, плотва), слабокислых – 2–3 (окунь, ерш, щука; окунь, щука), кислых – 1 видом (окунь). Паразитофауна рыб в озерах разного типа приведена в табл. 1, по мере закисления она обедняется. При pH воды ниже 5 происходит резкое снижение числа видов.

Присутствие и процветание организма в конкретном местообитании определяются целым комплексом условий. В природе организмы зависят от содержания необходимых веществ и состояния критических факторов, а также от диапазона толерантности самих организмов к этим факторам. У паразитов взаимоотношения со средой очень сложны и многообразны. Это выражается в том, что на разных стадиях жизненного цикла паразита среда его обитания различна. У видов со сложным циклом и чередованием поколений средой обитания являются организм животного-хозяина и внешняя среда. Несколько иное, чем для свободноживущих форм, и более сложное содержание для таких видов имеет понятие толерантности. Очевидно, что толерантность к факторам внешней среды представляет собой единую составляющую из толерантности всех видов хозяев, участвующих в жизненном цикле паразита, и толерантности его свободноживущих стадий. Паразитические поколения характеризуются толерантностью к факторам внутренней среды хозяина, которой определяется приживаемость паразита у хозяина. Сложные циклы развития с участием многих хозяев из разных таксономических групп и разнообразные адаптации свободноживущих стадий расширяют границы толерантности паразитов и позволяют им существовать в крайне

Таблица 1
Паразиты рыб озер Дарвинского заповедника

Паразит	Тип озера		
	нейтраль- ный	слабо- кислый	кислый
Coccidiomorpha			
<i>Goussia alburni</i> Stankovitch, 1920	+	-	0
Microsporidia			
<i>Glugea luciopercae</i> Dogiel et Bychowsky, 1939	+	-	+
<i>Pleistophora elegans</i> Auerbach, 1910	+	-	0
Myxosporidia			
<i>Myxidium rhodei</i> Léger, 1905	+	-	0
<i>M. pfeifferi</i> Auerbach, 1908	+	-	0
<i>Myxobolus muelleri</i> Bütschli, 1882	+	-	0
<i>M. bramae</i> Reus, 1906	+	-	0
<i>M. exigius</i> Thélohan, 1895	+	-	0
<i>M. pseudodispar</i> Gorbunova, 1936	+	-	0
<i>M. macrocapsularis</i> Reus, 1906	+	-	0
<i>Henneguya creplini</i> Gurley, 1894	+	-	0
Pleurostomata			
<i>Hemiophrys branchiarum</i> Wenrich, 1924	+	-	0
Suctoria			
<i>Capriniana piscium</i> Bütschli, 1889	+	-	0
Peritricha			
<i>Apiosoma campanulatum</i> Timofeev, 1962	+	-	0
<i>A. minimicronucleatum</i> Banina, 1968	+	-	+
<i>Trichodina urinaria</i> Dogiel, 1940	+	-	0
<i>Trichodinella epizootica</i> Raabe, 1950	+	-	0
Monogenea			
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i> Wagener, 1857	+	+	0
<i>D. similis</i> Wagener, 1910	+	0	0
<i>D. nanus</i> Dogiel et Bychowsky, 1934	+	0	0
<i>D. crucifer</i> Wagener, 1857	+	0	0
<i>Paradiplozoon homoion</i> Bychowsky et Nagibina, 1959	+	0	0
<i>Ancyrocephalus percae</i> Ergens, 1966	+	0	0
<i>Gyrodactylus cernuae</i> Malmberg, 1957	+	0	0
Cestoda			
<i>Caryophyllaeides fennica</i> Schneider, 1902	+	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i> Pallas, 1781	+	+	0
<i>Ligula intestinalis</i> Linnaeus, 1758	+	0	0
<i>Proteocephalus percae</i> Müller, 1780	+	0	+

Таблица 1 (продолжение)

Паразит	Тип озера		
	нейтраль- ный	слабо- кислый	кислый
Trematoda			
<i>Bunodera luciopercae</i> Mueller, 1776	+	+	0
<i>Azygia lucii</i> Müller, 1776	0	+	0
<i>Diplostomum</i> sp. Nordmann, 1832	+	0	0
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i> Creplin, 1825	+	+	0
<i>I. pileatus</i> Rudolphi, 1802	+	+	0
Nematoda			
<i>Eustrongylides tubifex</i> Nitzsch, 1819	+	+	0
<i>Camallanus lacustris</i> Zoega, 1776	+	+	+
<i>Philometra ovata</i> Zeder, 1803	+	0	0
<i>Raphidascaris acus</i> Bloch, 1779	+	0	0
Acanthocephala			
<i>Acanthocephalus lucii</i> Müller, 1776	+	+	0
Crustacea			
<i>Ergasilus briani</i> Markewitsch, 1932	+	0	0
<i>Argulus foliaceus</i> Linnaeus, 1758	+	0	0

Примечание. „+“ — присутствие, 0 — отсутствие паразитов, „—“ — нет данных.

неблагоприятных условиях среды, в том числе и в кислых озерах.

Непосредственную зависимость от абиотических факторов имеют эктопаразиты — простейшие, моногенеи, рачки. Паразитические простейшие окуня в нейтральных озерах были представлены 8 видами. Из них в кислых озерах сохранились только 2 (табл. 1). У окуня и ерша среди паразитических простейших доминирующей группой являлись инфузории. Наблюдалась определенная зависимость между уровнем трофности водоема и числом встречающихся у этих рыб видов инфузорий (табл. 2). С уменьшением трофности число их видов сокращалось и снижалась зараженность.

Уменьшение трофности водоема происходит параллельно снижению значений pH. При снижении концентрации водородных ионов нарушается циркуляция биогенов. Возможно, это сдерживает развитие бактериопланктона, которым питаются многие инфузории. По данным Стрелкова [17], увеличение численности инфузорий у рыб отмечалось именно в тех участках озер, куда поступали богатые органикой стоки с животноводческих ферм и происходило локальное увеличение трофности. Некоторые виды паразитических инфузорий проявляют устойчивость к низким значениям pH. Кроме указанного

Таблица 2

Зависимость числа видов паразитических инфузорий
от трофологического статуса озер

Озеро	Трофологи- ческий индекс Маймйтса	pH	Трофологи- ческий статус озера	Число видов инфузорий	
				окунь	ерш
Мороцкое	1.7	6.5	Эвтрофное	6	4
Хотавец	1.5	7.1	То же	6	3
Искрецкое	1.01	6.0	„	5	2
Мотыкино	0.17	4.7	Олиготрофное	1	—
Дубровское	0.1	4.4	Дистрофное	0	—

нами вида, ранее в кислых озерах у окуня отмечались *Capriniana piscium* [14], *Trichodina nigra* и *Apiosoma piscicolum* [15].

Моногеней у окуня встречались только в нейтральных озерах (табл. 1, 3). Из 2 видов моногеней ерша наибольшую устойчивость проявлял *Dactylogyrus amphibothrium*. Он встречался у ерша в нейтральных и слабокислых озерах и везде имел высокую численность (табл. 3–6). Весь жизненный цикл моногеней от яйца до взрослой особи происходит в воде. Поэтому они очень чувствительны к воздействию токсических веществ. Известно, что при сильном загрязнении водоемов промышленными стоками эти гельминты полностью исчезают из паразитофауны [11, 16]. Ацидификация водосмолв сопровождается увеличением подвижности ионов цинка, меди, свинца, ртути, алюминия, которые поступают в воду с атмосферными осадками и из донных отложений. Ионы этих металлов проявляют высокую токсичность, которая, по всей видимости, является причиной, ограничивающей распространение моногеней.

Среди паразитических ракообразных представляет интерес *Ergasilus briani*, найденный у плотвы только в оз. Искрецком (табл. 5). Для близкородственного вида *E. sieboldi* к настоящему времени установлены ряд лимитирующих факторов и пределы его толерантности [17]. Возможно, развитие *E. briani* ограничивается теми же факторами. Известно, что *E. sieboldi* чувствителен к недостатку кислорода и поэтому отсутствует в заморных или периодически заморных водоемах. Заморные явления в зимний период вполне вероятны в нейтральных озерах заповедника. Особый интерес представляют данные Лазаревой (устное сообщение), которая находила *Ergasilus* sp. в планктоне всех озер. В воде кислых озер, всегда богатой кислородом, рачки встречались чаще, чем в других водоемах. Минерализация воды не является для рачков лимитирующей. По данным Стрелкова [17], *E. sieboldi* обнаруживались в озерах с минерализацией от 30 до 5000–6000 мг/л. Озера Дарвинского заповедника имеют минерализацию воды в среднем ниже 50 мг/л. Для *E. sieboldi* большое значение

Таблица 3
Зараженность рыб паразитами в озере Хотавец

Паразит	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Окунь, N = 110, n = 25			
<i>Glugea luciopercae</i>	4.0 ± 7.8	++++	—
<i>Henneguya creplini</i>	48.0 ± 20.0	+++	—
<i>Hemiophrys branchiarum</i>	24.0 ± 17.1	+	—
<i>Capriniana piscium</i>	44.0 ± 19.9	++	—
<i>Apiosoma campanulatum</i>	36.0 ± 19.2	++	—
<i>A. minimicronucleatum</i>	52.0 ± 20.0	+++	—
<i>Trichodina urinaria</i>	68.0 ± 18.7	+++	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	8.0 ± 10.9	+	—
<i>Ancyrocephalus percae</i>	8.0 ± 10.9	1	0.08
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	4.0 ± 7.8	2	0.08
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	86.4 ± 6.5	1—14	2.8
<i>Proteocephalus percae</i>	2.7 ± 3.0	1	0.03
<i>Bunodera luciopercae</i>	64.5 ± 9.1	1—68	5.9
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	11.3 ± 7.5	1—4	0.2
<i>I. pileatus</i>	32.4 ± 11.1	1—6	0.48
<i>Eustrongylides tubifex</i>	11.8 ± 6.2	1—2	0.15
<i>Camallanus lacustris</i>	64.5 ± 9.1	1—49	2.3
<i>Acanthocephalus luci</i>	23.6 ± 8.1	1—55	1.2
<i>Argulus foliaceus</i>	4.0 ± 7.8	1	0.04
Ерш, N = 177, n = 15			
<i>Henneguya creplini</i>	73.3 ± 24.0	+++	—
<i>Carpiniana piscium</i>	26.7 ± 24.0	++	—
<i>Capriniana piscium</i>	46.7 ± 27.0	++	—
<i>Apiosoma campanulatum</i>	53.3 ± 27.0	+++	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	93.3 ± 13.6	6—27	15.0
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	2.8 ± 2.6	1	0.03
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	11.3 ± 4.8	1—8	0
<i>Proteocephalus percae</i>	22.6 ± 6.4	1	0.42
<i>Bunodera luciopercae</i>	23.4 ± 12.4	1—10	0.64
<i>Ichthyocotylurus variegatus</i>	25.5 ± 12.7	1—3	0.36
<i>I. pileatus</i>	50.8 ± 7.6	1—6	0.93
<i>Eustrongylides tubifex</i>	10.2 ± 4.4	1	0.1
<i>Camallanus lacustris</i>	8.5 ± 4.2	1—5	0.15
<i>Acanthocephalus luci</i>			
Плотва, N = 16, n = 15			
<i>Goussia alburni</i>	6.7 ± 13.6	++	—
<i>Pleistophora elegans</i>	13.3 ± 18.4	++	—
<i>Myxidium rhodei</i>	100.0	+++	—
<i>M. pfeifferi</i>	6.7 ± 13.6	++	—
<i>Myxobolus muelleri</i>	26.7 ± 24.0	+++	—

Таблица 3 (продолжение)

Паразит	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>M. bramae</i>	33.3 ± 25.6	+++	—
<i>M. exigius</i>	20.0 ± 21.7	+	—
<i>M. pseudodispar</i>	13.3 ± 18.4	++	—
<i>Dactylogyrus similis</i>	13.3 ± 18.4	1	0.13
<i>D. nanus</i>	66.7 ± 25.6	3—23	6.5
<i>D. crucifer</i>	86.7 ± 18.4	2—67	18.7
<i>Paradiplozoon homoion</i>	22.6 ± 15.0	1—6	0.42
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	12.5 ± 16.5	1—2	0.19
<i>Ligula intestinalis</i>	18.8 ± 19.5	1	0.25
<i>Diplostomum</i> sp.	33.3 ± 38.5	1	0.33
<i>Philometra ovata</i>	12.5 ± 16.5	1	0.13
<i>Raphidascaris acus</i>	31.3 ± 23.2	1—7	1.25

Примечание. Здесь и в табл. 4—8 *N* — объем выборки для рыб, исследованных на зараженность гельминтами, *n* — то же — простейшими. +++ — много, ++ — мало, + — единично.

имеют соотношения ионов слабых и сильных кислот ($\text{HCO}_3\text{CO}_3/\text{SO}_4\text{Cl}$) и ионов сильных кислот (SO_4/Cl) [17]. Соотношение ионов слабых и сильных кислот, близкое к 3 и ниже, а также преобладание сульфатного иона над хлоридным угнетают раков.

Наиболее сложные жизненные циклы характерны для трематод. В жизненном цикле *Bunodera luciopercae* участвуют промежуточный (моллюски сем. *Pisidiidae*), дополнительный (*Cladocera*, реже *Copepoda*) и окончательный (окунь, ерш) хозяева. Рассматривая встречаемость этой трематоды в озерах заповедника, нетрудно заметить, что она зависит от присутствия моллюсков, так как последние являются обязательным звеном в жизненном цикле всех трематод. Существование моллюсков, в свою очередь, определяется уровнем минерализации воды, концентрацией в ней ионов кальция, идущего на построение раковин. Минимальное содержание кальция, достаточное для развития моллюсков, имеется в озерах Островском и Святом.

Возможность обитания *Bunodera luciopercae* в слабоминерализованных водах объясняется очень важным обстоятельством. В водоемах со слабо- и сильноминерализованной водой промежуточными хозяевами *B. luciopercae* являются разные представители сем. *Pisidiidae*. В слабоминерализованных озерах — это мелкие моллюски рода *Euglesa*, имеющие тонкостенную раковину максимальной длины (4—6 мм). В высокоминерализованных водоемах хозяевами служат крупные представители семейств *Pisidium amnicum* и *P. inflatum* с толстостенной раковинной длиной до 10—11 мм. Такое явление для *B. luciopercae* следует рассматривать как компенсацию фактора [27].

Таблица 4
Зараженность рыб паразитами в озере Мороцком

Паразит	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Окунь, N = 8, n = 3			
<i>Henneguya creplini</i>	2 из 3	+++	—
<i>Hemiphrys branchiarum</i>	2 из 3	+	—
<i>Capriniana piscium</i>	1 из 3	++	—
<i>Apiosoma campanulatum</i>	2 из 3	+++	—
<i>A. minimicronucleatum</i>	2 из 3	++	—
<i>Trichodina urinaria</i>	3 из 3	+++	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	2 из 3	++	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	62.5 ± 41.1	1—3	0.87
<i>Proteocephalus percae</i>	50.0 ± 41.9	3—24	7.13
<i>Ichthyocotylurus</i> spp.	25.0 ± 36.3	1—4	0.63
<i>Camallanus lacustris</i>	75.0 ± 36.3	1—24	8.6
Ерш, N = 9, n = 4			
<i>Henneguya creplini</i>	3 из 4	++	—
<i>Hemiphrys branchiarum</i>	1 из 4	+	—
<i>Capriniana piscium</i>	3 из 4	++	—
<i>Apiosoma campanulatum</i>	2 из 4	++	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	4 из 4	+++	—
<i>Dactylogyrus amphibotium</i>	1 из 4	1	0.25
<i>Gyrodactylus cernuae</i>	2 из 4	9—27	9.0
<i>Eustrongylides tubifex</i>	55.6 ± 38.3	1—3	0.78
<i>Camallanus lacustris</i>	55.6 ± 38.3	1—4	1.1
Плотва, N = 31, n = 10			
<i>Myxidium rhodei</i>	100.0	+++	—
<i>M. pfeifferi</i>	10.0 ± 21.4	+	—
<i>Myxobolus muelleri</i>	30.0 ± 32.8	++	—
<i>M. exigius</i>	10.0 ± 21.4	+	—
<i>M. macrocapsularis</i>	10.0 ± 21.4	+	—
<i>Dactylogyrus similis</i>	40.0 ± 35.0	2—9	1.6
<i>D. nanus</i>	80.0 ± 28.6	1—8	2.9
<i>D. crucifer</i>	70.0 ± 32.8	2—11	3.4
<i>Paradiplozoon homoion</i>	4.8 ± 9.8	1	0.05
<i>Caryophyllaeides fennica</i>	3.2 ± 6.4	1	0.07
<i>Ligula intestinalis</i>	6.5 ± 8.9	1	0.07
<i>Diplostomum</i> sp.	13.3 ± 18.4	1—4	0.33
<i>Raphidascaris acus</i>	9.7 ± 10.8	2—4	0.53

Таблица 5
Зараженность рыб паразитами в озере Искрецком

Паразит	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Окунь, N = 3, n = 3			
<i>Henneguya creplini</i>	3 из 3	+++	—
<i>Hemiphys branchiarum</i>	1 из 3	+	—
<i>Capriniana piscium</i>	1 из 3	+	—
<i>Apiosoma campanulatum</i>	3 из 3	++	—
<i>A. minimicronucleatum</i>	3 из 3	+++	—
<i>Trichodina urinaria</i>	3 из 3	+++	—
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	3 из 3	2—3	2.7
<i>Camallanus lacustris</i>	3 из 3	3—6	4.7
<i>Acanthocephalus lucii</i>	1 из 3	1	0.33
Ерш, N = 23, n = 9			
<i>Henneguya creplini</i>	70.0 ± 32.8	+++	—
<i>Capriniana piscium</i>	30.0 ± 32.8	++	—
<i>Trichodinella epizootica</i>	100.0	+++	—
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	61.1 ± 24.1	1—7	1.8
<i>Proteocephalus percae</i>	4.3 ± 8.9	1	0.04
<i>Eustrongylides tubifex</i>	4.3 ± 8.9	1	0.04
<i>Camallanus lacustris</i>	95.7 ± 8.9	1—17	5.2
<i>Acanthocephalus lucii</i>	17.4 ± 16.6	1—2	0.35
Плотва, N = 15, n = 10			
<i>Pleistophora elegans</i>	20.0 ± 28.6	++	—
<i>Myxidium rhodei</i>	30.0 ± 32.8	++	—
<i>Myxobolus muelleri</i>	40.0 ± 35.0	+	—
<i>M. bramae</i>	60.0 ± 35.0	+++	—
<i>Dactylogyrus similis</i>	30.0 ± 32.8	1	0.3
<i>D. nanus</i>	70.0 ± 32.8	2—6	2.4
<i>D. crucifer</i>	90.0 ± 21.4	1—9	3.2
<i>Paradiplozoon homoiom</i>	6.7 ± 13.6	1	0.07
<i>Raphidascaris acus</i>	13.3 ± 18.4	2—6	0.53
<i>Ergasilus briani</i>	53.3 ± 27.0	1—46	4.5

Попав в среду обитания с условиями, неподходящими для обычного промежуточного хозяина, паразит находит другого, хорошо адаптированного к местным условиям. Популяции *B. lucio-percae* в озерах заповедника образуют экотип, адаптированный к условиям повышенной кислотности. Это выражается в использовании в качестве промежуточных хозяев иных видов моллюсков. В Рыбинском водохранилище в его притоках промежуточными хозяевами этой трематоды служит только *Pisidium amnicum*, хотя там же обитают моллюски рода *Euglesa*.

Таблица 6
Зараженность рыб гельминтами в оз. Святом

Гельминт	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Ерш, N = 23			
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	83.3 ± 15.6	2-12	4.7
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	78.3 ± 17.2	1-13	1.3
<i>Proteocephalus percae</i>	8.7 ± 11.8	2	0.09
<i>Bunodera luciopercae</i>	87.0 ± 14.0	1-6	4.4
<i>Azygia luci</i>	13.0 ± 14.0	1-4	0.3
<i>Ichthyocotylurus</i> spp.	100.0	5-193	23.4
<i>Eustrongylides tubifex</i>	4.3 ± 8.5	1	0.04
<i>Camallanus lacustris</i>	4.3 ± 8.5	1	0.04
Окунь, N = 20			
<i>Dactylogyrus amphibothrium</i>	0	0	0
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	0	0	0
<i>Proteocephalus percae</i>	0	0	0
<i>Bunodera luciopercae</i>	95.0 ± 9.8	4-257	44.4
<i>Azygia luci</i>	40.0 ± 21.9	1-3	0.8
<i>Ichthyocotylurus</i> spp.	100.0	29-203	63.5
<i>Eustrongylides tubifex</i>	0	0	0
<i>Camallanus lacustris</i>	25.0 ± 19.4	1-2	0.4

Распространение в озерах заповедника трематод рода *Ichthyocotylurus* также ограничивается минерализацией воды. Эти трематоды заканчивают развитие в рыбоядных птицах. Рыбы являются для них дополнительными хозяевами, а промежуточными – мелкие брюхоногие моллюски рода *Valvata*. Эти гастроподы обитают в нейтральных и слабокислых озерах. Для их существования содержание кальция должно быть не ниже 3 мг/л. В оз. Островском с концентрацией кальция в среднем 2.37 мг/л эти моллюски (а следовательно, и их паразиты) отсутствовали (табл. 7).

Аналогичный жизненный цикл с участием птиц имеют трематоды рода *Diplostomum*. Отличие состоит лишь в том, что промежуточными хозяевами для них служат более крупные моллюски сем. *Limnaeidae*. Благодаря большим размерам, диапазон толерантности к уровню минерализации у лимнеид более узкий. Это ограничивает их распространение в заповеднике нейтральными озерами. В канадских озерах содержание кальция, лимитирующее распространение лимнеид и их паразитов, составляло 4–5 мг/л [23]. В озерах Тюменской обл. с концентрацией кальция менее 5 мг/л индекс обилия метацеркарий *Diplostomum* у пеляди не превышал 0.1 экз. [14]. По нашим данным, озера с концентрацией кальция ниже 7 мг/л непригодны для обитания лимнеид (табл. 3, 4).

Таблица 7

Зараженность окуня гельминтами в озерах Островском и Долгом

Гельминт	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Оз. Островское, N = 26			
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	61.5 ± 19.2	1–18	5.8
<i>Bunodera luciopercae</i>	4.0 ± 7.7	1	0.04
<i>Camallanus lacustris</i>	44.0 ± 19.5	1–8	1.0
<i>Eustrongylides tubifex</i>	4.0 ± 7.7	1	0.04
<i>Acanthocephalus lucii</i>	40.0 ± 19.2	1–7	1.2
Оз. Долгое, N = 2			
<i>Triaenophorus nodulosus</i>	2 из 2	2–5	3.5
<i>Bunodera luciopercae</i>	2 из 2	7–100	53.5
<i>Ichthyocotylurus</i> spp.	2 из 2	1–2	1.5
<i>Acanthocephalus lucii</i>	2 из 2	12–26	19.0

Широко распространенным паразитом окуня и ерша является *Acanthocephalus lucii*. Жизненный цикл этого паразита проходит с участием одного промежуточного хозяина – водяного ослика (*Asellus aquaticus*). Поэтому *A. lucii* встречается только в тех озерах, где обитает эта изопода (табл. 3, 5, 7). Из 6 исследованных нейтральных и слабокислых озер *A. lucii* отсутствовал в двух (Святом и Морозком).

Цестоды ерша и окуня представлены 2 видами – *Proteocephalus percae* и *Triaenophorus nodulosus*. *P. percae* развивается с участием промежуточного (*Copepoda*) и дефинитивного (окунь, ерш) хозяев; *T. nodulosus* – с участием 2 промежуточных (*Copepoda*; окунь, ерш) и дефинитивного (щука) хозяев. Окунь и копеподы относятся к обычным членам сообществ в озерах любой степени закисления. Наличие всех необходимых хозяев позволяет *P. percae* заселять водоемы с разным уровнем pH. Распространение *T. nodulosus* лимитируется отсутствием щуки. Поэтому эта цестода встречается только в нейтральных и слабокислых озерах.

В исследованных озерах из 2 видов нематод (*Eustrongylides tubifex* и *Camallanus lacustris*), встречающихся у окуня и ерша, жизненный цикл известен только для последнего. Он протекает с участием копепод, личинок стрекоз, водяного ослика (промежуточные хозяева), молоди карповых рыб (резервуарные хозяева) и хищных рыб (в качестве окончательных хозяев) [9, 22, 26]. Развитие паразита может успешно завершаться и при отсутствии ряда хозяев, таких как водяной ослик, личинки стрекоз и карповые рыбы. В озере любого типа эта нематода находит необходимый набор видов хозяев для своего развития, что делает ее самым обычным паразитом окуня. Нематоды *E. tubifex* встречались только в озерах с уровнем pH не ниже 5.0

(табл. 3–7), что позволяет предположить участие в ее цикле чувствительного к низким значениям pH промежуточного хозяина.

Выше были рассмотрены факторы, лимитирующие распространение паразитических стадий гельминтов. Для большинства организмов период размножения бывает критическим. В это время многие факторы становятся лимитирующими, а границы толерантности для эмбрионов и личинок обычно бывают уже, чем для взрослых особей [27]. Несомненно, концентрация водородных ионов является сильным фактором, ограничивающим развитие эмбрионов и личинок. Благодаря сезонности процессов размножения, ярко выраженных у большинства гельминтов, их личинкам удается избежать воздействия предельных значений pH. Самые низкие значения pH в озерах наблюдаются в марте–апреле в период снеготаяния, в конце весны они начинают расти и летом достигают максимальных значений. Это особенно характерно для нейтральных и слабокислых озер.

Размножение паразитов, как правило, начинается в конце весны–начале лета. У моногеней рода *Ancyrocephalus* откладка яиц длится с апреля по октябрь [2], у *Dactylogyrus amphibothrium* – в мае и июне [5], цестоды *Proteocephalus percae* и *Triaenophorus nodulosus* выметывают яйца в мае [8], у трематод родов *Ichthyocotylurus* и *Diplostomum* период откладки яиц длится в течение всего лета до отлета чайковых птиц, у *Bunodera luciopercae* – с мая по июнь, у скребня *Acanthocephalus lucii* массовая откладка яиц продолжается с июня по август [1]. Размножение партеногенетических поколений трематод всех упоминающихся выше видов происходит летом. Рачки рода *Ergasilus* за год имеют 2 генерации. Первая размножается в мае, вторая – в августе [3]. У *Camallanus lacustris* сезонная динамика развития не выражена.

Важным элементом устойчивости гельминтов к факторам внешней среды является тип развития яиц; выделяются 3 типа: либеролярвальный, инклюзиолярвальный [13] и пролярвальный [12]. Яйца гельминтов с либеролярвальным типом развития имеют тонкую скорлупу, не предназначенную для длительной защиты личинки от влияния внешней среды. У гельминтов, развивающихся по инклюзиолярвальному типу, яйца имеют толстую скорлупу, надежно защищающую зародыш. Личинки выходят из яиц только в организме промежуточного или окончательного хозяина, проглотившего яйцо. У гельминтов с пролярвальным типом развития во внешнюю среду выделяются яйца, содержащие сформированную личинку в инвазионной стадии. Срок пребывания яиц во внешней среде исчисляется минутами, после чего личинка покидает яйцо и начинает поиски промежуточного хозяина.

Из всего вышесказанного следует, что инвазионные элементы гельминтов разных типов развития имеют неодинаковые диапазоны толерантности к одним и тем же факторам. Наименее устойчивы виды с пролярвальным типом развития, наиболее устойчивы – с инклюзиолярвальным. Распределение гельминтов по озерам заповед-

ника с учетом типа развития выглядит следующим образом. Гельминты с пролярвальным типом развития в озерах не встречаются. Виды, имеющие либеролярвальный (представители родов *Dactylogyrus*, *Gyrodactylus*, *Ancyrocephalus*, *Triaenophorus*, *Bunodera*, *Ichthyocotylus*, *Diplostomum* и *Raphidascaris*) и инклюзиолярвальный (*Proteocephalus*, *Caryophyllaeides*, *Azygia*, *Acanthocephalus*) типы развития, обитают в нейтральных и слабокислых озерах. В кислых выживают только виды с инклюзиолярвальным типом развития (*Proteocephalus percae*) и живородящие (*Camallanus lacustris*).

По характеру своего развития *Camallanus lacustris* отличается от других рассмотренных видов. Самкам этих нематод свойственно живорождение. Их личинки способны подолгу вести свободный образ жизни в воде, сохраняя инвазионность. В целом для личинок нематод характерна очень высокая устойчивость к самым разным факторам внешней среды. Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что способность свободноживущих стадий гельминтов противостоять неблагоприятному воздействию среды имеет большое значение для выживания вида в целом. Однако из 4 видов с инклюзиолярвальным типом развития в кислых озерах выживает один, имеющий необходимый набор животных-хозяев.

Закисление озер сопровождается не только обеднением видового состава всего сообщества, но и значительными структурными перестройками в нем. В частности, в зоопланктоценозах наблюдается рост уровня доминирования отдельных видов [10], изменяется возрастная структура популяции окуня [7]. Как было показано выше, жизненные циклы многих гельминтов связаны с планктонными рачками. Изменение структуры сообщества зоопланктона отражается на численности связанных с ним паразитов. Перестройка возрастного соотношения популяции окончательного хозяина вызывает изменение процессов динамики и распределения паразитов у рыб [18]. Следствием обеднения видового состава беспозвоночных в водоеме являются сужение спектра питания рыб и повышение в нем доли видов — промежуточных хозяев гельминтов. Это приводит к росту уровня инвазии рыб паразитами, связанными с данными беспозвоночными.

В кислых озерах зараженность окуня нематодой *Camallanus lacustris* значительно выше, чем во всех других. В большинстве исследованных нами кислых озер экстенсивность инвазии рыб достигала 100 % (табл. 8). Причиной этого является особый тип возрастной структуры популяции окуня. В экосистемах озер с одновидовым составом рыб окунь занимает экологические ниши планктофага, бентофага и хищника. Это и откладывает отпечаток на структуру его популяции. В малых озерах с многовидовым рыбным населением структура популяции окуня имеет обычный для рыб вид, характеризующийся резким преобладанием по численности молоди в возрасте 0+ и 1+ [6]. В кислых окуневых озерах вместо ожидаемого возрастного соотношения наблюдается иное: максимум численности в разных озерах приходится на различные возрастные группы, от 2+ до 6+ [7].

Таблица 8
Зараженность окуня гельминтами в озерах
разной степени кислотности

Озеро	рН	Число вскрытых рыб	<i>Camallanus lacustris</i>		
			Экстенсив- ность ин- вазии, %	Интенсив- ность ин- вазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Дубровское	4.4	11	100	4-51	17.0
Утешково	4.4	9	100	1-19	6.0
Темное	4.4	10	100	1-12	5.9
Мотыкино	4.7	16	93.8	5-24	10.4
Островское	5.4	15	53.3	1-8	1.3
Святое	5.3	14	35.7	1-2	0.6
Мороцкое	6.5	5	60.0	2-24	5.8
Хотавец	7.1	18	89.0	1-14	4.1

Озеро	рН	Число вскрытых рыб	<i>Proteocephalus percae</i>		
			Экстенсив- ность ин- вазии, %	Интенсив- ность ин- вазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Дубровское	4.4	11	—	—	—
Утешково	4.4	9	—	—	—
Темное	4.4	10	100	8-33	18.0
Мотыкино	4.7	16	—	—	—
Островское	5.4	15	—	—	—
Святое	5.3	14	—	—	—
Мороцкое	6.5	5	40	3-23	5.2
Хотавец	7.1	18	—	—	—

Примечание. Приведены данные по зараженности окуней с длиной тела от 120 мм и более.

Отмеченная особенность вызвана каннибализмом окуня. Сеголетки и годовики очень быстро выедаются особями старших возрастов. Такая возрастная структура окуня отражается на его зараженности *Camallanus lacustris*. Сеголетки и годовики инвазируются при поедании планктонных рачков. Окунь старших возрастов заражается в результате каннибализма, а также при питании личинками стрекоз, поденок, вислокрылок, которые в этих озерах составляют значительную долю в бентосе. В кислотных озерах молодь окуней выполняет роль резервуарных хозяев, так как в результате быстрого и почти полного ее выедания гельминтам в ней вряд ли удастся завершить цикл развития.

По всей видимости, значительную роль в инвазировании окуней

играют личинки водных насекомых, которые составляют основную пищу рыб в зимний период. Узость спектра питания приводит к тому, что почти все рыбы в популяции оказываются зараженными. За счет доминирования рыб старших возрастных групп поддерживается высокая плотность гельминтов. Такие же закономерности динамики и встречаемости, вероятно, характерны и для *Proteocephalus percae* (табл. 8). Ограниченность собранного нами материала по этому виду цестод не позволяет подтвердить это достаточными фактами.

Полученные данные говорят о том, что в кислых озерах у паразитов, так же как и свободноживущих беспозвоночных, наблюдается рост уровня доминирования. Как те, так и другие приспосабливаются к условиям среды таким образом, чтобы ослабить лимитирующее влияние различных факторов. Такая компенсация факторов особенно эффективна на уровне сообщества, но возможна и на уровне вида. Виды с широким географическим распространением почти всегда образуют адаптированные к местным условиям популяции, называемые экотипами. Выше в качестве примера приводилась *Bunodera lucio-percae*. По всей видимости, экотипом можно считать и популяцию *Triaenophorus nodulosus* в оз. Святом, использующую в качестве дополнительного хозяина ерша вместо окуня.

На уровне сообщества компенсация факторов чаще всего осуществляется сменой видов по градиенту условий. Примером этого может быть смена паразитофауны в процессе сукцессии озер. Считается, что изменение видового состава паразитов в этом случае происходит по градиенту трофности. Однако сама трофность водоема зависит от многих причин и изменение паразитофауны на самом деле, вероятно, происходит по градиенту какого-то другого фактора.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андрюк Л. В. Развитие скребня *Acanthocephalus lucii* (Mullet, 1776), Lüne, 1911 (*Echinorhynchidae*) в промежуточном хозяине // Бюл. Всесоюз. ин-та гельминтологии. М., 1974. Вып. 13.
2. Быковский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их системы и филогения. М.; Л., 1957.
3. Змерзлая Е. И. *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832, его развитие, биология и эпизоотологическое значение // Паразиты и болезни рыб в озерах Северо-Запада РСФСР / Изв. ГосНИОРХ. Л., 1972. Т. 80.
4. Казаков Б. Е. Оценка гельминтологической ситуации озер в зависимости от типа их трофности // Гельминты водных и наземных биоценозов / Тр. ГЕЛАН СССР. М., 1980.
5. Капковский В. В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibothrium* (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 1.
6. Кудерский Л. А., Руденко Г. П. Возраст полового созревания и кульминация ихтиомассы в популяциях массовых видов рыб малых озер Северо-Запада европейской части СССР // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Л., 1982. Вып. 181.
7. Кудерский Л. А. Динамика стад промысловых рыб внутренних водоемов. М., 1991.
8. Куперман Б. И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* — паразиты рыб. Л., 1973.

9. Куприянова Г. А. К биологии нематод рыб *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) и *C. truncatus* (Rud., 1814) (*Nematodes spirurata*) // Докл. АН СССР. М., 1954. Т. 97, № 2.
10. Лазарева В. И. Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991.
11. Лейман Э. М. Влияние сточных вод заводов на инвазию рыб р. Камы // Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром-сти и хоз-ва им. А. И. Микояна. М., 1957. Вып. 8.
12. Ошмарин А. П. К изучению закономерностей начальных стадий развития гельминтов // Экология гельминтов. Ярославль, 1977.
13. Ошмарин П. Г. Два типа начальных стадий развития гельминтов // *Helminthologia*. 1959. Vol. 1, N 1-4.
14. Размашкин Д. А. Зависимость паразитофауны рыб озерных хозяйств Западной Сибири от абиотических факторов // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйственных отношений. Петрозаводск, 1988.
15. Румянцев Е. А. Становление фауны паразитов рыб в озерах Карело-Кольской лимнологической области: Дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 1989.
16. Сединкин А. Н. Особенности заражения рыб гельминтами в водоемах, загрязняемых промышленными стоками // Вопр. зоологии. Челябинск, 1969. Вып. 1.
17. Стрелков Ю. А. Биологические основы регуляции численности паразитов рыб малых озер Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1986.
18. Цейтлин Д. Г. Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982.
19. Chubb J. C. On the characterization of the parasite fauna of the fish of Llyn Tegid // *Proc. Zool. Soc. London*, 1963. Vol. 141, N 3.
20. Chubb J. C. Observation of the occurrence of the plerocercoids of *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) (Cestoda: *Pseudophyllidae*) in the perch *Perca fluviatilis* L. of Llyn Tegid (Bala Lake Merioneth) // *Parasitology*. 1964. Vol. 54.
21. Chubb J. C. The parasites of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. in an oligotrophic lake, Llyn Padarn, North Wales // *J. Parasitol.* 1970. Vol. 56, N 4.
22. Compagnon-Rouge Y. Remarque sur le cycle evolutif de *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) et la phylogenetique des *Camallanidae* // *Ann. parasitol. Roma*. 1964. T. 1.
23. Curtis M. A., Rau M. E. The geographical distribution of diplostomiasis (Trematoda: *Strigeidae*) in fishes from northern Quebec, Canada, in relation to the calcium ion concentrations of lakes // *Canad. J. Zool.* 1980. Vol. 58.
24. Kennedy C. R. The natural history of Slapton Ley Nature Reserve VIII. The parasites of fish, with special reference to their use as a source of information about the aquatic community // *Fld. Stud.* 1975. Vol. 4.
25. Kennedy C. R. An analysis of the metazoan parasitocoenoses of brown trout *Salmo trutta* from British Lakes // *J. Fish. Board*, 1978. Vol. 13.
26. Moravec F. Observations on the development of *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) (Nematoda: *Camallanidae*) // *Věstn. Českosl. společnosti zool.* 1969. Vol. 33, N 1.
27. (Odum E.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
28. Wisniewski W. L. Characterization of the parasite fauna of an eutrophic lake. Parasitofauna of the bioceenosis of Druzno lake-part 1 // *Acta parasitol. pol.* 1958. Vol. 6.

Н. М. Зеленецкий

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L.) В РАЗНОТИПНЫХ ОЗЕРАХ ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Показано соответствие изменчивости мерных, счетных и неметрических признаков окуня среде обитания. Приводится оригинальная методика описания фенов поперечно-полосатой окраски. Делается вывод о решающем вкладе локальных экологических факторов в формирование изменчивости вида.

Высокая пластичность и широкий спектр морфологической внутри- и межпопуляционной изменчивости окуня общеизвестны и источники ее достаточно разнообразны: географическая удаленность популяций, условия обитания, половой диморфизм, размерно-возрастные различия и т. д. [2, 4, 11, 12, 15, 16]. Наименее изученным в исследованиях по изменчивости окуня остается вопрос о том, каким образом и в какой мере сходные условия обитания вызывают сходную изменчивость его морфологических признаков.

Воронин [2], уделивший большое внимание сравнительной характеристике морфологии окуня в озерах Беларуси, утверждает, что, несмотря на определенную специфическую скоррелированность морфологических признаков с длиной тела в популяциях отдельных водоемов, возможные отклонения для окуня одной и той же группы озер будут незначительны. Объединение же озер в группы он производит не по близости их трофических характеристик, а по близости расположения. По данным Карасева [11], различий между популяциями окуня олиго-, мезо- и эвтрофных озер нет. По его наблюдениям, по некоторым признакам отличаются только таковые дистрофных озер.

Основной целью настоящей работы было изучение влияния трофности, рН и цветности воды на изменчивость морфологических признаков окуня. Окунь отмечен нами в 18 из 25 обследованных озер Дарвинского заповедника, в том числе в 6 наиболее закисленных он образует одновидовое сообщество. Некоторые из озер при высоком уровне Рыбинского водохранилища имеют с ним устойчивую связь, другие полностью или частично изолированы.

Уникальность ситуации состоит в том, что ряд изолированных озер, принадлежащих к различным группам трофности, например олиготрофное оз. Мотыкино, мезотрофное Змеиное, дистрофное Дубровское и эвтрофное Хотавец, находится в непосредственной близости, не более 0.5 км друг от друга. Все озера расположены в радиусе 25–30 км, в связи с чем влияние географических факторов можно

Таблица 1
Характеристика озер и количество собранного материала

Номер	Озеро		Площадь, км ²	Признаки		
	Название	Тип (по: [14])		пластические	меристические	окраска
1	Мотыкино	Ацидные олиготрофные	0.02	102	100	100
2	Дорожнев	Тот же	2.00	30	98	98
3	Ветреное	" "	0.16	20	50	50
4	Темное	" "	0.20	25	88	88
5	Змеиное	Ацидные мезотрофные	0.004	25	49	49
6	Дубровское	Ацидные дистрофные	0.19	103	50	50
7	Островское	Тот же	0.16	25	61	61
8	Утецково	" "	0.036	30	100	100
9	Хотавец	Нейтральные эвтрофные	1.20	30	100	100
10	Святое	Олигоацидные эвтрофные	0.14	23	25	20
11	Измозевское	Тот же	0.89	23	44	44
12	Малое Глухое	" "	0.06	20	54	54

считать несущественным. Подробная характеристика озер Дарвинского заповедника и региона в целом дана в других работах настоящего сборника.

В данной работе использованы материалы, собранные в 1983–1991 гг. на 12 озерах Дарвинского заповедника, принадлежащих к 4 группам трофности (табл. 1). Обработку проводил один оператор (автор) по единой методике. Пластические и меристические признаки измеряли по методике Покровского [16]. Было измерено 5 пластических признаков – длина тела до конца чешуйного покрова (l), длина головы (C), максимальная (H) и минимальная (h) высота тела, диаметр глаза (d) – и 7 меристических – число лучей в I D, колючих лучей в II D, сумма колючих лучей I D + II D [8], мягких лучей в II D, общее число лучей в спинных плавниках (D), число лучей в A и число позвонков, включая несущий гипурале (V). Для более подробного анализа, кроме традиционного разделения позвоночника на туловищный (V_l) и хвостовой (V_c) отделы, в первом было выделено еще 3 отдела: шейный ($V_{сер}$), грудной (V_p) и переходный (V_i).

К шейным мы относили позвонки, не имеющие парапофизов. По нашим данным, таких позвонков у окуня 3–5 (рис. 1). Первым грудным считался позвонок, у которого парапофиз присутствует хотя бы с одной стороны. Первым переходным – позвонок, у которого

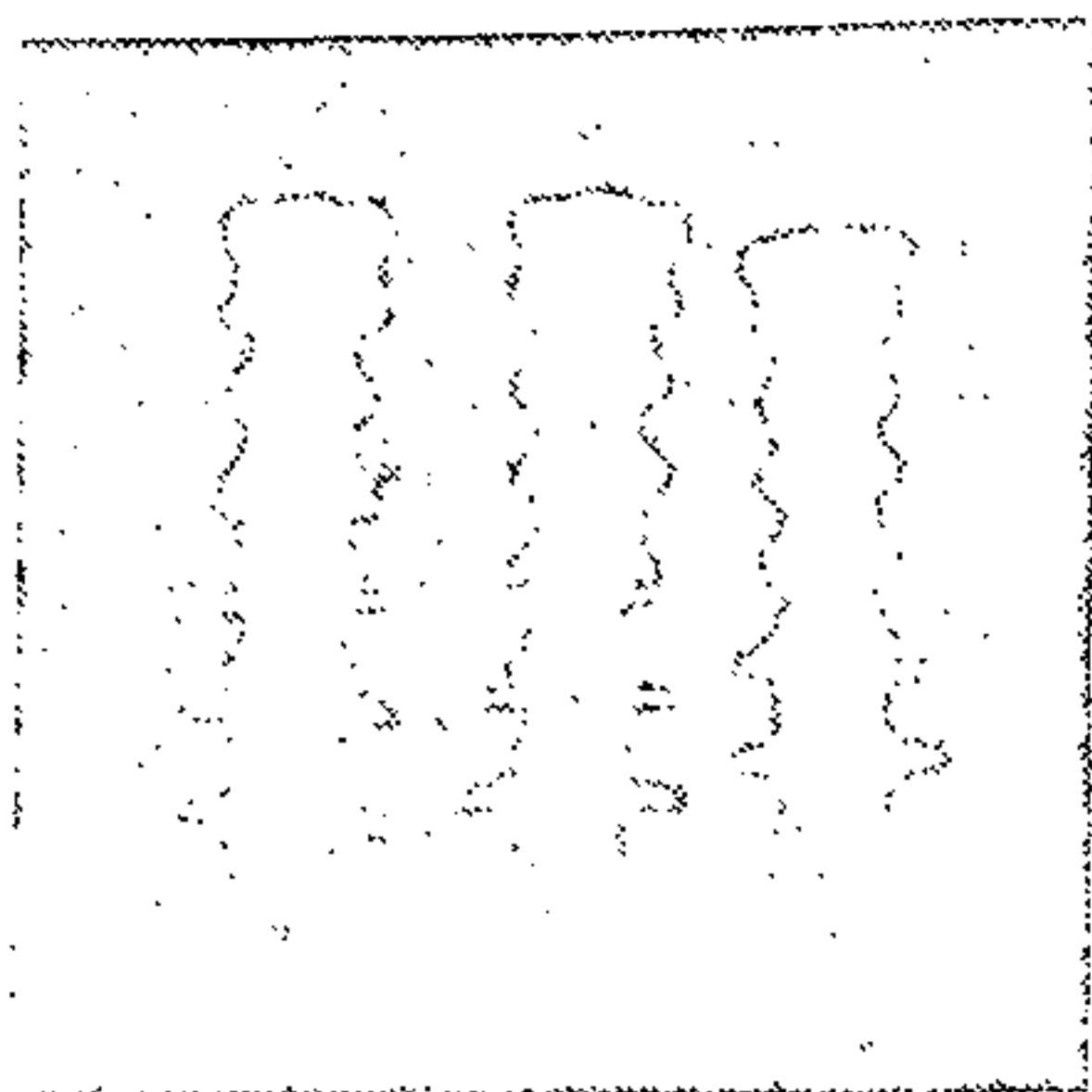


Рис. 1. Изменчивость числа позвонков в шейном ($V_{сер}$) отделе окуня: слева — 3, в центре — 4, справа — 5 позвонков.

хотя бы с одной стороны от парапофиза отходит костный зачаток нижней гемальной дуги, достигающий парапофиза следующего позвонка. Последним переходным — позвонком, у которого на уже сформировавшемся нижнем остистом отростке присутствует остаточный отросток парапофиза, т. е. пе-

реходным считались позвонки, несущие в себе элементы как грудного, так и хвостового отделов. Все остальные позвонки относили к хвостовому отделу.

Окраску описывали по выделенным нами фенам поперечно-полосатой пигментации (ППП) тела окуня [6, 20]. На последнем расположено 6 зон пигментации, в каждой из которых отмечается один или несколько пигментированных участков разной сложности — элементов ППП (рис. 2). Их совокупность в зоне пигментации образует фен ППП. Он может быть простым — из одного элемента или сложным — из нескольких. Для каждого элемента был определен условный индекс пигментированности ($J\phi$) — отношение величины его пигментированного участка к величине элемента l , принятого за 1. На их основе вычисляли среднезональный индекс пигментированности фенов ППП (J_3):

$$J_3 = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m \sum_{k=1}^2 J\phi_{ijk}}{2nm},$$

где i — номер рыбы, j — номер зоны, k — номер стороны тела, n — число рыб, m — число зон, $J\phi$ — индекс фена ППП.

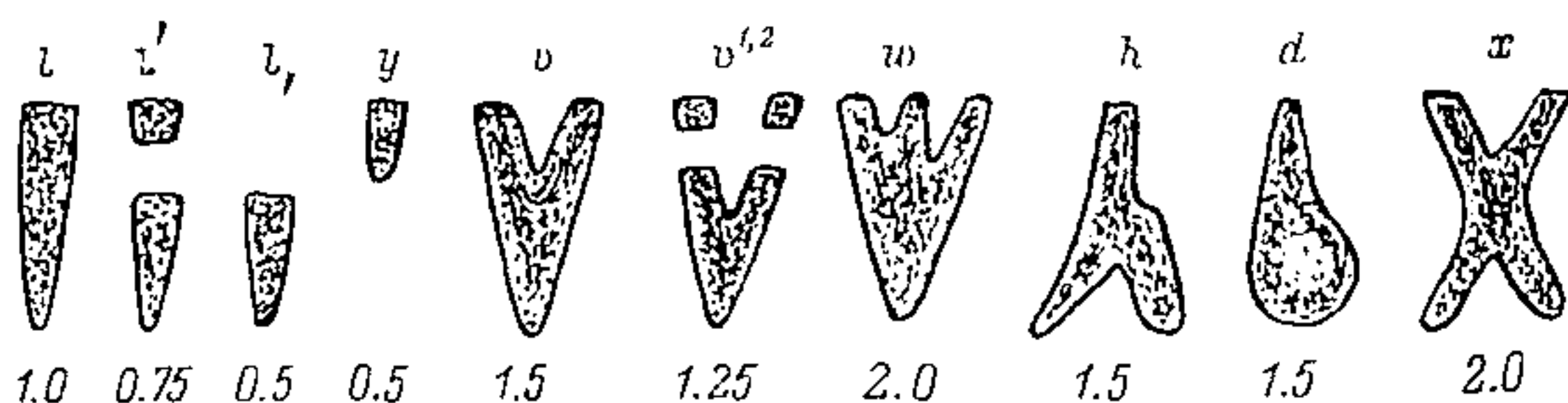


Рис. 2. Элементы поперечно-полосатой пигментации тела окуня (у ... х) и их условные индексы пигментированности (0.5–2.0).

фены описывали по 1–4 зонам. Фенетическое разнообразие популяций определяли по индексу Животовского (r_J) [5]. Сравнение выборок по частотам распределений признаков проводили по критерию идентичности J_N [22].

Пластические признаки. Основная проблема при сравнении выборок состояла в том, чтобы отделить изменения, вызванные различием экологических факторов среды обитания популяций, от таковых, вызванных влиянием размерно-возрастной изменчивости и полового диморфизма. Последний, как известно, выражен у окуня слабо и сводится в основном к различию между самцами и самками в преднерестовый период, но может и не обнаруживаться [1, 4]. Поскольку материал был собран в декабре–марте, влиянием этого фактора можно пренебречь.

Наибольший вклад в изменение соотношений индексов частей тела к его длине вносит размерно-возрастная изменчивость. При этом из рассматриваемых нами признаков общепризнанным считается наличие таковой только для индексов ширины глаза. Исключение составляют выводы Зубенко [10] об уменьшении с возрастом индексов длины головы и увеличении индексов максимальной высоты тела. Щербуха [19] утверждает, что с возрастом увеличивается минимальная высота тела. Изменение пластических признаков больше зависит от размера, чем от возраста [4], что выдвигает требование сравнения популяций по выборкам из одноразмерных особей, получить которые трудно.

С другой стороны, средние длины вылавливаемых в озере рыб при условии идентичности орудий лова и ряда лет непрерывных наблюдений могут служить важной экологической характеристикой, отражающей условия обитания. В уловах окуней из олиго-, мезо- и эвтрофных озер преобладают особи размером 120–180 мм, в дистрофных – 100–160 мм. Средняя длина окуней в возрасте 5+ в дистрофном оз. Утешково равна 125.5 мм, в олиготрофном Мотыкино – 160 мм, в эвтрофном Хотавец – 166 мм.

Для сравнения выборок по пластическим признакам мы использовали корреляционный анализ индексов частей тела по отношению к его длине. Он показал, что выборки из олиготрофных и эвтрофных озер по всем 5 исследуемым индексам при их ранжировании по величине и знаку корреляционных связей (r) располагаются, как правило, на противоположных концах полученных рядов. Ориентировав ранжированные ряды таким образом, чтобы их соответствие ряду трофности было максимальным (табл. 2), мы определили для каждой выборки ее средний ранговый показатель, соответствующий, на наш взгляд, трофическому статусу водоема. Его значения для олиготрофных озер, в которые вошло и мезотрофное оз. Змеиное, составили 2–5.6, для дистрофных – 6–7.6, для эвтрофных – 7.6–10.2. Исходя из этого можно сделать вывод, что изменчивость в сходных по трофности группах водоемов по совокупности признаков носит однонаправленный характер, что верно по крайней мере для популяций,

Таблица 2

Значения коэффициентов корреляции пластических признаков с длиной тела, ранжированные по величине и знаку корреляционных связей, для 12 выборок из озер Дарвинского заповедника

C	n	5	3	6	1	2	12	7	11	8	4	10	9
	r	+63	+58	+37	+31	+30	+20	+03	00	-10	-11	-17	-22
H	n	2	5	1	9	7	3	8	4	6	11	12	10
	r	-22	+06	+14	+22	+25	+27	+37	+38	+40	+49	+63	+84
h	n	1	4	2	5	8	10	3	9	11	12	6	7
	r	-51	-45	-40	-38	-24	-19	00	+03	+05	+06	+11	+34
d	n	1	6	2	5	4	3	11	7	8	9	10	12
	r	-10	-34	-43	-46	-47	-52	-55	-62	-66	-77	-83	-86
dg	n	1	2	4	11	6	8	7	3	5	9	10	12
	r	-32	-47	-49	-52	-59	-59	-67	-72	-73	-75	-78	-85

Примечание. n — номер выборки, соответствующий номеру озера (см. табл. 1); r — коэффициенты корреляции, ноль и запятая для краткости опущены, обозначения признаков — в тексте.

произошедших от одной или ряда генетически близких групп основателей.

По изменчивости отдельных признаков внутри групп возможны значительные расхождения. Так, например, по значению r индекса длины головы популяция олиготрофного оз. Темного более сходна с таковыми эвтрофных озер. По значению r индекса максимальной высоты тела далеко отстоит от своей группы популяция эвтрофного оз. Хотавец, хотя здесь, возможно, сказывается нейтральность последнего (табл. 1), что несколько отличает его от олигоацидных эвтрофных озер.

Из рассматриваемых нами пластических признаков только по индексам размера глаза (как в процентах длины тела, так и в процентах длины головы) значения r достоверны для всех выборок и увеличиваются по абсолютным значениям от олиготрофных к дистрофным озерам.

По индексам максимальной и минимальной высоты тела и длине головы коэффициенты корреляции могут иметь как отрицательные, так и положительные значения (табл. 2).

Меристические признаки. Достоверная связь между средними значениями числа лучей в I D, суммы колючих лучей в I D + II D, мягких лучей в II D, их общей суммой, так же как и лучей A, с pH и цветностью воды в озерах отсутствует.

Для изучения экологической изменчивости определенный интерес может представлять признак „число колючих лучей в II D“. Корреляционный анализ средних значений этого признака с pH указывает на существование между ними достоверной отрицательной связи ($r = -0.755$ при $p < 0.01$). Так же просматривается отрицательная

корреляция с одинаковыми значениями ($r = -0.520$) между величинами pH и числом мягких лучей в II D, а также с общей суммой лучей в спинных плавниках, но она несколько ниже критерия достоверности ($0.08 < p < 0.05$).

В озерах эвтрофной группы разница между минимальными и максимальными значениями средних по признаку r составляет всего 0.16 луча, в олиготрофной группе этот показатель равен 0.84 луча, в дистрофной — 1.48 луча, что может указывать на возрастание экстремальности условий обитания популяций окуня в кислых олиготрофных и особенно дистрофных озерах.

Об этом свидетельствует также количество максимальных и минимальных средних значений по 12 упомянутым выше пластическим и меристическим признакам, которое в дистрофных озерах составляет в среднем 3.3 на популяцию, в том числе 2 максимальных. В популяциях олиготрофных озер эти значения равны соответственно 1.5 и 0.75, в эвтрофных — 1.75 и 0.5. Корреляция числа лучей в анальном плавнике с pH и цветностью не найдена.

По числу позвонков у окуня отмечается клинальная изменчивость [7]. Минимальные значения этого признака в ареале увеличиваются, по нашим данным, с 41.05 в дельте Волги до 42.3 в оз. Хуторском (Соловецкие острова). Образование клины связывается с влиянием температуры на скорость эмбрионального развития, определяющую сроки окончания закладки позвонков [18, 21]. Кирпичников [13] указывает на связь числа позвонков с кислородным фактором — малопозвонковые карпы меньше потребляют кислорода. Считается, что на формирование этого признака оказывают действие десятки генов, но оно осложняется материнским эффектом, особенно сильно выраженным при отдаленных скрещиваниях. Проведенные нами скрещивания подтверждают применимость этого правила и для окуня (табл. 3).

Изменчивость числа позвонков в озерных популяциях отличается от таковой в речных системах стока. Популяции окуня озер Дарвинского заповедника по средним значениям числа позвонков от 41.05 до 41.81 перекрывают если не всю, то значительную часть изменчивости в его восточно-европейском ареале. Это обстоятельство утверждает нас в мысли, что температурный фактор не является основным в процессе формирования фенотипической структуры разнообразия популяций окуня по числу позвонков. Однако вновь полученные данные также не подтверждают высказанных предположений о решающем вкладе межпопуляционных взаимодействий в структуру изменчивости этого признака [7].

Так, популяция оз. Изможево, в годы с высоким уровнем воды подтапливаемого Рыбинским водохранилищем и являющегося связующим звеном между ним и оз. Хотавец, имеет меньшее число позвонков (41.13), чем в обеих смежных популяциях: 41.32 — в Рыбинском, 41.5 — в оз. Хотавец. Это озеро, как и 2 других, где обитают еще более малопозвонковые популяции окуня (Святое (41.05)

Таблица 3
Распределение числа позвонков в потомствах
от разных скрепчиваний

Материнский водоем			V		Распределение фенотипов в F1		
Самка	×	Самец	самки	самца	42	41	40
Хотавец	×	Дубровское	42	42	1.00	—	—
Дубровское	×	Змеиное	41	41	—	1.00	—
Хотавец	×	Рыбинское водохранилище	42	41	0.84	0.16	—
Хотавец	×	То же	41	42	0.20	0.75	0.05
Рыбинское водохранилище	×	„ „	41	42	0.38	0.60	0.02

и Островское (41.1)), при всем различии их биотических и абиотических характеристик отличаются одним общим свойством — регулярными заморами. В заморных озерах Забайкалья на образование форм окуня, для которого характерны большеголовость, крупноглазость и малопозвонковость, указывает также Карасев [11].

В то же время в озерах, характеризующихся популяциями с наивысшими значениями числа позвонков, например дистрофных Дубровском (41.70) и Утешково (41.81), или олиготрофном оз. Ветренном (41.68), насыщение воды кислородом в зимнее время никогда не опускается ниже 7 мг/л. Это может говорить об определенном преимуществе особей с малопозвонковым фенотипом по отношению к кислородному голоданию непосредственно или о сопряженности последнего с какими-либо другими неизвестными нам факторами. Если это предположение верно и в результате заморов происходит элиминация в первую очередь многопозвонковых особей, то обратное восстановление за счет генетического обмена — процесс длительный, а при регулярно повторяющихся заморах в условиях ограниченной панмиксии, и тем более в изолятах, маловероятный.

Работ по изменчивости окуня, в которых бы выделялось и анализировалось число позвонков в шейном отделе окуня, мы не обнаружили. Наши исследования показывают не только достоверность различий по этому признаку, но и его связь с условиями среды обитания. В популяциях окуня озер Дарвинского заповедника этот признак отрицательно коррелирует с рН ($r = -0.67$) и цветностью ($r = -0.72$). Однако соотнести его с какими-либо конституциональными, морфофизиологическими или другими характеристиками не удастся. Связь числа позвонков в других отделах позвоночника с рассматриваемыми характеристиками среды не выявлена.

Качественные признаки. По частотам фенотипов ЛПП популяции окуня разделяются на 2 типа: речной и озерный [6]. Анализ сходства 52 выборок окуня по частотам встречаемости фенотипов ЛПП по J_N [22]

Таблица 4
Изменчивость ППП в разнотипных водоемах

Водоем	n	ν	II	J_3	$\mu_{\text{ж}}$	Щука
Озера:						
Мотыкино	11	0.418	0.450	1.604	3.336	—
Дорожив	13	0.375	0.383	1.520	3.986	—
Ветреное	11	0.546	0.199	1.428	4.296	+
Темное	12	0.225	0.409	1.541	4.643	—
Змеиное	10	0.184	0.745	1.755	3.688	—
Дубровское	9	0.116	0.715	1.693	2.828	—
Островское	9	0.570	0.297	1.423	3.557	+
Утешково	11	0.050	0.580	1.798	5.806	—
Хотавец	8	0.659	0.162	1.326	2.806	+
Святое	7	0.596	0.135	1.317	3.050	+
Изможевское	8	0.762	0.034	1.273	2.953	+
Малое Глухое	8	0.616	0.074	1.289	2.953	+
Пруд						
40	3	0.981	—	1.423	1.533	+
43	10	0.805	0.110	1.540	2.552	—

Примечание. „+” — наличие щуки, „—” — отсутствие щуки, n — число фенотипов. Остальные обозначения в тексте.

показывает, что минимальные его значения в речном кластере (27 выборок) превышают 0.95, в озерном (25 выборок) они опускаются до 0.65. Основная доля изменчивости ППП окуня в ареале приходится на 3 фена — I, ν и II, изменение динамики частот которых отражает накопление генов, ответственных за синтез пигмента при полигенном типе наследования [9]. На их долю в рассматриваемых нами популяциях озер Дарвинского заповедника приходится более 83 % от всей изменчивости. Исключение составляет популяция оз. Утешково, в которой этот показатель равен 74 %.

Поскольку в процессе перехода фенов из I- (через ν) в II-состояние соответственно увеличиваются их индексы пигментации, ($I = 1$, $\nu = 1.5$, $II = (1 + 1) = 2$), то среднезональный индекс J_3 отражает, таким образом, некий условный уровень гомозиготности по рецессивным или доминантным аллелям. Высокая степень его корреляции в озерах Дарвинского заповедника с рН — $r = -0.84$ при $p < 0.001$ показывает сильное влияние последней на процесс формирования фенотипической структуры популяций окуня по этому признаку.

Кроме того, отмечено еще 2 разнонаправленных фактора, один из которых усиливает, а другой ослабляет влияние рН. Как видно из табл. 4, преобладание в самых пигментонасыщенных 2 и 3 зонах пигментации фенов ν или II совпадает с наличием или отсутствием в озере щуки. Подтверждение адаптивности ППП по отношению к этому

хищнику было получено экспериментально. В 1991 г. в 2 пруда, в одном из которых (пруд 40) находились личинки щуки и синца, а во втором (пруд 43) рыбы отсутствовали, было посажено по 500 личинок окуня от одной пары производителей. К концу сентября в „щучьем” пруду выжило всего 26 экз. окуня, во втором контрольном пруду – более 350 экз. Сопоставление данных по окраске молоди окуня из обоих прудов (табл. 4) не оставляет сомнений в различной адаптивности сильно- и слабопигментированных окуней по отношению к выеданию их щукой. Касается ли это других хищников (судак, налим и др.), судить трудно. Можно предположить, что окуни с большим числом полос предпочитают биотопы с преобладанием растительности или других укрытий и в первую очередь элиминируются „засадным” хищником – щукой, также предпочитающей для охоты такие биотопы.

Воронин [2] при выделении пелагической и прибрежной форм окуня в озерах Лукомль и Нещедро указывал на их различие по числу полос на теле. Пелагический окунь, по утверждению автора, характеризуется наличием 5(6), реже 7 полос, прибрежный имеет (5)6–7, реже 8–9 полос.

Очевидно, что более пигментированный окунь придерживается мелководных прибрежных участков с зарослями водной растительности. Возможно, в этом частично кроется разгадка дискутируемого до настоящего времени вопроса о существовании в озерах 2 форм окуня [1, 15, 17]. Вероятно, расслоение единой популяции окуня является не первичным, вызванным существованием заведомо генетически различных группировок, а вторичным – результатом разделения по биотопам первоначально генетически единой совокупности. Биологическое значение такой дифференциации может состоять как в увеличении общей приспособленности и выживаемости вида, так и в снижении инбридинга при нерестовом смешивании этих форм.

Второй фактор связан с размерами водоемов. В чисто окуневых, кислотных озерах, максимальные значения фена II отмечены в самом маленьком оз. Змеином. Здесь же встречаются наиболее пигментонасыщенные из всех отмеченных нами в этом регионе фены IV, VI, III, IIv, VII, средняя суммарная частота которых во 2–3 зонах пигментации составляет 0.174 ($J_3 = 1.745$). Еще выше значения J_3 в другом маленьком оз. Утешково, но там, кроме перечисленных выше, большой процент сложных фенов с короткой полосой – VII, VIIv, Ivl, VI и др. Минимальные же для этого типа озер значения J_3 отмечены в самом большом озере Дорожив – 1.520. Из пигментонасыщенных фенов здесь отмечен только фен IV с частотой 0.015. Это, по всей вероятности, связано с возрастанием в популяциях небольших озер гомозиготности (как следствие инбридинга), что облегчает отбор по пигментонасыщенным фенотипам. В популяциях озер Дарвинского заповедника также отмечается положительная корреляция r_H с индексом внутрипопуляционного разнообразия фенов ППП, равная 0.64 [3].

Приведенные данные позволяют сделать следующие выводы. В сходных по трофности озерах населяющие их популяции окуня обнаруживают однотипную изменчивость пластических признаков. Наиболее выраженная межпопуляционная изменчивость проявляется у окуней из дистрофных озер. Число позвонков у окуневых популяций зависит от кислородного режима водоема — в заморных озерах оно всегда меньше, чем в незаморных. Значение индекса зональной пигментации отрицательно скоррелировано с pH водоема. В озерах, населенных щукой, окунь менее пигментирован, чем в озерах, где щука отсутствует.

Максимальное число фенотипов (11–13) отмечено в популяциях олиготрофных озер, минимальное (7–8) — в эвтрофных.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балеевских Г. Л. Об изменчивости морфологических признаков окуня оз. Медвежьего // Эколого-морфологические аспекты изучения рыб Обского бассейна. Свердловск, 1982.
2. Воронин Ф. Н. Изменчивость окуня некоторых озер БССР // Учен. зап. Белорус. ун-та. Сер. биол. 1957. Вып. 33.
3. Гладкий Г. В., Невядомская П. С. Биология окуня (*Perca fluviatilis* L.) оз. Нарочь // Вопр. иктиологии. 1964. Т. 4, вып. 3.
4. Гольд З. Г. О половом диморфизме у окуня // Биология и почвоведение. 1965. Т. 51.
5. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М., 1982.
6. Зеленецкий Н. М. Использование фенотипов поперечно-полосатой пигментации тела окуня в эколого-популяционных исследованиях // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещ. М., 1990.
7. Зеленецкий Н. М. Клинальная изменчивость меристических признаков в популяциях окуня (*Perca fluviatilis* L.). Исследование возможных механизмов ее становления и развития // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990.
8. Зеленецкий Н. М. Сумма колючих лучей в спинных плавниках — новый признак для исследования географической изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 90.
9. Зеленецкий Н. М., Изюмов Ю. Г. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1994. № 96.
10. Зубенко Е. Б. Линейно-возрастная изменчивость морфологических признаков окуня Кременчугского водохранилища // Рыб. хоз-во. Киев, 1974. Вып. 18.
11. Карасев Г. Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск, 1987.
12. Кириллов Ф. Н. Рыбы Якутии. М., 1972.
13. Кирпичников В. С. Генетика и селекция рыб. М., 1987.
14. Лазарева В. И. Зоопланктон озер различных типологических групп // Фауна и экология беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., 1986.
15. Покровский А. В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Тр. Карело-Финского отд-ния. ВНИОРХ. Петрозаводск, 1951. Т. 3.
16. Рыбы Казахстана. Алма-Ата, 1989. Т. 4.
17. Свидерская А. К. Возраст и темп роста окуня из оз. Убинского // Тр. Сиб. рыбохоз. ст. 1. Тюмень, 1930. Вып. 1.
18. Шапошникова Г. Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилищах на Волге // Тр. ЗИН АН СССР. 1948. Вып. 8.

19. Щербуха А. Я. Про морфологічну мінливість окуня Сіверського Дінця // Доповіді АН УРСР. 1971. Сер. В. № 1.
20. Яковлев В. Н., Кожара А. В., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н., Зеленецкий Н. М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М., 1988.
21. Kwain W. Embrio development, early growth and meristic variation in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature // J. Fish. Res. Board Canad. 1975. Vol. 32, N 3.
22. Nei M. Genetic distance between populations // J. Amer. Natur. 1974. Vol. 106.

В. Е. Матей, Ч. Х. Джаго, Т. А. Хайнс

МОРФОЛОГИЯ ЖАБЕРНОГО АППАРАТА РЫБ ИЗ АЦИДНЫХ ОЗЕР

Сравнительный анализ макро- и микроструктуры жабр окуней из нейтральных и кислотных озер показал, что для последних характерны гипертрофия жаберных лепестков и эпителия, гиперемия, усиление секреции слизи, гиперплазия хлоридных и слизистых клеток. Выявлены различия в ультраструктуре хлоридных и респираторных клеток жабр у рыб из нейтральных и кислотных озер. Обсуждаются механизмы адаптивных реакций жабр на закисление воды.

Ацидификация пресных водоемов оказывает отрицательный эффект на ряд важнейших физиологических функций населяющих их рыб. Снижение уровня pH воды подавляет интенсивность обмена дыхательных газов и угнетает процессы ионной и осмотической регуляции в организме данных животных [2, 11, 12, 22]. В основе этого лежат изменения морфологических характеристик жабр — гипертрофия жаберных лепестков, гиперплазия и ультраструктурные преобразования клеток жаберного эпителия [5, 6, 9, 15, 20]. Эти данные, достаточно многочисленные в настоящее время, получены в экспериментальных условиях. Полевые исследования, в которых рассматриваются морфофункциональные изменения жабр рыб из естественных кислотных водоемов, единичны и связаны, как правило, с изучением лососевых, достаточно редко встречающихся в реках и озерах европейской части России [8, 14, 16, 18]. Вне поля зрения исследователей остаются широко распространенные в кислотных водоемах виды рыб — окунь и щука, обладающие высокой устойчивостью к кислотным воздействиям.

Целью настоящей работы было сравнительное исследование макро- и микроструктуры жабр окуня из нейтральных и кислотных озер. Работу проводили в мае—июле 1989–1990 гг. на 5 озерах Дарвинского государственного заповедника (Вологодская обл.): Хотавец, Мотыкино, Дорожив, Дубровское и Утешково. Первое было нейтральным (pH 7.0), величина pH в остальных озерах варьировала от 4.5 до 4.7. Основные гидрохимические характеристики озер приводятся в настоящем сборнике (см. с. 3).

Из каждого озера для исследований взято по 7 окуней *Perca fluviatilis* L. Морфофункциональную организацию жабр изучали методами электронной (трансмиссионной (ТЭМ) и сканирующей (СЭМ)) и световой микроскопии. Материалом для исследования служили центральные участки 2-й и 3-й жаберных пластинок, по 4–6 от каждой рыбы. Образцы жабр фиксировали в течение 24 ч в 2.5 %-ном растворе

глутарового альдегида на 0.1 М какодилатном буфере (pH 7.3). Затем жаберные пластинки помещали на 1 ч в 1 %-ный раствор O_3O_4 и проводили через ряд спиртов повышающейся концентрации и абсолютный ацетон. Материал, предназначенный для исследования в световом и трансмиссионном электронном микроскопах, заливали в аралдит. Полутонкие срезы жабр толщиной 1 мкм окрашивали 1 %-ным раствором метиленового синего (pH 6.0) и просматривали в световом микроскопе МБН-15. Ультратонкие срезы жаберных лепестков (50–60 нм) контрастировали 4 %-ным водным раствором уранилацетата, окрашивали цитратом свинца и просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100 С при ускоряющем напряжении 80 кВ.

Для исследований в [СЭМ] жаберные лепестки после дегидратации проводили через критическую точку в сжиженном CO_2 и напыляли золотом. Приготовленные таким образом образцы просматривали в микроскопе JSM-25 S при ускоряющем напряжении 15 кВ.

Макроструктуру жабр окуня, морфометрию жаберных лепестков и жаберного эпителия и распределение различных типов эпителиальных клеток изучали на полутонких срезах. Морфометрию жабр и жаберного эпителия проводили на 5 рыбах из каждого озера – на фронтальных срезах произвольно выбранных центральных и дистальных участков жаберных лепестков. Высоту первичного и вторичного эпителия жабр измеряли от базальной пластинки до высшей точки соответствующего участка эпителия, ширину первичных и вторичных ламелл – перпендикулярно их длинной оси, от одного до другого края ламеллы. Для каждой группы рыб делали 50 измерений, по 10 для каждой рыбы.

Количественную оценку поверхности микрогребней респираторных клеток проводили на негативах размером 12 × 14 см, полученных с помощью (СЭМ), при увеличении × 7000. Для этого использовали сетку, содержащую 154 квадрата, с размером ячейки 1 × 1 см. Подсчитывали количество пересечений микрогребней на поверхности клетки со сторонами квадрата для 10 клеток от каждой из 5 исследованных рыб. Для оценки достоверности различий при морфометрии первичных и вторичных ламелл, жаберного эпителия и поверхности респираторных клеток использовали критерий Стьюдента.

Наши исследования показали, что макроструктура жабр окуней из кислых слабоминерализованных озер (Мотыкино, Дорожив, Дубровское, Утешково) существенно отличается от таковой у рыб из нейтрального оз. Хотавец.

У всех рыб из кислых озер первичные и вторичные ламеллы, образующие жаберные лепестки, были гипертрофированы (рис. 1, б–е). Максимальных значений их размеры достигали у окуней из оз. Дубровского, где они в 3 раза превышали аналогичные показатели у рыб из нейтрального оз. Хотавец (табл. 1). У окуней из кислых озер Мотыкино и Дорожив набухание жаберных лепестков было равномерным (табл. 1). У рыб из оз. Утешково значительной гипертрофии подвергались лишь первичные ламеллы, центральные участки вторичных



Рис. 1. Жаберные лепестки окуня из нейтрального (а) и кислых (б-е) озер (световая микроскопия).

а — оз. Хотавец, нормальная структура эпителия жабр; б — оз. Дубровское, гипертрофия и гиперплазия первичного и вторичного эпителия; в — оз. Дубровское, слияние вторичных ламелл; г — оз. Мотыкино, гипертрофия и гиперплазия эпителия жабр; д (оз. Дорожлив), е (оз. Утешково) — гипертрофия первичного эпителия, гиперемия лепестков; вл — вторичные ламеллы, к — капилляры, лк — палочковая клетка, пл — первичная ламелла, рк — респираторная клетка, сл — слизистая клетка, хк — хлоридная клетка. Увел.: окружность — $\times 10$, объем — $\times 40$.

(респираторных) ламелл по своим размерам не столь существенно отличались от таковых из оз. Хотавец; в дистальных участках эти различия были недостоверными (табл. 1, рис. 1, е).

Наибольшее число структурных аномалий жабр было выявлено у окуней из оз. Дубровского. У этих рыб были отмечены колбообразные вздутия респираторных ламелл (20 % от общего числа исследованных), их скручивание (40 %) и редукция в дистальных участках жаберных лепестков (4 %), а также слияние двух или более ламелл

Таблица 1
Размеры первичных и вторичных ламелл окуня, мкм

Ламеллы	Озеро				
	Хотавец	Мотыкино	Дорожив	Дубровское	Утешково
Первичные	44.5 ± 1.2	$109.5 \pm 2.0^*$	$119.7 \pm 2.5^*$	$134.7 \pm 2.4^*$	$122.7 \pm 1.3^*$
	41.0 ± 0.8	$102.7 \pm 1.1^*$	$111.0 \pm 1.4^*$	$127.7 \pm 1.9^*$	$110.3 \pm 1.3^*$
Вторичные	10.9 ± 0.3	$24.0 \pm 0.7^*$	$21.4 \pm 0.5^*$	$32.6 \pm 0.9^*$	$16.7 \pm 0.5^*$
	14.5 ± 0.7	$29.7 \pm 0.7^*$	$30.1 \pm 1.0^*$	$37.1 \pm 0.7^*$	18.2 ± 0.5

Примечание. *Различия достоверны ($p < 0.05$), над чертой — центральная, под чертой — дистальная части ламеллы.

в единое аморфное образование (рис. 1,б,в). Последние составляли 6–9 % от общего числа респираторных ламелл и выявлялись чаще всего в дистальной части лепестков. Расстояния между смежными респираторными ламеллами были минимальными.

У окуней из озер Мотыкино, Дорожив и Утешково дистанция между смежными респираторными ламеллами также была в значительной мере редуцирована благодаря их набуханию, но слияния ламелл или развития других описанных выше симптомов не наблюдалось. У всех рыб из закисленных озер жаберы были гиперемизованы, расширенные капилляры переполнены эритроцитами, но застоя крови в сосудах отмечено не было (рис. 1).

Морфометрия жабр окуней из кислых озер позволила установить, что наиболее весомый вклад в гипертрофию жаберных лепестков вносит не расширение капилляров, а утолщение жаберного эпителия (табл. 2). Высота последнего как в первичном, так и во вторичном отделах достигала максимальных значений у окуней из оз. Дубровского, минимальных — у рыб из оз. Утешково (табл. 2).

Таблица 2
Высота жаберного эпителия окуней, мкм

Отдел эпителия	Озеро				
	Хотавец	Мотыкино	Дорожив	Дубровское	Утешково
Первичный	18.4 ± 0.5	$42.8 \pm 1.1^*$	$49.0 \pm 1.0^*$	$53.8 \pm 1.1^*$	$46.3 \pm 0.9^*$
	18.8 ± 0.6	$46.6 \pm 1.2^*$	$50.2 \pm 1.0^*$	$53.3 \pm 2.0^*$	$50.0 \pm 1.0^*$
Вторичный	4.8 ± 0.2	$10.5 \pm 0.3^*$	$9.1 \pm 0.2^*$	$14.1 \pm 0.3^*$	7.1 ± 0.5
	4.9 ± 0.7	$12.5 \pm 0.3^*$	$10.1 \pm 0.3^*$	$13.7 \pm 0.4^*$	8.0 ± 0.5

Примечание. *Различия достоверны ($p < 0.05$), над чертой — центральная, под чертой — дистальная части ламеллы.



Рис. 2. Ультраструктура вторичных ламелл окуней из озер Хотавец (а) и Дубровское (б) (СЭМ).

а — поверхность респираторного эпителия, выполненного респираторными клетками, б — обилие хлоридных клеток в респираторном эпителии. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Увел. $\times 2000$.

Сравнительный анализ клеточного состава жаберного эпителия окуней показал, что для рыб кислых озер характерна гиперплазия слизистых и хлоридных клеток в первичном отделе. У рыб из озер Мотыкино и Дубровского наряду с многочисленными хлоридными клетками выявлялись и хлоридные комплексы, объединяющие две и более ионотранспортирующие клетки (рис. 1,2,д). У всех рыб из



Рис. 3. Секреторные компоненты первичного эпителия жабр окуня из кислотных озер (ТЭМ).

а — оз. Дорожив, слизистые клетки; б — оз. Мотыкино, палочковые клетки; ГС — гранулы секрета. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

кислотных озер базальный слой недифференцированных клеток тонкий, что может косвенно свидетельствовать об активности процессов пролиферации в эпителии жабр. Это хорошо согласуется с обилием молодых клеточных форм в промежуточных слоях первичного эпителия.

Отличительной особенностью структуры вторичного эпителия

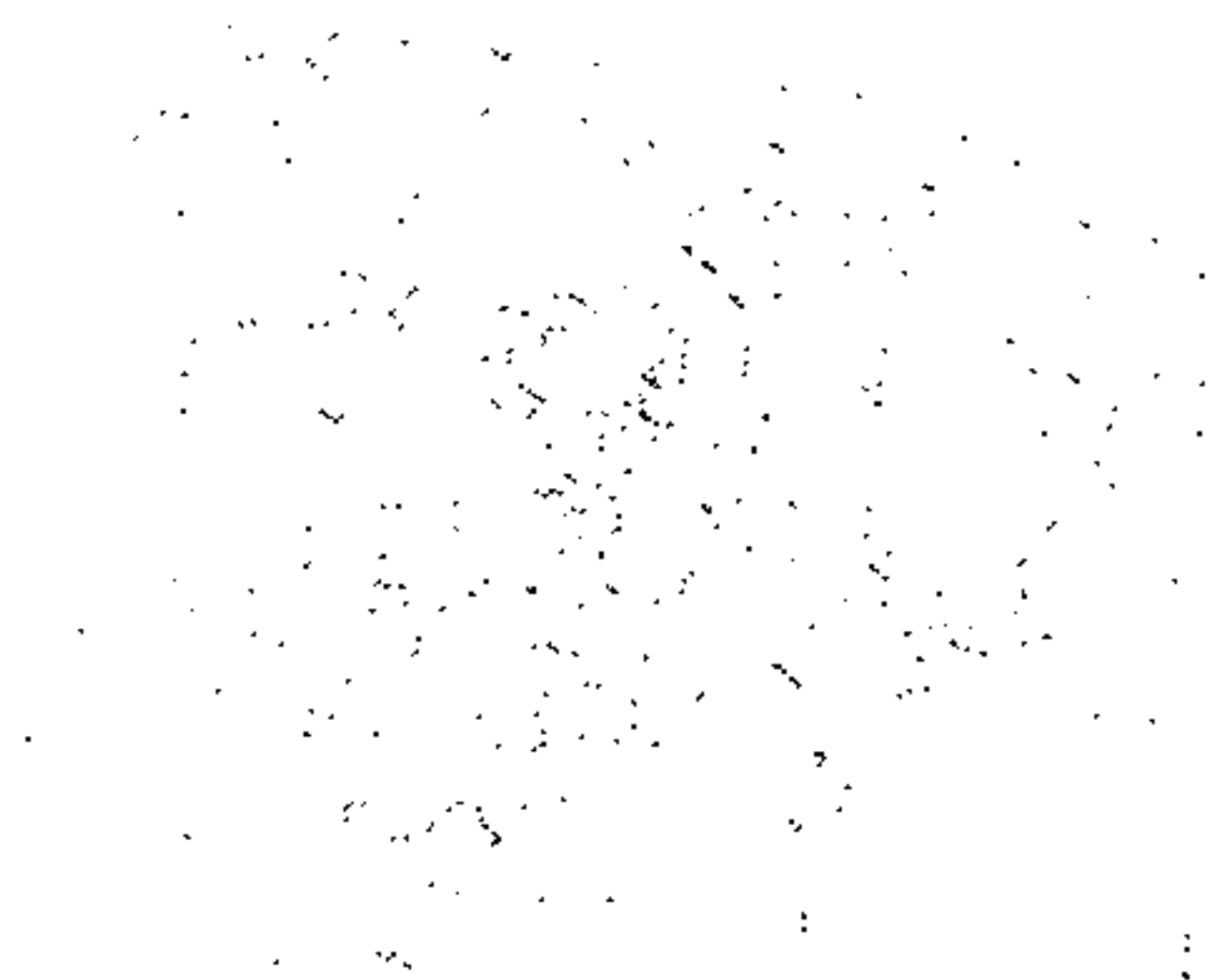


Рис. 4. Ультраструктура поверхности первичного эпителия жабр окуней из
ацидных озер (СЭМ).

а – оз. Дубровское, обилие гранул слизи; б (оз. Дорожлив), в (оз. Утешково) – выпуклая поверхность хлоридных клеток, интенсивное выведение гранул слизи. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 3. Увел. $\times 4500$.

жабр из ацидных озер было насыщение всех зон респираторного эпителия многочисленными хлоридными клетками, отсутствующими в аналогичном отделе эпителия рыб из нейтрального оз. Хотавец (рис. 1а–д; 2). Только у рыб из оз. Утешково эти клетки обнаруживались лишь в нижней трети вторичных ламелл (рис. 1,е). Это сближало структуру респираторного эпителия данных рыб с таковым особей из оз. Хотавец.

Ультраструктура клеток эпителия, как и общая организация жабр, у рыб из нейтральных и ацидных водоемов имела ряд

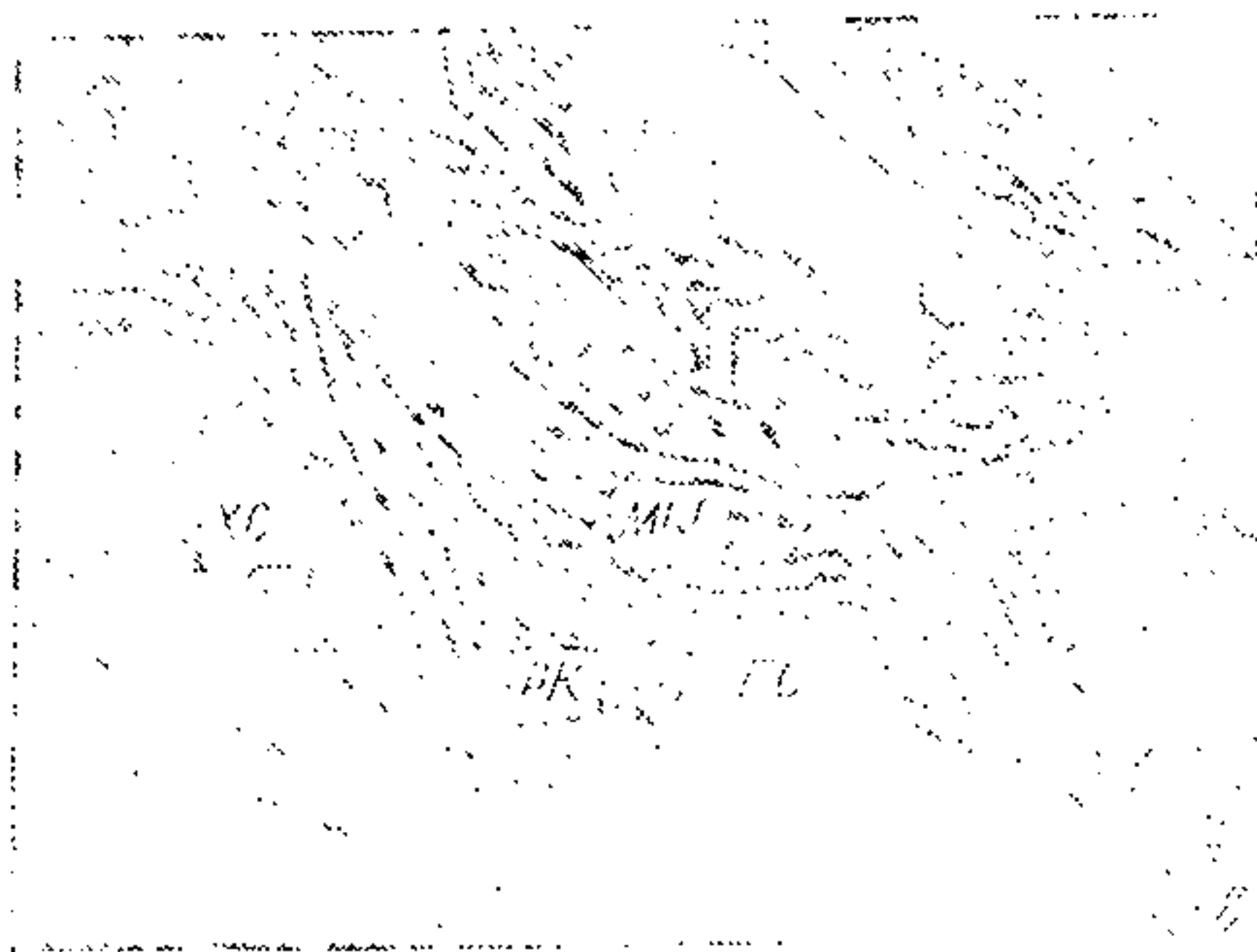


Рис. 4 (продолжение).

существенных различий. У всех исследованных рыб из кислотных озер увеличивались не только количество и размеры, но и функциональная активность слизистых клеток первичного эпителия. Гипертрофированные клетки интенсивно продуцировали гранулы секрета (рис. 3,а; 4), в результате чего поверхность жабр, включая и респираторные ламеллы, где слизистые клетки не обнаружены, покрывалась слоем слизи. У окуней из озер Мотыкино, Дубровского и Утешково определен вклад в этот процесс могли вносить и продукты секреции специфических палочковых клеток, количество которых в первичном эпителии заметно возрастало (рис. 3,б).

Хлоридные клетки в первичном эпителии жабр рыб из закисленных озер были значительно увеличены в объеме. В связи с этим апикальная поверхность клеток становилась выпуклой или плоской в отличие от вогнутой в нейтральном озере; микровиллы укорачивались, расширялись, а на некоторых участках и полностью исчезали (рис. 4,б,в). Апикальная поверхность хлоридных клеток из вторичного эпителия жабр рыб из кислотных озер всегда имела выпуклую форму и была снабжена очень короткими микровиллами (рис. 2,б).

Ультраструктура хлоридных клеток жаберного эпителия рыб из всех закисленных озер отличалась от таковой в контроле и характеризовалась чрезвычайным развитием тубулярного ретикулума, увеличением количества и заметным набуханием митохондрий (рис. 5,б). При этом матрикс митохондрий был разрежен, а кристы укорочены или вообще редуцированы. Эти изменения были актуальны для клеток, локализованных как в первичном, так и во вторичном отделах эпителия. Помимо этого, в хлоридных клетках жабр окуней из оз. Дубровского происходила локальная деструкция матрикса цитоплазмы и образование в этой зоне канальцеобразных структур (рис. 5,в).

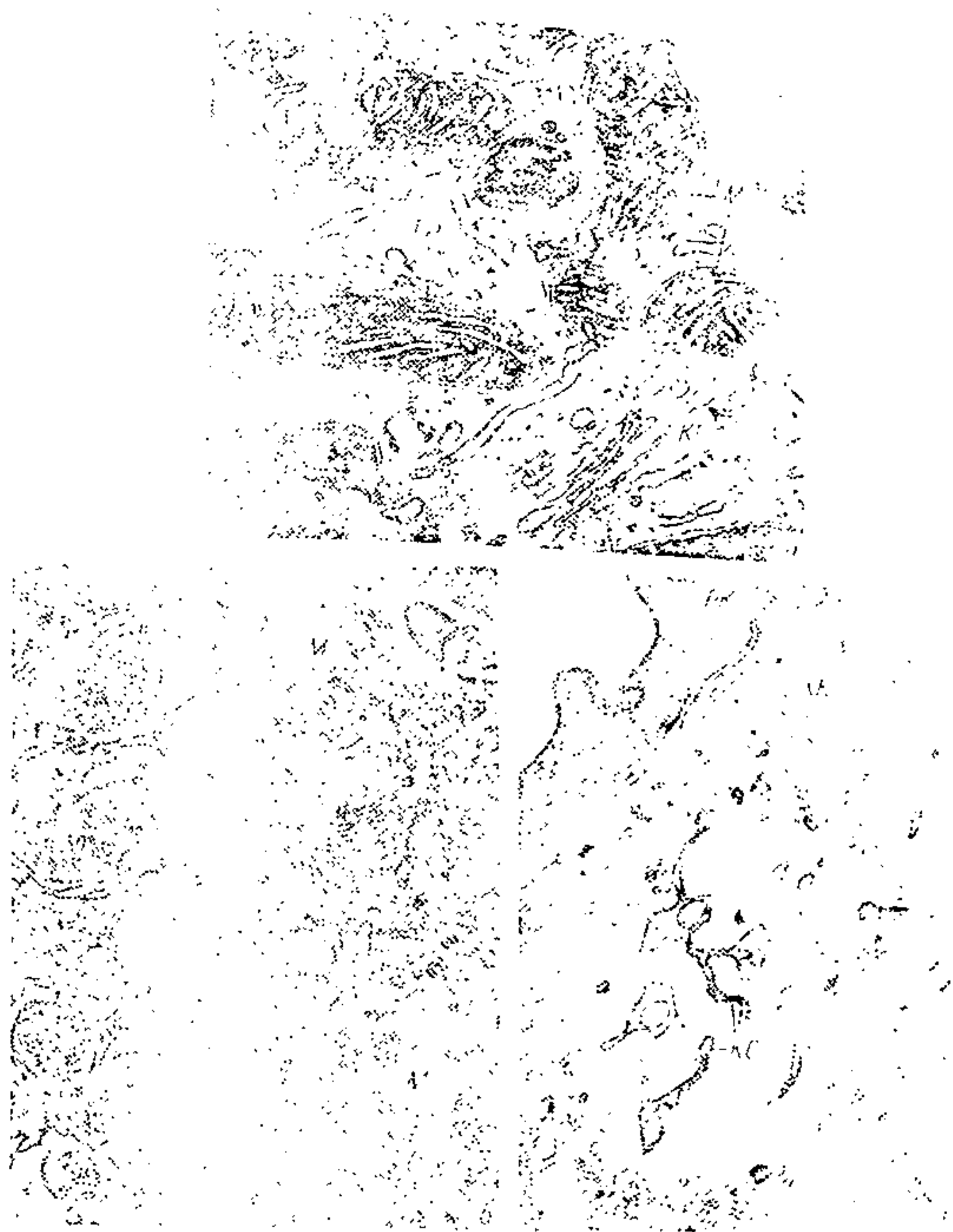


Рис. 5. Ультраструктура хлоридных клеток окуней из нейтрального (а) и кислых (б-в) озер (ТЭМ).

а — оз. Хотавец; б — оз. Мотыкино, набухание митохондрий, развитие тубулярного ретикулума; в — оз. Дубровское, локальная деструкция матрикса цитоплазмы; кГ — комплекс Гольджи, кс — канальцеобразная структура, м — митохондрия, тр — тубулярный ретикулум. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Увел.: а, б — $\times 13000$, в — $\times 8300$.

В жаберном эпителии всех исследованных рыб из кислых озер возрастало содержание дегенерирующих хлоридных клеток с пикнотическими ядрами и обилием ламеллярных телец.

Отличительной особенностью ультраструктуры хлоридных клеток у рыб из озер Дубровского и Утешково было присутствие в них множества электронно-плотных включений диаметром от 0.8 до 5 мкм, окруженных мембраной и напоминающих лизосомы (рис. 6, а-в). Степень насыщения цитоплазмы клеток первичного и вторич-



Рис. 6. Лизосомоподобные структуры в клетках жаберного эпителия рыб из озер Утешково (а) и Дубровского (б-г) (ТЭМ).

а, б — участок хлоридной клетки первичного эпителия, в — хлоридная клетка из вторичного эпителия, г — респирационная клетка из вторичного эпителия; гэр — гранулярный эндоплазматический ретикулум, лс — лизосомоподобная структура, я — ядро. Остальные обозначения те же, что и на рис. 5. Увел.: а, б — $\times 13000$, в — $\times 8300$, г — $\times 16000$.

ного отделов эпителия этими лизосомоподобными структурами была одинакова. Попытка выяснить химический состав электронно-плотных включений с помощью рентгеноструктурного анализа не дала определенных результатов. Лизосомоподобные структуры локализовались преимущественно в перинуклеарной зоне хлоридных клеток, где наблюдалась концентрация расширенных цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума и комплексов Гольджи (рис. 6, а-в).



Рис. 7. Ультраструктура поверхности респираторных клеток жабр окуней из нейтрального (а) и кислотных (б, в) озер (СЭМ).

а — оз. Хотавец, концентрический рисунок микрогребней; б (оз. Дубровское), в (оз. Дорожлив) — укорочение и редукция микрогребней; мкг — микрогребни. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2, 4. Увел. $\times 7000$.

Таблица 3
Поверхность микрогребней респираторных клеток
первичного эпителия, усл. ед.

Микро- гребни	Озеро				
	Хотавец	Мотыкино	Дорожив	Дубровское	Утешково
Централь- ная часть ламеллы	297.4 ± 5.6	181.7 ± 4.2*	178.3 ± 3.5*	216.4 ± 3.8*	202.7 ± 2.1*
Дисталь- ная часть ламеллы	284.1 ± 7.4	168.4 ± 6.1*	172.6 ± 5.8*	187.5 ± 4.7*	181.2 ± 3.9*

Примечание. *Различия достоверны ($p < 0.05$).

Респираторные клетки жабр окуня из кислотных озер так же, как слизистые и хлоридные, были значительно гипертрофированы. Увеличение объемов нарушало рельеф микрогребней на поверхности этих клеток. Если у рыб из нейтрального оз. Хотавец складки цитоплазматической мембраны образовывали замкнутый концентрический рисунок, то у рыб из кислотных озер в результате ее растяжения микрогребни укорачивались, фрагментировались и частично редуцировались (рис. 7). Это в свою очередь уменьшало общую площадь взаимодействия поверхности респираторных клеток с внешней средой (табл. 3). Респираторные клетки рыб из озер Дубровского и Утешково, так же как и хлоридные, содержали лизосомоподобные структуры с электронно-плотным содержимым (рис. 6, г). Последние, однако, были немногочисленны и их максимальный диаметр не превышал 3 мкм. Электронно-плотные включения не выявлялись в слизистых клетках и в недифференцированных, лежащих на границе с базальной пластинкой.

Исследования окуня из кислотных озер Дарвинского заповедника показали, что изменения макро- и микроструктуры жабр у него носят однотипный характер и в общих чертах соответствуют таковым, отмеченным в этом органе у различных видов рыб при экспериментальном закислении среды [5, 6, 10, 15, 19]. Комплекс морфологических перестроек жабр обеспечивает структурную основу процессов газо- и ионообмена, различных у рыб в нейтральной среде и в условиях кислотного стресса [1, 11, 12, 22].

Угнетение интенсивности газообмена у рыб из кислотных озер объясняется рядом причин. Одна из наиболее важных — гипертрофия жабр. Расширение кровеносных сосудов, по нашим данным, не столь значительно, чтобы играть существенную роль в увеличении размеров жаберных лепестков. Не было отмечено также и расширения лимфоидных пространств и отделения эпителиальной ткани от интерстициальной, что является важным компонентом увеличения размеров жабр у рыб при более коротком экспериментальном воздействии

[5, 9]. Основной причиной увеличения размеров является гипертрофия жаберного эпителия. Выраженная в различной степени, она присуща рыбам из всех исследованных нами кислотных озер; ей подвержены как первичный, так и вторичный эпителий жабр, через который происходит основной обмен дыхательных газов. Увеличение линейных размеров жаберного эпителия означает возрастание диффузионного барьера между кровью и внешней средой. Существование обратной зависимости между высотой жаберного эпителия и интенсивностью газообмена [13] позволяет предположить, что гипертрофия эпителия обуславливает ухудшение снабжения кислородом рыб из кислотных озер.

Увеличение высоты жаберного эпителия у рыб из кислотных озер в свою очередь определяется гипертрофией и гиперплазией клеток жаберного эпителия. Возрастание объемов эпителиальных клеток — одна из наиболее общих реакций на кислотные воздействия, связанная, по-видимому, с нарушением волюморегуляции [6]. В большей степени гипертрофии подвержены респираторные и хлоридные клетки, это имеет важные последствия для функционирования жабр. Установлено, что в условиях экспериментального кислотного воздействия в жаберном эпителии окуня активизируются пролиферативные процессы, а следствием этого является увеличение количества хлоридных клеток [7]. Гиперплазия хлоридных клеток у рыб из естественных кислотных водоемов, по-видимому, имеет ту же природу. Хлоридными клетками насыщается не только первичный, но и вторичный эпителий жабр, в результате чего последний приобретает несвойственные ему ранее ионотранспортирующие функции.

Для рыб из кислотных озер характерно сокращение общей диффузионной поверхности жабр за счет слияния части респираторных ламелл. Это усугубляется редукцией рельефа микрогребней респираторных клеток, в норме многократно увеличивающих их поверхность. Уменьшение расстояния между респираторными ламеллами вызывает изменение гидродинамических характеристик потоков воды, омывающих жаберные лепестки [13]. Все это также оказывает негативный эффект на процессы обмена дыхательных газов.

Недостаточность снабжения жабр кислородом может быть связана с преципитацией на их поверхности слизи, служащей препятствием для диффузии газов [10, 21]. Интенсивное отделение слизи, обусловленное увеличением числа и гиперсекрецией слизистых клеток, а также развитием популяции палочковых клеток, является одной из наиболее общих реакций эпителия жабр на закисление среды в естественных и экспериментальных условиях [3, 6, 10].

Определенный вклад в ингибирование газообмена может вносить и замещение значительного числа респираторных клеток, расположенных на вторичных ламеллах, на хлоридные. Этот эффект, наблюдаемый и в условиях экспериментально созданного дефицита ионов во внешней среде [4, 22], приводит к существенному сокращению площади, через которую происходит диффузия газов.

Как видно из полученных данных, эффект ацидификации может иметь серьезные последствия для морфофункциональных характеристик дыхательной системы рыб на тканевом и клеточном уровнях. Компенсаторные механизмы, за счет которых поддерживается необходимый для жизнеобеспечения уровень газообмена, скорее всего осуществляются на органном и организменном уровнях — в результате усиления кровоснабжения жабр, изменения гематологических характеристик, учащения сердечных и дыхательных ритмов [2].

Ацидификация внешней среды, как известно, ингибирует не только диффузию дыхательных газов, но и ионный обмен, приводя к снижению в плазме крови Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Cl^- [10–12, 22]. В значительной мере это может быть связано с нарушениями ультраструктуры ионотранспортирующих хлоридных клеток жаберного эпителия.

Вследствие гипертрофии хлоридные клетки жабр окуней из всех исследованных кислотных озер утрачивают углубленные апикальные ямки, в которых концентрируются катионы, поступающие в клетку путем активного транспорта. Укорочение и редукция части микровилл на апикальной поверхности клеток сокращает площадь непосредственного обмена между клеткой и внешней средой, и это также может способствовать снижению уровня активности процессов ионного транспорта. Особенностью ультраструктуры хлоридных клеток жабр рыб из всех кислотных озер является набухание митохондрий, сопровождаемое редукцией крист и просветлением матрикса, что связывается со снижением энергетического потенциала клетки, необходимого для транспорта ионов против градиента концентрации.

Существенные различия выявляются в ультраструктуре хлоридных клеток рыб, обитающих в светловодных (Мотыкино, Дорожив) и темноводных (Дубровском, Утешково) кислотных озерах. Многочисленные лизосомоподобные структуры с электронно-плотным содержанием в хлоридных клетках окуней из темноводных озер обнаруживают сходство с включениями в эти клетки таких металлов, как алюминий и железо [14, 17, 23]. Экспериментально доказано, что функциональная активность данных клеток снижена, они дегенерируют быстрее из-за разрушения лизосомоподобных структур и поступления в результате этого в цитоплазму специфических энзимов [23]. Учитывая высокий процент содержания клеток с электронно-плотными включениями в жаберном эпителии рыб из темноводных кислотных озер, можно предположить, что суммарная транспортная активность его будет ниже, чем у рыб из нейтральных или светловодных кислотных озер, где такие клетки отсутствуют.

Мы предполагаем, что компенсаторные механизмы, поддерживающие в организме рыб уровень содержания ионов, необходимый для выживания в кислотных озерах, обеспечиваются за счет тканевых и клеточных адаптивных реакций. Увеличение общего числа хлоридных клеток и постоянная замена дегенерирующих или аномальных клеток молодыми формами может рассматриваться как результат усиления пролиферативных процессов в эпителиальной ткани.

В этой ситуации снижение функциональной активности ионотранспортирующих клеток может быть сбалансировано за счет суммарной работы множества ионоцитов в обоих отделах жаберного эпителия. Клеточные преобразования, из которых наиболее значимо развитие тубулярного ретикулума и митохондрий, также могут вносить определенный вклад в осуществление адаптационных процессов. Определенную позитивную роль играет и усиленная секреция слизи, которая, концентрируя катионы на апикальной поверхности хлоридных клеток, способствует активации ионного обмена между внутренней и внешней средой.

Результаты настоящих полевых исследований показывают существенные различия морфологических характеристик жабр окуня из нейтрального и кислых озер. Для последних характерны гипертрофия жаберных лепестков и эпителия жабр, усиление секреции слизи, гипертрофия эпителиальных клеток всех типов, гиперплазия слизистых и хлоридных клеток, насыщение эпителия респираторных ламелл хлоридными клетками. Различия в ультраструктуре жаберного эпителия рыб из светловодных и темноводных кислых озер заключаются в присутствии в хлоридных и респираторных клетках последних электронно-плотных включений, возможно, представляющих преципитаты металлов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградов Г. А. Некоторые аспекты адаптации водных животных с различными типами осморегуляции к понижению pH внешней среды // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
2. Виноградов Г. А., Гдовский П. А., Матей В. Е. Закисление водоемов и его влияние на метаболизм у пресноводных животных // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
3. Матей В. Е. Сравнительный анализ ультраструктуры жаберного эпителия окуня из водоемов с различным ионным составом // Цитология. 1984. Т. 26, № 7.
4. Матей В. Е. Изменения ультраструктуры жаберного эпителия окуня при действии дистиллированной воды // Цитология. 1987. Т. 29, № 4.
5. Матей В. Е. Ультраструктура жаберного эпителия ручьевой форели в норме и при закислении воды // Цитология. 1987. Т. 29, № 10.
6. Матей В. Е. Функциональная морфология жаберного эпителия пресноводных костистых рыб // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. 1990.
7. Матей В. Е., Харазова А. Д. Влияние закисления внешней среды на пролиферативные процессы в жаберном эпителии окуня // Цитология. 1993. Т. 35, № 5.
8. Chevalier G., Gauthier L., Moreau G. Histopathological and electron microscopic studies of gills of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, from acidified lakes // Canad. J. Zool. 1985. Vol. 63, N 9.
9. Daye P. G., Garcide E. T. Histopathological changes in surficial tissues of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), exposed to acute and chronic levels of pH // Canad. J. Zool. 1976. Vol. 54, N 12.
10. Evans D. H. The fish gill: site of action and model for toxic effects of environmental pollutants // Environ. Health Perspect. 1987. Vol. 71.

11. **Fromm P. O.** A review of some physiological and toxicological responses of fresh-water fish to acid stress // *Environ. Biol. Fish.* 1980. Vol. 5, N 1.
12. **Haines T. A.** Acidic precipitation and its consequences for aquatic ecosystems // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1981. Vol. 110, N 6.
13. **Hughes G. M.** General anatomy of the gills // *Fish. physiol.* 1984. Vol. 10A.
14. **Jagoe C. H.** A histological and ultrastructural study of the effects of low pH and aluminum upon the gills of the *Atlantic salmon* // *Thes. Reg. Degree of Doct. Phil.* University of Maine. Maine, 1988.
15. **Jagoe C. H., Haines T. A.** Alterations in gill epithelial morphology of yearling Sunapee trout exposed to acute acid stress // *Trans. Amer. Fish. Soc.* 1983. Vol. 112.
16. **Jagoe C. H., Haines T. A.** Morphometric effects of low pH and limed water on the gills of *Atlantic salmon* (*Salmo salar*) // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990. Vol. 47, N 12.
17. **Karlsson-Norrgren L., Dickson W., Ljungberg O., Runn P.** Acid water and aluminium exposure: gill lesions and aluminium accumulation in farmed brown trout, *Salmo trutta* L. // *J. Fish Diseases.* 1986. N 9.
18. **Lacroix G. L., Townsend D. R.** Responses of juvenile *Atlantic salmon* (*Salmo salar*) to episodic increase in acidity of Nova Scotia rivers // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987. Vol. 44, N 8.
19. **Leino R. L., McCormic J. H., Jensen K. M.** Multiple effects of acid and aluminium on brood stock and progeny of fathead minnows with emphasis on histopathology // *Canad. J. Zool.* 1990. Vol. 68, N 2.
20. **Marshall W. S.** On the involvement of mucous secretion in teleost osmoregulation // *Canad. J. Zool.* 1978. Vol. 56, N 5.
21. **McDonald D. G.** The interaction of environmental calcium and low pH on the physiology of the rainbow trout *Salmo gairdneri*. 1. Branchial and renal net ion and H⁺ fluxes // *J. Exp. Biol.* 1983. Vol. 102.
22. **Perry S. F., Wood C. M.** Kinetic of branchial calcium uptake in the rainbow trout: Effects of acclimation to various external calcium levels // *J. Exp. Biol.* 1985. Vol. 116.
23. **Youson J., Neville C.** Deposition of aluminium on the gill epithelium of rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.) subjected to sublethal concentration of the metal // *Canad. J. Zool.* 1987. Vol. 65, N 6.

Л. В. Балабанова, Т. Б. Лапирова

ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОКУНЯ ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Определены индексы селезенки и печени, бактериостатическая активность сыворотки крови (БАСК) и ультраструктура иммунокомпетентных клеток почек и селезенки окуней из озер различной степени закисления. У окуня из кислых озер достоверно снижаются относительные массы печени и селезенки, БАСК, число иммунореактивных особей, наблюдается изменение тонкого строения некоторых органелл иммунокомпетентных клеток.

Закисление поверхностных вод в результате воздействия кислотных атмосферных осадков изменяет структуру сообществ водных экосистем, включая конечное звено трофической цепи – рыб. Снижение уровня pH в реках и озерах подавляет у рыб интенсивность процессов дыхания, нарушает водно-солевой обмен и кислотно-щелочное равновесие. Причиной может быть как непосредственное воздействие низких pH, так и усиление токсического влияния некоторых других соединений. Это приводит к обеднению ихтиофауны, элиминации большинства видов рыб, в первую очередь ценных [14].

Ацидные водоемы населены в основном окунем и щукой. Физиолого-биохимические изменения, происходящие в организме этих рыб (в отличие от лососевых) под воздействием закисления, практически не исследованы [13]. Кроме того, в настоящее время отсутствуют какие-либо данные, характеризующие сдвиги в иммунной системе рыб при кислотном стрессе. В связи с этим целью настоящей работы было изучение состояния иммунной системы окуня из озер с разным уровнем pH воды. В задачи исследования входило определение индексов селезенки и печени, БАСК и ультраструктуры иммунокомпетентных клеток почек и селезенки.

Работа была проведена на 3 озерах Дарвинского заповедника: нейтральном Хотавец, ацидном светловодном Мотыкино и ацидном гумифицированном Дубровском. Подробные характеристики озер даны в настоящем сборнике. Для исследования был взят окунь. Размерно-массовые показатели исследуемых рыб существенно не различались: их средняя масса и длина были равны в оз. Хотавец 73 г и 14.9 см, в Дубровском – 30 г и 13.9 см, в Мотыкино – 69 г и 20.4 см соответственно. В качестве контрольных взяты окуни Рыбинского водохранилища.

Индекс органа рассчитывали по общепринятому методу как отношение массы данного органа к общей массе тела, выраженное в процентах. По этому показателю можно судить о нормальном

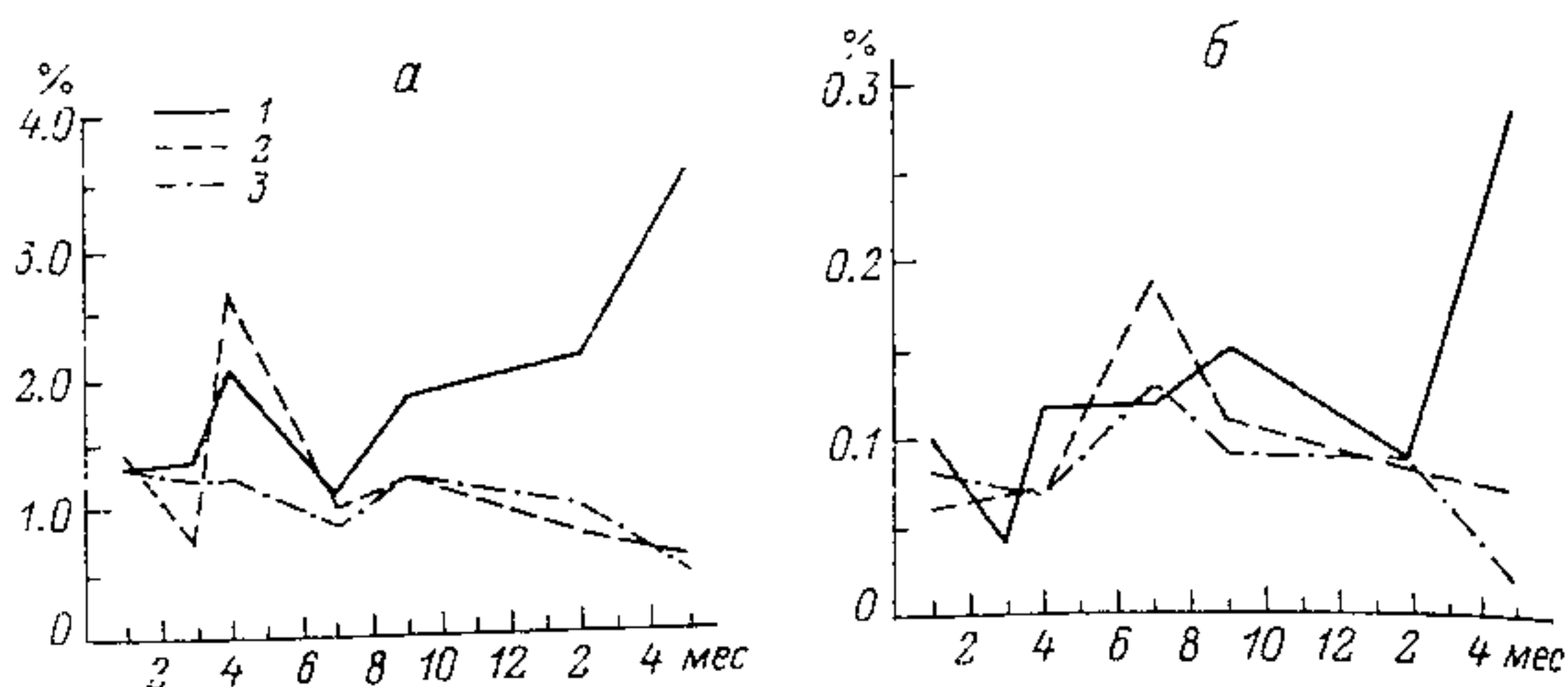


Рис. 1. Динамика изменения индексов печени (а) и селезенки (б) окуней в январе–мае 1991 г.

Озера: 1 – Хотавец, 2 – Дубровское, 3 – Мотыкино.

развитии органа, гипертрофии или, наоборот, инволюции, вызванных какими-либо воздействиями. Например, имеются данные, что при достаточно сильной зараженности гельминтами у карпа отмечается достоверное снижение индексов селезенки [4]. Материал для определения индексов отбирали в январе, марте, апреле, июле и сентябре 1990 г., а также в феврале и мае 1991 г. Всего было отобрано 219 рыб (в оз. Хотавец – 59, в Дубровском – 89, в Мотыкино – 71). Проведена статистическая обработка всех данных, достоверность различий устанавливали по критерию Стьюдента при $p < 0.05$.

Для характеристики гуморального звена иммунитета исследовали бактериостатическую активность сыворотки крови. Этот показатель характеризует один из действенных факторов естественной резистентности организма. Для его определения использовали нефелометрический метод [11] в модификации Мукрякова [7]. Принцип метода заключается в измерении прироста тест-бактерий в пробе после инкубирования их с сывороткой по сравнению с приростом в

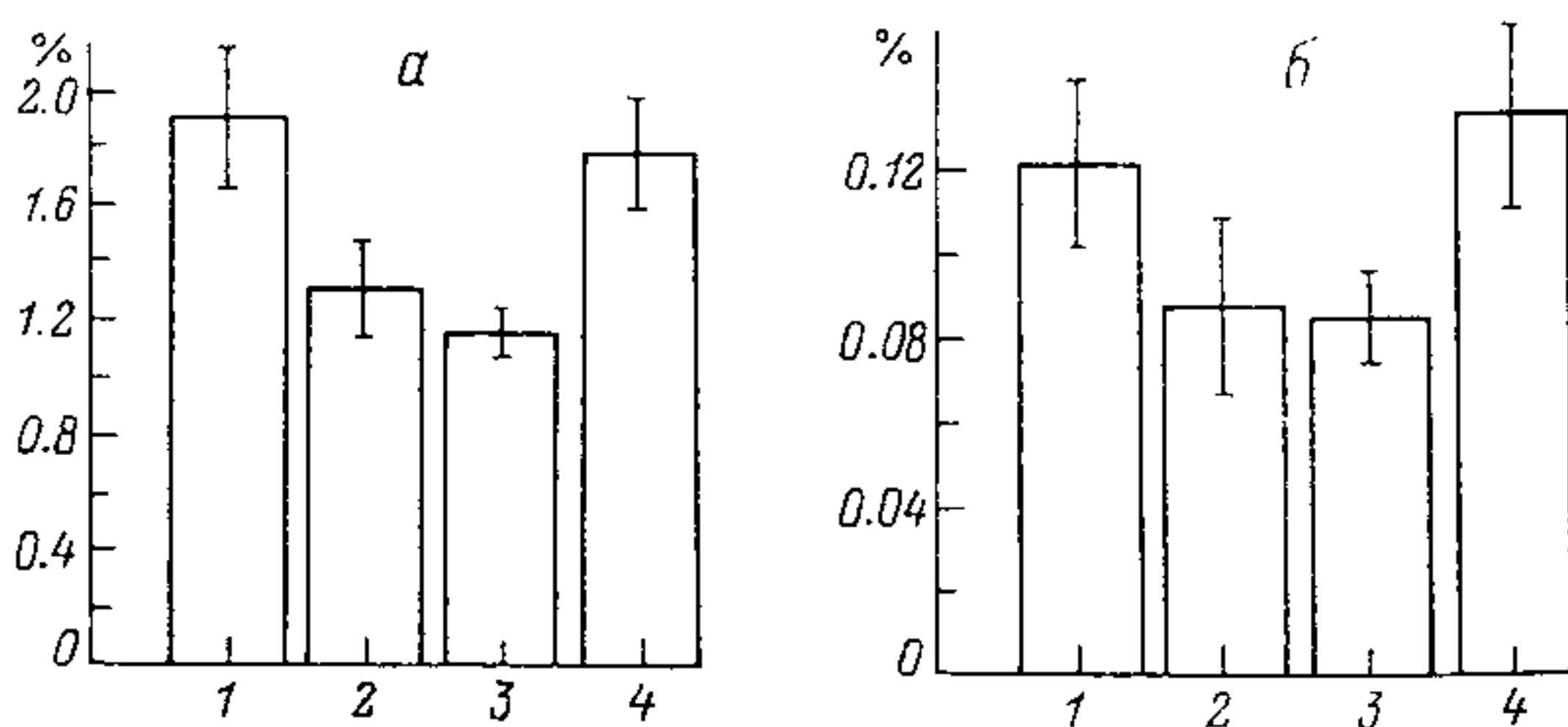


Рис. 2. Значения средних за сезон наблюдений индексов печени (а) и селезенки (б).

По оси абсцисс – озера: 1 – Хотавец, 2 – Дубровское, 3 – Мотыкино, 4 – контроль.

Показатели БАСК окуней из озер Дарвинского заповедника
и контрольных рыб

Озеро	Число экземпля- ров	Средние значения БАСК, %	Число ИМР особей, %
Хотавец	8	17	50
Дубровское	15	24	47
Мотыкино	11	18	50
Контроль	20	55	88

контроле, где вместо сыворотки берется равный объем физиологического раствора. Оптическую плотность бактериальной взвеси определяли на ФЭКе, микробные клетки получали из суточной культуры *Aeromonas hydrophila*. Фиксацию и последующую обработку материала для электронно-микроскопического исследования иммунокомпетентных клеток селезенки и почек окуня проводили по методике, описанной нами ранее [3]. Кусочки селезенки и головного отдела почек фиксировали 2.5 %-ным раствором глutarальдегида на 0.1 М каодилатном буфере с pH 7.2 в течение 1.5–2 ч, затем 1 %-ным раствором OsO_4 на том же буфере с добавлением танина в течение 1 ч и промывали буфером с добавлением сахарозы. Материал дегидрировали в восходящем ряду спиртов и ацетона, заливали в аралдит. Ультратонкие срезы (50–60 нм) контрастировали 4 %-ным водным раствором уранилацетата и окрашивали цитратом свинца, просматривали в ЭМ JEM-100 C при ускоряющем напряжении 80 кВ.

В течение всего срока наблюдений значения индексов селезенки и печени варьировали в широком диапазоне (рис. 1). Это, вероятно, связано с изменениями физиологического состояния рыб под действием факторов окружающей среды и жизненного цикла. Как правило, индексы органов у рыб из нейтрального озера были выше. При анализе средних значений индексов выявлено отсутствие различий между показателями рыб из оз. Хотавец и контрольными (рис. 2): по селезенке 0.12 и 0.13, по печени 1.89 и 1.76 соответственно. Окунь из озер Дубровского и Мотыкино имели достоверно более низкие уровни этих показателей: по селезенке 0.090 и 0.091, по печени 1.29 и 1.14 соответственно. Таким образом, значения индексов внутренних органов отражают степень кислотного воздействия на рыб.

Сыворотка для определения бактериостатической активности была получена в апреле 1990 г. Средние значения БАСК по озерам различались мало, но были значительно ниже контрольных. Число иммунореактивных (ИМР) особей, т. е. рыб, сыворотка которых обладает бактериостатической активностью, во всех озерах было почти одинаково и достоверно ниже средних контрольных значений (см. таблицу). Эти данные хорошо согласуются с ранее опубликованными о снижении или полном отсутствии БАСК у карпов, содержащихся в кислой среде [8].



Рис. 3. Ультраструктура малых лимфоцитов и плазматических клеток окуня.
 а, б — малые лимфоциты окуня из оз. Хотавец; в — плазматическая клетка оку-
 ня из водохранилища; г — то же, из оз. Дубровского; д — плазмобласт окуня из
 оз. Мотыкино; я — ядро, м — митохондрия, р — рибосома, гр — гранулярный рети-
 кулум, л — лизосома. Увеличение: а, б, д — $\times 8300$; в, г — $\times 10000$.



Рис. 4. Ультраструктура макрофагов и нейтрофилов окуня.

а — макрофаг окуня из водохранилища; б — то же, из оз. Дубровского; в — нейтрофил окуня из водохранилища; г — то же, из оз. Дубровского; ф — фагосома, сг — специфические гранулы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Увеличение: а — $\times 6600$; б, в, г — $\times 8300$.

В марте и июле были отобраны пробы для изучения ультраструктуры иммунокомпетентных клеток — лимфоцитов, плазматических клеток, макрофагов и гранулоцитов. Лимфоциты всех окуней имеют типичное строение: большую часть клетки занимает ядро, содержащее немалое количество конденсированного хроматина, в узком ободке цитоплазмы есть свободные рибосомы, несколько крупных митохондрий и отдельные лизосомы. У окуней, выловленных в озерах, малые лимфоциты в основном не отличались по своему тонкому

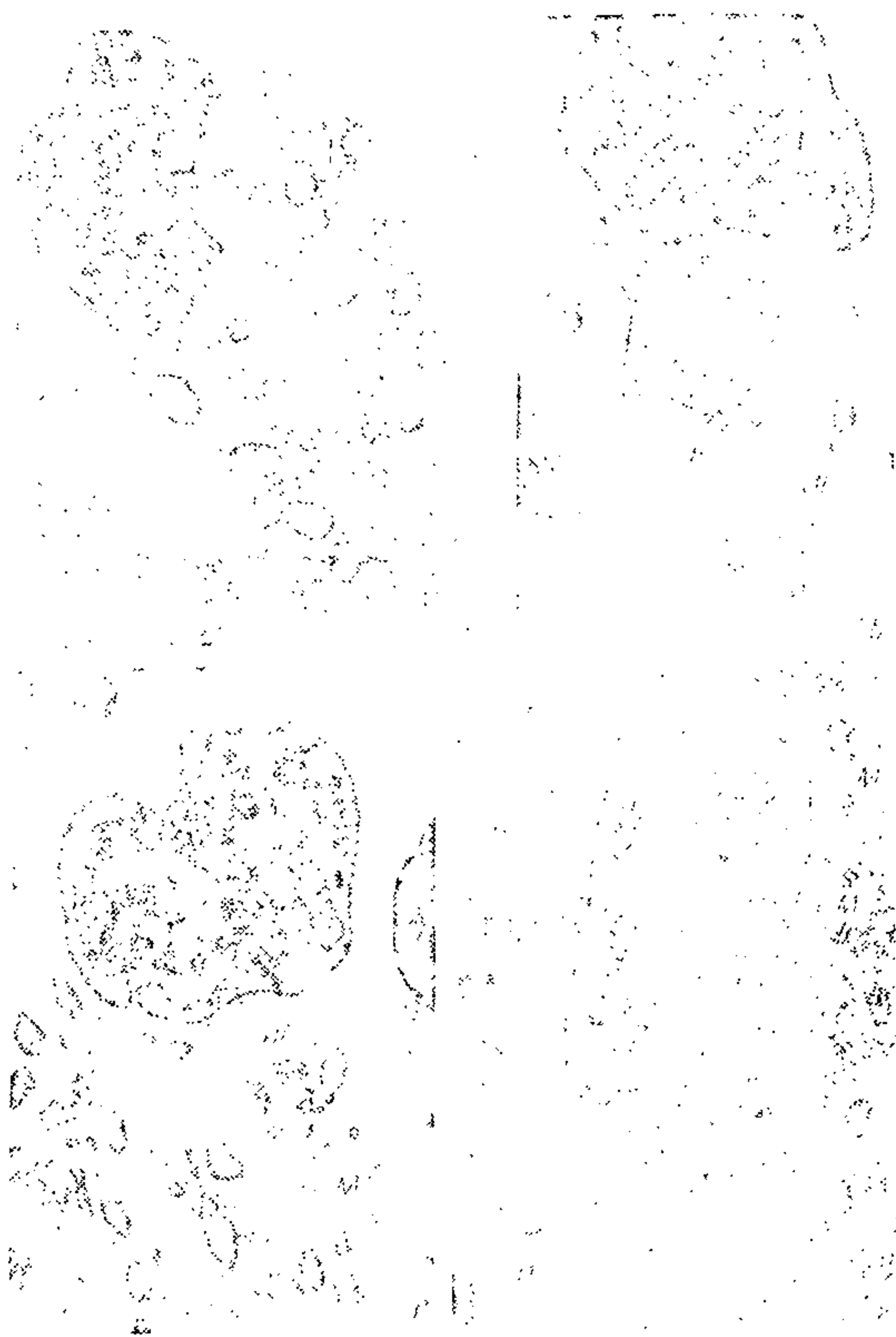


Рис. 5. Ультраструктура эозинофилов окуня.

а — эозинофил окуня из водохранилища; б — то же, из оз. Хотавец; в — то же, из оз. Мотыкино; г — то же, из оз. Дубровского; иг — измененная гранула. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3 и 4. Увеличение: а — $\times 5000$; б, в, г — $\times 8300$.

строению от таковых окуней из водохранилища, только в некоторых клетках рыб из озер наблюдалось набухание и разрушение митохондрий (рис. 3, а, б).

Для плазматических клеток характерно наличие хорошо развитого гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР), занимаю-

щего почти всю цитоплазму. Кроме ГЭР, в цитоплазме этих клеток содержатся свободные рибосомы и митохондрии. Последние окружены наружной и внутренней мембранами, внутренняя образует кристы. В июле у некоторых плазматических клеток окуней из оз. Хота и Дубровского наблюдались набухшие митохондрии, увеличенные в размерах; внутренняя структура их частично была деградирована, мембраны крист как бы были растворены среди просветленного матрикса (рис. 3, г). Особенно сильно эти явления выражены в незрелых плазматических клетках типа плазмобластов у окуней, выловленных в кислых озерах (рис. 3, д).

Макрофаги — наиболее крупные клетки из всех изученных, в цитоплазме их содержится, кроме обычных органелл, фагоцитированный материал, часто целые клетки. В цитоплазме окуней из оз. Мотыкино и Дубровского встречались митохондрии с деградированной внутренней структурой (рис. 4, а, б).

При электронно-микроскопическом исследовании у окуня были ясно различимы 2 типа гранулоцитов, по аналогии с млекопитающими они отнесены к нейтрофилам и эозинофилам. Для нейтрофилов окуней характерны удлиненные равномерно-полосатые гранулы в цитоплазме (рис. 4, в, г). Эти клетки у окуней из всех водоемов имели сходное тонкое строение. Эозинофилы окуней — клетки, в цитоплазме которых множество округлых однородных по структуре электронно-плотных гранул (рис. 5, а). У окуней из всех 3 озер Дарвинского заповедника (в отличие от таковых из водохранилища) некоторые гранулы эозинофилов становятся деструктурированными — они увеличиваются в размерах, содержимое их становится рыхлым, а некоторые гранулы полностью опустошаются (рис. 5, б–г).

Нами отмечены заметные изменения ультраструктуры органелл ряда иммунокомпетентных клеток у рыб, выловленных в озерах Дарвинского заповедника. Наблюдалось набухание митохондрий, разрушение крист, просветление матрикса, образование вакуолей в плазматических клетках, что является результатом истощения интенсивно функционирующих структур клетки. Как было отмечено рядом авторов [6, 9, 10, 12], измененное состояние митохондрий может служить чувствительным показателем состояния клетки, так как между структурой и функциями митохондрий существует тесная взаимосвязь, и при разрушении их мембран снижается количество синтезируемой АТФ [5].

Деструкция гранул в эозинофилах карпа наблюдалась нами ранее [3] как неспецифическая реакция при иммунизации и при содержании рыб в неблагоприятных условиях, а именно, в декальцинированной среде или при повышенном содержании ионов аммония [1, 2]. Возможно, воздействие закисленной воды на окуней является для гранулоцитов стимулирующим фактором, способствующим использованию находящихся в гранулах ферментов в фагоцитозе разрушаю-

щихся клеток. По-видимому, этот процесс более интенсивен у окуней из озер, чем у контрольных рыб.

Таким образом, относительная масса печени и селезенки окуней оз. Хотавец не отличается от контрольных. Эти показатели у окуней из кислотных озер (Дубровского и Мотыкино) достоверно ниже, чем у рыб из водохранилища. У окуней из озер наблюдается угнетение гуморального звена иммунитета, что проявляется в более низких значениях БАСК и снижении числа иммунореактивных особей по сравнению с контролем. У рыб из озер, особенно кислотных, наблюдаются изменения тонкого строения некоторых органелл (митохондрий лимфоцитов и плазматических клеток и специфических гранул эозинофилов) по сравнению с контролем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Балабанова Л. В. Изменения гранулоцитов карпа под влиянием аммонийного загрязнения // V Всесоюз. конф. по водной токсикологии: Тез. докл. М., 1988.
2. Балабанова Л. В. Морфофункциональные изменения гранулоцитов карпа в бескальциевой среде // VII Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Ярославль, 1989.
3. Балабанова Л. В., Заботкина Е. А. Ультраструктура клеток иммунной системы карпов *Cyprinus carpio* в норме и при иммунизации // Цитология. 1988. Т. 30, № 6.
4. Головина Н. А., Тромбинский И. Д. Гематология прудовых рыб. Кишинев, 1989.
5. Козырева Е. В., Митюшин В. М. О взаимосвязи ультраструктуры и функционального состояния митохондрий печени крыс // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М., 1971.
6. Кондрашова М. Н. Градации метаболического состояния митохондрий и реактивность ткани // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М., 1971.
7. Микряков В. Р. Закономерности функционирования иммунной системы пресноводных рыб: Дис. ... докт. биол. наук. Борок, 1984.
8. Микряков В. Р., Виноградов Г. А., Клерман А. К., Силкина Н. И., Силкин Н. Ф. Влияние низких значений pH и углекислого газа на иммунофизиологическое состояние рыб // Физиологические и биохимические аспекты токсикологии пресноводных животных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1984. С. 112–134. Деп. в ВИНТИ 26.03.1984, № 1637–84.
9. Митин К. С. Структура митохондрий в норме и патологии // Митохондрии. Биохимия и морфология. М., 1967.
10. Мопанский В. Д., Комиссарчик Я. Ю., Винниченко Л. Н., Мосевич Т. Н., Дунаева С. Е. О различных изменениях ультраструктуры митохондрий в связи с функциональными особенностями клетки // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М., 1971.
11. Смирнова О. В., Кузьмина Т. А. Определение бактерицидной активности сыворотки крови методом нефелометрии // Журн. микробиол., эпидемиол. и иммунобиол. 1966. № 4.
12. Струков А. И., Митин К. С. Митохондрии гипертрофированного сердца человека // Митохондрии. Структура и функции в норме и патологии. М., 1971.
13. Fromm P. O. A review of some physiological and toxicological responses of freshwater fish to acid stress // Env. Biol. Fish. 1980. Vol. 5, N 1.
14. Haines T. A. Acidic precipitation and its consequences for aquatic ecosystems. A review // Trans. Amer. Soc. 1981. Vol. 110, N 6.

Г. А. Виноградов, В. Е. Матей, В. Т. Комов, В. А. Непомнящих,
В. Б. Тагунов, Б. А. Флеров, Т. А. Хеминг, М. Д. Хенри

МИНЕРАЛЬНЫЙ ОБМЕН, УЛЬТРАСТРУКТУРА ЖАБР
И ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ ОКУНЯ
PERCA FLUVIATILIS (PERCIDAE) В СВЯЗИ
С ПРОБЛЕМОЙ ЗАКИСЛЕНИЯ ВОДОЕМОВ

Установлено, что концентрации алюминия 0.25–0.50 мг/л не влияют на выживаемость мальков окуня при 10-суточном тесте. Снижение pH воды от 6.7 до 5.5 приводит к значительному изменению их пищевого поведения. Добавление алюминия в воду (0.3–0.5 мг/л) нарушает обмен кальция между организмом и средой. Снижение величины pH и увеличение концентрации алюминия в воде вызывают гипертрофию и гиперплазию хлоридных и слизистых клеток.

Защеление рек и озер, вызванное загрязнением атмосферных осадков, сопровождается повышением концентрации алюминия, содержание которого в водоемах с низкими значениями pH достигает 0.15–0.60 мг/л. Многочисленные исследования последствий кислотного загрязнения свидетельствуют о высокой токсичности для рыб ионов алюминия. Окунь *Perca fluviatilis* L. – типичный представитель фауны защеленных водоемов, отличается от абсолютного большинства других видов костистых рыб исключительной устойчивостью к снижению уровня pH воды. Это позволяет проводить на нем исследования при величинах pH, которые для других видов рыб находятся за пределами нормальных реакций.

В задачу настоящей работы входило изучение действия природных концентраций алюминия на выживаемость, пищевое поведение, ионный обмен и ультраструктуру жабр молоди окуня при величинах pH воды, свойственных защеленым водоемам.

Икру окуня, собранную в период нереста в Рыбинском водохранилище, помещали в садки с природной водой средней минерализации (Ca^{2+} – 29.7 мг/л, Mg^{2+} – 7.0 мг/л), где при температуре 15–17°C происходил выклев и развитие личинок. Тридцатисуточных мальков по 40–50 шт. помещали в аквариумы с проточной низкоминерализованной водой, содержащей Ca^{2+} (0.8–1.4 мг/л), Mg^{2+} (0.4–0.8 мг/л), K^{+} (3.7–4.0 мг/л) и Na^{+} (4.8–5.2 мг/л). Температура в аквариумах составляла $(12.5 \pm 0.5)^{\circ}\text{C}$, pH – 6.7 ± 0.2 . Низкоминерализованную воду получали автоматическим смешиванием в определенной пропорции водопроводной воды с дистиллированной и добавлением NaCl и KCl. Через сутки после акклимации рыб к лабораторным условиям в проточную воду, поступающую в опытные аквариумы, при помощи модифицированного устройства конструкции Виноградова [1] автоматизи-

чески добавляли необходимое количество H_2SO_4 и $AlCl_3$. Величины pH и концентрации алюминия в аквариумах имели на протяжении опыта следующие значения: аквариум № 1 – pH 6.7 ± 0.2 , без добавления $AlCl_3$; № 2 – pH 5.5 ± 0.3 , без добавления $AlCl_3$; № 3–6 – pH 5.5 ± 0.3 , концентрации алюминия соответственно были 0.12, 0.25, 0.37, 0.50 мг/л. В опытах использовали аквариумы объемом 25 л, скорость потока воды в каждом составляла 3.5 л/ч.

Пищевое поведение изучали на 3-, 6- и 10-е сутки эксперимента. Для этого из каждого аквариума отбирали случайным образом 10 рыб и помещали их, каждую отдельно, в стаканы по 50 мл воды из соответствующего аквариума (диаметр стаканов 5 см, высота столба воды – 2 см). После 10-минутной адаптации к условиям опыта в стаканы добавляли 1 мл воды с 50–100 свежееотродившимися из яиц рачками *Artemia salina*. В течение 2 мин отмечали число особей, отловленных рыбами. По окончании эксперимента рыб возвращали в аквариумы. Различия в количестве рачков, захваченных рыбами из разных аквариумов, оценивали по ранговому критерию Манна–Уитни. Для каждого аквариума определяли также среднее число пойманных рачков, приходящееся на одну рыбу. Результаты считались статистически значимыми, если ошибка разности сравниваемых показателей не превышала 0.05.

Исследование ионного обмена проводили методом, описанным ранее [3]. При определении кальциевого баланса у рыб из 3–6-го вариантов опыта с разными концентрациями $CaCl_2$ к исследуемым растворам добавлялся $AlCl_3$ до концентраций алюминия, равных таковым в аквариумах соответствующего варианта.

Ультратонкую организацию жабр изучали у рыб из 3-, 4- и 6-го вариантов опыта через 30 мин и 10 сут после начала эксперимента. Одновременно фиксировали жабры не менее 5 рыб.

Материал для электронно-микроскопических исследований – средние участки 2- и 3-й жаберных дуг с правой и левой сторон головы рыбы – фиксировали в 2.5 %-ном растворе глутарового альдегида на 0.1 М какодилатном буфере, затем 1 %-ным раствором OsO_4 , дегидрировали в растворах этанола повышающейся концентрации и абсолютном ацетоне. Затем часть материала, предназначенного для исследования в трансмиссионном микроскопе (ТМ), заключали в аралдит. Ультратонкие срезы после контрастирования 5 %-ным водным раствором уранил-ацетата и окрашивания цитратом свинца просматривали под микроскопом JEM-100 С при ускоряющем напряжении 80 кВ. Для изучения жабр в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) пробы после фиксации и дегидратации проводили через критическую точку в сжиженном CO_2 , напыляли золотом и просматривали под микроскопом JSM-25 S при ускоряющем напряжении 15 кВ.

На 3-и сутки экспозиции рыбы из контрольного аквариума № 1 захватывали больше рачков, чем рыбы из остальных аквариумов. Однако этот результат оказался статистически незначимым из-за

Рис. 1. Действие pH и алюминия на выживаемость и пищевое поведение рыб через 3(а), 6(б) и 10(в) сут экспозиции.

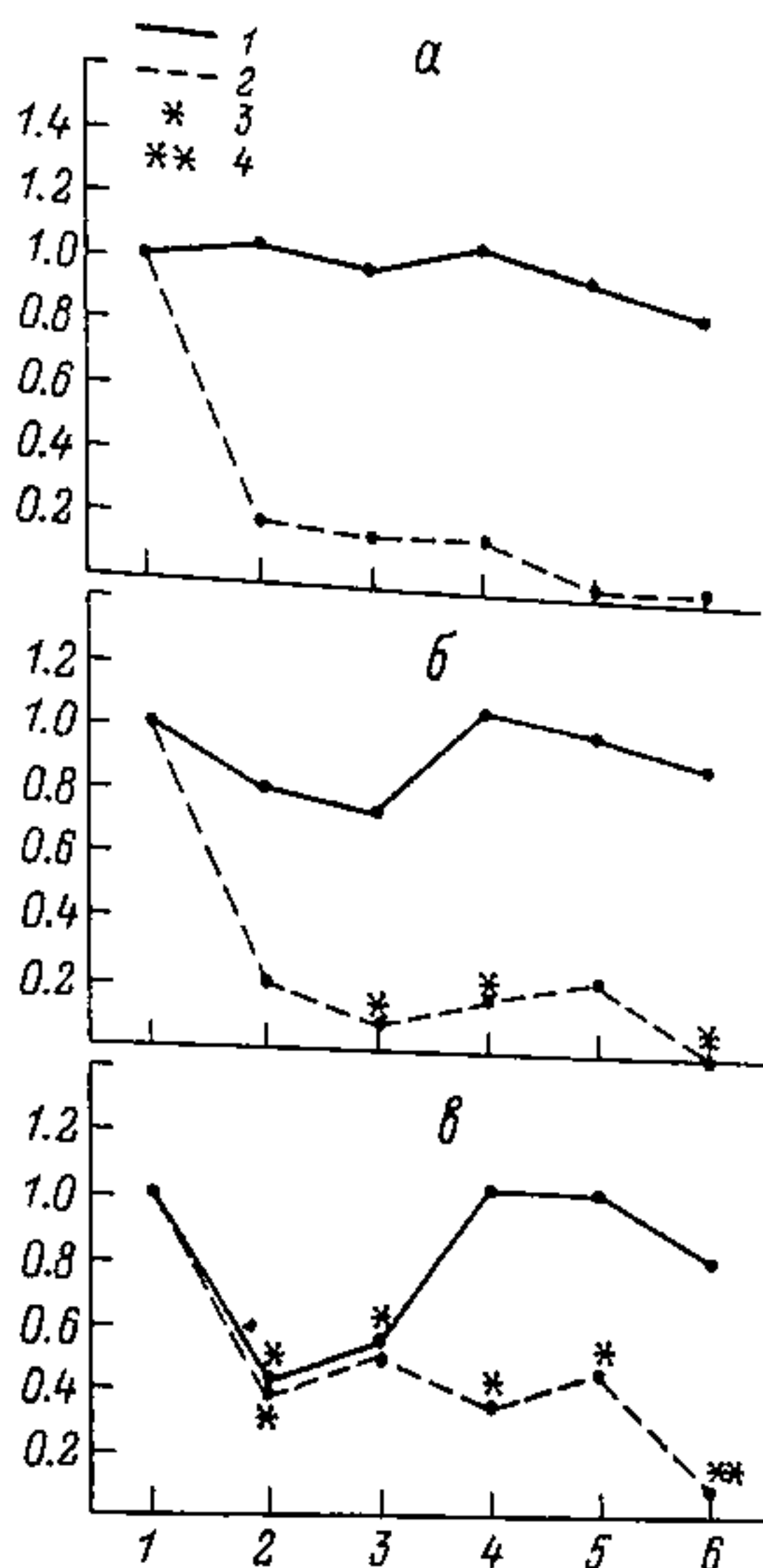
1 — выживаемость рыб; 2 — среднее число рачков, пойманных рыбами; 3 — различия достоверны относительно варианта 1 ($p < 0.05$); 4 — различия достоверны относительно вариантов 1 и 2. По оси ординат — выживаемость и число пойманных рачков, выраженные в долях по отношению к варианту 1; по оси абсцисс — варианты опыта.

больших различий между отдельными рыбами (рис. 1, а). На 6-е сутки рыбы в 3, 4 и 6-м аквариумах поедали достоверно меньше рачков, чем в 1-м. У всех рыб из аквариума с концентрацией алюминия 0.50 мг/л и у одной рыбы из аквариума с концентрацией 0.12 мг/л наблюдалась потеря рефлекса равновесия. На 10-е сутки выявилось достоверное снижение числа пойманных рачков рыбами из вариантов 2 и 4–6 по сравнению с контролем.

Кроме того, рыбы из аквариума с концентрацией алюминия 0.500 мг/л поедали также меньше рачков, чем рыбы из варианта 2.

Проведенное исследование показало, что в диапазоне величин pH 7.0–5.0 обмен кальция у молоди окуня не зависит от концентрации водородных ионов во внешней среде. При добавлении в среду (0.5 ммоль/л CaCl_2 , pH 5.5–5.8) хлористого алюминия снижается поглощение и увеличивается потеря кальция. В результате нарушается баланс кальция между организмом и средой. Достоверное подавление поглощения кальция из воды отмечается при концентрации Al 0.5 мг/л (рис. 2). Дальнейшее повышение концентрации Al приводит к полному угнетению этой функции и при 1 мг/л Al баланс кальция становится отрицательным.

Через 6 сут экспозиции нарушения в балансе кальция сохранялись. В основе дисбаланса — увеличение в 1.5–2.5 раза потока кальция из организма (см. таблицу). В этой связи следует подчеркнуть, что выход натрия во внешнюю среду у рыб, подвергнутых действию алюминия, снижался. На наш взгляд, уменьшение скорости потери натрия объясняется адаптивным снижением проницаемости жабр



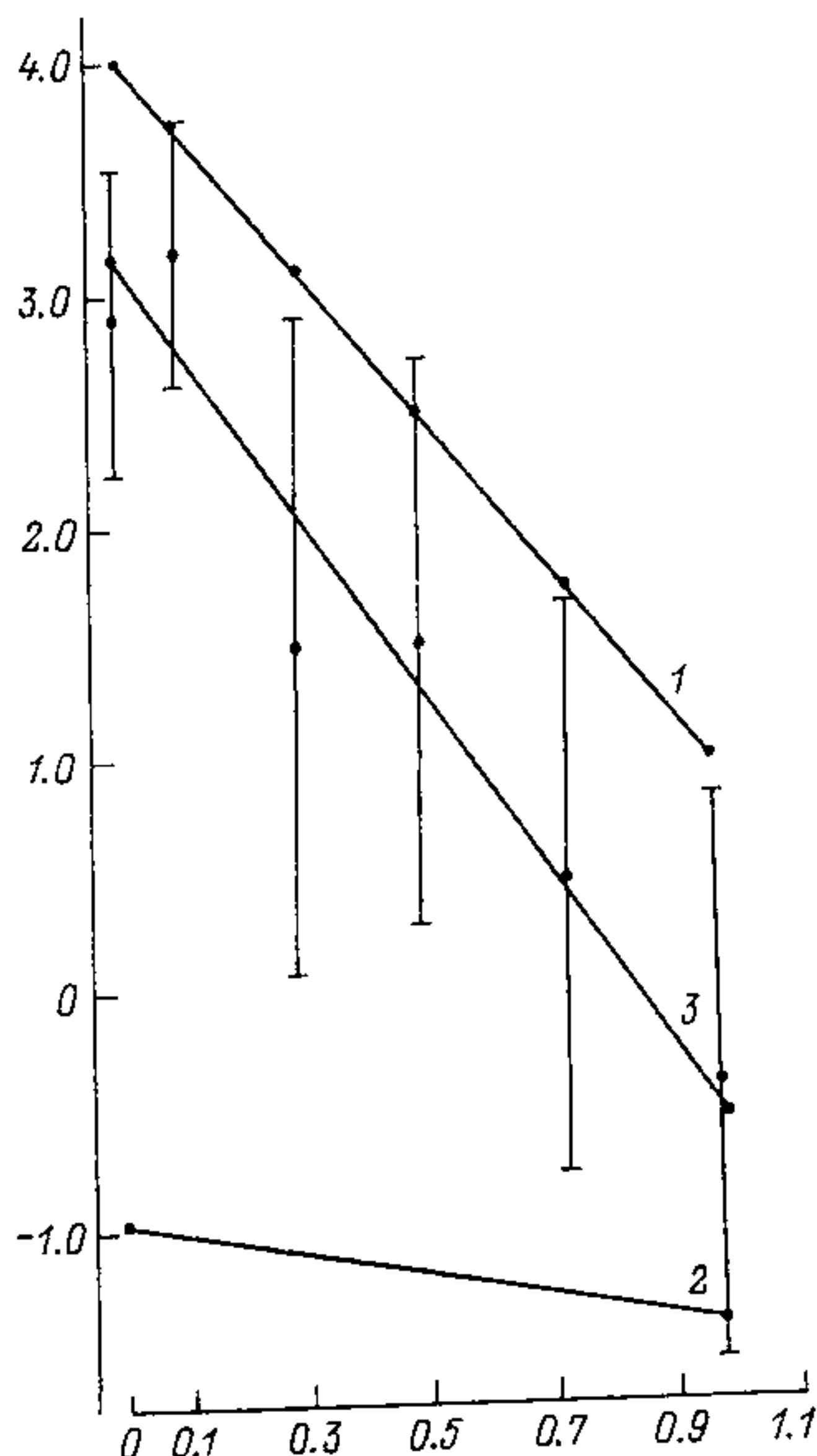


Рис. 2. Влияние алюминия на обмен кальция.

1 — поглощение, 2 — выделение, 3 — результирующий поток. По оси ординат — скорость поглощения и выделения кальция, мкмоль/(г·ч); по оси абсцисс — концентрация алюминия в воде, мг/л.

для натрия в ответ на падение концентрации натрия в плазме крови вследствие частичного ингибирования ионами алюминия поглощения натрия из воды.

Структурная организация жаберного аппарата мальков окуня (рис. 3,а,б; 4,а; 5,а; 6,а,г) типична для костистых рыб [5]. Общая реакция жаберного эпителия на снижение величины рН (вариант 2) на 10-е сутки экспозиции характеризуется пролиферацией хлоридных клеток филамента (рис. 4,б). Гипертрофия клеток и выравнивание поверхности наружных цитоплазматических мембран — типичные

Влияние алюминия на суммарный поток кальция (V_c) в растворах CaCl_2 и потери натрия (V_o) в дистиллированной воде у молоди окуня

Концентрация кальция в среде, мг/л	Вариант 2 (контроль)		Вариант 4 (0.25 мг/л Al)		Вариант 6 (0.50 мг/л Al)	
	V_c , мкмоль/(г·ч) Ca^{2+}	V_o , мкмоль/(г·ч) Na^+	V_c , мкмоль/(г·ч) Ca^{2+}	V_o , мкмоль/(г·ч) Na^+	V_c , мкмоль/(г·ч) Ca^{2+}	V_o , мкмоль/(г·ч) Na^+
0	-0.42 ± 0.06	-2.91 ± 0.56	-0.61 ± 0.06	-2.34 ± 0.17	-1.01 ± 0.06	-2.28 ± 0.04
1	-0.32 ± 0.04	-3.25 ± 0.56	-0.52 ± 0.05	-3.35 ± 0.23	-0.83 ± 0.11	-1.97 ± 0.22
5	-0.13 ± 0.00	-3.30 ± 0.73	-0.11 ± 0.04	-2.38 ± 0.26	-0.47 ± 0.09	-2.41 ± 0.17
10	0.52 ± 0.04	-3.36 ± 0.4	0.04 ± 0.04	-2.32 ± 0.35	-0.14 ± 0.10	-2.17 ± 0.15
25	1.77 ± 0.18	-3.10 ± 0.25	1.41 ± 0.61	—	1.03 ± 0.24	-2.74 ± 0.26

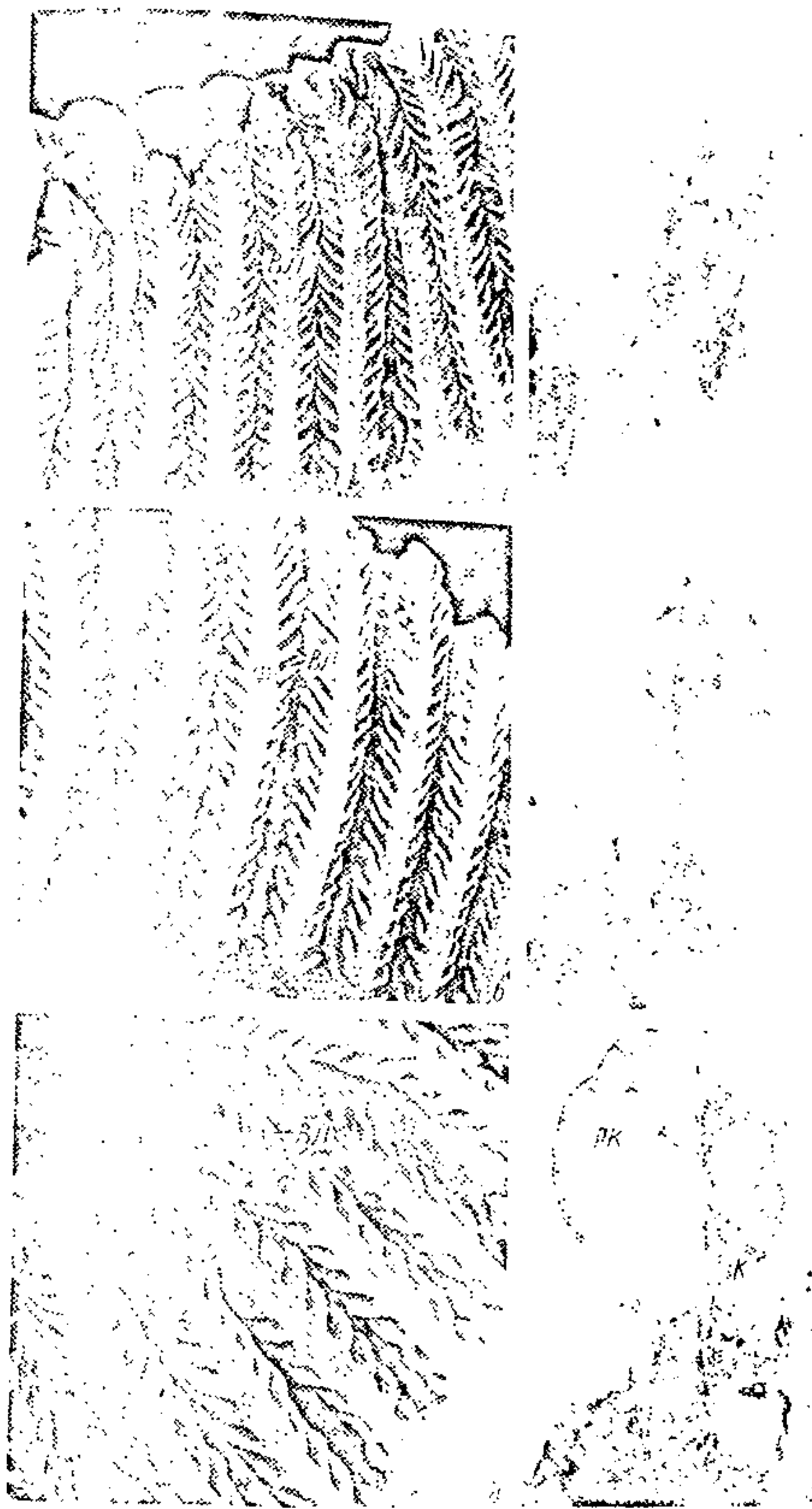


Рис. 3. Ультраструктура жаберных лепестков окуня через 10 сут экспозиции в воде с pH 6.7 (а, б), pH 5.5 (в, г), pH 5.5 + Al 0.5 мг/л (д, е). вл – вторичная ламелла, к – капилляр, рк – респираторная клетка, ф – филамент. Увел.: а, в, д – $\times 100$ (СЭМ); б, г, е – $\times 3300$ (ТЭМ).

признаки кислотного воздействия на клетки, формирующие внешний слой первичного эпителия. У хлоридных клеток эти преобразования вызывают уплощение или незначительное выпячивание апикальной ямки, у респираторных – фрагментацию и уменьшение высоты поверхностных микрогребней (рис. 4,б). Закисление среды приводит

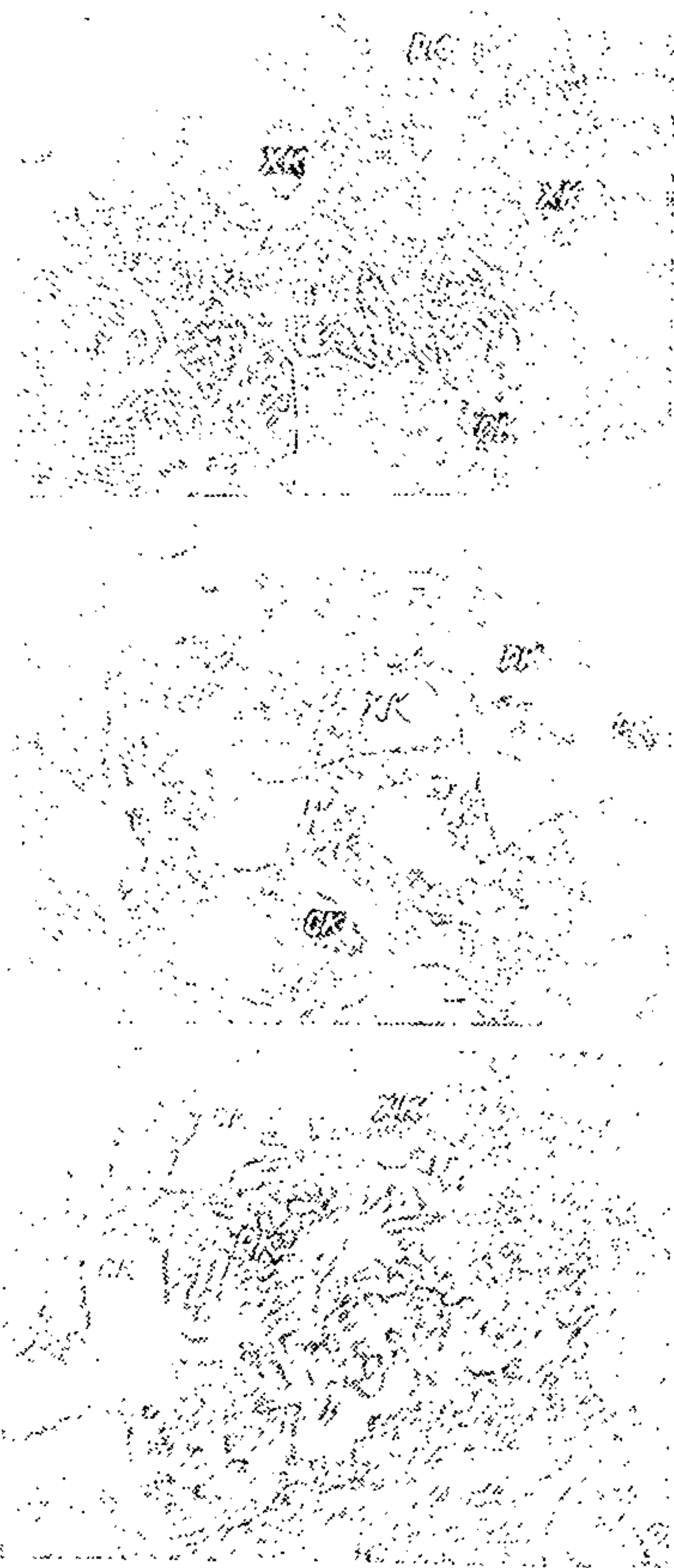


Рис. 4. Поверхности эпителия филамента окуня через 10 сут экспозиции в воде с рН 6.7 (а), рН 5.5 (б), рН 5.5 + Al 0.5 мг/л (в). ск — слизистая клетка, хк — хлоридная клетка. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3. Увел.: а, б, в — $\times 200$ (СЭМ).



Рис. 5. Ультраструктура специализированных (а-в) межклеточных соединений и неспециализированных (г, д) соединений в эпителии филамента окуня через 10 сут экспозиции в воде с рН 6.7 (а, б), рН 5.5 (б), рН 5.5 + Al 0.5 мг/л (в, д). д — десмосома, км — клеточная мембрана, мл — межклеточное пространство, плк — плотный контакт, прк — промежуточный контакт, тс — терминальная сеть. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3 и 4. Увел.: а-д — $\times 3300$ (ТЭМ).

к незначительному набуханию респираторных ламелл (рис. 3,в). Это обусловлено гипертрофией респираторных клеток наружного слоя вторичного эпителия (рис. 3,г), так как размеры недифференцированных клеток и величина лимфоидных пространств не изменяются. Структура апикальных межклеточных соединительных комплексов одинакова для первичного и вторичного отделов эпителия жабр: от контрольной (вариант 1) она отличается лишь большим числом

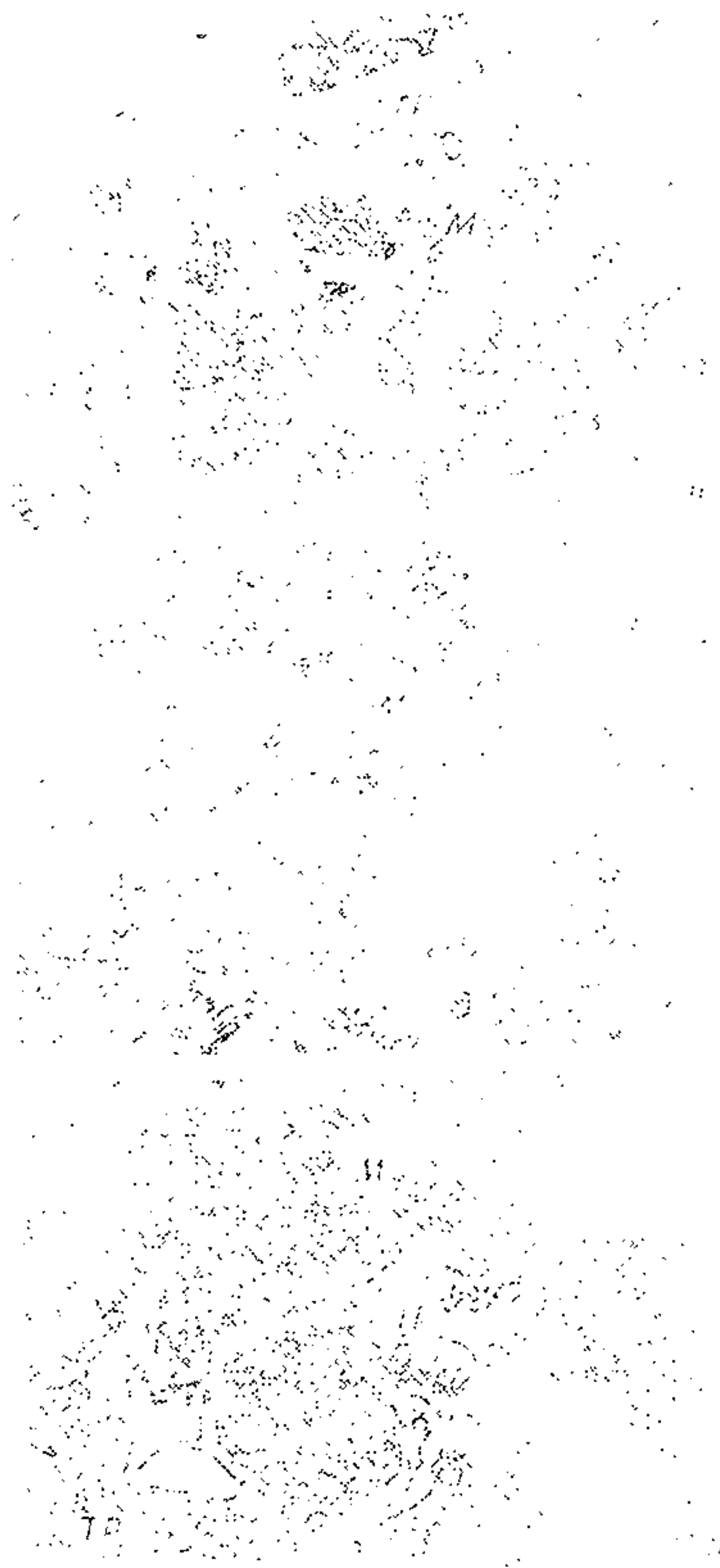


Рис. 6. Ультраструктура перинуклеарной зоны хлоридной клетки в эпителии филамента окуня в контроле (рН 6.7) (а); через 30 мин экспозиции в воде с рН 5.5 + Al 0.25 мг/л (б); через 10 сут с рН 5.5 + Al 0.5 мг/л (в). м — митохондрия, тр — тубулярный ретикулум. Увел. $\times 20000$ (ТЭМ).

десмосом, тонофиламенты которых связаны с хорошо развитой терминальной сетью (рис. 5, а, б).

Действие алюминия в концентрациях 0.25 и 0.50 мг/л вызывает в эпителии жабр развитие однотипных реакций. Основной эффект — увеличение объемов жаберных лепестков, выраженное в большей

степени, чем в кислой среде (рис. 3, д). Набухание филаментов определяется не только гипертрофией хлоридных и респираторных клеток, но и расширением межклеточных пространств в зоне неспециализированных соединений вследствие увеличения в 3–6 раз расстояния между двумя взаимодействующими плазмалеммами контактирующих клеток (рис. 5, д). В то же время в апикальных комплексах, образованных специализированными соединениями, расстояние между наружными цитомембранами контактирующих клеток не изменяется по сравнению с контролем, а в их состав включаются дополнительные десмосомы, связанные с обширной терминальной сетью (рис. 5, в).

Присутствие в воде алюминия приводит к увеличению размеров респираторных ламелл в гораздо большей степени, чем в кислой среде без алюминия и к значительному сокращению расстояния между ламеллами (рис. 3, д). Ширина респираторных ламелл при этом увеличивается до 2.4–2.8 мкм, т. е. почти в 2 раза по сравнению с контролем (вариант 2). Увеличение объемов респираторных ламелл обусловлено гипертрофией респираторных клеток наружного слоя вторичного эпителия и недифференцированных клеток (рис. 3, е). В отличие от эпителия филамента в ламеллярном эпителии не отмечается увеличения межклеточных пространств, лимфоидные пространства, хорошо выраженные у рыб I и II групп, уменьшаются.

Реакция на действие алюминия в закисленной среде более всего выражалась в хлоридных клетках. Первоначально (30 мин) отмечались полиморфизм митохондрий и фрагментация трубочек тубулярного ретикулума (рис. 6, б). Через 10 сут с начала воздействия тубулярная сеть не только полностью восстанавливала свою структуру, но и становилась более обширной (рис. 6, в). Разветвленные тубулы взаимодействовали с расширенными округлыми митохондриями, заполняющими цитоплазму хлоридных клеток (рис. 6, в). Активно функционировали слизистые клетки, выводящие большое число секреторных гранул на поверхность жаберного эпителия (рис. 4, в).

Негативное влияние кислотных осадков на пресноводные экосистемы определяется, по современным представлениям, взаимодействием 3 основных факторов: высокими концентрациями водородных ионов, низким содержанием кальция и токсическими концентрациями алюминия, представленного в ионизированной форме [7].

В настоящей работе была предпринята попытка проанализировать в первую очередь влияние на молодь рыб ионизированной формы алюминия на фоне достаточно низкой, но не экстремальной минерализации воды, при которой популяции окуня в природе существуют в благополучном состоянии. Относительно величины pH 5.5, выбранной в эксперименте, можно с уверенностью сказать, что она находится если и не в пределах оптимума, то во всяком случае близко к этой границе. Достаточно напомнить о жизнеспособных популяциях окуня, обитающего в низкоминерализованных озерах,

значение pH в которых периодически снижается на продолжительное время до 3.6–3.8 [2]. В связи с этим естественно было предположить, что приуроченность окуня к кислым водоемам объясняется высокой устойчивостью не только к низким величинам pH, но и к высоким концентрациям ионов алюминия, поскольку зачастую в природных водах эти 2 показателя взаимосвязаны.

Проведенные исследования позволили сделать вывод о справедливости этого предположения. Оказалось, что смертность мальков при максимально высоких для природных вод концентрациях алюминия (0.37–0.5 мг/л) не превышает естественного отхода в условиях эксперимента. О некоторой исключительности окуня по устойчивости к ионам алюминия свидетельствуют также единичные литературные данные: например, 90 % мальков американского гольца (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) погибает через 5 сут при pH 5.5 и 0.3 мг/л Al [10], 50 % речных угрей (*Anguilla anguilla* L.) – через 15 сут при концентрации алюминия 0.23 мг/л [9]. Этот факт весьма примечателен, поскольку речные угри встречаются в наиболее закисленных водоемах [6].

Несколько неожиданны результаты высокой чувствительности пищевого поведения мальков окуня к снижению величины pH от 6.7 до 5.5, т. е. в относительно безопасном диапазоне значений pH. Через 10 сут акклимации к pH 5.5 нарушение пищевого поведения было выражено в значительной мере. Статистически значимые нарушения пищевого поведения у окуня выявились на 6-е сутки экспозиции. При этом наблюдались явные признаки неблагополучия – потеря равновесия, перевертывание рыб. Ранее на лососевых рыбах была установлена прямая зависимость между двигательной активностью и интенсивностью пищевого поведения, которые, в свою очередь, определяли рост и развитие молоди. Если такая закономерность распространяется и на молодь окуня, то результаты настоящего эксперимента свидетельствуют о том, что условия для роста и развития рыб в кислой среде хуже, а при высоких концентрациях алюминия значительно хуже, чем в чистой воде с нейтральной реакцией среды.

В наших экспериментах достоверные изменения в пищевом поведении при воздействии алюминием были обнаружены через 6–10 сут экспозиции. Нарушение обмена кальция происходило сразу после добавления в воду алюминия. Полученные результаты позволяют считать этот тест более перспективным для обнаружения алюминия, чем пищевое поведение рыб. В процессе акклимации происходила частичная нормализация обмена кальция и ультраструктуры хлоридных клеток, в особенности их органоидов, связанных с ионотранспортирующими функциями. Для этих рыб было характерно усложнение межклеточных контактных комплексов, объединяющих клетки жаберного эпителия. Подобные адаптивные преобразования механизмов ионной регуляции у костистых рыб были проанализированы в работе Виноградова [4].

Итак, первая особенность реагирования обмена кальция на

присутствие ионов алюминия в воде — ингибирование поглощения кальция, которое проявляется сразу после добавления в среду алюминия и частично восстанавливается в результате акклимации. Вторая — увеличение потери кальция из организма, которое обнаруживается лишь через достаточно длительный промежуток времени. Мы полагаем, что первый феномен определяется реакцией ионотранспортирующих клеток эпителия жабр, второй — накоплением алюминия в теле рыб и, возможно, не связан непосредственно с обменом кальция в жаберном эпителии.

Относительно влияния Al^{3+} на обмен натрия мы придерживаемся точки зрения, изложенной ранее, и хотим лишь подчеркнуть, что адаптивное снижение величины потери натрия из организма наблюдается у рыб в тех случаях, когда происходит нарушение баланса натрия, приводящее к уменьшению концентрации натрия в крови. О правомочности такого вывода свидетельствуют данные об угнетении поглощения натрия и кальция у лососевых рыб при воздействии Al^{3+} [8].

Таким образом, максимально высокие для природных закисленных вод концентрации алюминия (0.25–0.50 мг/л) не влияют на выживаемость мальков окуня при 10-суточном тесте. Снижение pH воды от 6.7 до 5.5 приводит к значительному изменению пищевого поведения мальков окуня, которое сохраняется на протяжении 10-суточной экспозиции. Действие алюминия на пищевое поведение проявляется лишь при концентрации 0.5 мг/л.

Добавление алюминия в воду (0.3–0.5 мг/л) нарушает обмен кальция между организмом и средой за счет уменьшения поглощения кальция из воды. При продолжительной экспозиции рыб в воде с алюминием дисбаланс обмена кальция происходит вследствие избыточной утечки кальция из организма.

Снижение величины pH и увеличение концентрации алюминия в воде вызывают гипертрофию и гиперплазию хлоридных и слизистых клеток, увеличение межклеточных пространств в зоне неспециализированных соединений и как следствие — набухание филаментов. Увеличение объемов респираторных ламелл обусловлено гипертрофией респираторных и недифференцированных клеток ламеллярного эпителия. Под действием закисленной среды происходит адаптивное усложнение структуры апикальных специализированных межклеточных комплексов.

Высокая чувствительность обмена кальция к присутствию ионизированного алюминия во внешней среде и его независимость при изменении pH в экологических пределах позволяют использовать эти показатели в диагностических целях.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Виноградов Г. А.** Устройство для регулирования концентрации испытуемого вещества в растворителе. А. С. 1126936 (СССР). Заявл. 20.05.83, № 3595793; Оpubл. 30.11.84 // Свод изобрет. СССР. 1984. Вып. 44.
2. **Виноградов Г. А.** Функциональные основы действия низких pH на рыб и беспозвоночных // Проблемы водной токсикологии биотестирования и управления качеством воды. Л., 1986.
3. **Виноградов Г. А.** Процессы ионной регуляции у пресноводных костистых рыб // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988.
4. **Виноградов Г. А.** Процессы ионной регуляции у пресноводных рыб и беспозвоночных // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Л., 1990.
5. **Матей В. Е.** Ультраструктура жаберного эпителия ручьевой форели в норме и при закислении воды // Цитология. 1987. Т. 29, № 10.
6. **Almer B., Dickson W., Ekstrom C., Hornstrom E., Miller U.** Effects of acidification on Swedish lakes // AMBIO. 1974. Vol. 3.
7. **Cleveland L., Little E. E., Hamilton S. J., Buckler D. R., Hunn J. B.** Interactive Toxicity of Aluminium and Acidity to early life stages of Brook trout // Trans. Amer. Fish. Soc. 1986. Vol. 115.
8. **Dalziel T. R. K., Morris R., Brown D. V. A.** The effect of low pH, low calcium concentrations and elevated aluminium concentrations on sodium fluxes in brown trout, *Salmo trutta* L. // Water, Air and Soil Pollut. 1986. Vol. 30, N 3-4.
9. **Fjellheim A., Raddum G. G., Sagen T.** Effect of aluminium at low pH on the mortality of elvers (*Anguilla anguilla* L.), a laboratory experiment // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1985. N 22.
10. **Hunn J. B., Cleveland L., Little E. E.** Influence of pH and aluminium on developing Brook trout in a low calcium water // Environ. Pollut. 1987. Vol. 43.

СОДЕРЖАНИЕ

Комов В. Т., Лазарева В. И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника	3
Комов В. Т., Степанова И. К. Гидрохимическая характеристика озер Дарвинского заповедника	31
Минеева Н. М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника	43
Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших кислотных озерах	65
Лаптева Н. А., Гаврилова В. А. Микрофлора и микробиологические процессы в кислотных озерах Дарвинского заповедника	99
Буторин А. Н., Соколова Е. А. Численность бактерий и интенсивность бактериальных процессов в донных отложениях малых лесных озер, подверженных антропогенному закислению	115
Воронин Л. В., Солнцева И. О. Гифальные грибы и дрожжи в озерах, подверженных ацидификации	125
Золотарев В. А., Жуков Б. Ф. Индикаторные сообщества микроперифитона разнотипных закисленных озер	144
Лазарева В. И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении	
Скальская И. А. Реакция зооперифитона озер Дарвинского заповедника на ацидификацию	170
Жохов А. Е., Тютин А. В. Паразитофауна рыб в условиях ацидификации озер	186
Зеленецкий Н. М. Изменчивость обыкновенного окуня (<i>Perca fluviatilis</i> L.) в разнотипных озерах Дарвинского заповедника	202
Матей В. Е., Джаго Ч. Х., Хайнс Т. А. Морфология жаберного аппарата рыб из кислотных озер	213
Балабанова Л. В., Лапирова Т. Б. Иммунологические характеристики окуня озер Дарвинского заповедника	229
Виноградов Г. А., Матей В. Е., Комов В. Т., Непомнящих В. А., Тагунов В. Б., Флеров Б. А., Хеминг Т. А., Хенри М. Д. Минеральный обмен, ультраструктура жабр и пищевое поведение окуня <i>Perca fluviatilis</i> (Percidae) в связи с проблемой закисления водоемов	237

Научное издание

**Структура и функционирование
экосистем кислотных озер
(Труды, вып. 70(73))**

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

Редактор *Л. А. Бабушкина*
Художник *И. П. Кремлев*
Технический редактор *В. В. Шиханова*
Корректоры *О. И. Буркова, Ф. Я. Петрова* и *Г. А. Самаковская*

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 24.03.94. Подписано к печати 17.07.94.
Формат 60 x 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Гарнитура
Пресс Роман. Печать офсетная. Усл. печ. л. 16.00.
Уч.-изд. л. 21.33. Тираж 200. Тип. зак. № 3087. С 807.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

ДЛЯ ЗАМЕТОК