

06
ИБВВ

ISSN 0320—9652
РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ
НАУК

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

98

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

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

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

№ 98



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
„НАУКА“
1995

ББК 28.082

Б 63

Russian Academy of Sciences

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

Biology of Inland Waters

Information Bulletin

N 98

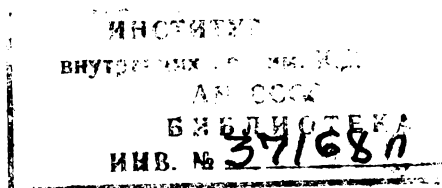
УДК 574.5(28)

Бюллетень содержит работы по гидрохимии, микробиологии, альгологии и экологии гидробионтов. Имеются также статьи по некоторым вопросам водной токсикологии, интенсивности продукционно-деструкционных процессов в водоемах и по методам проведения гидробиологических исследований.

Рассчитан на широкий круг зоологов, гидробиологов, ихтиологов и специалистов в области охраны окружающей среды.

Ответственный редактор Б. А. ФЛЕРОВ

Рецензенты: В. Р. МИКРЯКОВ, А. П. АКИФЬЕВ



Б 1903040100-546
042(02)-95 Заказное

ISBN 5-02-026035-5

© Кол. авторов, 1995 г.
© Российская академия
наук, 1995 г.

Д. Б. Косолапов

**ЧИСЛЕННОСТЬ ЦЕЛЛЮЛОЗОРАЗРУШАЮЩИХ
МИКРООРГАНИЗМОВ В ДОННЫХ ОСАДКАХ
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

The incidence of anaerobic and aerobic cellulose-decomposing microorganisms was studied in bottom sediments of the Rybinsk reservoir. The maximum number of cells of cellulolytic bacteria was found in the upper layer of river mouth's sediments. Seasonal dynamics of cellulolytic microorganism's abundance was characterized by two peaks – in may and august–september.

Несмотря на многолетние микробиологические исследования процессов трансформации органического вещества (ОВ) в Рыбинском водохранилище, к настоящему времени мало что известно о разрушении целлюлозы, содержание которой в грунтах водохранилища составляет 0.33–4.70 % от общего ОВ [4]. Присутствие аэробных клетчатковых бактерий в воде водохранилища было показано М. И. Новожиловой [3]. В грунтах водохранилища распространение целлюлозоразрушающих микроорганизмов (ЦРМ) не изучено.

В настоящей статье обсуждаются данные о численности ЦРМ в донных осадках Рыбинского водохранилища.

Пробы грунтов отбирали дночерпателем с января по октябрь 1990 г. на 6 стандартных станциях водохранилища и в устьях некоторых рек. Донные отложения были представлены песками, торфяниками, песчанистыми и серыми илами. Летом глубина отбора проб составляла 3–14 м, концентрация кислорода в придонном слое воды – 5.6–9.6 мг/л, Eh поверхностного слоя осадков – $+35 \pm 300$ мВ, температура – 16.1–21.0°C, плотность – 1.05–1.88 г/см³, влажность – 23.50–82.79 %.

Материал для посева отбирали стерильным шприцем без наконечника из середины илового монолита. Численность целлюлозных бактерий определяли методом 10-кратных разведений. Аэробные ЦРМ учитывали на среде следующего состава: 2 г NaNO₃, 1 г KН₂РO₄ и 1 л природной воды, профильтрованной через фильтр с диаметром пор 0.2 мкм [5]. Посев анаэробных бактерий проводили в пробирках, которые затем заполняли доверху жидкой минеральной средой Пфеннига и закрывали резиновыми пробками [2]. Развитие беспоровых форм бактерий подавляли путем нагрева проб ила при 80°C в течение 15 мин. Рост бактерий учитывали визуально по разложению полосок фильтровальной бумаги. Посевы инкубировали при 28°C в течение

Распространение целлюлозоразлагающих микроорганизмов в поверхностном слое донных осадков водохранилища в июле—августе 1990 г.

Станция	Тип осадков	Глубина, м	Температура, °С	Ен, мВ	Целлюлоза, мг/г сырого осадка	Численность ЦРМ, тыс.кл./г сырого осадка		
						азаробы	анаэробы	споровые анаэробы
Устье р. Ухры	Серый ил	6.0	16.1	+260	0.51	2.38	113.05	1.13
Устье р. Согожи	" "	4.5	18.0	+250	0.59	0.03	32.35	0.58
Устье р. Суды	Песчанистый ил	7.0	18.0	+230	0.40	0.06	26.40	1.25
Устье р. Искры	Серый песчанистый ил	3.5	21.0	+290	0.26	0.06	33.25	1.26
Устье р. Себлы	То же	5.0	18.3	+300	0.36	0.12	231.00	10.01
Устье р. Сити	Песок	5.0	18.1	+200	0.29	0.16	192.05	2.67
Устье р. Сутки	Серый песчанистый ил	6.0	17.8	+50	0.33	0.12	18.75	5.63
Коприно	Серый ил	13.0	17.4	+80	0.34	0.30	17.70	8.85
Молога	" "	14.0	19.8	+35	0.39	0.30	30.50	2.44
Наволоч	Торф	9.5	18.5	+150	1.25	0.03	4.73	1.00
Измайлово	Песок	5.5	19.9	+205	0.09	0.05	0.75	0.18
Средний Двор	" "	8.0	19.8	+135	0.18	0.04	1.64	0.43
Брейтово	" "	7.5	18.8	+100	0.22	0.44	437.50	43.75

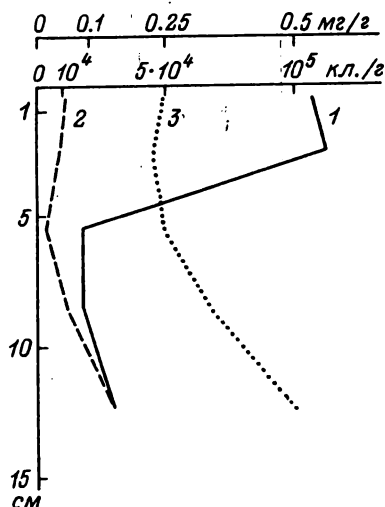


Рис. 1. Вертикальное распределение анаэробных (1, кл./г ила), споровых анаэробных (2) ЦРБ и содержания целлюлозы (3, мг/г) по глубине ила на ст. Коприно.

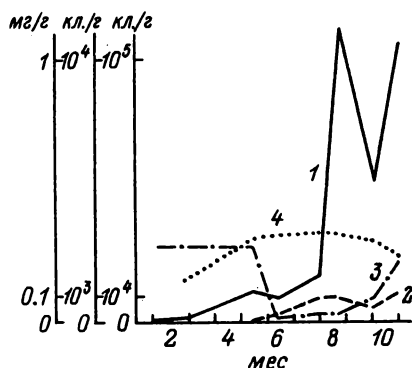


Рис. 2. Сезонная динамика содержания ЦРБ (анаэробы — 1, споровые анаэробы — 2, аэробы — 3) и целлюлозы (4) в поверхностном слое ила на ст. Коприно.

По оси ординат слева направо — целлюлоза, аэробы, анаэробы.

1–2 мес. Подсчет бактерий проводили по методу наиболее вероятных чисел. Значение E_h в грунтах измеряли с помощью переносного ионмера И-102, концентрацию кислорода в воде — методом Винклера. Содержание целлюлозы определяли по методу Дай в модификации Гапта и Соудена [6].

Численность аэробных ЦРМ в грунтах водохранилища была невысокой — в среднем 0.31 тыс. кл./г сырого осадка (см. таблицу). Минимальное их количество оказалось в пробе серого ила, взятого в устье р. Согожи, а максимальное — в сером иле устьевых участков р. Ухры, хотя содержание целлюлозы на этих двух станциях было примерно одинаковым.

Количество анаэробов было на 2–3 порядка выше. Видимо, их роль в разложении целлюлозы более важна. Значительный процент среди них составляли споровые формы: от 1 % в грунтах устья р. Ухры до 50 % на ст. Коприно. Меньше ЦРМ было обнаружено в донных осадках трех станций центральной части водохранилища — Наволок, Измайлово и Средний Двор. Песчаные грунты станций Измайлово и Ср. Двор содержали минимальное количество целлюлозы, а торф на ст. Наволок максимальное ее количество. Сравнительно богатыми целлюлозой оказались также серые илы устьевых участков рек Ухры и Согожи, где высокой была и численность ЦРМ.

Вертикальное распределение анаэробных ЦРМ в верхнем 15-сантиметровом слое серого ила ст. Коприно показано на рис. 1. Их числен-

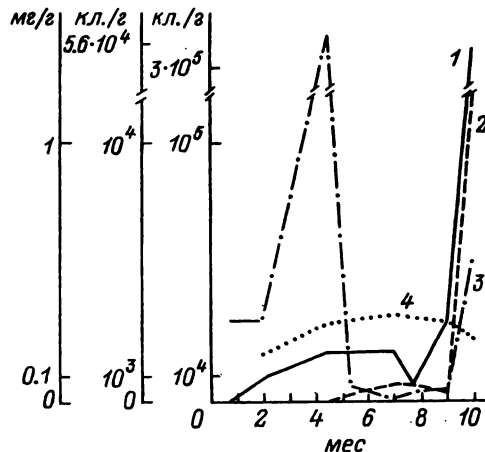


Рис. 3. Сезонная динамика численности ЦРБ в поверхностном слое ила в устье р. Сутки.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

ность была максимальной в верхнем 0–4-сантиметровом слое, затем она резко (приблизительно на порядок) уменьшалась и до глубины 15 см оставалась на уровне 20–30 тыс. кл./г осадка. Содержание спорных форм с глубиной постепенно возрастало, и в слое 10–15 см почти все анаэробные ЦРМ оказались способными к спорообразованию.

На поверхность донных осадков постоянно осаждается целлюлоза. Однако содержание ее в верхних слоях ила оказалось меньше (0.25 мг/г), чем в более глубоких (0.51 мг/г). Вероятно, концентрация целлюлозы в верхних слоях поддерживается на более низком уровне за счет деятельности разрушающих ее бактерий, достигающих здесь высокой численности. С глубиной развитие ЦРМ при достаточном количестве питательного субстрата, по-видимому, лимитируют другие экологические факторы.

С января по октябрь изучалась сезонная динамика численности ЦРМ в поверхностном слое донных осадков на двух станциях. В сером иле ст. Коприно концентрация целлюлозы была минимальной зимой — 0.15–0.20 мг/г ила, возрастала в мае приблизительно в 2 раза, оставалась на уровне 0.33–0.34 мг/г все лето, осенью начинала снижаться (рис. 2). Минимум анаэробных ЦРМ оказался зимой (885 тыс. кл./г ила), а максимум — в августе (112 тыс. кл./г) и в конце октября (108 тыс. кл./г). В течение года спорные формы составляли от 2 до 50 % от количества анаэробных ЦРМ. Динамика численности аэробов отличалась от развития анаэробов. Летом их количество было небольшим (0.11–0.20 тыс. кл./г сырого ила) и минимальным за год. Зимой, весной и осенью численность аэробов была на порядок выше.

Донные отложения в устье р. Сутки были представлены песчаным серым илом с большим содержанием раковин моллюсков.

Динамика изменения концентрации целлюлозы была примерно такой же, как на ст. Коприно (рис. 3). Количество анаэробов было максимальным в конце октября (305 тыс. кл./г ила). Численность аэробов имела два четко выраженных максимума: больший – в мае (56.25 тыс. кл./г, что превышало число анаэробов) и меньший – в октябре (5.63 тыс. кл./г). Летом их количество было минимальным за год. Возможно, в летний период в разрушении целлюлозы большую роль играют грибы [3]. Зимнее увеличение численности аэробных ЦРМ в грунтах Киевского водохранилища отмечал В. М. Багнюк [1].

Итак, в донных осадках водохранилища в значительных количествах содержится целлюлоза, поступающая из водной толщи при распаде водорослей, водной и прибрежной растительности. ЦРМ достигают максимальной численности в поверхностном слое грунтов в устьях рек. По-видимому, большая часть целлюлозы в донных осадках разрушается за счет деятельности факультативных и облигатных анаэробов, многие из которых способны к спорообразованию. Сезонная динамика развития ЦРМ имеет 2 максимума: в мае и конце лета – осенью. Весенний максимум связан с прогревом водохранилища, поступлением целлюлозосодержащего материала в результате паводка. Этот максимум хорошо выражен в грунтах устья р. Сутки. Надо отметить, что осень 1990 г. была теплой и дождливой, вследствие чего в водохранилище при достаточно высокой температуре поступало много терригенного материала, что явилось причиной увеличения численности ЦРМ в конце октября.

Литература

1. Багнюк В. М. Распространение целлюлозных микроорганизмов в воде и грунтах водохранилища // Киевское водохранилище. Киев, 1972.
2. Намсараев Б. Б. Распространение целлюлозоразрушающих микроорганизмов в донных осадках Индийского океана // Микробиология. 1984. Т. 53, № 6.
3. Новожилова М. И. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок”. М.; Л., 1958. № 3.
4. Сорокин Ю. И. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1959. № 4.
5. Тимакова Т. М. Учет количества целлюлозных бактерий в водоемах на разных питательных средах // Микробиология. 1982. Т. 51, № 1.
6. Gupta U. S., Sowden F. J. Isolation and characterization of cellulose from soil organic matter // J. Soil Sci. 1964. Vol. 97.

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

С. И. Генкал

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИЮ *THALASSIOSIRA PSEUDONANA* (*BACILLARIOPHYTA*)

New data on morphology, ecology and distribution of little known diatom alga *Thalassiosira pseudonana* have been obtained.

Цель настоящего исследования – изучение морфологии панциря в популяциях *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal, сезонной динамики ее развития и ее связи с абиотическими факторами среды. По этому вопросу данные в литературе практически отсутствуют.

Материалом послужили еженедельные сборы фитопланктона на Рыбинском водохранилище, а также пробы, полученные от И. М. Балонина, М. В. Гецен, Т. Ф. Козыренко, А. Е. Кузьминой, Ю. Е. Любезнова, И. В. Макаровой, Т. М. Михеевой, В. В. Однопалова, А. Г. Охапкина, Л. А. Семеновой, В. И. Щербака.¹ Подсчет численности проводился в ТЭМ по нашей методике [1].

Как показало наше изучение морфологии створки, в популяциях *Th. pseudonana* могут встречаться 6 морфотипов.

1. На створке выделяются дихотомически ветвящиеся ребра с хорошо выраженным гиалиновым кольцом в центре створки (рис. 1, а, б).

2. Гиалиновое кольцо отсутствует (рис. 1, в, г, е, ж).

3. Ветвящиеся ребра отсутствуют (рис. 1, з).

4. На поверхности створки имеются хорошо развитые камеры неправильной формы (1-й тип; рис. 1, и).

5. На створке выделяются дихотомически ветвящиеся ребра, образующие с помощью перегородок многоугольные камеры (2-й тип; рис. 1, к, л).

6. В центральной части створки имеются камеры 2-го типа, а в краевой зоне – 1-го типа (рис. 1, д).

Соотношение морфотипов в изученных популяциях варьирует в значительной степени, однако в основном преобладают 1-й и 2-й. В Ивановском водохранилище и р. Трубезж доминируют соответственно 4-й и 3-й. Реже других встречаются 5-й и 6-й морфотипы (рис. 2). Вероятно, такое большое число морфотипов обусловлено как процессами деления, так и широким спектром абиотических факторов местобитаний, в которых встречается эта водоросль.

Как уже отмечалось нами ранее, у пресноводных представителей *Th. pseudonana* на створках отсутствует центральный вырост с опорами [3]. На створках же черноморской популяции, за исключением одной

¹ Приношу коллегам благодарность за предоставленные материалы.

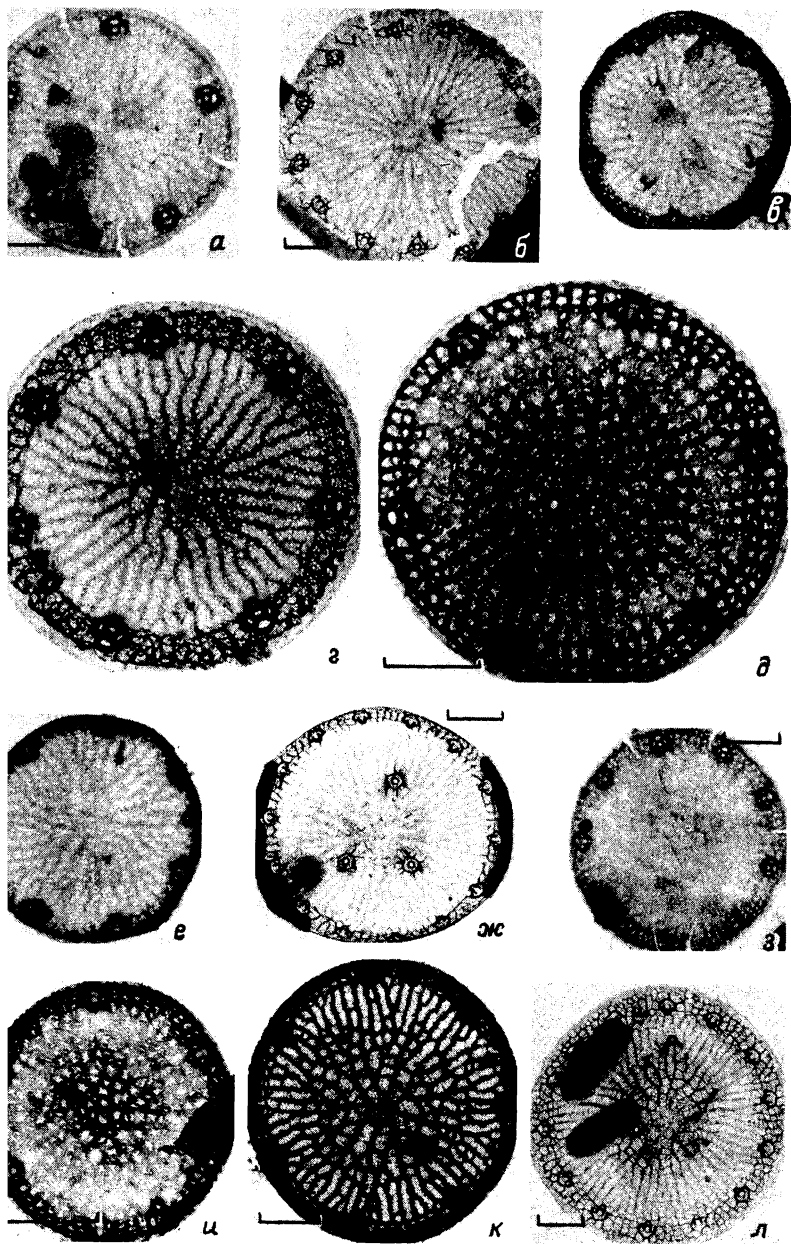
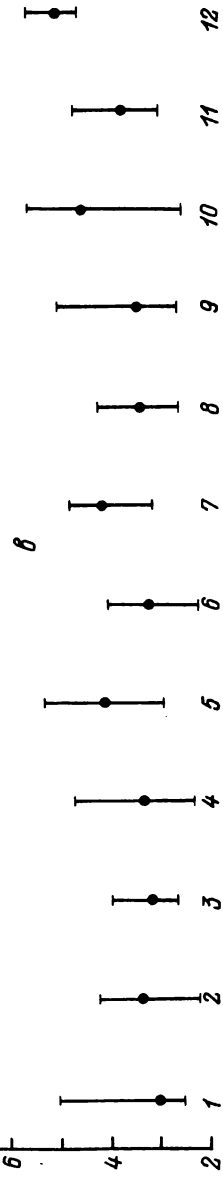
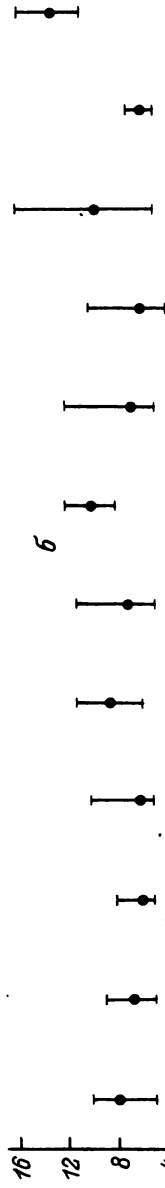
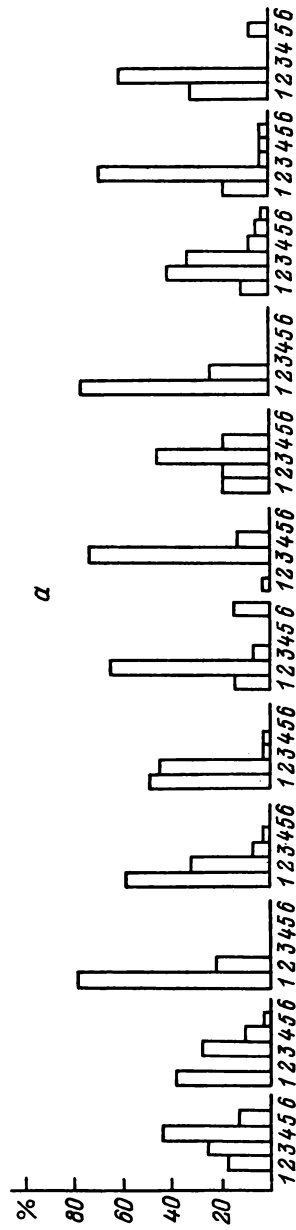


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок *Thalassiosira pseudonana* (Л).

Масштаб соответствует 1 мкм.



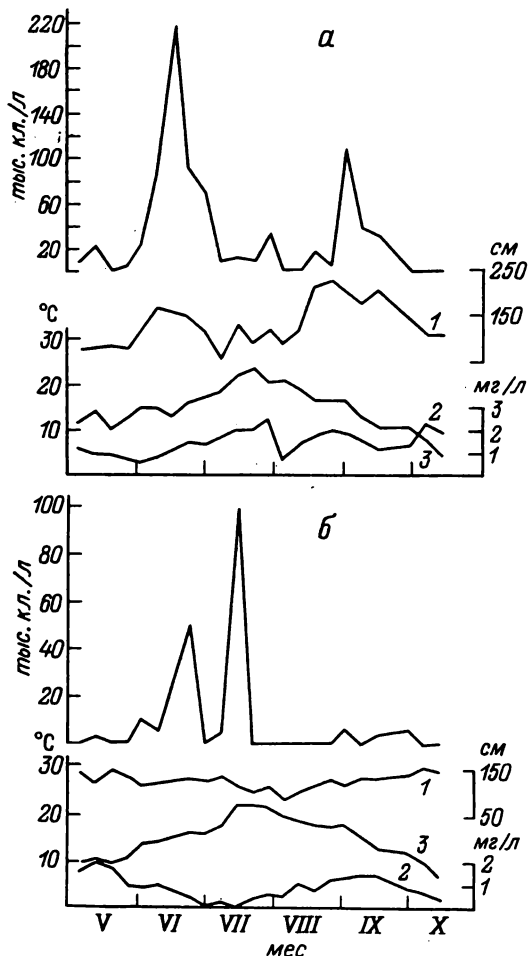


Рис. 3. Сезонная динамика численности *Th. pseudonana*, тыс. кл./л; прозрачности, см; температура воды, °C; содержания кремния в воде, мг/л.

а — р. Сутка (приток Рыбинского водохранилища), б — глубоководная ст. Коприно на Рыбинском водохранилище; 1 — прозрачность, 2 — содержание кремния, 3 — температура.

Рис. 2. Состав морфотипов (а) и диапазоны изменчивости основных структурных элементов створки (б, в) в изученных популяциях *Th. pseudonana*.

Вертикальные линии — размах признака; 1 — среднее арифметическое значение признака; 1-12 — номера выборок: 1 — Ивановское водохранилище, май; 2 — р. Сутка, 9 июня; 3 — р. Сутка, 16 июня; 4 — р. Сутка, 30 июня; 5 — р. Сутка, сентябрь; 6 — Чебоксарское водохранилище, сентябрь; 7 — Куйбышевское водохранилище, май; 8 — р. Трубеж, июнь; 9 — временный водоем (окрестности г. Воркуты), июнь; 10 — р. Нижняя Тунгуска, июль; 11 — р. Селенга, сентябрь; 12 — черноморская культура.

По оси ординат: б — число краевых выростов с опорами, в — диаметр створки, мкм; по оси абсцисс: а — морфотипы (1-6, обозначения в тексте).

встреченной нами клетки (рис. 1, б), имеется от 1 до 5 таких выростов. У многих представителей рода *Thalassiosira* эти выросты выполняют функцию соединения клеток в колонии с помощью тяжей, выходящих из данных структурных элементов. *Th. pseudonana* вегетирует в виде одиночных клеток, и у морских форм этого вида выросты в центре створки выполняют другую функцию, возможно, выделяют слизь, в которой иногда встречаются клетки [2]. Изученные экземпляры в большинстве случаев укладываются в диагноз вида, основанный на обширных материалах [2]. Однако следует отметить, что в исследованных популяциях из Чебоксарского водохранилища и черноморской культуры встречались клетки, имеющие до 16 краевых и 5 центральных выростов с опорами (рис. 2).

Анализ основных элементов створки у изученных популяций показал, что пресноводные формы отличаются от морской не только по наличию выростов с опорами на створке, но и по лимитам и средним арифметическим признакам (рис. 2). Оценка различий по диаметру створки и числу краевых выростов с опорами, проведенная с использованием критерия Стьюдента, показала, что они высоко достоверны (99.99 %). Вышеприведенные данные свидетельствуют о хорошей морфологической и экологической обособленности морской формы. Однако в данном случае следует учитывать то, что сравнение проводилось с использованием выборки, взятой не из природы, а из культуры.

Пресноводные популяции *Thalassiosira pseudonana*, несмотря на близкие значения лимитов и средних арифметических значений элементов створки, по критерию Стьюдента отличаются друг от друга при 95 %-ной степени вероятности (за исключением пар 1-7, 2-7) (рис. 2). По какому-то одному из двух используемых признаков различаются популяции 2-9, 2-10, 6-8, 7-9, 7-10, 9-10. Это свидетельствует о том, что действительно имеют место морфологические различия между изученными популяциями, обусловленные, вероятно, не только разным местонахождением, условиями обитания, но и сезонной изменчивостью. Для примера мы привели сезонные данные по популяции р. Сутки, из которых следует, что даже в течение одного месяца изменения в морфологии могут быть значительными и достоверными (2-3) или наоборот (2-4) (рис. 2).

По нашим данным, *Th. pseudonana* вегетирует в широком диапазоне температуры воды и ее прозрачности, давая 2 пика развития – весной и осенью (рис. 3). Максимальная численность в 217500 кл./л была нами зарегистрирована в р. Сутке 13 июня при температуре воды 13°C и прозрачности 150 см. Содержание кремния в воде не лимитировало развитие водоросли (рис. 3). Интересно отметить, что эта водоросль в р. Подкаменной Тунгуске была найдена в подледных пробах (апрель, 1978).

Таким образом, ареал распространения *Th. pseudonana* значительно шире, чем считалось ранее. Кроме уже известных местонахождений [2] она была встречена нами в Киевском и Гиндукушском водохранилищах, озерах Нарочь (Беларусь) и Сарыкамыш, реках Хантайка (Восточная Сибирь), Обь, Ангара, Подкаменная Тунгуска, Днепр и Ижора.

Литература

1. Генкал С. И. Метод количественного учета диатомовых водорослей в сканирующем и трансмиссионном электронных микроскопах // Гидробиол. журн. 1985. Т. 22, вып. 1.
2. Макарова И. В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л., 1988.
3. Макарова И. В., Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Виды рода *Thalassiosira* Cl. (*Bacillariophyta*), найденные в континентальных водоемах СССР // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 7.

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

УДК 574.5 (28) 581

И. В. Довбня

ПРОДУКЦИЯ ГИДРОФИЛЬНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕРА НЕРО

The area of overgrowings, phytomass and production of hydrophilous vegetation of the Nero lake are presented.

Несмотря на неоднократно проводимые ботанические исследования на оз. Неро, количественной оценки гидрофильной растительности не было дано. Лишь отдельные сведения по фитомассе приведены в работах Н. В. Чижикова [5]. Цель данной работы – определение количественных показателей высшей растительности и ее роли в создании первичной продукции оз. Неро. Фитомасса доминирующих фитоценозов была установлена по общепринятой методике [1], площади зарослей – по материалам спектрозональной аэрофотосъемки масштаба 1 : 5000 от 15.08.1989 г., сделанной Мячковским авиаотрядом. Топографо-геодезические работы по составлению карт растительности были выполнены институтом Гидропроект им. С. Я. Жука с нашим участием в дешифрировании зарослей по доминантам. Нами вычислена годовая продукция.

Поскольку материалы предыдущих исследователей о распространении на озере гидрофитов имеют описательный характер (площади их не определялись), провести конкретное сравнение изменений той или иной растительной формации невозможно. Анализируя наблюдения, проведенные ранее, можно лишь указать на то, что в целом растительный покров водоема стал менее обширным. Сильно сократились площади погруженных растений, особенно рдестов. Если в 1962 г. рдестовые заросли представляли собой на отдельных участках непроходимые „подводные луга”, пронизывающие всю толщу воды, то в

Таблица 1

Площадь растительности оз. Неро в 1989 г.

Формация	Площадь	
	м ²	%
<i>Carex acuta</i>	37400	0.33
<i>Glyceria maxima</i>	3200	0.03
<i>Phragmites australis</i>	1327300	11.81
<i>Typha angustifolia</i>	5527700	49.22
<i>Scirpus lacustris</i>	29800	0.27
<i>Butomus umbellatus</i>	17700	0.16
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	12200	0.11
<i>Nuphar lutea</i>	1392500	12.40
<i>Polygonum amphibium</i>	12700	0.11
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2754900	24.53
<i>Myriophyllum spicatum</i>	9600	0.09
<i>Ceratophyllum demersum</i>	18400	0.16
<i>Stratiotes aloides</i>	1700	0.02
Сплавины	1100	0.01
Прочие	84600	0.75
Всего	11230800	100

настоящее время фитоценозы рдестов развиваются прерывистыми полосами, разрозненными пятнами, единичными экземплярами [4].

Сообщества воздушно-водных растений более стабильны. Широкое распространение рогозовых и тростниковых зарослей отмечали все исследователи, эти виды были и остаются для водоема в числе доминирующих. Однако несмотря на сокращение растительного покрова в целом, наблюдается обширное зарастание как в прибрежной зоне, так и в центральной части крупных плёсов; отдельные мелкие изолированные заливы заселяются макрофитами почти полностью [3].

Общая площадь гидрофильной растительности оз. Неро составляет 1123 км², или более 20 % акватории (табл. 1). Половину из них занимают фитоценозы рогоза узколистного (*Typha angustifolia* L.), одну четверть – рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.) и примерно по 12 % – тростниковые (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) и кубышковые (*Nuphar lutea* (L.) Smith) сообщества. Фитомасса высших растений оз. Неро (табл. 2) в целом мало отличается от таковой других водоемов того же региона [2].

Годовая продукция надземной части растительности озера равна 9400 т в органическом веществе (табл. 3). Более 70 % ее продуцируют формации рогоза узколистного, 16 % – тростника обыкновенного. Рдестовые сообщества, несмотря на занимаемые ими большие пространства, создают небольшое количество растительной массы.

По уровню продуцируемого макрофитами органического вещества

Таблица 2

Фитомасса гидрофитов оз. Неро, кг/м²

Формация	Воздушно-сухая масса	Абсолютно сухая масса	Органическое вещество
<i>Phalaroides arundinaceae</i>	0.533±0.081	0.520±0.075	0.489±0.071
<i>Glyceria maxima</i>	0.695±0.046	0.612±0.038	0.572±0.0
<i>Equisetum fluviatile</i>	0.589±0.142	0.557±0.135	0.483±0.099
<i>Phragmites australis</i>	1.245±0.255	1.091±0.217	1.018±0.202
<i>Typha angustifolia</i>	1.416±0.142	1.222±0.123	1.126±0.112
<i>Scirpus lacustris</i>	0.863±0.155	0.753±0.112	0.707±0.106
<i>Sparganium erectum</i>	0.606±0.117	0.564±0.101	0.490±0.089
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	0.490±0.073	0.428±0.062	0.363±0.054
<i>Butomus umbellatus</i>	0.560±0.071	0.509±0.063	0.431±0.053
<i>Polygonum amphibium</i>	0.230±0.049	0.200±0.036	0.186±0.033
<i>Nuphar lutea</i>	0.273±0.034	0.233±0.027	0.205±0.024
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0.180±0.023	0.159±0.019	0.131±0.015
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0.413±0.044	0.361±0.039	0.217±0.023
<i>Stratiotes aloides</i>	0.760±0.114	0.638±0.096	0.481±0.072

Таблица 3

Продукция растительности оз. Неро в 1989 г.

Формация	Воздушно-сухая масса	Абсолютно сухая масса	Органическое вещество
<i>Carex acuta</i>	24.8	23.4	22.0
<i>Glyceria maxima</i>	2.7	2.2	2.1
<i>Phragmites australis</i>	1918.1	1680.5	1567.3
<i>Typha angustifolia</i>	8610.7	7437.5	6852.9
<i>Scirpus lacustris</i>	30.8	26.9	25.3
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	7.2	6.2	5.3
<i>Nuphar lutea</i>	456.2	389.4	342.6
<i>Polygonum amphibium</i>	3.5	3.0	2.9
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	964.2	844.1	566.4
<i>Myriophyllum spicatum</i>	4.8	4.2	2.5
<i>Ceratophyllum demersum</i>	9.1	7.9	4.8
<i>Stratiotes aloides</i>	1.6	1.3	1.0
Сплавины	1.9	1.6	1.4
Прочие	23.1	20.3	17.3
Всего	12070.6	10459.3	9422.7

Примечание. Продукция вычислена с поправочным коэффициентом 1.2.

на 1 м² площади водоема и 1 м² зарослей оз. Неро близко к эвтрофному Ивановскому водохранилищу, а на 1 л объема водоема – в 2.5 раза продуктивнее:

	Оз. Неро	Иваньковское водохранилище	Угличское водохранилище
На 1 м ² площади водоема, г	170	165	27
На 1 м ² площади зарослей, г	839	708	546
На 1 л объема водоема, мг	121	48	5

Литература

1. Белаевская А. П. Высшая водная растительность // Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
2. Довбня И. В. Фитомасса гидрофильной растительности волжских водохранилищ // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
3. Монахов А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
4. Чижиков Н. В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Устье-Которосль // Тр. Лаб. сапропел. отложений. М., 1956. Вып. 6.

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

УДК 574.583 (285.2) : 591 595.3 : 574.23

В. И. Лазарева

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ЗАКИСЛЕНИЯ НА СОСТАВ И СТРУКТУРУ ДОМИНАНТНЫХ КОМПЛЕКСОВ ЗООПЛАНКТОНА

The effect of acidification at the pH 4.6 and 3.5 has been studied during 3 and 7 days on the crustacean plankton community of a shallow eutrophic humic circumneutral lake experiments. Transformations of community structure with constant composition of dominant species, and high sensitivity of *Daphnia galeata* juvenile stage to low pH.

В настоящее время известно сравнительно много экспериментальных исследований по влиянию закисления воды (до pH 5.0–3.5) на состав и количественное развитие сообществ зоопланктона [4, 5, 8, 10]. В обзорных работах [9, 11] отмечается, что полученные экспериментальным путем данные о реакции зоопланктона на закисление часто противоречивы. Это связывается с неадекватностью условий лабора-

торных микро- и мезокосмов тем, которые формируются в природных ацидифицированных экосистемах, и с недоучетом влияния фактора изоляции сообществ [5]. Кроме того, многие авторы высказывают предположение о большей зависимости состава зоопланктона не от величины pH воды, а от факторов, тесно сопряженных с этой величиной [8].

В июле 1989 г. нами был проведен ряд экспериментов с рачковым планктоном небольшого мелководного озера, целью которых было выявление непосредственного токсического действия низких величин pH воды на состав и структуру доминантных комплексов ракообразных. Помимо этого, мы предприняли попытку определить значение фактора изоляции в формировании структуры рачкового планктона.

Для экспериментов использовали пластиковые емкости (ведра) объемом 5 дм³, которые располагали на берегу оз. Хотавец (Вологодская обл., Дарвинский заповедник). Емкости заполняли водой вместе с зоопланктоном из открытой части водоема. При таком способе заселения в планктоне сохранялись соотношение видов, характерное для данного озера, а также его естественная концентрация и некоторый запас пищи, что позволяло проводить кратковременные опыты без подкормки. Воду в емкостях подкисляли 0.01 %-ной серной кислотой до pH 4.6 и 3.5. Параллельно устанавливали контрольные емкости, где среду не закисляли. Сравнивали состояние планктона в контроле и в озере, эти данные служили мерой оценки воздействия фактора изоляции на сообщество.

Уровень pH, температуру воды, состав и численность ракообразных контролировали в начале и в конце эксперимента. Число параллельных вариантов (повторностей) составляло 2–4 (см. таблицу). Всего было поставлено 3 серии экспериментов: 4–7, 10–13 июля и 14–21 июля.

По завершении наблюдений содержимое емкостей концентрировали с помощью сачка из газа № 42 до объема 50–100 см³ и фиксировали 4 %-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по стандартной гидробиологической методике. Науплиусов копепод не учитывали. К числу доминантов относили виды с обилием не менее 5 % от суммарного. Средние значения абсолютной и относительной численности видов в озере и различных вариантах экспериментов сравнивали по статистике Стьюдента, наблюдаемые изменения считали достоверными при уровне значимости менее 5 %.

Оз. Хотавец, рачковый планктон которого использовали в экспериментах, представляет собой эвтрофный полигуменный нейтральный водоем с максимальными глубинами 1.7–1.9 м и площадью 1.6 км². Величина pH воды этого озера в период работ составляла 8.4–10.0, цветность варьировала от 100 до 188 градусов Pt–Co шкалы. Температура воды изменялась от 17 до 24 °C (в экспериментальных емкостях она была на 3–6 °C ниже (14–17 °C)).

Величина pH в контрольных вариантах опытов снижалась до 6.0–7.6 вследствие осаднения водорослей, поскольку высокие летние значения этого показателя в оз. Хотавец связаны с их массовым

Изменение численности ракообразных — доминантов
при экспериментальном подкислении среды

Показатель	1-я серия (3—7 июля)			2-я серия (10—13 июля)			3-я серия (14—21 июля)		
	Озеро	Контроль	Опыт	Озеро	Контроль	Опыт	Озеро	Контроль	Опыт
Число повторностей	2	2	3	2	2	4	2	3	2
pH	8.5—9.8	6.0—7.6	4.4—5.0	9.8	7.6	3.2—3.7	9.2—9.8	6.0—7.5	4.3—4.5
Численность, тыс. экз./м ³ :									
общая	46±9	87±9	35±4	77±7	92±22	93±22	96±12	87±10	19±1
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	21±3	45±4	14±3	32±4	40±12	22±2	43±8	33±4	7±1
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	11±2	8±1	5±1	15±1	11±4	6±1	17±1	9±1	3±1
<i>Daphnia cristata</i>	4±2	7±3	3±1	11±2	5±5	3±1	15±3	2±1	0
<i>Bosmina coregoni</i>	7±1	10±3	6±2	11±1	18±8	37±12	11±1	19±4	4±1
<i>Daphnia galeata</i>	3±1	13±13	4±1	6±1	17±7	24±11	6±0	21±7	3±1
Доля <i>D. galeata</i> juv., %	0	58±7	48±12	54±0	76±0	33±5	66±0	54±10	28±3

развитием. Значения pH воды в эксперименте варьировали от 3.2 до 3.7 (в среднем 3.5) и от 4.3 до 5.0 (в среднем 4.6) и отличались от контрольных с уровнем значимости $p < 0.001$.

Эдификатором сообщества пелагических ракообразных в оз. Хотаец в период проведения экспериментов был циклоп *Mesocyclops leuckarti* Claus, который считается весьма чувствительным к величине pH воды [3, 12]. Его относительная численность составляла $(45 \pm 2) \%$. Кроме этого вида в число доминантов входили *Eudiaptomus gracilis* Sars — $(19 \pm 2) \%$, *Daphnia cristata* Sars — $(11 \pm 4) \%$, *Bosmina coregoni* Baird — $(10 \pm 2) \%$ и *Daphnia galeata* Sars — $(5 \pm 1.5) \%$. Два последних вида многие авторы [6, 7] также относят к отрицательно реагирующим на закисление воды, в особенности *D. galeata*, которого во всех известных нам работах рассматривают в качестве индикатора ацидификации. Структура доминантного комплекса рачкового планктона оз. Хотаец в июле сохранялась постоянной. Из-за низкой численности в озере второстепенных зоопланктеров мы анализировали в эксперименте изменения количественной представленности только ракообразных — доминантов.

Во всех опытах отмечалось постоянство состава доминантов, несмотря на значительное снижение величины pH среды (ниже 4 во 2-й серии) и достаточное время экспозиции в 3-й серии. Названные выше 5 видов-доминантов в самых жестких условиях эксперимента образовывали 90–99 % от суммарной численности рачкового планктона, которая даже при недельной экспозиции в небольших емкостях оставалась весьма высокой и составляла (19 ± 1) тыс. экз./м³ (см. таблицу). Воздействие (как фактор изоляции, так и низкий уровень pH) в опытах различной продолжительности изменяло только соотношение видов в доминантном комплексе ракообразных. Эти трансформации по природе их возникновения можно разделить на два типа. Во-первых, изменения, связанные с непосредственным действием изоляции или низких значений pH среды на популяции ракообразных, и, во-вторых, компенсаторные, вызванные изменением численности и роли в сообществе основного пищевого конкурента под влиянием первых двух факторов.

Нам не удалось наблюдать токсического действия высокой концентрации водородных ионов в чистом виде в связи с очень сильным и разнонаправленным влиянием фактора изоляции. Некоторые результаты воздействия закисления оказалось возможным выделить только в тех случаях, когда изоляция и низкие значения pH вызывали противоположную реакцию популяций видов-доминантов. В частности, только низкие значения pH вызвали достоверное снижение численности *Mesocyclops leuckarti* в 2–5 раз по сравнению с контролем и в 1.5–6 раз по сравнению с озером во всех опытах (см. таблицу). Уменьшение количества диаптомид и *Daphnia cristata*, которое отмечено также во всех опытах, начиналось уже в контрольных вариантах и усиливалось под влиянием закисления.

Пропорционально снижению количества диаптомид и *Daphnia*

cristata в контрольных емкостях происходил рост численности босмин и крупных дафний (*D. galeata*), что можно рассматривать как пример компенсаторных реакций, связанных с изменением конкурентных взаимоотношений между этими видами: все они потребляют пищевые частицы одной и той же размерной группы (1–40 мкм) [1, 2]. Чувствительность *Bosmina coregoni* и *Daphnia galeata* к закислению становилась заметной только при увеличении продолжительности экспериментов до 7 сут, когда таковая снижалась в 2 раза по сравнению с озером и почти в 4–7 раз относительно контроля (см. таблицу).

Кроме того, массовое развитие крупных дафний (*D. galeata*) в изолированных от озера емкостях стимулировалось осаждением детрита, крупных водорослей и осветлением воды. Пелагические дафнии, в том числе и *D. galeata*, весьма чувствительны к высокому содержанию детрита и крупного колониального фитопланктона в воде [2], первый из которых засоряет фильтрационный аппарат и снижает интенсивность питания. Именно поэтому в планктоне оз. Хотавец, характеризующегося сильным развитием синезеленых водорослей и высокой концентрацией детрита в воде вследствие ветрового перемешивания, в течение всего вегетационного сезона преобладают более мелкие устойчивые к детриту формы, в частности *D. cristata*. Вместе с тем *D. galeata* – конкурентно мощный вид, обладающий высокой плодовитостью и скоростью популяционного роста [1], спектры питания его и большинства других доминантов в той или иной мере перекрываются [2]. Поэтому первопричиной отрицательного эффекта изоляции в популяциях *D. cristata* и *Eudiaptomus gracilis* в контрольных вариантах экспериментов могла быть конкуренция за пищу с *Daphnia galeata*.

На фоне сравнительно высокой численности *D. galeata* при закислении воды происходило перераспределение соотношения молодых ($I = 0.7$ мм) и взрослых ($I = 1.2$ мм) самок в пользу последних. Если в контроле число ювенильных особей этого вида было равным или превышало количество взрослых, то при снижении pH воды, наоборот, взрослых становилось больше (см. таблицу). Соотношение ювенильных и взрослых особей других клadoцер-доминантов (*Bosmina coregoni*) составляло примерно 2:1 и не менялось ни в одном из вариантов экспериментов. Поскольку небольшая продолжительность опытов (3–7 сут) не могла существенно изменить плодовитость дафний, которая задавалась условиями их существования в водоеме и, следовательно, была одинаковой в контроле и в эксперименте, остается предположить, что уменьшение доли ювенильных рачков при пониженных значениях pH воды связано с их высокой смертностью. Последнее хорошо согласуется с данными разных авторов о более низкой устойчивости ювенильных стадий дафний к неблагоприятным факторам среды [1, 9, 10].

Итак, кислотный стресс оказывает большее воздействие на молодых особей *Daphnia galeata*. Их элиминация не всегда приводит к заметному снижению численности дафний в экспериментах продолжительностью 3 сут, так как смертность компенсируется отрождением

новой молодежи. Однако при длительном культивировании популяции в подкисленной воде численность *D. galeata*, по-видимому, будет неуклонно снижаться. Возможно, это было одной из причин низкого количества рачков в 3-й серии опытов. С высокой чувствительностью молодежи к закислению отчасти, вероятно, связано и отсутствие *D. galeata* в большинстве кислых озер с pH ниже 5.0.

Таким образом, проведенные исследования показали, что при экспериментальном закислении среды даже при низких значениях pH (ниже 4) не происходит изменения состава ведущих видов рачкового планктона, характерного для закисленных водоемов. Не наблюдается элиминации и таких чувствительных форм как *D. galeata* и *Mesocyclops leuckarti*, которые в природных ацидифицированных экосистемах исчезают из числа доминантов при pH воды ниже 6.0–6.5.

Реакция популяций различных видов ракообразных на экспериментальное закисление неоднозначна и имеет разную природу, которая в одних случаях связана с непосредственным действием этого фактора, а в других – с компенсационными механизмами, вызванными изменением значения в сообществе видов-конкурентов под влиянием как закисления, так и изоляции.

С проявлением эффекта изоляции связана наблюдаемая в контрольных вариантах экспериментов трансформация структуры доминантного комплекса ракообразных. Происходящее при этом осветление воды стимулирует развитие крупных дафний и изменяет соотношение диаптомид и босмин. Недоучет влияния этого фактора, что чаще всего связано с отсутствием контроля за состоянием сообщества в водоеме, из которого берется материал для эксперимента, может привести к ошибочной интерпретации результатов экспериментальных работ.

Обнаруженная в эксперименте высокая чувствительность ювенильных дафний *D. galeata* даже к кратковременному закислению воды может быть одной из причин отсутствия этого вида в большинстве сильно закисленных озер.

Литература

1. Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М., 1987.
2. Гутельмахер В. Л., Садчиков А. П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. М., 1988. Т. 6.
3. Рылов В. М. *Cyclopoida* пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. М.; Л., 1948. Т. 3.
4. Barmuta L. A., Cooper S. D., Hamilton S. K., Kratz K. W., Melack J. M. Responses of zooplankton and zoobenthos to experimental acidification in a high-elevation lake (Sierra Nevada, California, USA) // Freshwater Biol. 1990. Vol. 23, N 3.
5. Blouin A. S., Collins T. M., Kerckes L. L. Plankton of an acidstressed lake. Part 2 // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1984. Vol. 22, N 1.
6. Brett M. T. Zooplankton communities and acidification process (a review) // Water, Air and Soil Pollut. 1989. Vol. 44, N 3–4.
7. Confer L. L., Kaaret T., Lickens G. E. Zooplankton diversity and biomass in recently acidified lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. Vol. 40, N 1.

8. Havens K. E., DeCosta J. The Role of aluminium contamination in determining phytoplankton and zooplankton responses to acidification // *Water, Air and Soil Pollut.* 1987. Vol. 33, N 3-4.
9. Mierle G., Clark K., France R. The impact of acidification on aquatic biota in North America: comparison of field and laboratory results // *Water, Air and Soil Pollut.* 1986. Vol. 31, N 3-4.
10. Price E. E., Swift M. C. Inter- and intraspecific variability in the response of zooplankton to acid stress // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985. Vol. 42, N 11.
11. Ravera O. Effects of experimental acidification of freshwater environments // *Experimentia.* 1986. Vol. 42, N 5.
12. Sanday S., Nilsson J. P. Cyclopoid copepods in marginal habitats: Abiotic control of population densities in anthropogenic acidic lakes // *Arch. Hydrobiol.* 1987. Suppl. Vol. 76, N 3.

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

УДК 595.132 : 591.5

В. Г. Гагарин

О ПУТЯХ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД ПРЕСНЫХ ВОД

The fauna of free-living nematodes of inland waterbodies is a complex composition of species invaded freshwaters in different period of time. Paleo-, meso- and neolimnetic are three groups of nematodes established according to the periods they occupied inland waterbodies.

Остатки нематод в водных и наземных тафоценозах неизвестны, так как черви не имеют твердых, химически устойчивых образований, которые могли бы сравнительно долго сохраняться в захоронениях. В связи с этим проследить эволюцию свободноживущих круглых червей в пресноводных экосистемах прошлого возможно только косвенным путем, воссоздав облик древних континентальных водоемов и условия обитания в них по имеющимся геологическим и палеонтологическим данным, гидрохимии тогдашних вод. Располагая этими сведениями и данными по морфологии, эмбриологии, систематике, экологии и зоогеографии рецентных свободноживущих круглых червей, можно, конечно (гипотетически), представить состав нематодофауны давно ушедших в прошлое древних водоемов.

Свободноживущие нематоды пресных водоемов встречаются в 3 ценозах: мейобентосе, перифитоне и ризоценозе, причем в первом они наиболее многочисленны и разнообразны. Различаются черви и по своему генезису. Большая часть сформировалась в условиях пресной воды и относится к лимногенным формам, меньшая – сравнительно

недавно мигрировала из моря или из почвы и сохранила еще свой первоначальный облик [2, 3, 14, 15, 19].

По поводу места и времени формирования круглых червей как самостоятельной группы беспозвоночных животных у специалистов-нематодологов имеются разногласия. Большинство придерживается мнения, что нематоды возникли в протерозое [3–5, 16, 18, 22–24]. Данное убеждение основывается на нескольких косвенных данных. Во-первых, многочисленные ходы каких-то червей известны в породах, возраст которых исчисляется 700 млн лет (вендо-эдикарская фауна) [13]. Во-вторых, в кембрии уже существовали более сложные, чем нематоды, группы животных (моллюски, членистоногие, иглокожие). И в-третьих, поражает громадное видовое разнообразие и вездесущность нематод. Фактически они освоили все биотопы на земле. Для того чтобы достичь такого фаунистического богатства и положения на планете, требуется очень длительное время.

На наш взгляд, хорошо аргументирована гипотеза, по которой нематоды сформировались в прибрежных мелководьях древних морей [21]. Вода в океане в то время по преобладающим катионам была магниево-кальциевой, по анионам, как и в настоящее время, – хлоридной [12]. Если принять наиболее распространенную гипотезу, согласно которой наиболее вероятными предками нематод были черви, близкие к современным плоским [9, 11], то анцестральные нематоды должны быть довольно крупными хищными формами, с обширной ротовой полостью, вооруженной большими зубами (или челюстями, или онхами). Самки имели сложную половую систему: 2 яичника и дополнительные железы, соединенные с пищеварительной системой, остатки которой в виде системы де Мана наблюдаются у современных онхолямин [5]. Обитали они в интерстициале морского грунта.

В кембрии наблюдалось интенсивное развитие морской фауны и флоры, образовывались многочисленные новые формы животных и растений, увеличивалось их обилие. В ордовике и силуре происходил массовый выход животных и растений на сушу, их колонизация [10]. Естественно предположить, что этот процесс затронул и свободноживущих морских нематод.

Освоение наземных биотопов происходило за счет заселения их литоральными формами, которые уже были адаптированы к периодическому обсыханию. Но как показывают новейшие изыскания, переход организмов из одной среды обитания в другую довольно часто сопровождается сильным упрощением их организации, в большинстве случаев путем неотении. Данное направление эволюционного развития известно под названием гипоморфоза.

Вероятно, аналогичный процесс наблюдался и у нематод, осваивающих биотопы суши. Происходило общее упрощение червей и уменьшение их размеров. Нематоды перешли на питание бактериями, водорослями, гифами грибов, которые в изобилии покрывали прибрежные участки суши. Это были морфологически примитивные формы, облик которых прекрасно реконструировали Андраши [20]

и В. В. Малахов [9]. Для них были характерны гладкая кутикула, 3 губы, окружающие ротовое отверстие, на голове 3 круга невысоких щетинковидных папилл одинакового размера (причем папиллы 2-го и 3-го круга отставлены друг от друга на значительном расстоянии), округло-овальное отверстие амфидов, кардий без железистых образований, щелевидная стома (без онхов и зубов), мускулистый, равноутолщенный по всей длине пищевод, парные прямые яичники, наличие каудальных желез и спиннереты [5].

В начале палеозоя основная площадь суши практически была голой, лишенной растительного покрова. Уже оформился сток с суши, но он был нерегулированным и напоминал разбушевавшиеся горные реки. Жизнь процветала на прибрежно-морских равнинах, где имелась масса отшнуровавшихся от моря лагун и замкнутых соленых заболоченных водоемов, в которых вегетировали тогдашние растения: древовидные папоротники, каламниты, кордаиды и др. Донная фауна в этих водоемах отсутствовала из-за сильного засоления вод, его болотного характера, сильной степени дистрофирования (обилие гуминовых веществ, бедность биогенами, в частности азотом, бескислородность). Эти условия способствовали консервации растительной органики, но были неблагоприятны для обитания водных животных. Последние развивались по берегам водоемов, вблизи уреза воды [8]. Здесь в массе произрастали лишайники, мхи, плауны, папоротники, псилофиты и т. д. Отсюда характер тогдашней наземной фауны – амфибиотический, полуводный, с адаптацией к повышенной солености.

После адаптации червей к наземным условиям жизни, а возможно, и в период ее произошла бурная морфологическая эволюция нематод. Часть их пошла по пути сохранения мелких размеров тела, питания бактериями, грибами, водорослями. Начальные их формы сохраняли кольчатую кутикулу, 6 губ, округлые отверстия амфидов, головные щетинки одной длины (чаще же щетинки 2-го круга длиннее 1-го), парные гонады самок (часто прямые). Это ареолаймоидная эволюционная ветвь круглых червей. Нематоды второй (эноплоидной) ветви стали увеличивать размеры тела, укреплять и развивать ротовой аппарат, т. е. вырабатывать хищную форму червей. У них сформировалось своеобразное карманообразное отверстие амфидов; головные щетинки, как правило, расположены в два круга, причем 6 щетинок 1-го круга крупнее 4 щетинок 2-го круга; кутикула визуальна гладкая; половые трубки самок парные, антидромные.

Вероятнее всего, этот период морфологической эволюции червей был бурным и проходил довольно интенсивно. Часть червей вернулась обратно в море, другая стала интенсивно осваивать многочисленные наземные биотопы, морфологически изменяться. В составе рецетной фауны имеются реликты тех дней, совмещающие признаки двух данных основных эволюционных ветвей: виды родов *Tripyloides*, *Alaimus*, *Rhabdolaimus*, *Bastiania*, *Prismatolaimus* и др. Дробление ареолаймоидной ветви и выделение внутри нее отрядов *Monhysterida* и *Chromadorida*, по всей вероятности, произошли позднее и в условиях моря.

Таблица 1

Количество таксонов червей
в основных отрядах водных нематод

Отряд	Надсемейства	Семейства	Роды
<i>Enoplida</i>	4 (1)	14 (11)	43 (42)
<i>Araeolaimida</i>	3 (1)	5 (4)	21 (20)
<i>Monhysterida</i>	2	3	9 (6)
<i>Chromadorida</i>	3	4	8 (3)

Примечание. В скобках — таксоны, объединяющие пресноводных и почвенных червей. Приведены таксоны, общие для морских, пресноводных и наземных червей.

Пресные водоемы, как таковые по химическому составу (сульфатно-натриевые и карбонатно-натриевые), появились в карбоне, а в перми были многочисленны и разнообразны [12]. Первичная фауна пресных вод формировалась на основе адаптации, приспособления отдельных организмов моховых наземных сообществ к обитанию в новых для них условиях. Тогдашняя наземная фауна была более преадаптирована к завоеванию пресных континентальных водоемов, чем морская фауна. Так, в карбоне появились пресноводные *Ostracoda* и *Notostraca*, в перми — *Isopoda*, *Amphipoda* и, по всей вероятности, *Nematoda* [17]. В конце палеозоя большинство внутриконтинентальных водоемов имели повышенный солевой состав воды, в связи с чем основное ядро палеолимнического комплекса нематод составили амфибиотические формы, выносящие значительное осолонение.

Рассмотрим рецентный состав фауны нематод пресных вод (табл. 1). Как видим, основную роль в нем играют представители двух отрядов — *Enoplida* и *Araeolaimida*, причем первые в пресноводных ценозах формируют наибольшее число таксонов и число родов их там наиболее высокое (табл. 1). Ареолаймиды также многочисленны, но все же они более тяготеют к моховым сообществам, где явно доминируют (плектиды, тератоцефалиды). При этом основная масса ареолаймид стала осваивать пресные водоемы позднее, о чем будет сказано ниже.

Большинство рецентных пресноводных эноплид являются амфибионтами, так как кроме водоемов обитают в увлажненных наземных биотопах — мху и почве. Только представители сем. *Tobrilidae* встречаются исключительно в условиях пресной воды. Поэтому логично предположить, что основная роль в формировании первичной фауны нематод пресных вод принадлежала эноплидам и что заселение палеозойских континентальных водоемов шло за счет амфибиотических форм моховых сообществ. Морфологически они близки к современным видам родов *Alaimus*, *Rhabdolaimus*, *Bastiania*, *Udonchus* и *Tripyla*. Мы их относим к палеолимнической группе нематод (табл. 2).

В мезозое продолжался процесс дальнейшего формирования

Таблица 2

Структура фауны нематод пресных вод

Группа	Лимногенный комплекс
Палеолимническая	Семейства <i>Tripylidae</i> , <i>Alaimidae</i> , <i>Bastianidae</i> , <i>Onchulidae</i> , <i>Prismatolaimidae</i> , <i>Cylindrolaimidae</i>
Мезолимническая	Семейство <i>Tobrilidae</i> ; роды <i>Ironus</i> , <i>Monhystera</i> , <i>Hofmaenneria</i> , <i>Paraplectonema</i> , <i>Aphanolaimus</i> , <i>Paraphanolaimus</i> , <i>Ethmolaimus</i>
Неолимническая	Некоторые виды родов <i>Daptonema</i> , <i>Theristus</i> , <i>Leptolaimus</i> ; <i>Enoploides fluviatilis</i> , <i>Chromadorita leuckarti</i> , <i>Chromadorina bioculata</i> , <i>Chromadorina viridis</i> , <i>Prochromadora orleyi</i> , <i>Punctodora ratzemburgensis</i>

фауны и флоры континентальных водоемов. Соленость внутренних водоемов уменьшилась. В них появились пресноводные харовые водоросли, у плаунов и папоротников наблюдалась адаптация к водному образу жизни. Водный сток суши стал более регулируемым. Нематоды, первыми приспособившиеся к обитанию по берегам и в прибрежье континентальных водоемов, морфологически менялись: часть из них, вероятно, вымерла, на смену ей из мелководных солоноватых лагун и наземных моховых сообществ мигрировали другие виды и т. д. В это время в водоемах кроме перечисленных выше видов обитали также формы, близкие к современным представителям родов *Amphidelus*, *Aulolaimus*, *Onchulus*, *Odontolaimus* (палеолимническая группа) (табл. 2)

В мезозое в пресных водоемах начинает формироваться настоящая донная фауна нематод. Происходило это, вероятнее всего, в текучих водоемах, где условия обитания для животных были более благоприятны, чем в стоячих. Первыми истинными гидробионтами в пресных водах были формы круглых червей, близкие к современным видам из семейств *Tobrilidae* и родов *Ironus*, *Monhystera*, *Prodesmodora* и др. (мезолимническая группа) (табл. 2). В конце мезозоя на суше развиваются покрытосеменные растения, которые формируют почвенный покров. Их экспансия связана с бурным развитием сапробиотических процессов и, как следствие этого, поступлением в водоемы большого количества гумуса. Происходило эвтрофирование водоемов, ухудшение их газового режима, что отразилось на состоянии фауны пресных вод [7, 11]. Выжили только формы, приспособившиеся к условиям кислородного дефицита и обилию сероводорода. Большая часть нематод, по всей видимости, видоизменила процесс обмена веществ, стала адсорбировать в полости тела серу в виде биокристаллов, что наблюдается у современных *Tobrilidae*, *Tripylidae*, видов родов *Ironus*, *Monhystera*, *Hofmaenneria*, *Prodesmodora* и *Chronogaster*.

На суше в это же время происходило формирование почвенной

нематодофауны. Главную роль в этом процессе играли древние ареолаймиды [1, 11]. Их морфологические эволюционные преобразования шли по двум направлениям. Часть форм адаптировалась к питанию мицелием грибов и стала хищничать. Это линия современных *Diplogasteria*, конечным звеном эволюционного развития которых являются современные паразиты растений и животных. Другая часть перешла к обитанию в сапробиотических очагах, питаясь сапробиотическими бактериями (*Rhabditida*), а уже потом дала паразитические формы (*Strongylida*, *Oxyurida*). Отдельные формы ареолаймид еще на ранних стадиях данного эволюционного процесса мигрировали в пресные воды (*Plectidae*, *Teratocephalidae*), где они обитают и ныне в прибрежной зоне.

Вопрос о времени возникновения двух больших групп свободноживущих нематод (*Mononchida* и *Dorylaimida*) остается открытым. Датировка времени их появления в ордовике и силуре [23] вызывает сомнения. Во-первых, в то время еще не сформировались сульфатные и карбонатные типы вод, в которых обитают представители этих отрядов. Во-вторых, современные мононхиды и дорилаймиды тяготеют к обитанию в маломинерализованных водоемах, которых в то время еще не было. В-третьих, суша в ордовике и силуре была еще голой, практически лишена растительного покрова. Поэтому (и вероятнее всего) анцестральные мононхиды, а потом и дорилаймиды отделялись от эноплид в мезозое, когда переход через пресные воды был облегчен и на суше вегетировали разнообразные растения. Миграция отдельных форм с суши в пресные водоемы проходила, по-видимому, в кайнозое.

В конце кайнозоя сформировался основной состав нематодофауны мейобентоса пресных вод. В настоящее время в нижних течениях рек и в глубоких олиготрофных озерах встречаются явно морские формы нематод: *Enoploides fluviatilis*, *Adoncholaimus aralensis*, виды родов *Daptonema*, *Theristus*, *Leptolaimus* (табл. 2), сравнительно недавно адаптировавшиеся к условиям пресной воды. Мы относим их к неолимнической группе, к подгруппе недавних морских иммигрантов.

В конце палеогена — начале неогена во внутренних водоемах широкое распространение получили цветковые макрофиты. Создался своеобразный биоценоз зарослевой фауны, перифитон, в состав которого вошли оксифильные хроматориды — *Chromadorita leuckarti*, *Chromadorina bioculata*, *Punctodora ratzemburgensis* и др., мигрировавшие в пресные воды из моря. Питаются они исключительно диатомовыми водорослями, которые известны из озерных осадков позднего эоцена, не ранее [6]. Мы их относим к неолимнической группе, подгруппе недавних морских иммигрантов (табл. 2). Вокруг корневой системы водных растений за счет форм, способных переносить кислородное голодание, формируется ризоценоз. В него вошли почвенные сапробионты (*Panagrolaimus hygrophilus*, *P. thienemanni*, *Diplogaster rivalis*) и фитогеминты — представители *Hirschmanniella*, *Chrysonemoides*, *Calolaimus*, поражающие здоровые ткани растений. Обитателей данного ценоза

относим к неолимнической группе, подгруппе почвенных иммигрантов (табл. 2).

В настоящее время происходит сильное эвтрофирование водоемов под влиянием антропогенного загрязнения. Это вызывает резкое изменение состава фауны нематод. В очагах загрязнения в массовом количестве развиваются сапробиотические почвенные рабдитиды и диплогастериды: отдельные виды родов *Paroigolaimella*, *Diplogasteritus*, *Rhabditis*, *Pelodera* и др. (неолимнический комплекс) (табл. 2).

Суммировав все сказанное, можно выделить несколько основных этапов в процессе освоения круглыми червями пресных вод. Начало палеозоя – массовый выход морских анцестральных нематод на сушу, резкое упрощение их организации; морфологическая эволюция червей на суше вызывает формирование основных отрядов водных нематод. Конец палеозоя – появление пресных водоемов, формирование палеолимнической фауны червей. Мезозой – смена фаунистических комплексов нематод в пресных водоемах, появление истинных гидробионтов – основных обитателей донных ценозов. Конец мезозоя – экспансия покрытосеменных растений, поступление в пресные водоемы большого количества гумуса, адаптация донных нематод к условиям кислородного дефицита и обилию сероводорода. Кайнозой – развитие во внутренних водоемах цветковых макрофитов, формирование нематодофауны оксифильного перифитона и ризоценоза. Первый ценоз создается за счет миграции червей из моря, второй – за счет внедрения в водоемы почвенных форм. В настоящее время антропогенное загрязнение вызывает массовое внедрение в водоемы сапробиотических почвенных форм.

Литература

1. Гагарин В. Г. О таксономии и филогении нематод семейства *Plectoidea* // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 4.
2. Гагарин В. Г. К вопросу о путях формирования фауны нематод пресных вод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981.
3. Гагарин В. Г. К системе и филогении свободноживущих нематод (*Nematoda*) // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991.
4. Гагарин В. Г. Эволюция нематод в пресных водах // Эволюционная теория и проблемы фитогельминтологии: Тез. докл. М., 1991.
5. Гагарин В. Г. К положению пресноводных и почвенных энтопланд в системе нематод (*Nematoda*) // Биол. МОИП. Отд. биол. 1992. № 3.
6. Диятомы водоросли СССР, ископаемые и современные. М., 1974. Т. 1.
7. Калугина Н. С. Изменение подсемейственного состава хирономид (*Diptera*, *Chironomidae*) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6.
8. Калугина Н. С. Насекомые в водных экосистемах прошлого // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980.
9. Малахов В. В. Нематоды. Строение, развитие, система и филогения. М., 1986.
10. Монин А. С. История Земли. Л., 1977.
11. Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. М., 1962. Т. 1.
12. Посохов Е. В. Ионный состав природных вод. Генезис и эволюция. Л., 1985.

13. Розанов А. Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. М., 1986.
14. Филиппов И. Н. Класс круглых червей (*Nematodes*) // Руководство по зоологии. М.; Л., 1937. Т. 1.
15. Цалолохин С. Я. Некоторые вопросы филогении нематод // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977.
16. Цалолохин С. Я. Нематоды семейств *Tobrilidae* и *Tripylidae* мировой фауны. Л., 1983.
17. Цалолохин С. Я. Проблема происхождения и развития фауны нематод континентальных водоемов // Эколого-географическое исследование нематод. Л., 1984.
18. Цалолохин С. Я. Типично пресноводные нематоды — что это такое? // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 12.
19. Чесунов А. В. О географическом распространении водных свободноживущих нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981.
20. Andr  ssy I. Evolution as a basis of the systematisation of nematodes. Budapest, 1976.
21. Gerlach S. A. Bemerkungen zur Phylogenie der Nematoden // Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirt. Berlin-Dahlem. 1966. Vol. 118.
22. Maggenti A. R. System analysis and Nematode phylogeny // J. Nematol. 1970. Vol. 2.
23. Maggenti A. R. Nemic Relationships and the origins of plant parasitic nematodes // Plant parasitic nematodes. New York; London. 1971. Vol. 1.
24. Siddiqi M. R. Tylenchida: parasites of plants and insects. London, 1986.

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

УДК 595.132

Л. Л. Кузьмин

ФАУНА НЕМАТОД ОБРАСТАНИЙ СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

A list of 37 species of free-living nematodes sampled from overgrowings different types of overgrowings: vegetation, wooden planked footway, walls of navigation lock, stones etc is given. The most numerous and abundant is the composition of worms in periphyton of navigation lock walls and aquatic vegetation.

Северо-Двинская водная система (СДС) находится на территории Вологодской обл. и представляет собой совокупность озер, рек и каналов с несколькими шлюзами, которые связывают р. Шексну с оз. Кубенским. Общая протяженность системы около 60 км.

Первые нематодологические исследования в СДС были выполнены, по-видимому, в 1976–1977 гг. при изучении мейобентоса озер [1]. В результате было найдено 37 видов круглых червей.

В августе 1988 г. при движении от р. Шексны к оз. Кубенскому проведены сборы нематод в обрастаниях различных типов. Были обсле-

Видовой состав и распределение нематод в обрастаниях СДС

Вид	Место взятия проб										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Отряд Eupoidea											
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Paramphidelus uniformis</i> (Thorne)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ironus tenuicaudatus</i> de Man	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i> (Bütschli)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdolaimus terrestris</i> de Man	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tripyla affinis</i> de Man	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>T. setifera</i> Bütschli	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. helveticus</i> (Hofmaenner)	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i> (Leidy)	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Отряд Mononchida											
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Отряд Dorylaimida											
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Laimyodorus</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Mesodorylaimus</i> sp.	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Epidorylaimus consobrilus</i> (de Man)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Aporcelaimellus krygeri</i> (Ditlevsen)	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Отряд Monhysterida											
<i>Monhystera uncispiculatum</i> (Gagarin)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eumonyhystera dispar</i> (Bastian)	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-

E. filiformis (Bastian)
E. vulgaris (de Man)
Monhystrella paramacura (Meyl)

Отряд **Araeolaimida**

Cylindrolaimus obtusus Cobb
Aphanolaimus aquaticus Daday
A. viviparus Plotnikov
Paraphanolaimus anisitsi (Daday)
Anaplectus granulatus (Bastian)
Plectus cirratus Bastian
P. parietinus Bastian
P. tenuis Bastian
Euteratocephalus crassidens (de Man)

Отряд **Chromadorida**

Achromadora ruricola (de Man)
Chromadorina bioculata (Schultze in Carus)
Chromadorita leuckarti (de Man)
Prochromadora oerley (de Man)
Punctodora ratzemburgensis (Linstow)

Отряд **Tylenchida**

Tylenchus sp.
Aphelenchoides sp.

Общее число видов	6	7	13	4	10	2	6	6	2	12	8
<i>E. filiformis</i> (Bastian)	-	-	+	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. vulgaris</i> (de Man)	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Monhystrella paramacura</i> (Meyl)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cylindrolaimus obtusus</i> Cobb	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>Aphanolaimus aquaticus</i> Daday	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>A. viviparus</i> Plotnikov	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i> (Daday)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian)	-	-	+	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. parietinus</i> Bastian	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. tenuis</i> Bastian	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euteratocephalus crassidens</i> (de Man)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Achromadora ruricola</i> (de Man)	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Chromadorina bioculata</i> (Schultze in Carus)	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Prochromadora oerley</i> (de Man)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Punctodora ratzemburgensis</i> (Linstow)	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tylenchus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Aphelenchoides</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. 1 — р. Шексна (бетонные стенки шлюза, подводная часть плотов), 2 — Топорнинский канал (деревянные стенки шлюза), 3 — оз. Сиверское (камни, подводная часть мостков, водная растительность), 4 — оз. Покровское (деревянные сваи и мостки, водная растительность), 5 — оз. Зауломское (ствол мертвого дерева, водная растительность), 6 — оз. Вазернинское (деревянные мостки, водная растительность), 7 — оз. Кишемское (ствол мертвого дерева, водная растительность), 8 — Кишемский канал (деревянные стенки шлюза), 9 — оз. Благовещенское (деревянные сваи, водная растительность), 10 — р. Порозовица (деревянные стенки шлюзов), 11 — оз. Кубенское (камни, водная растительность).

дованы обрастания со стенок шлюзов, с различных подводных предметов (камни, деревянные сваи, стволы мертвых затопленных деревьев) и с водной растительности. Фаунистические пробы отбирали путем срезания, соскабливания обрастаний. Материал фиксировали 4 %-ным формалином. Половозрелых особей определяли до вида. По системе, принятой нами ранее [2], всего в различных обрастаниях СДС были найдены нематоды 37 видов из 30 родов, 19 семейств, 7 отрядов. Список видов и их распределение по водоемам приведен в таблице.

Ядро фауны нематод обрастаний СДС формируют виды, обычные в пресных водах европейской территории страны [3]. Лишь один вид – *Cylindrolaimus obtusus* – отмечен в стране впервые. Его морфометрические индексы приведены ранее [2]. Наиболее распространены в обрастаниях СДС *Tobrilus helveticus* и *Eumonhystera dispar*, первый из которых был найден во всех водоемах, второй – в большинстве. Описанный В. Г. Гагариным и Е. С. Величко [1] из мейобентоса оз. Сиверского *Monhystera unispiculatum* был найден в обрастаниях также только этого озера.

По числу видов, обнаруженных в обрастаниях конкретного водоема, первенствуют оз. Сиверское, р. Порозовица, оз. Зауломское. Беден видовой состав в озерах Вазернинском, Благовещенском и Покровском. Какой-либо территориальной сопряженности в видовых составах не было отмечено. Число видов нематод в обрастаниях различных типов практически одинаково: на стенках шлюзов найдено 17, а на подводных предметах и на водной растительности – по 18 видов.

Сравнение коэффициента сходства видового состава червей в обрастаниях различных типов (по формуле Жаккара) показало, что наиболее специфична фауна в обрастаниях шлюзов и водной растительности (в %):

Подводные предметы	Водная растительность	
20	18	Шлюзы
	33	Подводные предметы

Напротив, для обрастаний водной растительности наблюдалась довольно отчетливая картина: видовые составы нематод обрастаний водной растительности (в %) тем более сходны, чем ближе расположены озера:

Покровское	Благовещенское	Кубенское	
57	12	7	Сиверское
	25	9	Покровское
		11	Благовещенское

Сопоставление ранее опубликованного материала по мейобентосу СДС [2] с настоящими данными позволяет сделать общие выводы. По богатству видового состава нематод мейобентос и обрастания близки, однако наборы видов заметно отличаются. Во всяком случае коэффициент Жаккара достигает лишь 20 %. В мейобентосе несколько шире

представлены виды семейства *Tobrilidae*, а в обрастаниях – семейства *Chromadoridae*. В пределах каждого водоема различия также отчетливы: максимальное сходство наблюдалось в оз. Сиверском, но оно не превышало 17 %.

В. Г. Гагарин и Е. С. Величко [1] отмечали, что видовой состав нематод мейобентоса наиболее богат в озерах Сиверском (21 вид), Кубенском (18 видов) и Зауломском (16 видов), а беден в мелких мезотрофных озерах Покровском, Благовещенском и т. д. Эти сведения в определенной степени согласуются с данными по обрастаниям.

Сравнение видовых составов нематод мейобентоса и различных типов обрастаний для каждого водоема показало, что в большинстве случаев наиболее близки видовые составы мейобентоса и водной растительности. Максимальное значение коэффициента Жаккара было отмечено для оз. Зауломского (31 %).

Итак, видовой состав нематод в обрастаниях СДС довольно богат, но и довольно специфичен. Различны наборы видов и в обрастаниях разного типа. Из этого следует, что при нематодологическом обследовании водоемов чрезвычайно важен и необходим охват различных мест обитания. Максимальное видовое разнообразие круглых червей в обрастаниях и мейобентосе, как правило, приходится на одни и те же водоемы. По-видимому, фаунистическое разнообразие определяется общими характеристиками водоема как среды обитания.

Сходство видового состава нематод в разных водоемах, как правило, не связано с территориальной близостью. Определяющее значение здесь играют конкретные микроусловия. Среди обследованных типов обрастаний лишь на водной растительности формируются относительно стабильные условия и также наборы видов нематод, которые проявляют более высокое сходство в наиболее близких территориально водоемах. В этом смысле обрастания подводных предметов представляют собой как бы промежуточную среду между обрастаниями шлюзов и водной растительности.

На данный момент общее видовое богатство нематод в мейобентосе и обрастаниях Северо-Двинской водной системы может быть оценено не менее чем в 55 видов.

Литература

1. Гагарин В. Г., Величко Е. С. О мейобентосе озер Северо-Двинской системы и Шекснинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
2. Кузьмин Л. Л. К фауне нематод обрастаний Северо-Двинской водной системы // Фауна, морфология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991.
3. Кузьмин Л. Л., Гагарин В. Г. Каталог свободноживущих почвенных и пресноводных нематод Арктики и Субарктики // ВГПИ. Владимир, 1990. С. 1–66. Деп. в ВИНТИ 10.04.90, № 1943–В90.

Владимирский педагогический институт
им. П. И. Лебедева-Полянского

И. И. Томилина, Л. Н. Лапкина, Б. А. Флеров

**АДАПТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ПИЯВОК
К ФЕНОЛУ**

Two species of leeches in similar tolerance to phenol (LC_{50} – 300 mg/l in 48 h) have different adaptability. In comparison with *Hirudo medicinalis*, *Herpobdella octoculata* has a broader adaptability.

До сих пор вопрос о способности адаптации (привыкания) водных животных, в частности пиявок, к загрязняющим веществам остается спорным. Ранее на пиявках *Hirudo medicinalis* и *Haemopsis sanguisuga* было показано, что только при определенных условиях сублетального воздействия фосфорорганического пестицида хлорофоса возможно повысить у пиявок устойчивость к его летальному воздействию [1].

Цель данной работы – исследовать возможность адаптации 2 видов пиявок (*Herpobdella octoculata* и *Hirudo medicinalis*) к фенолу – наиболее распространенному загрязнителю промышленных сточных вод. *Herpobdella octoculata* отлавливали в природных водоемах, а *H. medicinalis* приобретали на биофабрике ГАПУ в г. Москве.

Эксперимент состоял из предэкспозиции подопытных пиявок в растворах сублетальных концентраций фенола (контрольные пиявки находились в воде) и последующей 48-часовой экспозиции контрольных и подопытных особей в тестирующем растворе LC_{50} этого вещества. В опыте и контроле использовали от 15 до 60 пиявок. Время предэкспозиции варьировали от 1 до 16 сут, а силу токсического воздействия от $1/500$ до $1/2 LC_{50}$. По завершении всего эксперимента пиявок переносили в чистую воду и через 3 сут отмывки регистрировали их гибель. Сопоставляя смертность среди особей, подвергавшихся и не подвергавшихся предварительному слабому токсическому воздействию, судили о проявлении адаптации или отсутствии таковой, а также о роли заданных условий предэкспозиции в формировании этого процесса.

При различной предэкспозиции (1, 2 и 4 сут) *Herpobdella octoculata* в сублетальных растворах с концентрацией фенола 3 и 30 мг/л ($1/100$ и $1/10 LC_{50}$) эффект адаптации к LC_{50} (300 мг/л) проявился в 2 случаях: в группе пиявок, перенесших предэкспозицию 4 сут в растворе с концентрацией 3 мг/л, и в группе, проведенной сутки в растворе с концентрацией 30 мг/л (см. таблицу). Каждая из 2 использованных концентраций могла быть адаптогенной или антиадаптогенной в зависимости от времени воздействия.

При постоянной предэкспозиции (1 сут) диапазон адаптогенных концентраций фенола оказался очень широким (30–110 мг/л). *Herpobdella octoculata*, подвергнутые такому предварительному воздействию, показали достоверно меньший процент гибели в остротоксичном

Влияние предварительного сублетального
воздействия фенола на гибель (%)
Herpobdella octoculata в остротоксичном растворе

Предварительное воздействие		Опыт *	Контроль *
сут	мг/л		
1	3	48 ± 7	53 ± 5
2	3	51 ± 8	37 ± 7
4	3	0	51 ± 5
1	30	9 ± 1	53 ± 11
2	30	60 ± 0	50 ± 0
4	30	70 ± 12	50 ± 0

Примечание. * Три повторности, в каждой использовано по 10 пиявок.

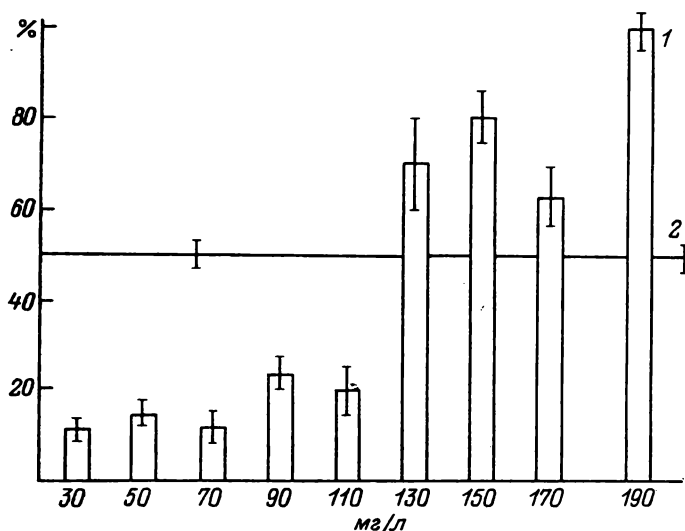


Рис. 1. Гибель *Herpobdella octoculata* (%) в остротоксичном растворе фенола после предварительной суточной экспозиции в сублетальных концентрациях фенола (мг/л).

1 — опыт, 2 — контроль.

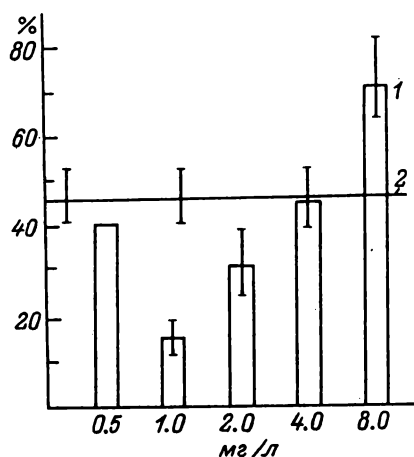
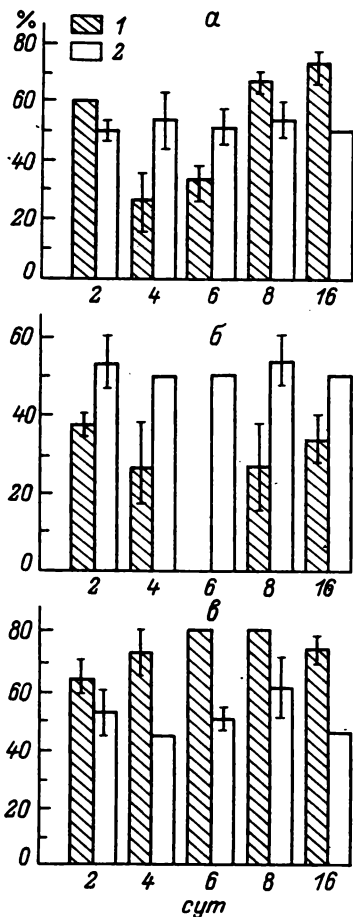


Рис. 2. Гибель *Hirudo medicinalis* (%) в остроотоксичном растворе фенола после предварительной суточной экспозиции в сублетальных концентрациях фенола (мг/л).

1 — опыт, 2 — контроль.

Рис. 3. Гибель *Hirudo medicinalis* (%) в остроотоксичном растворе фенола в зависимости от длительности предварительной экспозиции (сут) в сублетальных растворах токсиканта.

а — взрослые особи, предварительная экспозиция в 0,6 мг/л фенола (1/500 LC_{50}); б — молодь, предварительная экспозиция в 0,45 мг/л фенола (1/500 LC_{50}); в — то же, в 2,2 мг/л фенола (1/100 LC_{50}). 1 — опыт, 2 — контроль.



растворе с концентрацией 300 мг/л, чем контрольные черви или особи, испытывавшие в период предэкспозиции сильное воздействие (130–190 мг/л) (рис. 1).

В отличие от *Herpobdella octoculata* для пиявки *Hirudo medicinalis* адаптогенный диапазон оказался очень узким (1–2 мг/л), несмотря на то что для взрослых особей обоих видов значения LC_{50} фенола одинаковы и равны 300 мг/л (рис. 2), т. е. при заданной предэкспозиции (1 сут) эффективными для *H. octoculata* оказались концентрации 1/100–1/3 LC_{50} , а для *H. medicinalis* — 1/300–1/150 LC_{50} .

Снизив концентрацию предварительного воздействия на *H. medicinalis* до 1/500 LC_{50} и увеличив его время до 2–16 сут, выявили длительность предэкспозиции, при которой проявляется эффект адаптации у взрослых и молодых особей (рис. 3, а, б). Молодь смогла реализовать

свои приспособительные способности во всем исследуемом временном интервале, а взрослые особи лишь в промежутке 4–6 сут. Особенно положительно отразился на выживаемости молоди 6-суточный предварительный контакт с 1/500 LC₅₀ фенола – ни одна особь впоследствии не погибла в растворе LC₅₀. Увеличение концентрации фенола до 1/100 LC₅₀ при сохранении тех же временных параметров предэкспозиции привело к срыву адаптационных механизмов молоди – гибель подопытных особей превысила контрольную во всех вариантах эксперимента (рис. 3,е).

Итак, 2 вида пресноводных пиявок – *Herpobdella octoculata* и *Hirudo medicinalis*, которые обладают одинаковой устойчивостью к фенолу в остром 48-часовом опыте (LC₅₀ – 300 мг/л), проявляют к нему фенотипическую адаптацию при определенных, но разных для каждого вида условиях, связанных как с силой предварительного воздействия фенола, так и с его длительностью. Для *H. octoculata* адаптогенный диапазон сублетальных концентраций гораздо шире, чем для *H. medicinalis*. Молодь последнего вида более эффективно приспосабливается к действию фенола после предварительного контакта с его сублетальными концентрациями, чем взрослые особи.

Несмотря на то что проявившиеся адаптационные механизмы очень „хрупки”, по-видимому, нельзя игнорировать их положительную роль в выживаемости животных в зонах сброса загрязненных фенолом стоков.

Литература

1. Томилина И. И., Лапкина Л. Н. Экспериментальное : изучение адаптивных возможностей пиявок к действию хлорофоса // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 72. .

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

УДК 595.771

Н. А. Шобанов, И. Е. Керкис

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS PLUMOSUS* L. И *CHIRONOMUS BOROKENSIS* KERKIS ET AL. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

The comparison analysis of *Chironomus plumosus* and *C. borokensis* larval morphology has not discovered the characters to distinguish these species at individual level. The interspecies morphological divergence was showed by methods of multivariate statistics.

Детальный морфологический анализ личинок 7 видов *Chironomus* группы *plumosus* позволил найти для них определительные признаки (хотя зачастую очень незначительные) и составить определительную таблицу [5, 6]. Результаты морфологического анализа *C. borokensis* Kerkis et al. в упомянутых работах отсутствуют. Этот вид четко отличается от *C. plumosus* по структуре кариотипа, при изучении ферментов были найдены различия лишь в частоте аллелей, а цитофотометрический анализ не выявил значимых различий в гаплоидной массе ДНК [3]. В связи с этим возможны сомнения в справедливости причисления *C. borokensis* к статусу вида. Если принять положение, что морфологическая структура является интегральной функцией генетических, биохимических и физиологических процессов, происходящих в организме, то изменения последних, приводящие к образованию нового вида, должны повлечь за собой устойчивые морфологические изменения. В настоящей работе приводится описание морфологии личинки *C. borokensis* и представлены результаты сравнительного морфологического анализа *C. plumosus* и *C. borokensis*.

Были изучены личинки *C. borokensis* IV возраста из пруда в дер. Григореево Ярославской области, озер Удиль и Чля Хабаровского края, собранные в 1987 г., а также личинки IV возраста *C. plumosus* из пруда в дер. Григореево Ярославской области. Привлечены данные по *C. plumosus* из 6 популяций, использованные ранее при морфологическом анализе личинок группы *plumosus* [5].

Таксономическую принадлежность личинок устанавливали по кариотипу, используя диагностические маркеры – особенности строения центромерных районов и IV хромосомы [3]. Из диагностированных личинок готовили препараты в жидкости Фора для изучения под световым микроскопом. При морфологическом анализе, кроме описательных, учитывали следующие морфометрические признаки: наименьшую длину головы (mLc), расстояние между щетинками субментума (SSm–SSm), индекс головы (CR), расстояние между наружными сторонами вторых боковых зубцов ментума (M2), расстояние между наружными сторонами первых боковых зубцов ментума (M1), ширину срединного зубца ментума вместе с добавочными (Mm), длину первого членика антенны (A1), совокупную длину 2–5-го члеников антенны (A2–5), индекс антенны (AR), расстояние между цоколями антенны (AF), наибольшую ширину фронтального склерита (FA), расстояния между щетинками на дорзальной стороне головы (S2–S2, S3–S3, S4–S4, S5–S5, S8–S8), расстояние между теменными порами (Pp–Pp), количество радиальных бороздок на вентроментальных пластинках (SuR), расстояние между внутренними углами вентроментальных пластинок (VmP–VmP). Терминология и обозначения даются по Сэтэру [7] и Шобанову [5].

Морфологический диагноз личинок *Chironomus borokensis*. Длина тела личинки перед окукливанием около 25 мм. Вентральные отростки обычно длиннее подталкивателей (f. l. *plumosus*). Ширина головной капсулы личинки от 0.73 до 0.85 мм. Расстояние между гулярными

щетинок 287–352 мкм (\bar{x} = 310 мкм). Наименьшая длина головы 379–472 мкм (\bar{x} = 421 мкм). CR = 1.20–1.47 (\bar{x} = 1.36). Длина базального членика антенны от 163 до 210 мкм (\bar{x} = 182 мкм). Вершина антеннальной сенсиллы почти всегда заходит за середину 4-го членика антенны. Передний край основания максиллы вогнутый. Зубцы ментума черные, заостренные. M2 = 113–148 мкм (\bar{x} = 127 мкм), M1 = 81–107 мкм (\bar{x} = 95 мкм), Mm = 49–63 мкм (\bar{x} = 54 мкм). На вентроментальных пластинках зубчики выступают за передний край лишь в средней части, количество бороздок на пластинках от 90 до 109 (\bar{x} = 98). Расстояние между внутренними углами вентроментальных пластинок 69–95 мкм (\bar{x} = 80 мкм). Гулярное пятно всегда интенсивно окрашено, его границы, идущие от тенториумов, ясно выражены. Пигментация прилегающих к гулярному пятну зон варьирует по интенсивности и занимаемой площади. Варианты окраски вентральной стороны головы *C. borokensis* сходны с таковыми *C. plumosus* [5, 6], хотя в среднем окраска последнего более интенсивная. Расстояние между цоколями антенн 224–316 мкм (\bar{x} = 270 мкм). Наибольшая ширина фронтального склерита 256–362 мкм (\bar{x} = 329 мкм).

Хетотаксия дорзальной стороны головной капсулы следующая: S2–S2 – 173–209 мкм (\bar{x} = 188 мкм), S3–S3 – 184–245 мкм (\bar{x} = 208 мкм), S4–S4 – 214–296 мкм (\bar{x} = 258 мкм), S5–S5 – 204–285 мкм (\bar{x} = 249 мкм), S8–S8 – 520–684 мкм (\bar{x} = 594 мкм), Pp–Pp – 301–418 мкм (\bar{x} = 362 мкм).

Проведенный морфологический анализ личинок не выявил признаков, позволяющих на уровне особи различать *Chironomus plumosus* и *Chironomus borokensis*. Тем не менее даже при беглой оценке морфометрических характеристик (см. таблицу) привлекают внимание различия в средних значениях и пределах вариаций между признаками *C. plumosus* и *C. borokensis*. Кроме того, экстремумы значений признаков *C. plumosus* из дер. Григорево в 10 случаях из 19 выходят (хотя и незначительно) за пределы вариаций, указанных для этого вида ранее [5], что расширяет имеющиеся представления о морфологической изменчивости этого вида.

Итак, полученные данные отчасти отражают различия между *Chironomus plumosus* и *Chironomus borokensis*, однако по ним трудно судить об устойчивости и видоспецифичности этих различий. Для доказательства и демонстрации наличия (или отсутствия) морфологической дивергенции между этими видами были применены методы многомерной статистики. В качестве исходного материала использованы следующие выборки личинок: 1 – совокупная выборка *C. plumosus* из 6 популяций (54 экз.), 2 – популяция *C. plumosus* из пруда в дер. Григорево (46 экз.), 3 – популяция *C. borokensis* из дер. Григорево (51 экз.), 4 – популяция *C. borokensis* из оз. Удыль (20 экз.), 5 – популяция *C. borokensis* из оз. Чля (30 экз.).

Для оценки степени морфологической дивергенции между указанными выборками были вычислены Евклидовы расстояния, коэффициенты дивергенции по Кульбаку [1] и индекс сходства по Животовскому

Морфометрическая характеристика личинок *Chiropotus pilosus* и *Chiropotus borokensis*

Выборка	n	\bar{x}	min-max	n	\bar{x}	min-max	n	\bar{x}	min-max
	SSm-SSm, мкм			M1, мкм			S5-S5, мкм		
plu Σ	54	358	319-394	39	105	96-113	40	271	236-315
plu Γ	32	337	304-369	31	104	85-117	19	269	245-316
bor Σ	62	310	304-352	69	95	81-107	55	249	204-285
	mLC, мкм			Mm, мкм			S8-S8, мкм		
plu Σ	54	480	406-516	39	58	54-67	42	637	517-730
plu Γ	29	450	427-504	31	60	49-70	15	619	520-714
bor Σ	62	421	379-472	69	54	49-63	53	594	520-684
	CR			AF, мкм			Pr-Pr, мкм		
plu Σ	54	1.32	1.23-1.42	42	295	270-360	42	382	326-427
plu Γ	33	1.34	1.23-1.44	21	284	256-326	17	389	316-449
bor Σ	63	1.36	1.20-1.47	56	270	224-316	50	362	301-418
	Al, мкм			FA, мкм			VmP-VmP, мкм		
plu Σ	53	178	162-201	42	346	303-393	45	94	73-115
plu Γ	37	196	173-222	19	348	311-377	46	94	76-107
bor Σ	75	182	163-210	57	329	256-362	110	80	68-98

Выборка	n	\bar{x}	min-max	n	\bar{x}	min-max	n	\bar{x}	min-max
	A2-5, мкм			S2-S2, мкм			SuR		
plu Σ	53	83	76-97	43	189	167-213	43	90	79-107
plu Γ	38	87	76-95	21	189	179-209	31	85	74-95
bor Σ	75	88	76-98	58	188	173-209	75	98	90-110
	AR			S3-S3, мкм					
plu Σ	53	2.13	1.81-1.96	43	223	202-242			
plu Γ	36	2.25	1.88-2.64	21	218	199-250			
bor Σ	71	2.06	1.82-2.31	58	208	184-245			
	M2, мкм			S4-S4, мкм					
plu Σ	39	142	131-157	43	267	201-313			
plu Γ	31	141	127-156	19	267	224-306			
bor Σ	69	127	113-148	58	258	214-296			

Примечание. plu Σ – объединенная выборка *C. plimosis* из 6 популяций, plu Γ – выборка *C. plimosis* из пруда в дер. Григорово, bor Σ – объединенная выборка *C. bogokensis* из 3 популяций (пруд в дер. Григорово, озера Удьяль и Чля), n – количество изученных особей, \bar{x} – средние значения, min-max – минимальные и максимальные значения. Остальные обозначения в тексте.

	plu Σ	plu Γ	bor Γ	bor У	
plu Γ	3.85				
bor Γ	8.05	7.76			
bor У	7.37	7.08	4.37		Эвклидовы расстояния
bor Ч	6.37	5.56	3.86	3.17	
plu Γ	13.71				
bor Γ	69.23	59.78			Дивергенция по Кульбаку
bor У	36.26	34.72	22.44		
bor Ч	38.65	29.08	17.53	11.48	
plu Γ	0.83				
bor Γ	0.63	0.61			Индекс сходства по
bor У	0.63	0.59	0.72		Животовскому
bor Ч	0.68	0.71	0.74	0.74	
plu Γ	0.07				
bor Γ	0.27	0.21			Дивергенция по трансгрессии
bor У	0.22	0.17	0.05		(простой метод)
bor Ч	0.28	0.19	0.09	0.08	
plu Γ	0.93				
bor Γ	0.85	0.88			Трансгрессия
bor У	0.93	0.85	0.78		(точный метод)
bor Ч	0.86	0.86	0.86	0.81	

Рис. 1. Матрицы показателей дивергенции, рассчитанных 5 методами. plu Σ – объединенная выборка *C. plumosus* из 6 популяций, plu Γ – выборка *C. plumosus* из пруда в дер. Григорево, bor Γ – выборка *C. borokensis* из пруда в дер. Григорево, bor У – выборка *C. borokensis* из оз. Удиль, bor Ч – выборка *C. borokensis* из оз. Чля.

[2]. Также проведено сравнение выборок по показателям трансгрессии. В одном случае вычисляли коэффициент дивергенции, основанный на прямом подсчете трансгрессирующих значений:

$$D_i = 1 - T_i, \quad T_i = \frac{n_1 + n_2}{N_1 + N_2},$$

где D_i и T_i – соответственно коэффициенты дивергенции и трансгрессии двух сравниваемых множеств по i -тому признаку; n_1 и n_2 – значения двух сравниваемых множеств i -того признака, попадающие в общий для этих множеств интервал (или трансгрессирующие значения); N_1 и N_2 – общие объемы сравниваемых множеств по i -тому признаку.

В другом случае коэффициент трансгрессии рассчитывали методом, считающимся математически более точным и корректным:¹

$$T = \frac{n_1 p_1 + n_2 p_2}{n_1 + n_2},$$

¹ Этот метод использован по рекомендации М. В. Мины (Институт эволюционной морфологии и экологии животных РАН).

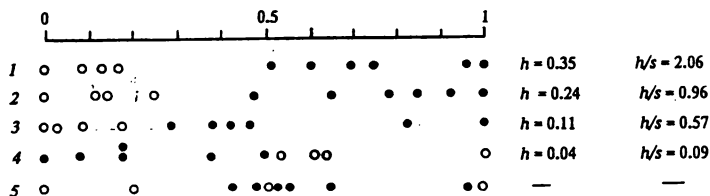


Рис. 2. Сравнительная характеристика методов оценки дивергенции (сходства).

1 — показатели дивергенции, полученные с использованием простого метода расчета трансгрессии; 2 — Эвклидовы расстояния; 3 — дивергенция по Кульбаку; 4 — индекс сходства Животовского; 5 — точный метод расчета трансгрессии. Кружки: черные — показатели, полученные при сравнении выборок (популяций), принадлежащих разным видам; белые — то же, одного и того же вида; h — размер хиатуса (расстояние между ближайшими точками внутри- и межвидовых сравнений), S — размах вариации показателей внутривидовых сравнений.

где n_1 и n_2 — объемы выборок, $p_1 = 0.5 \pm \varphi(x_1)$, $x_1 = \frac{\min_2 - M_1}{\sigma_1}$, $\min_2 = M_2 - 3\sigma_2$, $p_2 = 0.5 \pm \varphi(x_2)$, $x_2 = \frac{\max_1 - M_2}{\sigma_2}$, $\max_1 = M_1 + 3\sigma_1$, M_1 и M_2 — средние арифметические, $\varphi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int e^{-\frac{x^2}{2}} dx$ (по: [4]).

Результаты, полученные упомянутыми методами, сведены в матрицы (рис. 1). Коэффициенты дивергенции, основанные на „простом” методе расчета трансгрессии (т. е. на прямом подсчете трансгрессирующих значений), колебались от 0.05 до 0.28. При сравнении выборок одного и того же вида они изменялись от 0.05 до 0.09, а при межвидовых сравнениях — от 0.19 до 0.27. Эвклидовы расстояния при внутривидовых сравнениях изменялись от 3.17 до 4.37, а между выборками, принадлежащими к разным видам, составляли 5.56–8.05.

Дивергенция по Кульбаку между выборками одного вида составляла 11.48–22.44, межвидовая дивергенция — 29.08–69.23. Индекс сходства по Животовскому при сравнениях между выборками одного вида изменялся от 0.717 до 0.828, а при сравнениях выборок разных видов — от 0.588 до 0.708. По „точному” методу расчета трансгрессии между выборками одного вида она была 0.775–0.932, а между выборками разных видов — 0.846–0.929.

Таким образом, в 4 случаях из 5 максимальные (минимальные) показатели дивергенции (или соответственно сходства) при внутривидовых сравнениях не превышали (или соответственно превышали) показатели межвидовых сравнений, что свидетельствует об устойчивых морфологических отличиях сравниваемых видов. „Точный” метод расчета трансгрессии противоречит результатам, полученным другими методами оценки морфологической дивергенции, а также результатам

кариологического анализа, поскольку он не улавливает имеющихся различий между внутри- и межвидовой дивергенцией.

Для детального сравнения методов оценки морфологической дивергенции размах вариаций показателей каждого метода был принят за единицу. Тогда каждый отдельный коэффициент, получаемый при сравнении двух выборок, в относительную величину переводится следующим образом:

$$C_x = \frac{x - x_{\min}}{x_{\max} - x_{\min}},$$

где C_x — относительный показатель дивергенции (сходства), x_{\min} и x_{\max} — минимальный и максимальный показатели дивергенции (сходства). Разрешающую способность метода можно оценить либо по размеру хиатусов между массивами показателей внутри- и межвидовых сравнений, либо по соотношению размера хиатуса и размаха вариации показателей внутривидовых сравнений (рис. 2). По обоим этим критериям выделяется (как наиболее адекватный) метод, основанный на расчете трансгрессии по количеству непосредственно полученных трансгрессирующих значений („простой” метод).

Из всего изложенного выше можно заключить, что личинки *Chironomus plumosus* и *Chironomus borokensis* не имеют морфологических признаков, позволяющих надежно различать эти виды на уровне особи. При внутри- и межвидовых сравнениях личинок *C. plumosus* и *C. borokensis* по комплексу признаков установлено, что межвидовая морфологическая дивергенция превышает межпопуляционную (внутривидовую). Это свидетельствует о квантованности морфологических типов *C. plumosus* и *C. borokensis* и подтверждает их видовую самостоятельность. При установлении степени морфологической дивергенции наиболее адекватным в данном случае оказался метод, основанный на прямом подсчете трансгрессирующих значений.

Литература

1. Андреев В. Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. Животовский Л. А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биол. 1979. Т. 10, № 4.
3. Керкис И. Е., Филиппова М. А., Шобанов Н. А., Гундерина Л. И., Кикнадзе И. И. Кариологическая и генетико-биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* sp. n. из группы *plumosus* // Цитология. 1988. Т. 30, № 11.
4. Пляхинский Н. А. Биометрия. Новосибирск, 1961.
5. Шобанов Н. А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
6. (Шобанов Н. А.) Shobanov N. A. The morphological differentiation of *Chironomus* species of *plumosus* group (Diptera, Chironomidae). Larvae // Acta biol. debr. oecol. hung. 1989. N 2.

7. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae) // Entomol. scand. 1980. Suppl. 14.

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

УДК 551.481.1

Э. С. Бикбулатов, Д. Е. Щеглов

ЭМПИРИЧЕСКИЕ ЗАВИСИМОСТИ В ПРОГНОЗАХ СОДЕРЖАНИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ВОДОЕМЕ

Five types of equations for prediction inlake phosphorus concentrations, were tested on the group of 67 lakes in USA. Using the numerical parameters and outflows characteristics together with inflows ones significantly improved the accordance of results of calculations with the obtained data.

Важной задачей исследования лимнических систем является прогнозирование уровня трофии водоема. Одним из самостоятельных методов решения этой задачи является разработка простых эмпирических и полуэмпирических зависимостей, связывающих концентрацию лимитирующего биогенного элемента с его поступлением в водоем. Большие трудности в непосредственном определении коэффициентов седиментации и удержания, используемых в модели Волленвейдера [3], привели к разработке простых зависимостей, не содержащих показателей удержания биогенных элементов. К таким зависимостям можно отнести формулу Волленвейдера [3]:

$$P_{O3} = P_{Bx} / (1 + \sqrt{T_w}), \quad (1)$$

где P_{O3} – среднегодовая концентрация общего фосфора в водоеме, мг/л; P_{Bx} – среднегодовая концентрация общего фосфора в поступающих водах, мг/л; T_w – время водообмена, годы.

В работе С. В. Багоцкого и др. [1] было предложено 6 формул, подобных формуле (1), но с различными численными коэффициентами при P_{Bx} , T_w и с введением дополнительного параметра – средней глубины водоема. Выбор численных значений коэффициентов производился при минимальной среднеквадратической ошибке (S_1). Для решения задачи использовались данные по водно-балансовым характеристикам, нагрузкам и концентрациям общего фосфора по 74 озерам США, 43 озерам Канады и 27 Альпийским озерам. По сравнению с вышеприведенной формулой Волленвейдера все 6 модификаций улучшали совпадение расчетных и экспериментальных концентраций фосфора в водоеме. Наилучшее совпадение результатов расчета с реальными характеристиками было достигнуто в подгруппе Американских озер,

**Результаты расчета оптимальных параметров
эмпирических формул**

Урав- нение	r	SE	N	\hat{R}^2	a	b	S1
1			67		1	1	0.75
2	0.96	0.134	67	92.9	0.78	0.50	0.336
3	0.96	0.137	67	92.56	0.71	0.91	0.341
4	0.95	0.156	67	90.34	1.09	0.91	0.386
5	0.95	0.15	67	91.13	0.63	1.07	0.415

Примечание. r – коэффициент корреляции; SE – стандартная ошибка уравнения регрессии; N – длина выборки; \hat{R}^2 – описываемая дисперсия, %; a и b – эмпирические коэффициенты.

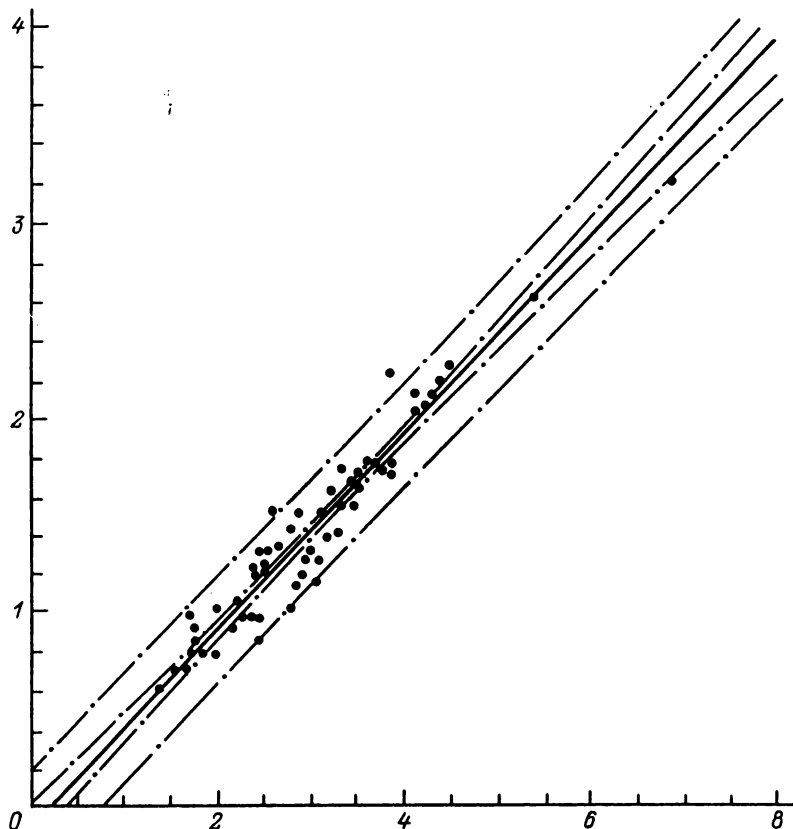
S1 менялась от 0.38 до 0.39. Для групп Канадских и Альпийских озер минимальная оценка S1 = 0.58. По формуле Волленвейдера S1 составляет 0.75 для озер США и доходит до 300 для таковых Канады, что свидетельствует о полной неприменимости данной формулы к последней группе озер. Во всех 6 модификациях уравнения использовалась лишь входная концентрация общего фосфора. Между тем очевидно, что введение выходных концентраций должно улучшить соответствие расчетных и экспериментальных данных, так как концентрация общего фосфора на выходе из водоема косвенно должна учитывать весь спектр происходящих в водоеме процессов, включая седиментацию.

В настоящей работе была сделана попытка проверить, насколько это предположение соответствует истине. Были использованы данные по одному и тому же массиву озер США, что и в работах [1, 2]. Мы исключили из анализа озера с неизвестными данными по времени водообмена, внешней нагрузке, коэффициенту удержания. Затем были произведены расчеты по выборке из 67 озер (см. таблицу). Необходимо отметить, что в 1982 г. [4] были проверены 4-я и 5-я формулы, которые включают или входную или выходную концентрацию фосфора. Мы попытались наряду с введением дополнительных параметров (выходная концентрация фосфора, внешняя нагрузка) в формулу (1) найти их комбинации, наилучшим образом описывающие реальные данные. Ниже даются результаты расчетов лишь по 2 новым (2-й и 3-й) формулам:

$$P_{O3} = a (P_{ВХ} P_{ВЫХ} / (1 + \sqrt{T_w}))^b, \quad (2)$$

$$P_{O3} = a ((P_{ВХ} + P_{ВЫХ}) / (1 + \sqrt{T_w}))^b, \quad (3)$$

где $P_{ВЫХ}$ – выходная концентрация общего фосфора, мг/л. Эти формулы дают максимальные коэффициенты корреляции и минимальные среднеквадратические ошибки (см. таблицу). Для сравнения также приведены результаты наших расчетов для этой выборки по формулам



Зависимость между средней по озеру концентрацией общего фосфора и произведением входной и выходной концентраций (уравнение 3).

По оси ординат — $\lg (P_{03})$, по оси абсцисс — $\lg (a) + b \lg (P_{\text{вх}} \times P_{\text{вых}} / (1 + T_w))$.

(1), (4), (5), которые имеются в работах соответственно Волленвейдера [3], Багоцкого и др. [1] и OECD [4]:

$$P_{03} = a (P_{\text{вх}} / (1 + \sqrt{T_w}))^b, \quad (4)$$

$$P_{03} = a P_{\text{вых}}^b. \quad (5)$$

Несмотря на некоторое различие выборок (74 озера в работе [1] и 67 в наших расчетах), для формулы (4) получены одинаковые значения $S_1 = 0.39$. Величины коэффициентов a и b отличаются также незначительно — соответственно 1.03 и 0.85 в работе [1] и 1.09 и 0.91 по нашим расчетам. Лучшие результаты наблюдаются при использовании формул (2) и (3), в которых представлено произведение или сумма входных и выходных концентраций; они дают мало отличающиеся оптимальные параметры a и b и практически идентичные значения

коэффициентов корреляции и среднеквадратической ошибки. В сравнении с формулой (4) коэффициенты корреляции возрастают от 0.95 до 0.96, среднеквадратическая ошибка уменьшается с 0.39 до 0.34. Уравнение регрессии, рассчитанное по 67 озерам с 95 %-ными доверительными интервалами и пределами предсказания модели, судя по минимальной среднеквадратической ошибке, максимальным коэффициентам корреляции и проценту описываемой дисперсии, более приближено к экспериментальным данным (см. рисунок).

Таким образом, использование предлагаемых полуэмпирических формул, учитывающих дополнительно концентрации фосфора в стоке водоемов, а тем самым косвенно и процессы его осаждения, дает значительно более точные оценки реально существующих концентраций.

Литература

1. Багоцкий С. В., Вавилин В. А., Остапенко М. М. Проверка эмпирических зависимостей между поступлением биогенного элемента и его содержанием в водоеме // Вод. ресурсы. 1985. № 3.
2. Schnoor J. L., O'Connor D. J. A steady state eutrophication model for lakes // Water Res. 1980. Vol. 14, N 11.
3. Vollenweider R. A. Advanced in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication // Idrobiol. 1976. Vol. 33.
4. Vollenweider R. A., Kerekes J. Eutrophication of waters, monitoring, assesment and control // Technical Report DAS/CSI/. Paris, 1982.

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

УДК 574.583 (285.2) : 579.68

А. Ю. Горбенко, И. Н. Крылова

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АБСОЛЮТНОГО КОЛИЧЕСТВА БАКТЕРИЙ, АДсорбированных НА ЧАСТИЦАХ СЕСТОНА

The absolute number of bacteria on suspended particles has been evaluated, and a simplified counting method has been developed. The widespread ultrasonic treatment does not allow to determine the total number of seston bacteria.

Химический состав взвешенного вещества и его функциональная роль в водных экосистемах в значительной мере зависят от степени заселенности сестона бактериями [1, 2]. Однако методические подходы, позволяющие провести тотальный учет бактерий, ассоциированных с частицами детрита, а также фито- и зоопланктерами, до сих пор

не найдены. Прямой микроскопический подсчет бактериальных клеток на видимой стороне частиц взвеси с последующим удвоением полученной численности [6] занижает эту величину по причине недоучета количества бактерий, находящихся в толще детрита или в скоплениях гидробионтов, причем ошибка заметно возрастает по мере увеличения размеров взвешенных частиц [4]. Большую эффективность счета дает предварительное диспергирование взвешенного вещества ультразвуком, однако до сих пор не установлено, насколько полно при этом учитываются бактерии. Вместе с тем в экологии наземных животных разработаны косвенные методы определения абсолютной популяционной плотности самых разнообразных макроорганизмов [7]. Принципиальная применимость этих подходов для микроорганизмов показана при количественном учете отдельных видов почвенных бактерий [3], однако широкого применения в микробиологических исследованиях они не получили, видимо, из-за высокой трудоемкости анализа.

В настоящей работе предпринята попытка распространить эти подходы на определение абсолютного количества бактерий сестона и на этом основании оценить эффективность отделения бактерий от частиц взвеси при стандартной ультразвуковой обработке.

Образцы воды отбирали 14 августа 1991 г. батометром Рутнера из поверхностного (0.3 м) и придонного (13 м) горизонтов на русловой станции Рыбинского водохранилища, расположенной напротив пос. Борок Ярославской обл. Кроме того, была использована вода из поверхностного горизонта закрытого побережья, расположенного также в окрестностях пос. Борок. В отобранных пробах детрит был достаточно разнообразен – на русловой станции наблюдалась тенденция к увеличению количества четко оформленных частиц в придонной воде по сравнению с поверхностной. В побережье детрит был представлен в основном слабооформленным гелеподобным веществом, равномерно заполняющим всю площадь фильтра, что не позволило измерить количество или размеры частиц в этой пробе (табл. 1).

Абсолютный количественный учет бактерий, адсорбированных на частицах детрита, проводили методом Лесли [7]. В его основе лежит предположение о том, что при многократном применении стандартной процедуры отлова и изъятия учитываемых организмов последовательность уловов может быть аппроксимирована убывающей геометрической прогрессией и, следовательно, абсолютное количество организмов можно оценивать как предел, к которому тяготеет сумма членов этой прогрессии при стремлении количества отловов к бесконечности. Иными словами, основное допущение модели сводится к тому, что в замкнутом местообитании многократное повторение пусть даже не очень эффективной процедуры отлова рано или поздно позволит извлечь все учитываемые объекты.

Для сбора сестона 100 мл природной воды фильтровали через отечественные ядерные фильтры с диаметром пор 1.5 мкм. Фильтрат использовали для определения количества свободноживущих бактерий, а фильтр – адсорбированных бактерий. Стандартный цикл выделения

Таблица 1
Выборочные характеристики планктонной системы
и детрита в месте отбора проб

Станция	Прозрачность по диску Секки, см	Глубина в месте отбора проб, м	Температура, °C	Количество частиц взвеси, тыс. шт./мл	Средний размер частиц, мкм	Количество свободноживущих бактерий, млн кл./мл
Русловая поверхностная	120	14	18,9	$13.4 \pm 4.4^*$	7.8 ± 1.5	4.4 ± 0.2
Русловая придонная	—	14	—	22.8 ± 8.1	9.5 ± 1.3	7.6 ± 0.8
Прибрежная поверхностная	90	1	17,5	—	—	5.7 ± 0.4

Примечание. Здесь и в табл. 2: * доверительный интервал ($\alpha = 0.05$).

Таблица 2

Количество бактерий, изъятых в результате
циклической обработки из сестона,
тыс. кл./мл природной воды

Станция	Цикл		
	1	2	3
Русловая поверх- ностная	$57 \pm 5^*$	32 ± 5	7 ± 2
Русловая придонная	71 ± 9	61 ± 5	18 ± 2
Прибрежная поверхностная	14 ± 5	1 ± 1	0

и изъятия бактерий из сестона был организован следующим образом. Фильтр с осевшей на нем взвесью опускали в стакан с 25 мл 0.5 %-ного раствора K_2SO_4 , приготовленного на безбактериальной дистиллированной воде. Образец подвергали ультразвуковой обработке на установке УЗДН-2Т (30 с, мощность 100 Вт, частота 22 кГц). Отмытый от детрита фильтр удаляли, а суспензию пропускали через новый ядерный фильтр с диаметром пор 1.5 мкм. Фильтрат фиксировали 40 %-ным формалином и в дальнейшем применяли для определения количества бактерий, а фильтр с осажденным на нем детритом использовали в следующем цикле „отлова” бактерий. Бактерии окрашивали акридином оранжевым и учитывали общепринятым методом на микроскопе „ЛЮМАМ И1” [8]. Параметры уравнения линейной регрессии оценивали методом наименьших квадратов.

Для всех трех образцов детрита ясно прослеживалась тенденция к уменьшению бактериальных „уловов” по мере увеличения количества циклов (табл. 2).

При этом отложенные в координатах $S_k - b_{k+1}$ экспериментальные данные линеаризовались с очень высокими коэффициентами корреляции (табл. 3), что говорит о применимости модели Лесли к формальному описанию процедуры последовательного изъятия бактерий из частиц взвеси. Напомним, что уравнение для суммы k членов геометрической прогрессии можно записать в виде

$$S_k = \frac{b_1}{1 - q} - \frac{b_{k+1}}{1 - q},$$

где b_1 – первый член прогрессии $b_{k+1} - k + 1$ – член прогрессии, q – знаменатель геометрической прогрессии. Как видно из формулы, в координатах $S_k - b_{k+1}$ эта зависимость описывается прямой, отсекающей на оси ординат предел суммы членов бесконечно убывающей геометрической прогрессии, равный абсолютному количеству организмов в данном местообитании.

Таблица 3

Параметры математической модели (1) процесса
последовательного изъятия бактерий из сестона

Параметр	Станция		
	руслловая поверхностная	руслловая придонная	прибрежная поверхностная
Коэффициент корреляции $S_k - b_{k+1}$	0.99	0.93	1.00
Абсолютное количество бактерий, тыс. кл./мл	106	176	15
Первый член прогрессии (b_1), тыс. кл./мл	60	81	14
Знаменатель прогрессии (q)	0.44	0.54	0.07

В зависимости от размера и оптической плотности взвешенного вещества стандартная ультразвуковая обработка (первый цикл выделения и изъятия бактерий) позволяла десорбировать от 40 до 90 % от абсолютного количества бактерий сестона (табл. 2, 3). При этом минимальной эта величина была в придонных горизонтах глубоководной станции, где наблюдалась тенденция к увеличению размера детритных частиц, и максимальной – в образце воды, содержавшей неоформленный гелеподобный детрит.

Таким образом, эффективность десорбции бактерий от частиц взвеси ультразвуком очень непостоянна и зависит от фракционных особенностей сестона. В этой связи вариации количества ассоциированных с частицами взвеси бактерий, наблюдаемые при применении однократной стандартной ультразвуковой обработки в качестве десорбента, могут быть вызваны как изменением абсолютного числа бактерий, так и изменением степени оформленности и размеров сестона. Следовательно, получаемые таким методом величины нельзя использовать даже в качестве относительного показателя обилия бактерий сестона.

Метод Лесли, по всей видимости, позволяет получать объективную информацию о количестве бактерий сестона, однако анализ в этом случае становится более трудоемким: для проверки применимости метода Лесли и надежной оценки абсолютного количества бактерий сестона микроскопическое определение бактерий необходимо повторить как минимум трижды. Вместе с тем проведенные исследования позволяют существенно уменьшить трудоемкость этого анализа и свести абсолютный количественный учет к однократному определению численности бактерий. Расчет, выполненный по приведенной выше формуле и данным табл. 2, 3 показал, что проведение 5 циклов изъятия бактерий из всех образцов детрита дало бы возможность выделить основную массу бактерий – 95–100 % от абсолютного их количества. Эти

результаты позволяют предложить упрощенный метод учета абсолютного количества бактерий сестона: процедуру изъятия бактерий необходимо повторить 5 раз, из всех фильтратов приготовить смешанный образец и в нем определить количество бактерий. Полученная таким образом численность бактерий сестона будет (судя по выполненным расчетам) очень близка к оценкам, получаемым по методу Лесли. Заметим, что предлагаемый подход по существу аналогичен методу многократной экстракции, который используется в химии почв для полного выделения некоторых слаборастворимых веществ [5].

Итак, применение нетрадиционного для водной микробиологии методического подхода позволило установить, что стандартная ультразвуковая обработка для определения количества бактерий, ассоциированных с частицами сестона, не позволяет адекватно оценить абсолютное количество этих бактерий. Более реалистичные оценки могут быть получены лишь при многократном повторении процедуры десорбции клеток и их изъятия.

Литература

1. Витюк Д. М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. Киев, 1983.
2. Горбенко Ю. А. Экология и практическое значение морских микроорганизмов. Киев, 1990.
3. Кожевни П. А. Микробные популяции в природе. М., 1989.
4. Копылов А. И., Крылова И. Н. Сравнение методов определения численности планктонных микроорганизмов, ассоциированных с частицами взвеси // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1990. № 85.
5. Орлов Д. С., Гришина Л. А. Практикум по химии гумуса. М., 1981.
6. Харламенко В. И. Определение численности и биомассы водных бактерий эпифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных фильтров // Микробиология. 1984. Т. 53, № 1.
7. (Caughley G.) Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М., 1979.
8. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // Appl., Environ. Microbiol. 1977. Vol. 33, N 5.

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

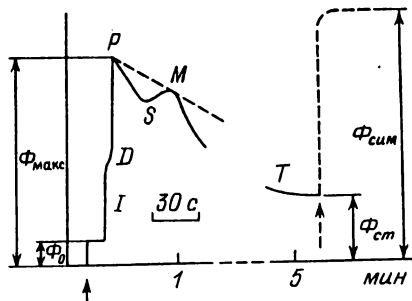
УДК 574.5.08 : 581.132.1 + 543.426

А. Д. Апонасенко, **Ф. Я. Сидько**, Л. А. Балакчина

ФЛУОРЕСЦЕНТНЫЙ МЕТОД И АППАРАТУРА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Original device for continuous registration of chlorophyll fluorescence in different type waterbodies is described.

При изучении пространственного распределения фитопланктона все более широкое распространение получают флуоресцент-



Кинетика переменной составляющей флуоресценции зеленых водорослей. Возбуждающее излучение 400–480 нм, интенсивность 60 Вт/м².

I–Д, Д–Р, Р–S, S–M, M–T – фазы переменной составляющей флуоресценции согласно [3].

ные методы. Их очевидным достоинством является высокая чувствительность, позволяющая измерять флуоресценцию хлорофилла водорослей *in vivo*, в том числе путем непрерывной регистрации при вертикальном и горизонтальном зондировании водоема. В исследованиях тонкой структуры пространственного распределения фитопланктона эти методы незаменимы.

Реальные концентрации хлорофилла в морях и внутренних водоемах (от сотых до десятков миллиграммов в 1 м³) соответствуют линейному участку кривой зависимости интенсивности флуоресценции (Φ) от концентраций хлорофилла ($C_{\text{хл}}$). Реабсорбция хлорофилла практически не сказывается на спектрах флуоресценции, поэтому ее регистрация возможна без разведения проб воды, а также непосредственно в водоеме. Исключение составляют некоторые высокоэвтрофные воды, в которых концентрация хлорофилла составляет несколько сотен миллиграммов в 1 м³.

Интенсивность флуоресценции хлорофилла в растениях определяется не только его концентрацией и интенсивностью возбуждающего излучения, но и условиями окружающей среды и состоянием фотосинтетического аппарата. Квантовый выход флуоресценции нативного хлорофилла непостоянен и может меняться на десятки и сотни процентов, особенно в первый момент облучения растений после их пребывания в темноте.

При облучении адаптированных к темноте растений сильным лучистым потоком ($\approx 40\text{--}80$ Вт/м²) наблюдаются индукционные процессы (переходы) флуоресценции хлорофилла, тесно связанные с функционированием фотосинтетического аппарата. Его состояние отражают индукционные кривые флуоресценции, которые служат показателем активности первичных процессов фотосинтеза, протекающих в растительной клетке [3].

Для индукционных кривых флуоресценции хлорофилла различают несколько участков (см. рисунок). Сразу после включения возбуждающего света (на рисунке отмечено стрелкой) в течение десятков миллисекунд наблюдается быстрый рост интенсивности флуоресценции, обусловленный фотохимическим восстановлением первичного акцептора электронов (участок 0–1). Затем он замедляется, что связывают с начавшимся оттоком электронов от первичного акцептора к фото-

Таблица 1

Люминесцентные характеристики хлореллы
при различной предварительной облученности

Предварительная облученность (ФАР), Вт/м ²	Флуоресценция, отн. ед.		$\Phi_{\text{макс}}/\Phi_{\text{ст}}$
	$\Phi_{\text{макс}}$	$\Phi_{\text{ст}}$	
5	132	59	2.24
20	130	59	2.20
100	71	53	1.34
320	70	55	1.27
480	60	56	1.07

Примечание. Интенсивность возбуждающего света
100 Вт/м², выдержка в темноте 15 мин.

системе 1 (участок 1–Д). После заполнения пула электронных емкостей фотосистемы 1 наблюдается дальнейший рост интенсивности флуоресценции до максимальных значений – $\Phi_{\text{макс}}$ (Д–Р). Изменения флуоресценции на стадиях 0–1 и Д–Р – быстрая фаза, соответствующая фотофизическим процессам. По достижении максимума флуоресценции ($\Phi_{\text{макс}}$) начинается относительно медленное ее снижение (стадия Р–S), совпадающее с активацией ферментов. Далее может наблюдаться небольшое возрастание интенсивности флуоресценции до уровня М (S–М) с последующим снижением до стационарного уровня Т ($\Phi_{\text{ст}}$). При добавлении разобщителей электрон-транспортной цепи, например, гербицидов монурона, диурона или симазина, флуоресценция резко увеличивается до уровня $\Phi_{\text{сим}}$. Разность $\Phi_{\text{макс}} - \Phi_{\text{ст}}$ и отношения $\Phi_{\text{макс}}/\Phi_{\text{ст}}$, $(\Phi_{\text{макс}} - \Phi_{\text{ст}})/\Phi_{\text{ст}}$ существенно зависят от условий освещения, в которых находились растения (табл. 1).

Перед записью индукционных кривых флуоресценции водоросли выдерживают в темноте в течение 12–15 мин, полагая, что за это время фотосинтетический аппарат клеток переходит в исходное состояние и при возбуждении светом будет достигнут максимальный уровень $\Phi_{\text{макс}}$. Однако эксперименты показывают, что при высокой предварительной облученности клетки фитопланктона восстанавливают исходное состояние только после 2–3-часовой выдержки в темноте (табл. 2). Примером влияния условий освещения водорослей на флуоресценцию хлорофилла является ее суточный ритм, установленный при исследовании морского планктона [2].

Для изучения пространственного распределения фитопланктона в Институте биофизики СО РАН был создан погружаемый двухлучевой флуориметр ПФл-2 [4]. Погружаемая часть прибора состоит из герметичного контейнера с приемно-усилительными и оптико-механическими блоками и проточной камерой в виде цилиндрической трубы

Таблица 2

Интенсивность флуоресценции хлорофилла морского планктона
в зависимости от предварительных условий освещения
(акватория Сейшельских островов, август 1985 г.)

Условия отбора проб	Выдержка перед экспериментом	Флуоресценция, отн. ед.		$\Phi_{\text{макс}}/\Phi_{\text{ст}}$
		$\Phi_{\text{макс}}$	$\Phi_{\text{ст}}$	
В полдень, на глубине 30 м, облученность (ФАР) 10 Вт/м ²	В темноте 15 мин	43	17	2.53
	При облученности 420 Вт/м ² , 10 мин	14	14	1.0
	При облученности 420 Вт/м ² , 10 мин, затем в темноте 25 мин	18	14	1.28
	При облученности 420 Вт/м ² , 10 мин, затем в темноте 3 ч 20 мин	40	19	2.1
Ночью, на поверхности	В темноте 15 мин	33	12	2.75
	При облученности 420 Вт/м ² , 10 мин	10	10	1.0
	При облученности 420 Вт/м ² , 10 мин, затем в темноте 3 ч	29	10	2.9

с роторными затемнителями [1] и другими элементами. Прибор регистрирует фитопланктон при концентрации хлорофилла от 0.02 мг/м³ и выше. Флуориметр может работать в проточном варианте, для чего погружаемый блок располагают горизонтально и к его рабочей камере подводят входной и выходной шланги. При этом можно снять роторные затемнители, если шланги непрозрачные. Прокачивая воду через флуориметр, получают непрерывную кривую интенсивности флуоресценции хлорофилла в водоеме. Разрешение пространственной структуры его распределения не ниже 0.3 м.

Для стационарного определения концентраций нативного хлорофилла и изучения индукции его флуоресценции сконструирован лабораторный флуориметр ЛФл-И. Оптический и приемно-усилительные блоки разработаны с учетом реальных концентраций хлорофилла в водоемах — от сотых долей до десятков миллиграммов в 1 м³.

Оптическая схема флуориметра ЛФл-И включает в себя лампу АКГ-12-55, световой поток от которой проходит двухлинзовый конденсатор, набор светофильтров СЗС-25 и СЗС-22, пропускающих возбуждающее излучение в диапазоне 400–500 нм и электромагнитный затвор. Через входное окно кюветного отделения это излучение попадает на кювету с пробой воды, возбуждая флуоресценцию хлорофилла,

которая через выходное окно кюветного отделения направляется на модулятор, набор из светофильтров КС-17 и ПС-8 и попадает на фотокадод фотоумножителя ФЭУ-51. Светофильтры обеспечивают необходимую степень разделения („скрещенность“) по спектральным областям пропускания возбуждающего излучения и флуоресценции хлорофилла. В конструкции флуориметра используется модуляция световых потоков, причем модулируется не возбуждающее излучение, а поток флуоресценции хлорофилла. При таком способе модуляции создается более высокая облученность клеток водорослей в кювете. Частота модуляции 120 Гц.

При определении концентраций хлорофилла или индукционных кривых флуоресценции пробы воды объемом 2 см³ наливают в сантиметровую квадратную кювету, которую помещают в кюветное отделение прибора. Перед записью индукционных кривых флуоресценции водоросли выдерживаются в темноте в течение 15–20 мин. Интенсивность флуоресценции регистрируется на ленте одноканального самописца, например „Indum“ 621.02. Флуориметр ЛФл-И может работать в проточном режиме. В этом случае используется кювета, соединенная резиновыми шлангами с насосом марки „Малыш“ или подобного типа.

Описанные приборы использовались при изучении горизонтального и вертикального распределения фитопланктона ряда внутренних водоемов, морей и океанов. Полученные результаты свидетельствуют о целесообразности и перспективности широкого применения оптических методов и аппаратуры в гидробиологических исследованиях.

Литература

1. Гительзон И. И., Левин Л. А. Зондирование биолюминесцентного поля океана // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М., 1983.
2. Карабашев Г. С., Соловьев А. Н. Суточный ритм флуоресценции хлорофилла фитопланктона в деятельном слое океана // Океанология. 1976. Т. 16, вып. 2.
3. Карапетян Н. В., Бухов Н. Г. Переменная флуоресценция хлорофилла как показатель физиологического состояния растений // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 5.
4. Франк Н. А., Сидько Ф. Я., Луканев А. В., Апонасенко А. Д. Погружные одно- и двухлучевые флуориметры ПФл-1 и ПФл-2 // Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск, 1979.

Институт биофизики СО РАН

УДК 574.5.08 : 581.132

Н. А. Бондаренко, Н. Е. Гусельникова

ОПЫТ ОЦЕНКИ ВКЛАДА ПИКО- И НАНОФИТОПЛАНКТОНА В ОБЩУЮ ВЕЛИЧИНУ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

A significant contribution of algae, less than 2 mkm in size, to primary production is shown in the Baikal lake as an illustration. Their underestima-

tion in filtration process leads to distortion of photosynthesis values obtained by radiocarbon method.

Многие исследователи отмечали несоответствие между интенсивностью фотосинтеза и биомассой фитопланктона оз. Байкал, выражающееся в необычно высоких П/Б-коэффициентах, особенно в периоды, когда отсутствуют крупные формы водорослей [1–4]. Если же при подсчете биомассы удавалось учитывать мелкоклеточные водоросли, величины этих коэффициентов оказывались более низкими [2].

Для выяснения причины данного явления была проведена специальная работа с использованием кислородного и радиоуглеродного методов определения фотосинтеза (экспозиция 4–6 ч) в сочетании с дробной фильтрацией исследуемых проб фитопланктона. Данные кислородного и радиоуглеродного методов были сопоставимы лишь в том случае, когда пробы после экспозиции с меченым ^{14}C фильтровали через фильтры с диаметром пор 0.4–0.6 мкм. При использовании фильтров с порами 1.2–1.5 мкм значительное количество радиоактивного вещества (в среднем до 30 %) попадало в фильтрат. Поскольку пробы фильтровали при слабом разрежении (0.2–0.3 атм), можно предположить, что это были не только разрушенные клетки и высокомолекулярные продукты фотосинтеза, выделяемые водорослями прижизненно, но и мельчайшие фототрофные организмы. С помощью люминесцентной микроскопии и метода „живой” капли были обнаружены представители мельчайшей фракции фитопланктона, проходящие через мембранные фильтры с диаметром пор меньше 1 мкм, и относящиеся, как показали электронно-микроскопические исследования, к синезеленым, золотистым, динофитовым и криптофитовым водорослям.

Дробная фильтрация одной и той же пробы (проэкспонированной с ^{14}C и зафиксированной раствором Утермеля) сквозь разные фильтры с диаметром пор 4.0–0.23 мкм позволяет дифференцированно оценить вклад сетного планктона, нано- и пикопланктона в общую величину первичной продукции. Хотя при этом следует иметь в виду некоторую условность подобного фракционирования, так как на крупнопористых фильтрах может задерживаться агрегированный пикопланктон, а через мелкие поры иногда проходят по длинной оси крупные клетки водорослей. При этом можно выделить 4 группы автотрофных организмов: I – с размером клеток 0.6–0.8 мкм, II – 1.0–1.4 мкм, III – 1.5–2.0 мкм, IV – 2.5–4.0 мкм.

По наблюдениям на оз. Байкал вклад крупных продуцентов, относящихся к III и IV группам в отдельные периоды может составлять всего 15–20 % от общего количества первичного органического вещества. II группа организмов – самая продуктивная, она создавала 60–70 % первичной продукции. На долю мельчайших организмов I группы приходилось 10–15 %. Средний суточный П/Б-коэффициент для пико- и нанопланктона составил 2.7.

Как показали специальные исследования, выполненные в период

1981–1987 гг., организмы пико- и нанофитопланктона распределялись по всей пелагиали озера и были сосредоточены в верхнем 50-метровом слое. Пик их численности, биомассы и интенсивности фотосинтеза приходился на конец лета–осень, чаще всего на август. При этом численность достигала 50–250 млн кл./л. В последние годы (1985–1986) массовая вегетация мелких форм наблюдалась также в июне. Крупные представители фитопланктона в такие периоды почти не встречались.

Массовое развитие нанопланктонных форм водорослей, представленных мелкими видами жгутиковых, отмечалось в южной котловине озера в подледный период 1987–1988 гг., причем также при низком уровне вегетации крупноклеточного фитопланктона. Численность жгутиковых определялась в „живой” капле в пробах, сгущенных обратной фильтрацией. Их вклад в общую величину первичной продукции в период интенсивной вегетации составлял 60–70 %, в остальные сроки – 20–30 %.

Оценка всех составляющих фототрофной системы позволила существенно уточнить показатели продуктивности фитопланктона оз. Байкал.

Литература

1. Глазунов И. В., Кожова О. М. Определение продукции фитопланктона в районе Селенгинского мелководья // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1966. Т. 8, вып. 2.
2. Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Поповская Г. И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск, 1975.
3. Кожова О. М., Паутова В. Н. Ассимиляционная активность фитопланктона Байкала // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 3.
4. Бондаренко Н. А., Гусельникова Н. Е. Первичная продукция Южного Байкала // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1989. Вып. 1.

Лимнологический институт СО РАН

УДК 574.5.08 : 581.132

Н. А. Давидович

РАСЧЕТ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА ПО МАКСИМАЛЬНОМУ ФОТОСИНТЕЗУ И ХАРАКТЕРИСТИКАМ СВЕТОВОГО РЕЖИМА ВОДОЕМА

Equations for calculation the total primary production in water column on the basis of maximum values of photosynthesis intensity at a vertical profile and solar radiation have been derived.

Расчет первичной продукции, созданной фитопланктоном в водоеме за некоторое время, базируется на закономерных соотношениях между интенсивностью фотосинтеза и характеристиками подводных

световых условий. Например, широко используются установленные эмпирически соотношения между интегральной первичной продукцией под единицей площади и величинами максимального по глубине фотосинтеза и относительной прозрачности воды, измеренной диском Секки [1–3, 9, 10]. При решении многих задач можно ограничиться указанными соотношениями ввиду неадекватности применения более сложных расчетных методов [6]. При необходимости анализировать большее количество связей между величинами фотосинтеза фитопланктона и определяющими его параметрами в расчетах интегральной величины первичной продукции целесообразно учитывать распределение интенсивности солнечной радиации по глубине и ее изменение в течение суток [5, 7, 8, 11, 13]. В свою очередь, световой режим водоема определяется гидрооптическими характеристиками и их динамикой. По отношению к вертикальному распределению интенсивности радиации наиболее существенным параметром является показатель вертикального ослабления солнечного света.

Для описания зависимости интенсивности фотосинтеза на заданной глубине от его величины в максимуме по вертикальному профилю и характеристик подводного светового режима в условиях малой облачности предлагается уравнение:

$$A(z, \tau) = A_{\max} \frac{J_0(\max)}{J_{\text{opt}}} \exp(-\alpha z) \sin^k \frac{\pi \tau}{D} \exp \left[1 - \frac{J_0(\max)}{J_{\text{opt}}} \times \right. \\ \left. \times \exp(\alpha z) \sin^k \frac{\pi \tau}{D} \right], \quad (1)$$

где $A(z, \tau)$ – удельная скорость фотосинтеза на глубине z в момент времени τ ; A_{\max} – величина максимально возможной интенсивности фотосинтеза, наблюдаемой при оптимальном освещении J_{opt} , $J_0(\max)$; $\sin^k \frac{\pi \tau}{D}$ – член уравнения, описывающий изменение интенсивности поступающей в воду солнечной радиации во времени; $J_0(\max)$ – максимальная ее величина за день; D – продолжительность светового дня; k – безразмерный коэффициент; α – показатель вертикального ослабления солнечной радиации в водоеме.

Для световой зависимости фотосинтеза, описываемой уравнением прямоугольной гиперболы, получаем:

$$A(z, \tau) = \frac{A_{\max} \frac{J_0(\max)}{J_k} \exp(-\alpha z) \sin^k \frac{\pi \tau}{D}}{\sqrt{1 + \left(\frac{J_0(\max)}{J_k} \exp(-\alpha z) \sin^k \frac{\pi \tau}{D} \right)^2}}, \quad (2)$$

где J_k – параметр светового насыщения по Таллингу [12].

Интегрирование уравнений (1) и (2) по времени и по глубине дает величину первичной продукции фитопланктона под единицей водной поверхности. Показано [4], что для конкретных значений максимальной интенсивности фотосинтеза фитопланктона величина первичной продукции под единицей площади (ΣA) и показатель вертикального ослабления проникающего солнечного света (α) находятся в обратной зависимости:

$$\Sigma A \alpha = \text{const.} \quad (3)$$

Зависимость справедлива при соблюдении следующих условий: при экспоненциальном ослаблении света с глубиной, при равномерном распределении фитопланктона по глубине, а также при наличии характеристики световой кривой фотосинтеза фитопланктона разных глубин (A_{max} , J_{opt} или J_k одинаковы).

Уравнение (3) может быть полезным для практической оценки величин первичной продукции участков водоема, различающихся показателями вертикального ослабления света в воде.

Литература

1. Баранов С. А. Соотношение прозрачности воды, биомассы и продукции планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 4.
2. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
3. Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1985.
4. Давидович Н. А. Продукция фитопланктона и деструкция органического вещества в условиях повышенной мутности воды (на примере советского участка Дуная, канала Дунай-Сасык и Сасыкского водохранилища): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987.
5. Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море. Л., 1979.
6. Нестеренко Б. В. Сравнительная оценка расчетного метода определения интегральной первичной продукции // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3.
7. Пырина И. Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 6.
8. Пырина И. Л., Рутковская В. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976.
9. Романенко В. И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 19.
10. Романенко В. И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
11. Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B., Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B. Биологическая океанография. М., 1982.
12. Talling J. F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation // New Phytol. 1957. Vol. 56.

13. **Vollenweider R. A.** Calculation models of photosynthesis—depth curve and some implications regarding day rate estimates in primary production estimates // Mem. Ist. ital. idrobiol. „Dott. M. Marchi”. 1965. Vol. 18 (suppl.).

Карадагский филиал Института биологии
южных морей АН Украины

УДК 574.5.08 : 574.583(28) + 543.426

А. Г. Дмитриева, В. А. Веселовский

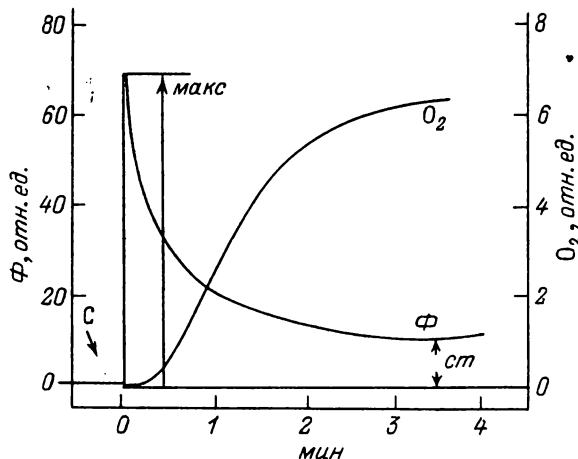
**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛЮМИНЕСЦЕНТНЫХ МЕТОДОВ
В ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРАКТИКЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ
ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТИТЕЛЬНОГО
КОМПОНЕНТА БИОЦЕНОЗОВ**

The possibility to use luminescent plant cells irradiated with blue-violet light, slow and fast fluorescence of chlorophyll *a* excited by the visual light, to determine status and photosynthetic activity of algae is shown.

При облучении сине-фиолетовым или ультрафиолетовым светом живая клетка имеет ярко-красную люминесценцию. У поврежденных клеток с пониженной активностью цвет свечения становится оранжево-красным или бледно-оранжевым. Для мертвых клеток, детрита и оболочек нитчатых форм водорослей характерно голубовато-зеленое или оливково-зеленое свечение. Это явление используется при оценке соотношения клеток водорослей разной степени жизнеспособности, которые различают под обычным световым микроскопом с люминесцентной приставкой ОИ-18 или под люминесцентным микроскопом МЛД-1 [4, 5].

С помощью люминесцентного микроскопа надежно регистрируются главным образом клетки на поздних стадиях повреждения, когда цвет люминесценции изменяется. Для наблюдения ранних этапов реакции клетки на различные воздействия лучше подходят методы, основанные на флуоресценции и замедленной люминесценции хлорофилла *a*. Тесная связь этих процессов с фотосинтезом позволяет использовать их для ранней диагностики состояния микроводорослей (а также макрофитов) и обусловленных их жизнедеятельностью изменений качества воды в водоеме.

Уровень флуоресценции во время латентной фазы фотосинтеза (начальная индукционная фаза) изменяется противоположно скорости выделения кислорода (см. рисунок). Сразу после освещения клеток, находившихся несколько минут в темноте, флуоресценция максимальна ($\Phi_{\text{макс}}$), затем (по мере усиления выделения кислорода) постепенно затухает, достигая некоторого постоянного уровня ($\Phi_{\text{ст}}$). Снижение уровня флуоресценции от максимального до стационарного ($\Phi_{\text{макс}} - \Phi_{\text{ст}}$) пропорционально фотосинтезу [3]. Поскольку уровень флуоресценции $\Phi_{\text{макс}}$ определяется количеством клеток водорослей,



Изменение уровня флуоресценции ($\Phi_{\text{макс}}$ и $\Phi_{\text{ст}}$) и выделения кислорода (O_2) после включения света (С).

отношение $(\Phi_{\text{макс}} - \Phi_{\text{ст}})/\Phi_{\text{макс}}$ служит показателем фотосинтетической активности каждой „средней” клетки. Для возбуждения флуоресценции можно использовать синий свет от осветителя ОИ-7, пропущенный через стеклянный светофильтр СЗС-22, для ее измерения — портативный прибор с фотодиодом ФД-6Г в качестве детектора излучения и красным светофильтром КС-18. После усиления сигнал регистрируется на самописце Н-39 [3].

Замедленная люминесценция хлорофилла *a* *in vivo* позволяет судить об общей фотосинтетической активности водорослей и содержании в суспензии их живых клеток. Так, после блокирования фотосинтетического электронного транспорта гербицидом диуроном уровень флуоресценции пропорционален общему количеству клеток, тогда как уровень замедленной флуоресценции — только числу „живых” из них с функционально интактной фотосистемой II. Кроме того, можно получить информацию о частных фотосинтетических реакциях: уровне нециклического электронного транспорта, фотофосфорилировании, градиенте протонов на тилакоидной мембране, от каждой из которых зависят отдельные параметры замедленной люминесценции.

Для измерения замедленной люминесценции используется установка с двухдисковым фосфороскопом. Длительность возбуждающего импульса, темновой интервал, время регистрации замедленной люминесценции составляют 9, 3 и 15 мс соответственно. Детектором излучения служит ФЭУ-79. Выходной сигнал после усиления (усилитель рН-340) записывается на потенциометре КСП-4. Прибор позволяет регистрировать индукционную фазу замедленной люминесценции, зависимость свечения от интенсивности возбуждающего света (световые критерии) и температуры [2] при минимальном количестве анализируемого материала (объем пробы 0.25 мл).

Все описанные методы были применены авторами для оценки токсичности как отдельных веществ [2], так сточных и природных вод. В качестве тест-объекта использовали культуры водорослей разного систематического положения [1, 5] и природный материал – фитопланктон, нитчатые водоросли, высшие водные растения, фитообрастания.

Применение флуоресцентных методов необходимо сочетать с оценкой биологического состояния объекта. Для культур водорослей показателем их состояния является изменение численности клеток (или выживаемость). Клетки подсчитывают под световым микроскопом в те же сроки, в которые снимаются люминесцентные характеристики. Оценку степени токсичности вещества или воды осуществляют с учетом биологических и люминесцентных показателей объекта. Такая комплексная оценка наиболее правильно отражает состояние биотеста при том или ином токсическом воздействии.

Следует отметить, что изменение уровня флуоресценции и, следовательно, эффективности фотосинтеза не всегда совпадает с изменением численности клеток. Прямая зависимость между изменением численности клеток и уровнем флуоресценции проявляется преимущественно в начальной фазе логарифмического роста популяций водорослей. Эффект „несовпадения” показателей зависит от наличия в воде нескольких токсических веществ, часть из которых оказывает влияние только на генеративные функции клеток, а часть – на фотосинтетический аппарат. Если вещества, содержащиеся в воде, оказывают ингибирующее действие на оба процесса, то эффективность фотосинтеза и численность клеток снижаются одновременно. Стимулирующий эффект может проявляться таким же образом, как и ингибирующий. Отличия показателей опыта от контроля в пределах $\pm 25\%$ считаются нормальными и в таком случае испытуемое вещество относят к нетоксичным. Отклонение результатов опыта с веществом от контроля более чем на 25% считается признаком токсического действия, как при ингибировании, так и при стимуляции. Токсическая реакция может проявляться по-разному: первоначальная стимуляция сменяется ингибированием или же, наоборот, ингибирующий эффект сменяется стимуляцией. Фазность реакций при пролонгировании эксперимента может восстанавливаться до уровня контроля или же стабилизироваться на уровне стимулирующего или ингибирующего эффектов. Поэтому оценка токсичности воды производится одновременно по нескольким показателям.

Этим методом была проведена оценка токсичности воды р. Волги с использованием в качестве тест-объекта культуры протококковой водоросли *Scenedesmus quadricauda*. Опыты с пробами, отобранными в разных пунктах от г. Углича до г. Ульяновска, показали ингибирующее влияние на флуоресценцию и темп деления водоросли в первые сутки эксперимента с восстановлением этих показателей до уровня контроля через 2–3 сут. Пробы воды из пунктов от г. Тольятти до г. Волгограда в первые сутки эксперимента в большинстве случаев

показали стимулирующее влияние как на размножение водорослей, так и на процессы фотосинтеза. Однако на 2–3-и сутки в этих пробах появился ингибирующий эффект, особенно заметный по интенсивности фотосинтеза, которая снизилась на 30–40 %. Учитывая тот факт, что вода для экспериментов разводилась вдвое, можно полагать, что она токсична для представителей первичного звена на большей части исследованной акватории Волги. Разнокачественная реакция водорослей свидетельствует о сложном компонентном составе загрязняющих веществ воды, оказывающих влияние на темп деления клеток водорослей и процессы фотосинтеза.

Таким образом, с помощью люминесцентных методов возможна достаточно полная оценка процессов фотосинтеза и состояния растительного компонента биоценоза в водоемах, подвергающихся разнообразному антропогенному воздействию.

Литература

1. Веселовский В. А., Веселова Т. В., Дмитриева А. Г. Метод биотестирования по определению флуоресценции водорослей с помощью портативного флуориметра // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988.
2. Веселовский В. А., Веселова Т. В., Дмитриева А. Г., Король В. М. Влияние тетраэтилолова на рост и замедленную флуоресценцию фотосинтезирующих организмов // Вопросы сравнительной физиологии и водной токсикологии. Ярославль, 1987.
3. Веселовский В. А., Веселова Т. В., Дмитриева А. Г., Маренков В. С. Биотестирование природных вод при помощи полевого портативного флуориметра // Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. Л., 1987. Вып. 1.
4. Дмитриева А. Г. Метод биотестирования по определению живых и мертвых клеток водорослей с помощью люминесцентной микроскопии // Методы биотестирования вод. Черноголовка, 1988.
5. Дмитриева А. Г., Веселовский В. А., Веселова Т. В. Использование люминесцентных характеристик растений для биотестирования природных и сточных вод // Вопросы сравнительной физиологии и разработка теоретических основ биотестирования. Ярославль, 1986.

Московский университет им. М. В. Ломоносова

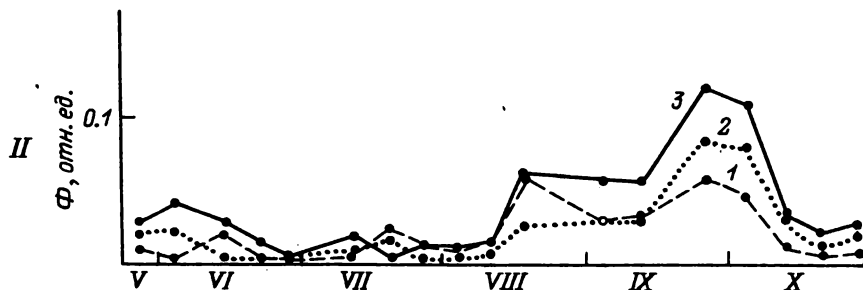
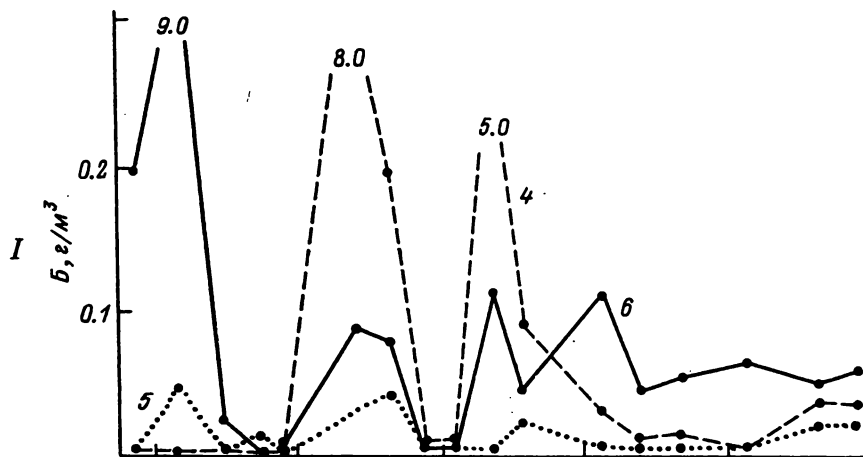
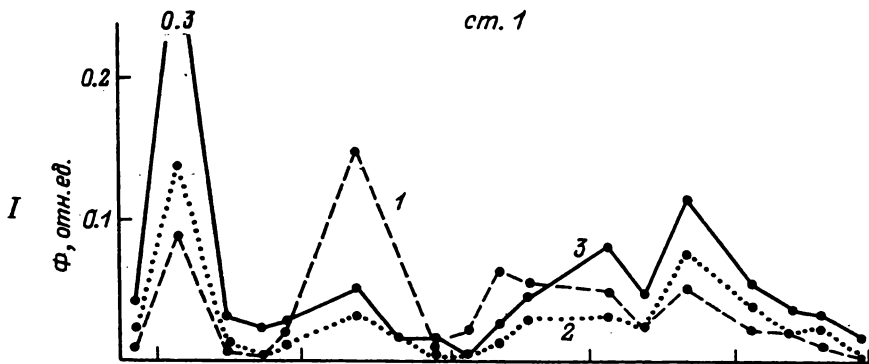
УДК 574.5.08 : 574.583(28) + 543.426

В. И. Номоконова, Н. Г. Королева, И. В. Агенков

ОПЫТ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ФЛУОРЕСЦЕНТНОГО МЕТОДА В ИССЛЕДОВАНИЯХ ФИТОПЛАНКТОНА

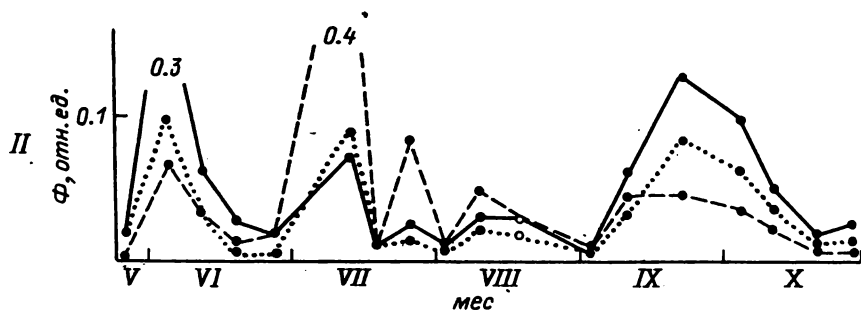
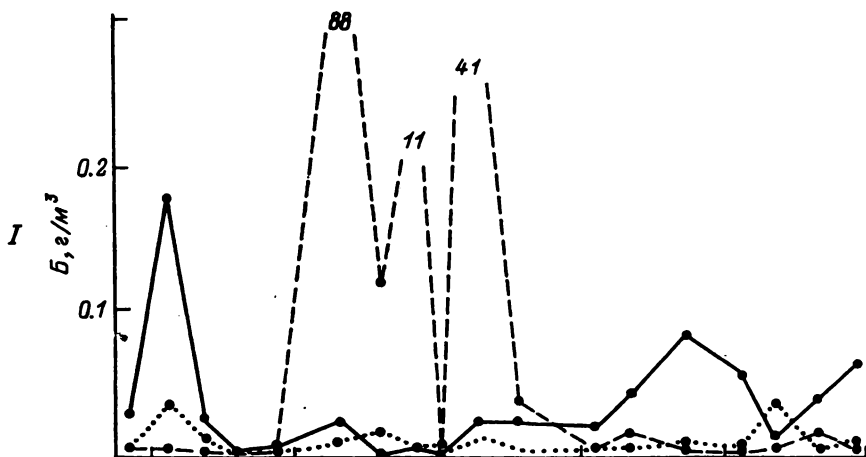
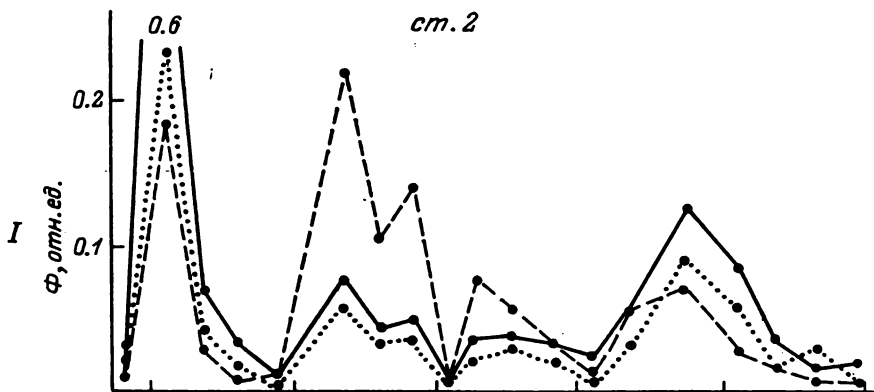
Applicability of fluorescent method for differentiation determination of chlorophyll *a* for the main taxonomic groups of algae is confirmed in the Kuibyshevski Reservoir as an example.

Флуоресцентный метод определения концентрации хлорофилла *a*, разработанный В. М. Гольдом с сотрудниками [1], был апробирован



Динамика флуоресценции (отн. ед.) и биомассы водорослей (г/м³).

I — поверхностная проба, II — придонная. 1, 2, 3 — флуоресценция, возбуждаемая светом на длине волны (400 ± 40) , (515 ± 30) , (540 ± 10) нм; 4, 5, 6 — биомасса синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей соответственно.



Продолжение рисунка.

Водо- росли	30 V	6 VI	13 VI	12 VII	19 VII	26 VII	2 VIII	10 VIII
Синезеленые	$\frac{0}{11}$	$\frac{0}{9}$	$\frac{0}{37}$	$\frac{87}{95}$	$\frac{69}{88}$	$\frac{84}{54}$	$\frac{30}{93}$	$\frac{84}{90}$
Диатомовые	$\frac{100}{78}$	$\frac{95}{71}$	$\frac{93}{44}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{19}{12}$	$\frac{7}{0}$	$\frac{15}{7}$	$\frac{16}{0}$
Зеленые	$\frac{0}{11}$	$\frac{5}{20}$	$\frac{4}{19}$	$\frac{3}{5}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{9}{46}$	$\frac{15}{0}$	$\frac{0}{10}$

применительно к фитопланктону Куйбышевского водохранилища. Работу выполняли в вегетационный сезон 1988 г. с использованием флуориметра конструкции Красноярского университета [1].

Результаты показали хорошую корреляцию между чистой флуоресценцией, возбуждаемой светом синей ($\lambda = 515 \pm 30$ нм) и зеленой ($\lambda = 540 \pm 10$ нм) областей спектра, и концентрациями хлорофилла *a*, измеренного спектрофотометрически, причем как в натуральных пробах, так и после добавления в них ингибитора симазина.

По сигналу флуоресценции можно качественно оценить преобладающую в фитопланктоне группу водорослей. Например, при доминировании диатомовых сигнал флуоресценции, возбуждаемой на длине волны $\lambda = 400 \pm 40$ нм, выше, чем при возбуждении светом $\lambda = 540 \pm 10$ нм. В случае доминирования синезеленых водорослей наблюдается обратная картина (см. рисунок).

С помощью уравнений В. М. Гольда с соавторами [1] оценен вклад водорослей отдельных таксономических групп (синезеленых, диатомовых, зеленых) в общее содержание хлорофилла *a*. В расчетах были использованы удельные выходы флуоресценции при возбуждении светом соответствующих длин волн (400 ± 40 , 515 ± 30 , 540 ± 10) нм, полученные на чистых культурах водорослей авторами прибора при его калибровке.

За исключением нескольких случаев (13 VI, 26 VII, 2 VIII, 7 IX), результаты определения доли водорослей доминирующих групп на основании данных по биомассе и флуоресценции оказалось достаточно близкими (см. таблицу). Такую схожесть можно считать удовлетворительной для экспрессной оценки состава фитопланктона в целом ряде гидробиологических исследований.

16 VIII	7 IX	13 IX	27 IX	4 X	11 X	18 X	27 X
$\frac{60}{70}$	$\frac{20}{55}$	$\frac{8}{24}$	$\frac{18}{18}$	$\frac{3}{7}$	$\frac{5}{30}$	$\frac{36}{20}$	$\frac{36}{24}$
$\frac{28}{20}$	$\frac{79}{0}$	$\frac{86}{67}$	$\frac{78}{79}$	$\frac{96}{93}$	$\frac{93}{70}$	$\frac{61}{80}$	$\frac{61}{53}$
$\frac{11}{10}$	$\frac{1}{45}$	$\frac{6}{9}$	$\frac{3}{3}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{3}{0}$	$\frac{3}{23}$

Литература

1. Гольд В. М., Гасевский Н. А., Шатров И. Ю., Попельницкий В. А., Рыбцов С. А. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла *a* у планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3.

Институт экологии Волжского бассейна РАН

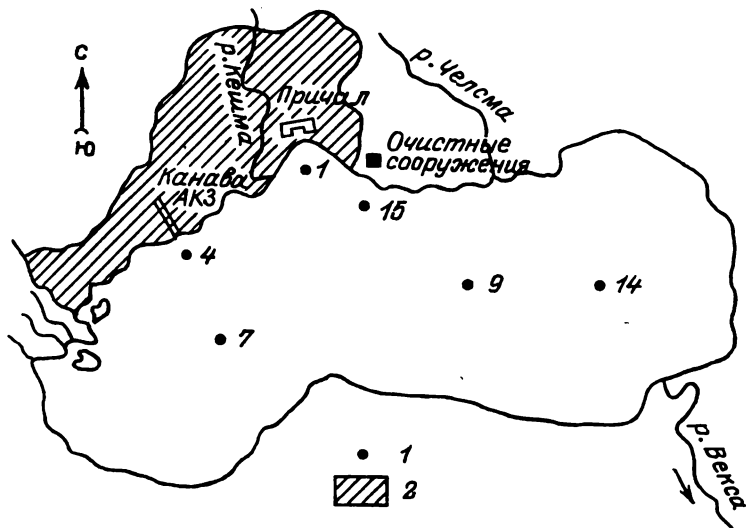
УДК 574.583 : 504.064

М. В. Смелская

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕТОДА ПРИЖИЗНЕННОГО ОКРАШИВАНИЯ ДЛЯ ОЦЕНКИ СООТНОШЕНИЯ ЖИВЫХ И МЕРТВЫХ ОСОБЕЙ В ЗООПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА ГАЛИЧСКОГО

The destructive impact of toxicants have been studied on the basis of live and dead crustaceans. The zooplankton was treated with 5 % solution of aniline blue. Under the effect of pollution a number of dead individuals increases 8–30 times.

В системе методов оценки экологического состояния водных экосистем гидробиологические показатели занимают важное место, что неоднократно отмечалось в литературе [1, 2]. Среди загрязнений водной среды наибольшую опасность для жизни гидробионтов представляют токсические загрязнения [4]. Мертвые организмы, утрачивая свои индивидуальные функции, создают лишь видимость высокой



Станции отбора проб зоопланктона на оз. Галичском.

1 — номер станции, 2 — г. Галич.

биомассы, не способной к продуцированию вторичного органического вещества и участию в процессе самоочищения. В качестве примера можно привести данные по зоопланктону Ладожского озера [3, 8], Саяно-Шушенского водохранилища [5] и оз. Байкал [7]. Одним из способов более точного учета погибших организмов является их окрашивание [6].

Метод прижизненного окрашивания был применен при исследовании зоопланктона оз. Галичского — одного из наиболее крупных озер России (площадь 76.6 км², длина 17 км, ширина 4.5 км). Водоем подвергается мощному антропогенному прессу. Вдоль его северного берега расположен г. Галич, где работают автокрановый завод (АКЗ), кожзавод, мебельная фабрика, завод металлоизделий, мясокомбинат. Кроме этого, по берегам озера и впадающих в него рек расположены многочисленные фермы, озеро принимает и бытовые стоки.

Полевые опыты по определению доли живых и мертвых особей в зоопланктоне проводили в озере в сентябре 1991 г. Использовали 5 %-ный раствор анилинового синего (5 г порошка красителя на 100 мл воды). Материал отбирали малой количественной планктонной сетью, содержимое пробы помещали на 15 мин в красящий раствор. После окрашивания пробу отмывали водой и фиксировали формалином. Всю работу выполняли непосредственно на водоеме, чтобы исключить возможную гибель части особей при транспортировке в лабораторию.

Мертвые особи приобретали интенсивную синюю окраску и хорошо определялись при микроскопировании. Среди окрашенных организмов преобладали взрослые *Mesocyclops leuckarti* (Claus) и его копе-

подиты. Этот вид осенью 1991 г. являлся доминантом зоопланктонного комплекса. В среднем доля мертвых особей в популяции *Mesocyclops* оказалась небольшой – 2.1 %, однако для различных участков озера отмечались существенные колебания. Так, в центральной части, менее всего испытывающей антропогенное влияние, мертвые особи составляли на ст. 7 – 0.17 %, ст. 9 – 0.53 %, ст. 14 – 0.5 %, близ лодочного причала спасательной станции (ст. 1) – 2.3 %, в зоне впадения в озеро сточной канавы АКЗ (ст. 4) – 4.1 %, в зоне плохо работающих очистных сооружений, принимающих отходы почти всех предприятий г. Галича (ст. 15) – 15 % (см. рисунок).

Таким образом, доля мертвых особей в составе зоопланктона значительно выше в районах озера, испытывающих антропогенное загрязнение (по сравнению с относительно чистыми участками это превышение в 8–30 раз). Данные показатели, особенно в сочетании с другими методами биологического контроля, могут успешно использоваться в системе мониторинга для оценки экологического состояния исследуемой водной экосистемы в целом или отдельных ее участков.

Литература

1. Абакумов В. А. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981.
2. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л., 1989.
3. Андроникова И. Н. Зоопланктон как индикатор эколого-токсикологического состояния районов загрязнений прибрежной зоны Ладожского озера // Вторая всесоюз. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. СПб., 1991. Т. 1.
4. Брагинский Л. П. Оценка качества вод природных водоемов по токсикологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981.
5. Дубовская О. П. Формирование зоопланктона Саяно-Шушенского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1987.
6. Кожова О. М., Измestьева Л. Р., Ряпенко Л. Н., Полюнов В. А. Исследование состояния зоопланктона методом окрашивания проционовым красителем. Иркутск; Байкальск, 1990. 33 с. Деп. в ВИНТИ 11.04.90, № 2038–В90.
7. Кожова О. М., Пешкова Е. В., Ащепкова Л. Я. Гидробиологическая информационная система и мониторинг озера Байкал // Мониторинг состояния озера Байкал. Л., 1991.
8. Сергеева В. А. Состояние и распределение зоопланктона в очагах загрязнения Ладожского бассейна // Влияние загрязнений на экосистему Ладожского озера. Л., 1988.

Г. Т. Фрумин, С. Е. Слотина

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА ПОТЕНЦИАЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ ВОДНЫХ СИСТЕМ К ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

The method for estimation of biochemical self-purification ability of water based on the account of the total oxygen consumption in water probes with of without investigated contaminants is suggested. The index of biochemical self-purification, is given for quantitative estimation of biochemical self-purification ability.

Многие химические вещества, попадая в водные объекты, переводят их из стационарного состояния в экологически запрещенное – разрушающееся. В этой связи остается актуальной проблема определения пределов возможных техногенных нагрузок на различные экосистемы, а также на их отдельные компоненты.

В настоящее время способность водоема освобождаться от органических загрязнений оценивают по убыли концентрации в начальном и конечном створах участка, выраженных в величинах полной биохимической потребности в кислороде (БПК_п) [1–3]. Однако такой способ позволяет оценить самоочищающую способность данной водной среды

Таблица 1

Биохимическая самоочищающая способность воды
Ладожского озера

Загрязняющее вещество, $C_0 = 0.04$ ммоль/л	(БПК _п) _{зв} , мг O ₂ /л	(БПК _п) _т , мг O ₂ /л	Индекс био- химического само- очищения, J
Метанол	2.4	1.92	0.63
Этанол	3.4	3.84	0.57
н-Пропанол	3.9	5.76	0.47
н-Бутанол	4.3	7.68	0.40
н-Амилол	5.3	9.60	0.43
н-Гептанол	6.3	13.44	0.38
н-Гексанол	5.4	11.52	0.36
Этиленгликоль	2.9	3.20	0.53
Глицерин	3.3	4.48	0.47
1,2-Пропиленгликоль	3.5	5.12	0.45
Бензиловый спирт	7.1	10.88	0.54
Фенол	6.4	8.96	0.58
Изопропанол	3.3	5.76	0.36
Ацетон	4.5	5.12	0.64
(БПК _п) _к	1.2	—	0.49 ± 0.03

Таблица 2

Биохимическая самоочищающая способность разбавленных хозяйственно-бытовых стоков в зависимости от концентрации этиленгликоля

Концентрация этиленгликоля, ммоль/л	(БПК _п), мг O ₂ /л	(БПК _п) _т , мг O ₂ /л	Индекс биохимического самоочищения, \bar{J}
0.020	2.6	1.60	0.50
0.040	3.0	3.20	0.38
0.080	4.3	6.40	0.39
0.096	5.6	7.68	0.49
0.128	6.2	10.24	0.43
(БПК _п) _к	1.8	—	0.44 ± 0.03

Таблица 3

Биохимическая самоочищающая способность некоторых водных объектов

Водный объект	Индекс биохимического самоочищения, \bar{J}
Р. Нева	0.76 ± 0.05
Ладожское озеро	0.49 ± 0.03
Оз. Красное	0.39 ± 0.02
Хозяйственно-бытовые сточные воды, № 1	0.44 ± 0.03
То же, № 2	0.25 ± 0.05

в отношении лишь тех веществ природного и антропогенного происхождения, которые содержались в воде в момент отбора пробы. Вне учета остается потенциальная самоочищающая способность данного водного объекта в отношении других индивидуальных веществ или группы веществ, которые могут попасть в него, например, в результате залповых сбросов или аварийных ситуаций. Для устранения указанного пробела необходимы экспериментальные данные по степени их разложения в конкретных природных водах.

Такие данные были получены следующим образом. В свежееотобранную пробу природной или сточной воды вносили определенное количество загрязняющего вещества и в ней определяли величину полного биохимического потребления кислорода (БПК_п)_{зв}. Параллельно ставили контрольный опыт на той же воде для определения (БПК_п)_к. Отношение экспериментально определенной величины потребления кислорода к теоретически возможной (БПК_п)_т, рассчитанной на основе

стехиометрии окисления с учетом внесенного количества загрязняющего вещества, может служить мерой потенциальной способности данной водной среды к самоочищению от соответствующего вещества, т. е.

$$J = \frac{(\text{БПК}_n)_{\text{зв}} - (\text{БПК}_n)_k}{(\text{БПК}_n)_t}.$$

Величина J может варьировать от нуля (для веществ, не подвергающихся биохимическому разложению) до значений, близких к единице (для легко окисляемых органических соединений). Оказалось, что для легко окисляемых органических соединений (с $\text{БПК}_n/\text{ХПК} = 0.5$) величина J слабо зависит от химической структуры загрязняющего вещества ($(\text{БПК}_n)_t$ практически равно ХПК, где ХПК – химическое потребление кислорода, определенное бихроматным методом). Иллюстрацией вышеизложенного могут быть индексы биохимического самоочищения воды Ладожского озера, отобранной летом 1992 г. вблизи о-ва Валаам (табл. 1). Важно, что в широком интервале концентраций указанный индекс для конкретного вещества остается практически постоянным (табл. 2).

Проведенная оценка биохимической самоочищающей способности некоторых природных и сточных вод от комплекса рассмотренных соединений показала, что предлагаемый способ позволяет удовлетворительно дифференцировать водные массы по этому показателю (табл. 3).

Литература

1. Справочник по гидрохимии. Л., 1989.
2. Фальковская Л. Н., Каминский В. С., Пааль Л. Л., Грибовская И. Ф. Основы прогнозирования качества поверхностных вод. М., 1982.
3. (Leithe W.) Лейте В. Определение органических загрязнений питьевых, природных и сточных вод. М., 1975.

Институт озераведения РАН

СОДЕРЖАНИЕ

Косолапов Д. Б. Численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов в донных осадках Рыбинского водохранилища	3
Генкал С. И. Новые данные по морфологии, экологии и распространению <i>Thalassiosira pseudonana</i> (Bacillariophyta)	8
Довбня И. В. Продукция гидрофильной растительности озера Неро	13
Лазарева В. И. К вопросу о влиянии экспериментального закисления на состав и структуру доминантных комплексов зоопланктона	16
Гагарин В. Г. О путях формирования фауны свободноживущих нематод пресных вод	22
Кузьмин Л. Л. Фауна нематод обрастаний Северо-Двинской водной системы	29
Томшина И. И., Лапкина Л. Н., Флеров Б. А. Адаптивные возможности пиявок к фенолу	34
Шобанов Н. А., Керкис И. Е. Морфологическая дифференциация личинок <i>Chironomus plumosus</i> L. и <i>Chironomus borokensis</i> Kerkis et al. (Diptera, Chironomidae)	37
Бикбулатов Э. С., Щеглов Д. Е. Эмпирические зависимости в прогнозах содержания биогенных элементов в водоеме	45
Горбенко А. Ю., Крылова И. Н. Определение абсолютного количества бактерий, адсорбированных на частицах сестона	48
Апонасенко А. Д., <u>Силько Ф. Я.</u> , Балакшина Л. А. Флуоресцентный метод и аппаратура для изучения пространственного распределения фитопланктона	53
Бондаренко Н. А., Гусельникова Н. Е. Опыт оценки вклада пико- и нано-фитопланктона в общую величину первичной продукции	57
Давидович Н. А. Расчет первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу и характеристикам светового режима водоема	59
Дмитриева А. Г., Веселовский В. А. Использование люминесцентных методов в гидробиологической практике для определения эффективности фотосинтеза растительного компонента биоценозов	62
Номоконова В. И., Королева Н. Г., Агенков И. В. Опыт использования флуоресцентного метода в исследованиях фитопланктона	65
Смельская М. В. Использование метода прижизненного окрашивания для оценки соотношения живых и мертвых особей в зоопланктоне озера Галицкого	69
Фрумин Г. Т., Слотина С. Е. Количественная оценка потенциальной способности водных систем к деструкции органического вещества	72

CONTENTS

Kosolapov D. B. Abundance of cellulose-destructing microorganisms in bottom sediments of the Rybinsk reservoir	3
Genkal S. I. New data on morphology, ecology and distribution of <i>Thalassiosira pseudonana</i> (Bacillariophyta)	8
Dorbnaya I. V. Production of hydrophyllous vegetation in lake Nero	13
Lasareva V. I. About the effect of experimental acidification on composition and structure of dominating zooplankton complexes	16
Gagarin V. G. On the ways of formation of free-living nematodes fauna in fresh-waters	22
Kuzmin L. L. Fauna of nematodes of overgrowings in the North Dvina water system	29
Tomilina I. I., Lapkina L. N., Flerov B. A. Adaptability of leeches to phenol	34
Shobanov N. A., Kerkis I. Ye. Morphological differentiation of larvae <i>Chironomus plumosus</i> L. and <i>Chironomus borokensis</i> Kerkis et al. (Diptera, Chironomidae)	34
Bikbulatov E. S., Shcheglov D. Ye. Empirical dependences in prognoses of biogenic elements content in waterbodies	45
Gorbenko A. Yu., Krylova I. N. Determination of an absolute number of bacteria absorbed on seston particles	48
Aponasenko A. D., Sid'ko F. Ya., Balakchina L. A. Fluorescent method and equipment used for the study of phytoplankton spatial distribution	53
Bondarenko N. A., Gusel'nikova N. Ye. An experience in estimating the pico- and nanophytoplankton contribution to total value of primary production	57
Davidovich N. A. Calculation of phytoplankton primary production by maximum photosynthesis and characteristics of light regime of a waterbody	59
Dmitrieva A. G., Veselovsky V. A. The use of luminiscent methods in hydrobiology for determination an efficiency of photosynthesis of vegetative biocenosis component	62
Nomokonova V. I., Koroleva N. G., Agenkov I. V. An experience in using the fluorescent method for investigations of phytoplankton	65
Smelskaya M. V. The use of the method of life-time colouring for estimation of the ratio of live and dead individuals in zooplankton of lake Galichskoye ...	69
Frumin G. T., Slotina S. Ye. Qualitative estimation of ability of aquatic systems to organic matter destruction	72

Научное издание

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

Информационный бюллетень № 98

Утверждено к печати

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

Редактор издательства Л. А. Бабушкина

Технический редактор В. В. Шиханова

Корректор И. А. Крайнева

ЛР № 020297 от 27.11.91. Сдано в набор 20.02.95. Подписано к печати 09.06.95. Формат 60 х 90 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная. Усл. печ. л. 5.00. Уч.-изд. л. 5.3. Тираж 600 экз. Тип. зак. № 694. С. 1140.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН

199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН

199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12.