

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



3

1998

Биология внутренних вод

3 1998

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

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

Главные редакторы:

**А.Ф. Алимов
А.И. Копылов
Д.С. Павлов**

Редакционная коллегия:

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

Адрес редакции:

**152 742 Борок Ярославской области Некоузского района,
Институт биологии внутренних вод РАН**

Biology of Inland Waters

№ 3 1998

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

*Hydrobiological Society of Russian Academy of Sciences
with assistance
of Scientific Council "Problems of Hydrobiology and Ichthyology"*

Editors-in-Chief:

***A.F. Alimov
A.I. Kopylov
D.S. Pavlov***

Editorial Board:

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

Adress of Editorial Board:

*Institute for Biology of Inland Waters
152 742, Borok, Nekouz, Yaroslavl, Russia*

СОДЕРЖАНИЕ

Номер 3, 1998

Гидробиология

Трифопова И.С., Денисова И.А., Станиславская Е.В., Афанасьева А.Л. Первичная продукция и трофический статус макрофитного озера Большое Раковое (Карельский перешеек)	9
Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища	19
Перова С.Н. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища	29
Архипова Н.Р., Баканов А.И. Олигохеты макробентоса Чебоксарского водохранилища	34
Скальская И.А. Зооперифитон и уровни загрязнений водоемов Верхней Волги	40
Лазарева В.И., Комов В.Т., Степанова И.К. Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления малых болотных озер Молого-Шекснинского водораздела (Вологодская обл.)	52

Морфология гидробионтов

Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Тонкое строение хищного жгутиконосца <i>Colpodella edax</i> Simpson et Patterson.....	60
---	----

Водная токсикология

Степанова В.М., Павлов Д.Ф., Чуйко Г.М. Хроническое действие кадмия на клетки ретикуло-лимфоидной ткани селезенки и периферической крови мозамбикской тилляпии (<i>Oreochromis mossambicus</i> Peters)	68
Исакова Е.Ф., Юклевских М.Ю. Сезонные изменения резистентности лабораторной культуры <i>Daphnia magna</i> Str. к бихромату калия	76

Методы исследований

Виноградов Г.А., Колотилова Е.В. Экспресс-метод интегральной оценки качества среды обитания гидробионтов. Часть I. Теоретические и экспериментальные основы	83
Макрушин А.В. Опыт биоиндикации загрязнения пресных вод по результатам гистопатологического обследования печени моллюсков	90

Некролог

Памяти Эстебана (Степана Дмитриевича) Болтовского	95
---	----

CONTENTS

Number 3, 1998

Hydrobiology

Trifonova I.S., Denisova I.A., Stanislavskaya Ye.V., Afanasieva A.L. Primary production and trophical status of the macrophytic lake Bol'shoye Rakovoye (Karelian isthmus)	9
Shcherbina G.Kh. A comparative analysis of the structure of bottom macroinvertebrates in shallow littoral of the Rybinsk reservoir	19
Perova S.N. Structure of macrozoobenthos in the Gorky reservoir	29
Arkhipova N.R., Bakanov A.I. Oligochaetes in macrobenthos of the Cheboksary reservoir.....	34
Skalskaya I.A. Zooperiphyton and pollution level of the Upper Volga bodies of water.....	40
Lazareva V.I., Komov V.T., Stepanova I.K. Effect of water budget on a chemical composition of the water, trophical status and a level of acidification of small marshy lakes in the Mologa-Sheksna watershed divide (Vologda Obl.)	52

Morphology of hydrobionts

Mylnikov A.P., Mylnikova Z.M., Tsvetkov A.I. Fine structure of a predatory flagellate <i>Colpodella edax</i> Simpson et Patterson	60
--	----

Aquatic toxicology

Stepanova V.M., Pavlov D.F., Chuiko G.M. Chronic effect of cadmium on cells of spleen reticulolymphoid tissue and peripheral blood cells of Mozambique tilapia (<i>Oreochromis mossambicus</i> Peters)	68
Isakova Ye.F., Yuklevskikh M.Yu. Seasonal changes of resistance of <i>Daphnia magna</i> Str. laboratory population to bichromate of potassium.. ..	76

Methods of investigations

Vinogradov G.A., Kolotilova Ye.V. Express-method for integral estimations of hydrobionts habitat quality. Part I. Theoretical and experimental background	83
Makrushin A.V. An experience of bioindication of freshwater pollution according to the results of hystopathological study of digestive glands in molluscs	90

Obituary

To the memory of Stepan Dmitrievich Boltovskoi	95
--	----

Гидробиология

УДК 577.472: 581.526

**ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС МАКРОФИТНОГО
ОЗЕРА БОЛЬШОЕ РАКОВОЕ (КАРЕЛЬСКИЙ ПЕРЕШЕЕК)****1998 г. И.С. Трифонова, И.А. Денисова, Е.В. Станиславская,
А.Л. Афанасьева***Институт озераедения РАН,
196105, г. Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, д. 9*

Изучались структура и продуктивность растительных сообществ зарастающего оз. Большое Раковое (Карельский перешеек). Макрофитами занято 60% водной поверхности. Их продукция составила 106 г С/м² (58% общей первичной продукции). Продукция обрастаний макрофитов равнялась 34 г С/м². Максимальная биомасса фитопланктона составила 4-5 мг/л. По величине суммарной первичной продукции (182.8 г С/м²) оз. Большое Раковое, как и многие макрофитные озера, можно считать эвтрофным, несмотря на слабое развитие фитопланктона.

Ключевые слова: первичная продукция, озера, макрофиты, перифитон, фитопланктон.

The study was carried out on structure and productivity of vegetative communities in Lake Bol'shoye Rakovoye. The macrophytes were found to occupy 60% of the lake area. Their production amounted to 106 g C/m² (58% of the total primary production). The production of macrophytes overgrowths was equal to 34 g C/m². The maximum phytoplankton biomass reached 4-5 mg/l. By a value of the total primary production (182.8 g C/m²) Lake Bol'shoye Rakovoye as well as many of macrophytes lakes can be regarded as eutrophic in spite of poor development of phytoplankton.

Key words: primary production, lakes, macrophytes, periphyton, phytoplankton.

Введение

В качестве основного критерия структурно-трофического типа озерной экосистемы принимается количественное соотношение органического вещества, продуцируемое фитопланктоном и фитобентосом, включая в состав последнего макрофиты, микрофитобентос и перифитон (Николаев, 1977). Образование макрофитных озер, в которых главная роль в продуцировании органического вещества принадлежит погруженным растениям, обусловлено преимущественно морфометрическими особенностями. Если средняя глубина водоема не превышает глубины прозрачности, то фитопланктон не в состоянии затенить дно и предотвратить его зарастание погруженными макрофитами. В условиях эвтрофирования погруженные макрофиты имеют значительное преимущество перед фитопланктоном, так как могут извлекать биоген-

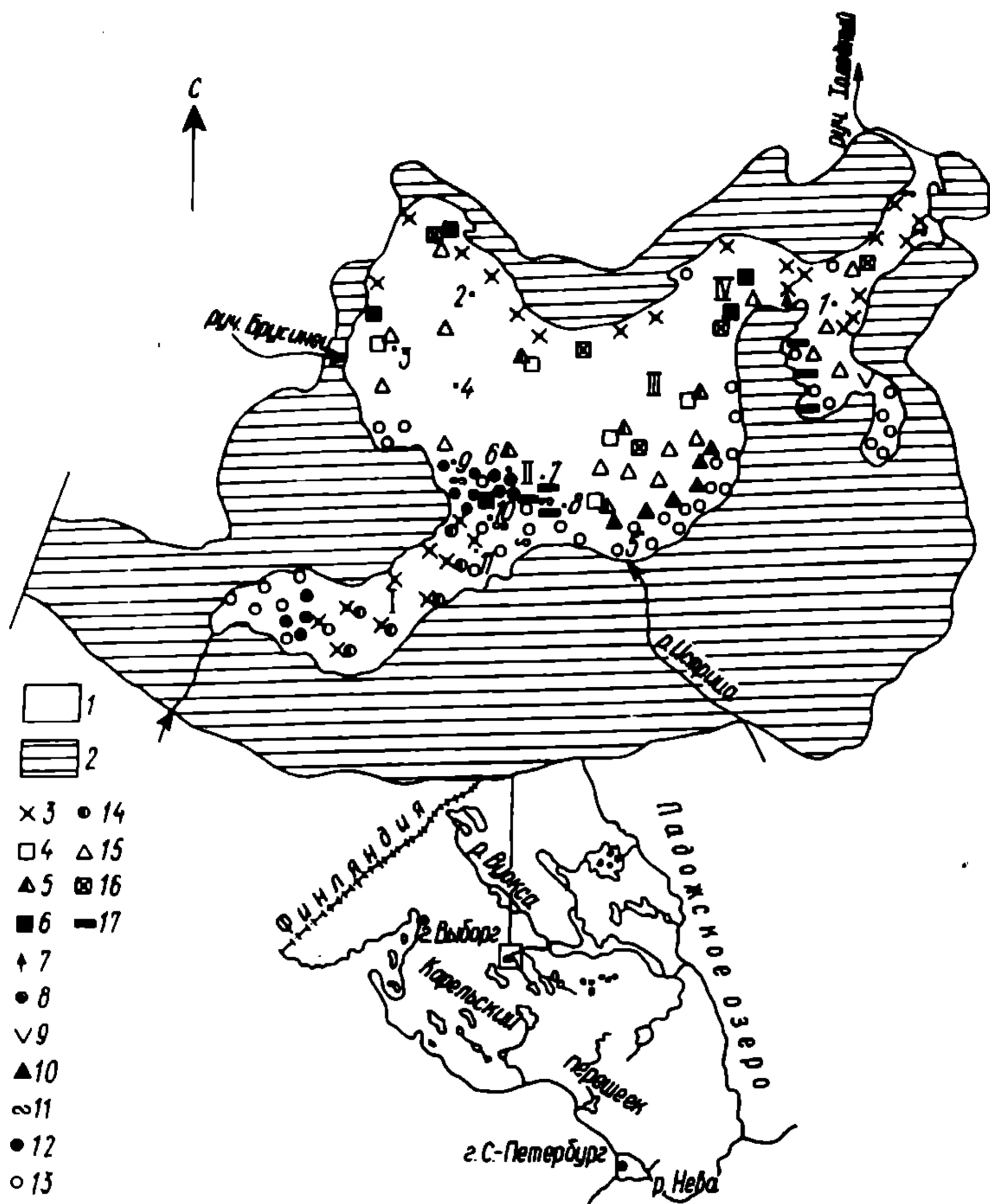


Схема распределения основных сообществ водных растений и станций отбора проб растительного перифитона (I-II) и фитопланктона (I-IV) на водной акватории оз. Большое Раковое.

1 - водная акватория, 2 - славина; растительные сообщества: 3 - хвоща речного, 4 - манника большого, 5 - тростянки овсяницевой, 6 - тростника обыкновенного, 7 - стрелолиста стрелолистного, 8 - камыша озерного, 9 - рогоза узколистного, 10 - ежеголовника прямого и простого, 11 - надводного разнотравья, 12 - рд. плавающего, 13 - телореза обыкновенного, 14 - водокраса обыкновенного, 15 - ежеголовника злаколистного, 16 - рдеста стеблеобъемлющего, 17 - бриевых водных мхов.

ные элементы не только из воды, но и из донных отложений и накапливать их в избыточном количестве, подавляя развитие фитопланктона, что и определяет превращение озера в продуцирующую систему макрофитного (Покровская, 1978; Покровская и др., 1983) или бентотрофного типа (Николаев, 1977).

Мелководное оз. Большое Раковое расположено в центральной части Карельского перешейка, относится к обширной озерно-речной системе, имеющей сток

п. р. Вуоксу, и является орнитологическим заказником. Катастрофическое падение уровня воды в результате разрушения системы плотин, обеспечивающих подпор в прежние годы, привело к резкому обмелению и зарастанию озера. Разработка рекомендаций по восстановлению экосистемы озера путем изменения его водного режима потребовала экологического обоснования и прежде всего оценки современного состояния. В связи с этим важной задачей было изучение автотрофных сообществ, оценка суммарной первичной продукции озера и его трофического статуса.

Общая площадь озера составляет 21,3 км². Из них, по данным планиметрирования, на водную поверхность в настоящее время приходится 7,5 км², а 13,8 км² занято сплавиной, представляющей собой комплекс болотных фитоценозов. Максимальная длина озера 6 км, ширина 4 км, глубина не превышает 1 м. Озеро отличается сложной конфигурацией и обилием заливов (см. рисунок). Среднегодовой уровень в период исследований составил 98 см, а условный водообмен - 25,1, т.е. озеро имеет высокую проточность.

Особенностью ручьев и рек, впадающих в озеро, является высокое содержание железа и высокая цветность воды (до 340° в отдельных ручьях). Некоторые притоки дренируют пахотные угодья, вынося большое количество биогенных элементов (до 0,200 мг/л $P_{общ}$ и выше), но содержание биогенов в водах основного притока - р. Глубокой, составляющей свыше 60% общего притока в озеро, невелико. Основная часть биогенных элементов, поступающих с притоками, перехватывается сплавиной и прибрежной растительностью. В открытой части озера содержание биогенов соответствует уровню мезотрофных водоемов. Концентрация $P_{общ}$ составляла 0,03-0,05 мг/л, а $N_{общ}$ - 0,67-1,5 мг/л. В зарослевой зоне концентрация биогенов, как правило, была несколько ниже, а цветность, содержание органического вещества и общая минерализация выше, чем в открытой зоне.

Вода озера слабо минерализована и относится к гидрокарбонатному классу группы Са. Цветность в течение вегетационного периода колеблется в пределах 56-144° Pt-Co шкалы, бихроматная окисляемость в пределах 8-26 мг С/л, величина БПК₅ от 0,8 до 3,8 мг О₂/л.

Донные отложения на подавляющей части водной акватории представлены мелкоалевритовыми илами, в составе минеральной части которых преобладает кремний. Особенностью донных отложений озера является низкое содержание органического вещества и фосфора, хотя доля подвижной фракции фосфора (40-60%) достаточна для массового развития водных растений.

Материал и методика

Структуру и продуктивность макрофитов, растительного перифитона и фитопланктона исследовали с 1987 по 1989 гг. в открытой акватории, которая составляла около 35% площади озера (см. рисунок). Все полученные данные рассчитаны на единицу поверхности водной акватории.

Растительный покров изучали по общепринятой стандартной методике (Катанская, 1981) в период максимального развития макрофитов. При исследовании флоры и растительности применяли методы геоботанических описаний. Площади растительных формаций учитывали путем глазомерного картирования. Кроме того, использовали материалы аэрофотосъемки, позволившие более точно оценить роль сообществ различных видов макрофитов в формировании растительного покрова озера. Укосы для определения фитомассы брали в наиболее широко распространенных растительных сообществах с площади 1 м², доводили до абсолютносухоого состояния и далее по формулам рассчитывали продукцию макрофитов.

Перифитон изучали с мая по сентябрь на 11 станциях (см. рисунок), в зарослях гелофитов (тростник, хвощ, камыш), погруженных гидрофитов (зеленые мхи) и

плавающих гидрофитов (кубышка, рдест, телорез). При отборе проб перифитона растения срезали и помещали в 1-2 л воды, профильтрованной через газ № 73. Обрастания соскабливали щеткой. Для удаления животных использовали сито с размером ячеек 1-2 мм. Крупных животных выбирали пинцетом. Хорошо перемешанную взвесь водорослей переливали в банки объемом 100 мл и фиксировали 40%-ным формалином для определения видового состава и численности водорослей. Биомассу водорослей определяли по сухой массе. Интенсивность фотосинтеза измеряли скляночным методом в кислородной модификации. В склянки объемом 300 мл вносили взвесь водорослей и экспонировали в течение суток на литорали. Для изучения видового состава и продуктивности свободноплавающих зеленых нитчатых водорослей пробы отбирали с площади 0,5 м².

Фитопланктон исследовали 2 раза в месяц с мая по октябрь на четырех стандартных станциях, две из которых (III, IV) расположены в открытой части озера и две (I, II) - в зарослях (см. рисунок). Кроме того, ежемесячно проводили съемки на 8-15 станциях. Количественные пробы фитопланктона фиксировали формалином, концентрировали отстаиванием с последующей обработкой по общепринятой методике (Грифонова, 1990). Интенсивность фотосинтеза фитопланктона измеряли скляночным методом в кислородной модификации (Винберг, 1960), а содержание хлорофилла - стандартным спектрофотометрическим методом в смешанном ацетоновом экстракте с последующим расчетом по формулам Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Результаты и обсуждение

Высшая водная растительность. Оз. Большое Раковое интенсивно зарастает. Около 60% его водной поверхности (4,5 км²) было покрыто сообществами макрофитов. Для открытой акватории были характерны в основном монодоминантные фитоценозы, по мере приближения к берегу структура растительных сообществ становилась более сложной. Доминирующая роль в формировании растительного покрова озера принадлежала сообществам гидрофитов плавающих, среди которых преобладали фитоценозы *Stratiotes aloides* и *Sparganium gramineum* (табл.1). Они занимали более 50% всех площадей растительности, а их фитомасса превышала 40% общей фитомассы макрофитов. В заливах озера были широко распространены сообщества *Stratiotes aloides*.

Столь же широко распространялись сообщества надводных растений-гелофитов. Их группировки встречались в центральной части и в заливах озера. По площади и по фитомассе явно преобладали фитоценозы *Equisetum fluviatile*.

Погруженные гидрофиты занимали всего 8,2% площади всех зарослей, и на долю их сообществ приходилось 7,2% общей фитомассы. Основными ценозообразователями были *Potamogeton perfoliatus* и бриевые водные мхи.

Годовая продукция всех растительных сообществ озера достигала 1884,7 т абсолютно сухой массы. В пересчете на органический углерод продукция высшей водной растительности за вегетационный период составила 105,7 г С/м² площади водной поверхности, или 176,6 г С/м² на единицу площади зарослей.

В составе перифитона к наиболее массовым можно отнести 28 видов водорослей разных систематических групп. Из них в обрастаниях гелофитов чаще встречались *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *T.flocullosa* (Roth.) Kütz., *Fragilaria virescens* Ralfs, *Cymbella lanceolata* (Ehr.) V.H., *Eunotia robusta* Ralfs, виды родов *Scenedesmus*, *Stigeoclonium*, *Microspora* и виды рода *Anabaena*. В зарослях погруженных растений присутствовали *Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun., *E. monodon* Ehr., виды родов *Spirogyra*, *Zygnema*, *Genicularia*, *Pleurotaenium*, *Hapalosiphon fontinalis* (Ag.) Born. emend. Elenk., *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* (Ag.) Kossinsk. На растениях с плавающими листьями наиболее массовыми были виды родов *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Cosmarium* и *Closterium*, *Gloeotrichia pisum* (Ag.) Thur., *G. natans* (Hedw.) Rabenh., *Cylindrospermum*

Таблица 1

Площади зарастания (S), фитомасса (Ф, абс. сухая масса) и годовая продукция (А) макрофитов
от. Большое Раковое

Виды-ценозообразователи	S		Ф		А, т	
	км ²	%	т	%	а.с.м.	С _г т
Гелофиты						
<i>Butomus umbellatus</i>	0,006	0,1	3,1	0,2	3,7	1,6
<i>Equisetum fluviatile</i>	0,65	14,5	435,4	27,7	522,5	223,0
<i>Glyceria maxima</i>	0,081	1,8	32,5	2,1	39,1	16,7
<i>Phragmites australis</i>	0,065	1,5	27,8	1,8	33,4	14,2
<i>Scirpus lacustris</i>	0,056	1,3	22,8	1,8	34,5	14,8
<i>Scolochloa festucacea</i>	0,040	0,9	16,3	1,0	19,5	8,4
<i>Sparganium emersum</i>	0,152	3,4	22,7	1,4	27,2	11,6
<i>Typha angustifolia</i>	0,004	0,1	3,2	0,2	3,8	1,6
Прочие	0,237	5,3	128,0	8,2	153,6	65,6
Всего	1,291	28,9	697,8	44,4	837,3	357,5
Гидрофиты плавающие						
<i>Potamogeton natans</i>	0,216	4,8	74,4	4,7	89,3	37,3
<i>Sparganium gramineum</i>	1,388	30,9	71,1	4,5	85,3	35,6
<i>Stratiotes aloides</i>	0,991	22,1	571,1	36,4	685,3	286,2
Прочие	0,23	5,1	43,6	2,8	52,3	21,9
Всего	2,825	62,9	760,2	48,4	912,2	381,0
Гидрофиты погруженные						
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	0,231	5,2	20,1	1,3	24,1	9,5
Бриевые водные мхи	0,135	3,0	92,6	5,9	111,1	43,8
Всего	0,366	8,2	112,7	7,2	135,2	53,3
Общее	4,482		1570,7		1884,7	791,8

minutissimum Collins, *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. Основную массу мезофитона составляли виды из родов *Spirogyra* и *Oedogonium*.

Сезонная динамика биомассы водорослей перифитона тесно связана с типом субстрата и с колебаниями уровня воды в озере. В 1988 г. максимальные биомассы на надводной растительности отмечались в июле при минимальном уровне воды. В этот период в обрастаниях развивались зеленые нитчатки. В 1989 г., напротив, максимальная биомасса была отмечена в июне при обычном уровне воды в озере и обуславливалась развитием диатомовых водорослей. Биомасса водорослей в оба года изменялась от 0,4 до 25,6 г/м² субстрата, но в среднем была выше в маловодном 1989 г. (табл. 2). В 1988 г. в обрастаниях растений с плавающими листьями максимальные величины биомассы были отмечены в августе при массовом развитии *Spirogyra* sp., *Gloeotrichia natans*, *G. pisum* и совпадали с восстановлением уровня воды в озере. В 1989 г. пик биомассы так же, как и на надводной растительности, приходился на июнь и определялся развитием *Tabellaria flocculosa*, *Navicula radiosa* Kütz., *Synedra ulna*, *Oedogonium* sp. Биомасса водорослей обрастаний на этих субстратах в оба года изменялась от 0,9 до 19,5 г/м² субстрата и в среднем была ниже в 1989 г. (табл.2).

**Производительные показатели перифитона разных типов растительности на 1 м²
субстрата за летние месяцы**

Субстрат	Б	Хл	Ф
1988 г.			
Гелофиты	$\frac{1,2 - 25,6}{4,9}$	$\frac{28,8 - 451}{124,6}$	$\frac{229 - 941}{429}$
Гидрофиты плавающие	$\frac{0,34 - 19,5}{3,9}$	$\frac{27 - 322}{99,3}$	$\frac{63 - 923}{244}$
Гидрофиты погруженные	$\frac{0,1 - 0,4}{0,25}$	$\frac{1 - 6,5}{3,5}$	$\frac{3,5 - 14^*}{7,5}$
1989 г.			
Гелофиты	$\frac{1,2 - 25,5}{8,3}$	$\frac{13 - 632}{183}$	$\frac{218 - 1024}{977}$
Гидрофиты плавающие	$\frac{0,3 - 12,3}{3,4}$	$\frac{7,6 - 431}{124}$	$\frac{50 - 890}{393}$
Гидрофиты погруженные	$\frac{0,4 - 3,0}{1,92}$	$\frac{17 - 41}{27,9}$	$\frac{12 - 25^*}{19}$

Примечание. Б – биомасса, г, Хл – содержание хлорофилла, мг, Ф – суточная интенсивность фотосинтеза, мг О₂, *

Ф, мг О₂/г мха; здесь и в табл.3: над чертой – пределы колебаний, под чертой – среднее.

Биомасса водорослей перифитона на погруженной растительности (зеленые мхи) изменялась от 0,1 до 3 г/г сухой массы субстрата. Максимальные величины в оба года отмечались при минимальном уровне воды и обуславливались развитием *Oedogonium sp.*, *Spirogyra sp.*, *Haplasiphon fontinalis* и *Tolypothrix distorta var. penicillata* из синезеленых.

Интенсивность фотосинтеза водорослей перифитона различалась по станциям и субстратам. На воздушно-водной растительности она была выше, чем на растениях с плавающими листьями и погруженной растительности (табл. 2). Суточные величины интенсивности фотосинтеза в среднем на всех субстратах были более высокими в маловодном 1989 г. На всех субстратах в оба года отмечался июньский или июльский пики продукции перифитона, что не всегда соответствовало максимальным биомассам. В среднем за два года продукция водорослей перифитона составила 50,5 г С/м² площади зарослей или 34 г С/м² площади озера.

Производство мезофитона оценивали ориентировочно, учитывая, что скопления нитчаток располагались преимущественно в местах произрастания водных мхов, площадь распространения которых известна. Она составляла 6,8 г С/м² площади зарослей или 4,1 г С/м² площади озера.

Фитопланктон и его продукция. Фитопланктон различных участков озера неоднороден. В планктоне открытой части (ст. III, IV) весной и осенью доминировали диато-

Т а б л и ц а 3

Продукционные показатели фитопланктона за период открытой воды

Показатель	1988 г.		1989 г.	
	открытая зона	заросли	открытая зона	заросли
Биомасса, мг/л	$\frac{0,02 - 5,42}{1,64}$	$\frac{0,02 - 4,90}{1,26}$	$\frac{0,54 - 1,51}{1,02}$	$\frac{0,11 - 1,2}{0,25}$
Хлорофилл "а", мг/м ³	$\frac{1,1 - 13,9}{7,20}$	$\frac{0,8 - 12,0}{3,45}$	$\frac{0,6 - 12,7}{4,5}$	$\frac{0,6 - 3,2}{1,45}$
Интенсивность фотосинтеза, г О ₂ /(м ² сут)	$\frac{0,08 - 3,27}{0,95}$	$\frac{0,08 - 0,92}{0,42}$	$\frac{0,05 - 1,43}{0,69}$	$\frac{0,06 - 0,80}{0,34}$

мовые водоросли. В 1988 г. преобладающими были *Asterionella formosa* Hass. и *Aulacosira islandica subsp. helvetica* O.Müll., а в более маловодном 1989 г. - *Tabellaria fenestrata*, *T. flocculosa*, *Fragilaria crotonensis* Kitt. и *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr. В результате взмучивания большую роль в планктоне, особенно осенью, играли крупные бентосные диатомеи из родов *Amphora*, *Navicula*, *Gomphonema*, *Gyrosigma*. В летнем планктоне полностью доминировали синезеленые, эвгленовые и динофитовые водоросли, прежде всего *Anabaena scheremetievi* Elenk., *Glenodinium penardii* Lemm. и *Euglena polymorpha* Dang. Максимальная биомасса фитопланктона (до 3-5 мг/л) отмечалась в оба года в июле. В фитопланктоне зарослевой зоны (ст.1, II) в течение всего периода наблюдений преобладали случайно-планктонные виды, преимущественно обрастатели из диатомовых и десмидиевых водорослей. Весной это были виды родов *Synedra* и *Tabellaria*, летом - *Eunotia pectinalis* (Dillw. Kütz) Rabenh., *Closterium setaceum* Ehrenb., *C. acerosum* (Schrank) Ehrenb., *Desmidium schwaetzi* Ag., *Pleurotaenium ehrenbergii* (Breb.) De Baey и другие. Летом 1988 г. отмечалось массовое развитие *Sphaeronostoc kihlmanii* (Lemm.) Elenk., которым определялась максимальная биомасса фитопланктона в конце августа (3,14 мг/л). Преобладание случайно-планктонных видов является характерной чертой фитопланктона мелководных макрофитных озер (Кутова и др., 1973; Петрова, 1978; Покровская и др., 1983).

Биомасса фитопланктона на всех станциях в более теплом и многоводном 1988 г. была выше, чем в 1989 г. (табл.3). Средние по озеру величины составили соответственно 2 и 1,51 мг/л. В оба года биомасса фитопланктона в зарослевой зоне была ниже, чем в открытой части озера. Это подтверждается и данными по содержанию хлорофилла "а" в планктоне, максимальные величины которого также отмечались в 1988 г. и в открытой зоне были, как правило, выше, чем в зарослях (табл.3).

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в оз. Большое Раковое также значительно колебалась по годам и в различных частях озера. В целом ее колебания составили 0,09-3,27 мг О₂/(лсут). Наибольшие величины, как и по биомассе фитопланктона, отмечались на станциях открытой зоны озера (табл. 3). Причем интенсивность фотосинтеза в 1988 г. была выше, чем в 1989 г.

Для большого и сложного по конфигурации озера достаточно трудно достоверно оценить среднюю продукцию фитопланктона. Рассчитанные по данным четырех станций с учетом площадей среднесуточные величины составили 0,68 и 0,52 г О₂/м³, соответственно в 1988 и 1989 гг., а суммарная продукция за период открытой воды 43 и 35 г С/м². Такие величины характерны для мезотрофных водоемов и сравнимы с продукцией других мелководных зарастающих озер (Винберг, 1960; Петрова, 1978).

Роль различных растительных сообществ в суммарной первичной продукции некоторых мелководных озер

Озеро	Заращение, %	А, г С/(м ² год)	Фитопланктон	Перифитон	Макрофиты	Литературный источник
			% от А			
Вологодская обл.						
Кубенское	28,8	80,0	72,0	10,0	18,0	Распопов, 1977
Воже	18,0	84,2	50,7	7,6	41,7	Распопов, 1978
Лача	48,0	162,7	36,4	26,8	36,8	То же
Карельский перешеек						
Малое Луговое	15,8	83,7	57,4	1,8	40,8	Особенности формирования ..., 1984
Охотничье	57,1	123,3	18,7	3,7	77,6	То же
Белоруссия						
Мястро	17	236,1	189,6	16,5	30,0	Экологическая система ..., 1985
Нарочь	30	125,3	62,0	50,0	13,3	То же
Баторин	23	256,1	241,4	2,7	12,0	- " -
Латвия						
Илзес	65,9	149,5	68,2	1,6	30,2	Трансформация органического ..., 1989
Ланийтис	49,8	137,1	49,6	2,7	47,7	То же
Удринка	24,2	201,0	54,7	5,0	40,3	- " -
Польша						
Миколайки	18,9	390,0	32,0	24,0	44,0	Kajak et al., 1972
Тинвальд	-	186,2	74,2	4,7	21,1	Adamczak et al., 1979
Дания						
Кальгед	-	46,1	52,3	1,1	46,6	Sondergaard, Sand-Jensen, 1978

Очевидно, что несмотря на довольно высокие величины интенсивности фотосинтеза на оптимальной глубине, интегральная первичная продукция в оз. Большое Раковое лимитируется его малой глубиной. Кроме того, в зарослевой зоне фитопланктон не может конкурировать с высшей водной растительностью и перифитоном, которые потребляют здесь основную часть биогенных элементов.

Средняя годовая продукция основных растительных сообществ за годы наблюдений в расчете на 1 м² площади озера в оз. Большое Раковое составила:

	г С/м ²	%
Фитопланктон	39,0	21,4
Перифитон	34,0	18,5
Мезофитон	4,1	2,3
Макрофиты	105,7	57,8
<hr/>		
Всего	182,8	100

Эти данные подтверждают ведущую роль макрофитов в первичной продукции озера. Столь значительная доля макрофитов в суммарной продукции растительных сообществ редко отмечается для других мелководных озер с близкой или даже большей степенью зарастания (табл.4) и характерна для истинно макрофитных озер и для литоральной зоны многих "фитопланктонных" озер (Weitzel, 1975; Трифонова, 1980). Во многих из них продукция фитопланктона составляет меньше половины продукции макрофитов.

Определение трофического статуса макрофитных озер представляет значительные сложности. Но если исходить из определения Хатчинсона (Hutchinson, 1969, цитировано по: Покровская и др., 1983), то эвтрофной экосистемой можно считать систему с высокой потенциальной концентрацией питательных веществ, которые могут находиться в любой ее составляющей. Многие макрофитные озера, основная первичная продукция принадлежит погруженным макрофитам в которых накапливается большая часть биогенных элементов, в том числе и оз. Большое Раковое, могут считаться эвтрофными, несмотря на низкий уровень развития фитопланктона.

В естественном состоянии экосистемы макрофитных озер достаточно устойчивы. Даже при эвтрофировании, становясь по ряду признаков эвтрофными (например, по кислородному режиму), они сохраняют низкий уровень развития фитопланктона и довольно высокую прозрачность воды. При повышении уровня озера в ходе его восстановления соотношение продукции отдельных растительных сообществ в общей первичной продукции и, следовательно, структурно-трофический тип озерной экосистемы могут измениться.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
- Капанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения. Л., 1981.
- Кутова Т.Н., Пидгайко М.Л., Саватеева Е.Б. Некоторые закономерности гидро-биологического режима малых озер в связи с зарастанием // Изв. ГосНИОРХ. 1973. Т. 84.
- Николаев И.И. О некоторых типах озерных экосистем по их трофической структуре (на примере больших озер Северо-Запада СССР) // Водные ресурсы. 1977. № 3.
- Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л., 1984.
- Петрова Н.А. Фитопланктон озер Воже и Лача // Озера Лача и Воже. Л., 1978.
- Покровская Т.Н. О двух путях эвтрофирования озер // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1978. № 2.
- Покровская Т.Н., Миронова Н.Я., Шилькрот Г.С. Макрофитные озера и их эвтрофирование. М., 1983.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность оз. Кубенского // Оз. Кубенское. Ч. 2. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., 1977.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность озер Воже и Лача // Озера Лача и Воже. Л., 1978.
- Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989.

- Трифопова И.С.* Фитопланктон литоральной зоны и его роль в общей первичной продукции озера // *Эвтрофирование мезотрофного озера*. Л., 1980.
- Трифопова И.С.* Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л., 1990.
- Экологическая система Нарочанских озер*. Минск, 1985.
- Adamczak B., Luscinska M., Oleksowicz A., Rejewski M.* The primary production of the lake Tynwald // *Acta Univ. Nicolai Copernici*. 1979. № 47(11).
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. und Physiol. Pflanz.* 1975. Bd 167.
- Kajak Z., Hillbricht-Ilkowska A., Pieczynska E.* The production processes in several Polish lakes // *Productivity problems of fresh-waters*. Warszawa; Krakow, 1972. '
- Sondergaard M., Sand-Jensen K.* Total autotrophic production in oligotrophic Lake Kalgaard Denmark // *Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol.* 1978. Bd 20.
- Wetzel R.G.* Limnology. Philadelphia, 1975.

УДК 574.587(285.2):591

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ОТКРЫТОГО МЕЛКОВОДЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 1998 г. Г.Х. Щербина

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

Проведен сравнительный анализ структуры макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища за 1952-1986 гг. В середине 80-х годов в фауне зарегистрировано 153 вида донных беспозвоночных, 5 из них обнаружены в водохранилище впервые. Установлено, что биомасса возросла в десятки раз, по сравнению с началом 50-х годов, и более чем в 2 раза, по сравнению с началом 70-х.

Показано, что хотя продуктивность макрозообентоса открытого побережья в последние годы повысилась, она в 2-5 раз ниже, чем в закрытом побережье, менее подверженном волновому воздействию и в значительной степени покрытом зарослями макрофитов.

Ключевые слова: макрозообентос, водохранилище, открытое мелководье, побережье, встречаемость.

A comparative analysis of macrozoobenthos structure in the open shallow zone of the Rybinsk reservoir has been made for 35 years. During the mid of 1980s 153 species of bottom invertebrates fauna were registered and 5 of them were found in the reservoir for the first time. As compared to the early 1950s the biomass increased 10 folds and during the early 1970s more than 2 times.

It is shown that though macrozoobenthos productivity in the open littoral increased significantly during the last years, it is 2-5 times as less than in the protected littoral, less exposed to wave action and covered by macrophyte overgrowths.

Key words: macrozoobenthos, reservoir, open shallow water, littoral, occurrence.

Введение

В последние годы уделяется большое внимание изучению прибрежной зоны различных водоемов как участков, наиболее подверженных антропогенному воздействию. Для большинства водохранилищ характерен существенный негативный антропогенный фактор - сработка уровня воды.

Макрозообентос прибрежной зоны Рыбинского водохранилища изучали начиная с конца 40-х годов. Подавляющее большинство работ было посвящено исследованию защищенного побережья и зоны зарослей, на долю которых приходилось около 1 % общей площади водохранилища (Белавская, Кутова, 1966). Неоднократно публиковались результаты изучения жизненных циклов, питания и других сторон биологии отдельных массовых видов беспозвоночных или групп макрозообентоса. Однако в целом фауну прибрежной зоны систематически не изучали, в отличие от глубоководной части водохранилища, которую исследовали в регулярных стандартных рейсах в течение вегетационного периода.

В 1985-1986 гг. исследовали годовую динамику макрозообентоса на десяти станциях открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища. По результатам этих работ выделили две зоны - прибрежную и зону возможного осушения (Щербина, 1993). С учетом этих зон и биоценозов в 1986 г. было проведено три бентосные съемки

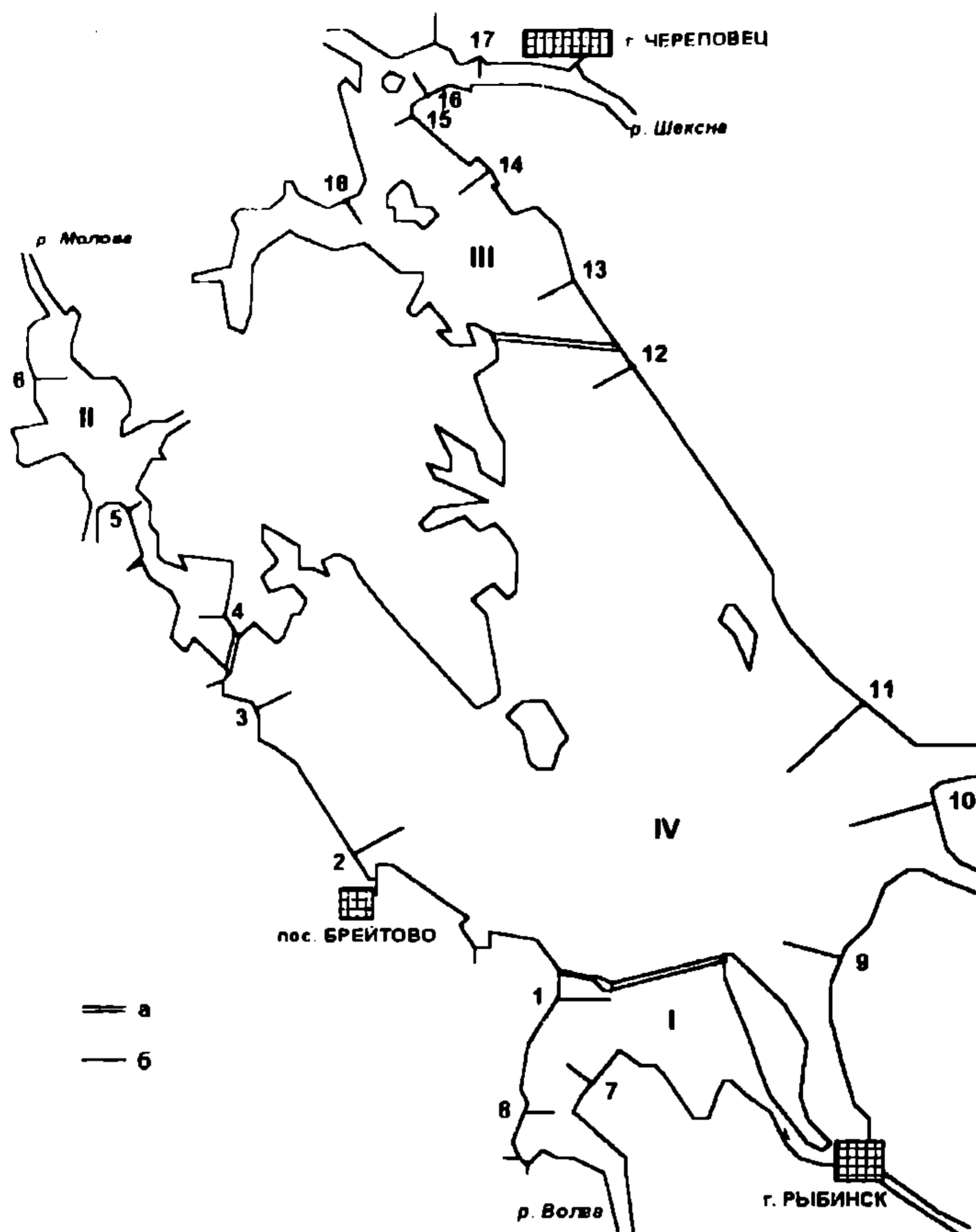


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища и местонахождение полуразрезов.
 а - границы плесов, б - полуразрезы (1-18); плесы: I - Волжский, II - Моложский,
 III - Шекснинский, IV - Главный.

по всей акватории открытого мелководья, которые позволили более полно оценить фаунистический состав и роль мелководья в продуктивности водоема в целом.

Цель данной работы - провести сравнительный анализ структуры донных макро- и мезофауны открытого мелководья за многолетний период и сравнить их продуктивность с продуктивностью других типов мелководий.

Материал и методика

Материал получен при проведении трех бентосных съемок весной, летом и осенью 1986 г. по всей акватории открытого мелководья водохранилища. Пробы отбирали на 18 полуразрезах, расположенных во всех плесах водоема. В Главном плесе, занимающем около 68% площади водохранилища (Законнов, 1981), и Шекснинском, наиболее подверженном антропогенному воздействию, было установлено по шесть полуразрезов, в Волжском и Моложском - по три. Границы плесов (Фортуна-тов, 1974)

и расположение полуразрезов показаны на карте-схеме (рис. 1). На каждом полуразрезе пробы отбирали на шести станциях на глубинах 0,5, 1, 2, 3, 4, 5 м. Ранее открытое мелководье разделили на две зоны: прибрежную, с глубинами до 3 м. и зону возможного осушения - от 3 до 5 м (Щербина, 1993), которые в дальнейшем рассматриваются раздельно.

В течение вегетационного сезона 1986 г. уровень воды в водохранилище понижался, и летом станции, расположенные на глубине 0,5 м, были осушены; осенью в прибрежной зоне под водой остались только станции на глубине 2 м. В прибрежной зоне пробы отбирали трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского (площадь сечения $1/260 \text{ м}^2$), по 5 выемок на каждой станции. На более глубоких станциях использовали дночерпатель ДАК-100 (площадь сечения $1/100 \text{ м}^2$), по 2 выемки. Таким образом, при отборе проб площадь выемки грунта на всех станциях была, практически, одинаковой. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по методикам, подробно изложенным ранее (Щербина, 1993). Всего за период исследований собрано и обработано 286 проб макрозообентоса.

При анализе структуры макрозообентоса мелководной зоны Рыбинского водохранилища использовали как опубликованные данные (Мордухай-Болтовской, 1974; Семерной, Митропольский, 1978; Шилова, Куражсковская, 1980; Щербина, 1993), так и материалы первичной обработки, хранящиеся в архиве лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН, по которым и была рассчитана частота встречаемости массовых видов и доля основных групп макрозообентоса в различных типах прибрежья.

Результаты

Было установлено, что структура донных сообществ макробеспозвоночных прибрежья и зоны возможного осушения даже в пределах одного плеса значительно различается. Эти отличия в указанных зонах более значительны, чем различия сообществ по отдельным плесам, несмотря на особенности гидрологического режима и величины площадей мелководий в последних.

Прибрежная зона. Всего в составе донных макробеспозвоночных зоны зарегистрировано 60 видов и форм, 37 из которых составили хирономиды. По плесам число обнаруженных видов колебалось от 25 до 30, более половины из которых приходилось на хирономид (табл. 1). Индекс видового сходства Чекановского-Сьеренсена между плесами довольно высок - 0,72-0,78, что свидетельствует о высокой стабильности видового состава прибрежья. Подавляющее большинство видов встречались редко и в небольших количествах; и только от 3 до 6 видов можно отнести к постоянным, имеющим частоту встречаемости 50 % и более (табл. 1). Характерным для видовой структуры макрозообентоса открытого прибрежья является увеличение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера от весны (0,6-1,2) к осени (1,2-2,0), что связано с вселением хирономид.

Личинки хирономид значительно преобладали по численности, составляя на различных плесах от 63 до 99,9% от общей (табл. 2). По биомассе они доминировали в течение всего вегетационного сезона в Волжском, Шекнинском и Главном плесах, где на долю хирономид приходилось 63-98,5%. В Моложском плесе они преобладали весной и летом, уступая олигохетам осенью (табл. 2).

Весной основу численности и биомассы макрозообентоса Волжского, Моложского и Главного плесов составляли личинки *Lipiniella araeicola* и *Cladotanytarsus wexionensis*, а в Шекнинском плесе - *Glyptotendipes glaucus*. Летом и осенью на всех плесах по численности доминировали личинки *Stictochironomus crassiforceps*. По биомассе в Моложском плесе в летне-осенний период преобладал крупный представитель олигохет *Tubifex newaensis*, в остальных плесах преобладали два представителя хирономид - *Lipiniella araeicola* и *Chironomus muratensis*. Жизненные циклы указанных выше видов во многом и определяют сезонную динамику макрозообентоса открытого прибрежья.

Частота встречаемости (%) наиболее массовых видов донных макробеспозвоночных в различных плесах открытого мелководья водохранилища в 1986 г.

Вид	Главный		Моложский		Волжский		Шекснинский	
	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО
<i>Valvata piscinalis</i>	0	6	5	67	0	56	5	67
<i>Engesa henslowana</i>	5	40	33	67	11	67	60	80
<i>Neopisidium torquatum</i>	0	11	5	56	11	44	5	33
<i>Dreissena polymorpha</i>	0	33	0	22	0	67	0	33
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0	41	0	89	5	67	11	87
<i>Psammoryctides barbatus</i>	0	33	0	56	0	22	0	22
<i>Tubifex newaensis</i>	10	73	73	100	0	89	40	80
<i>Procladius</i> ex.gr. <i>choreus</i>	0	29	0	56	0	78	0	50
<i>Psilotanypus rufovittatus</i>	0	22	0	0	0	11	5	60
<i>Chironomus muratensis</i>	5	11	67	78	11	89	60	80
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	75	53	67	67	67	78	100	87
<i>Lipiniella araeicola</i>	100	6	44	6	56	6	30	6
<i>Leptochironomus tener</i>	0	0	0	0	0	56	0	6
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	5	47	50	78	56	67	11	71
<i>P. scalaenum</i>	33	65	11	56	56	67	67	40
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	50	100	100	67	100	78	100	40
<i>Cladotanytarsus</i> ex.gr. <i>mancus</i>	30	47	83	56	71	89	67	47
Всего обнаружено видов	25	62	30	60	28	70	30	67
В том числе: хирономид	13	25	19	24	16	26	18	27
олигохет	5	14	4	16	5	15	6	18
моллюсков	5	14	6	14	5	19	5	16

Примечание. Здесь и в табл. 2: ПЗ - прибрежная зона, ЗВО - зона возможного осушения.

Зона возможного осушения. Всего в фауне макрозообентоса зоны было обнаружено 103 вида и формы, из которых наиболее широко представлены хирономиды, моллюски и олигохеты (табл. 1). Максимальное количество видов (70) зарегистрировано в Волжском плесе, минимальное (60) - в Моложском. Характерным для зоны возможного осушения было увеличение видового богатства во всех плесах от весны к осени, что является следствием миграции большинства беспозвоночных при обсыхании прибрежной зоны. Аналогичный рост наблюдался и у индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера, от 1,8-2,3 (весной) до 2,3-2,8 (осенью). Около половины обнаруженных в зоне видов встречались редко и в небольших количествах, а число постоянных видов колебалось от 4 в Главном плесе до 13 - в Волжском и Моложском (табл.1).

По численности личинки хирономид преобладали в течение всего вегетационного сезона в Волжском, Шекснинском и Главном плесах, а в Моложском они составляли основу численности весной и осенью и уступали олигохетам летом (табл. 2). По биомассе они доминировали в течение всего сезона в Моложском плесе и в осенний период - в остальных плесах, где в весенне-летний период преобладали олигохеты (табл. 2).

Во всех плесах водохранилища по численности явные доминанты отсутствовали. Наиболее многочисленными были хирономиды из родов *Polypedilum* и *Cladotanytarsus* и олигохеты из рода *Limnodrilus*. По биомассе на протяжении всего вегетационного сезона преобладали два крупных представителя донной фауны - *Chironomus muratensis*

Таблица 2

Распределение численности и биомассы составных частей макрозообентоса открытого мелководья
водохранилища в 1986 г.

Группа животных	Весна		Лето		Осень	
	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО
Волжский плес						
Хирономиды	<u>1.42</u> 2,47	<u>1.73</u> 1,10	<u>1.89</u> 1,35	<u>1.39</u> 2,86	<u>1.01</u> 4,58	<u>2.41</u> 13,81
Олигохеты	<u>0.11</u> 0,13	<u>0.37</u> 1,59	<u>0.01</u> 0,03	<u>0.71</u> 3,18	-	<u>1.52</u> 6,31
Моллюски	<u>0.40</u> 0,83	<u>0.21</u> 1,15	-	<u>0.19</u> 1,04	<u>0.11</u> 0,36	<u>0.78</u> 5,63
Всего	<u>1.93</u> 3,43	<u>2.31</u> 3,86	<u>1.40</u> 1,38	<u>2.29</u> 7,08	<u>1.12</u> 4,94	<u>4.71</u> 25,75
Моложский плес						
Хирономиды	<u>0.42</u> 3,56	<u>0.79</u> 3,23	<u>2.29</u> 1,71	<u>1.41</u> 4,74	<u>1.61</u> 4,20	<u>1.41</u> 7,44
Олигохеты	<u>0.11</u> 1,21	<u>0.40</u> 1,92	<u>0.39</u> 1,34	<u>1.51</u> 4,59	<u>0.61</u> 7,74	<u>0.69</u> 2,86
Моллюски	<u>0.03</u> 0,64	<u>0.21</u> 0,85	<u>0.08</u> 0,09	<u>0.19</u> 3,22	<u>0.11</u> 0,35	<u>0.12</u> 1,89
Всего	<u>0.56</u> 5,41	<u>1.40</u> 6,00	<u>2.67</u> 3,14	<u>3.11</u> 12,55	<u>2.33</u> 12,29	<u>2.22</u> 12,19
Шекснинский плес						
Хирономиды	<u>0.09</u> 0,28	<u>0.91</u> 6,46	<u>0.92</u> 1,85	<u>2.11</u> 5,16	<u>0.79</u> 3,54	<u>2.38</u> 14,47
Олигохеты	<u>0.04</u> 0,13	<u>0.61</u> 2,87	<u>0.03</u> 0,10	<u>1.72</u> 7,23	<u>0.21</u> 1,47	<u>1.09</u> 9,24
Моллюски	-	<u>0.41</u> 2,33	<u>0.18</u> 1,01	<u>0.49</u> 4,12	<u>0.51</u> 1,70	<u>0.62</u> 3,84
Всего	<u>0.13</u> 0,41	<u>1.93</u> 11,66	<u>1.13</u> 2,96	<u>4.32</u> 16,51	<u>1.51</u> 6,71	<u>4.09</u> 27,55
Главный плес						
Хирономиды	<u>0.52</u> 2,39	<u>0.39</u> 0,41	<u>0.39</u> 0,21	<u>0.81</u> 0,39	<u>2.51</u> 7,13	<u>1.11</u> 4,91
Олигохеты	<u>0.01</u> 0,01	<u>0.30</u> 0,48	<u>0.03</u> 0,08	<u>0.51</u> 1,43	<u>0.81</u> 1,36	<u>0.69</u> 1,99
Моллюски	<u>0.02</u> 0,05	<u>0.08</u> 0,50	<u>0.02</u> 0,02	<u>0.11</u> 0,88	<u>0.01</u> 0,21	<u>0.11</u> 1,19
Всего	<u>0.55</u> 2,45	<u>0.77</u> 1,39	<u>0.44</u> 0,31	<u>1.43</u> 2,70	<u>3.33</u> 8,70	<u>1.91</u> 8,09

Примечание. Над чертой - численность, тыс.экз./м², под чертой - биомасса, г/м².

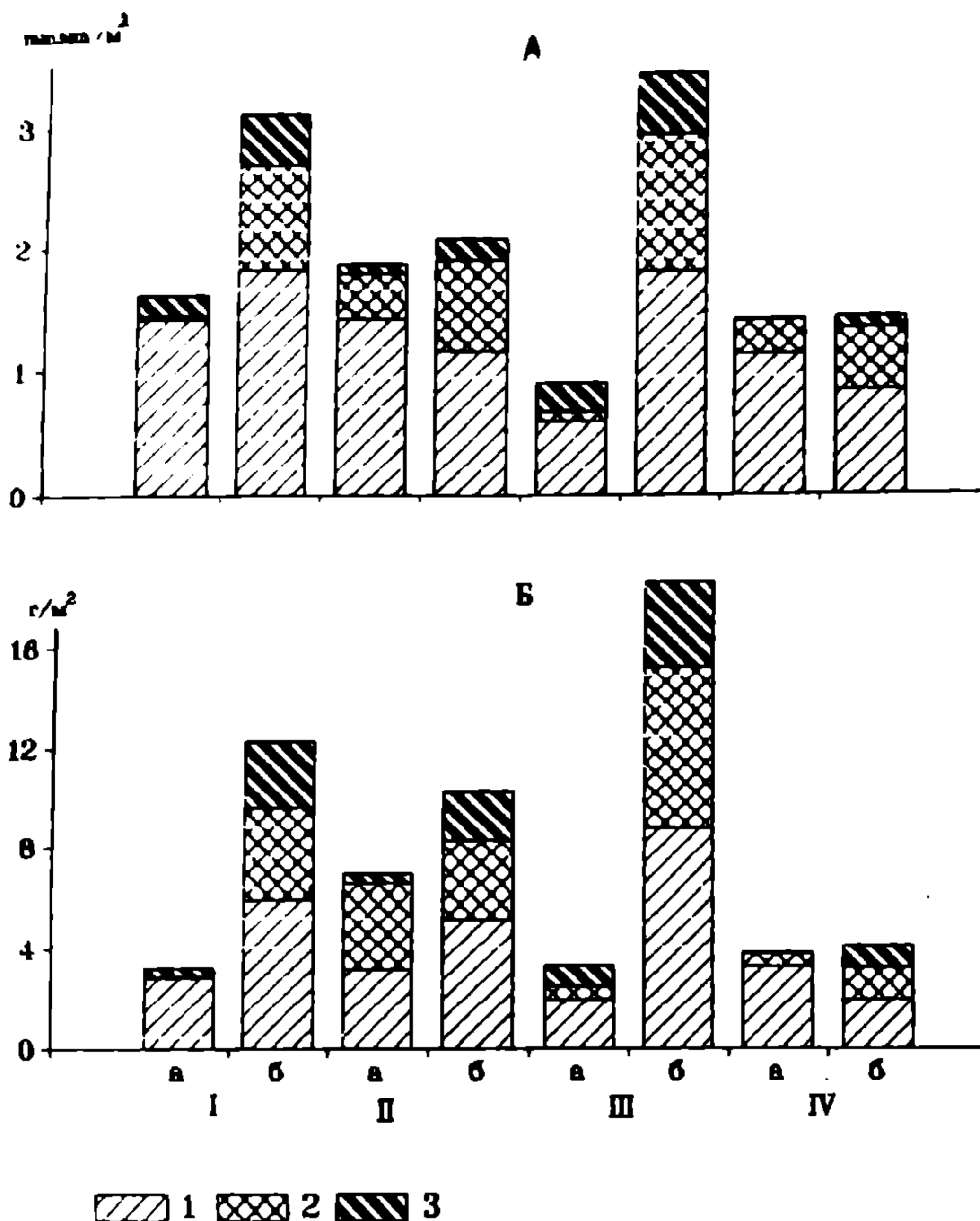


Рис. 2. Распределение средней за сезон численности (А, тыс. экз./м²) и биомассы (Б, г/м²) основных групп макрозообентоса в прибрежной зоне (а) и зоне возможного осушения (б) Рыбинского водохранилища в 1986 г. 1 - Chironomidae, 2 - Oligochaeta, 3 - Mollusca. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

и *Tubifex newaensis*, составлявшие в сумме за сезон от 60% (Волжский плес) до 72% (Главный плес).

Таким образом, в 1986 г. в составе макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища обнаружено 115 видов и форм (из них 47 - хирономиды, 28 - моллюски, 26 - олигохеты). Остальные 14 видов включали в себя пиявок, ручейников, поденок, жуков, ракообразных и мокрецов. Наибольшее видовое богатство было зарегистрировано на двух полуразрезах Волжского плеса (№ 1, 8, по 51 виду), наименьшее - на двух полуразрезах Главного плеса водохранилища (№ 2, 11, соответственно 13 и 22 вида), расположенных в его центральной части и наиболее подверженных волновому воздействию, где, практически, отсутствовали иловые отложения (рис. 1). Всего в фауне прибрежной зоны отмечен 61 вид, в зоне возможного осушения - 103 вида. Индекс видового сходства Чекановского-Съеренсена между двумя зонами равен 0,60.

По плесам число обнаруженных видов колебалось незначительно - от 65 (Моложский) до 78 (Волжский). Причем, в различных плесах прибрежной зоны зарегистрировано по 25-30, а в зоне возможного осушения - 60-70 видов (табл. 1).

Следует отметить, что от весны к осени продуктивность макрозообентоса зоны возможного осушения увеличивалась в Волжском и Главном плесах в 6, в Моложском и Шекснинском - в 2 раза (табл. 2). Такой рост биомассы происходил не только в результате размножения и роста донных макробеспозвоночных в весенне-летний период, но и за счет миграции организмов из обсыхающей прибрежной зоны. Ранее, на примере открытого мелководья Волжского плеса водохранилища было установлено, что только личинки *Lipiniella araenicola* при обсыхании прибрежья глубоко зарываются в песок, остальные массовые виды макробеспозвоночных отступают вместе с водой (Щербина, 1993).

Наибольшие средние за сезон численность и биомасса в прибрежье отмечены в Моложском, наименьшая численность - в Шекснинском, а биомасса - в Волжском плесах. В зоне возможного осушения минимальные численность и биомасса зарегистрированы в Главном, а максимальные - в Шекснинском плесах (рис. 2). Рассчитанная с учетом площадей плесов средневзвешенная численность макрозообентоса в прибрежной зоне водохранилища составила $(1,41 \pm 0,35)$, в зоне возможного осушения $(2,52 \pm 0,58)$ тыс. экз./м². Более существенно различались по зонам средневзвешенная биомасса $(4,34 \pm 1,39)$ и $(11,28 \pm 2,93)$ г/м², соответственно. Для макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища характерна доминирующая роль личинок хирономид, которые в среднем в прибрежье составляли 77% численности и 64% биомассы всего бентоса, а в зоне возможного осушения 55 и 48%, соответственно.

В прибрежной зоне, в зависимости от сезона, основу численности составляли хирономиды из родов *Stictichironomus*, *Lipiniella*, *Polypedilum*, *Cladotanytarsus*, в зоне возможного осушения, кроме представителей двух последних родов, значительная роль по численности принадлежала олигохетам из рода *Limnodrilus*. По биомассе в прибрежной зоне доминировали крупные представители хирономид *Lipiniella araenicola*, *Glyptotendipes glaucus*, *Chironomus muratensis*, а в Моложском плесе - олигохет *Tubifex newaensis*. В зоне возможного осушения во всех четырех плесах преобладали два последних вида, составлявшие от 60 до 72% общей биомассы макрозообентоса.

Обсуждение

Открытое мелководье наиболее детально изучали в 1952-1953 гг. и в 1971-1972 гг. В начале 50-х годов бентос песчаных грунтов был представлен единичными особями хирономид, олигохет и пиявок, дающих в сумме чрезвычайно низкую биомассу - 0,1-0,2 г/м², и здесь отсутствовали специфические псаммофильные формы (Мордухай-Болтовской, 1974). Очень низкая продуктивность и отсутствие характерных для настоящего времени псаммофильных биоценозов были связаны с реформированием затопленных временных биотопов (торфяники, почвы, леса и др.) и образованием основного для открытого мелководья Рыбинского водохранилища песчанистого биотопа. В начале 70-х годов фауна песчаных грунтов водохранилища стала разнообразнее (21 вид хирономид, 19 - олигохет и 9 - моллюсков) и обильнее - 3,45 г/м² (Семерной, Митропольский, 1978). В середине 80-х годов продуктивность макрозообентоса открытого мелководья возросла до 7,81 г/м² и включала уже 62 вида хирономид, 39 - олигохет и 30 - моллюсков. Здесь появились типичные псаммофильные виды - *Lipiniella araenicola*, *Stictichironomus crassiforceps*, *Chironomus muratensis*, *Einfeldia disidens*, что, в свою очередь, привело к существенным изменениям в структуре основных групп макрозообентоса. Если в 1971-1973 гг., по данным В.П. Семерного и В.И. Митропольского (1978), доля хирономид составляла 24%, олигохет - 36 % и моллюсков - 38 %, то в 1986 г. - 52, 31 и 16 % соответственно.

Значительному росту видового разнообразия макрозообентоса открытого мелководья в середине 80-х годов способствовало образование в водохранилище постоянного

Роль хирономид в составе макрозообентоса Волжского плеса

Станция	ОБ, г/м ²	БХ, г/м ²	БХ, % от общей	ОБ, г/м ²	БХ, г/м ²	БХ, % от общей
закрытое побережье*				открытое побережье**		
1	14,27	13,35	93,5	3,30	3,11	94,2
2	21,90	21,66	98,9	10,56	10,39	98,4
3	4,27	3,63	86,0	1,90	1,28	67,4
4	8,42	8,23	97,7	7,60	6,28	82,6

Примечание. ОБ - общая биомасса макрозообентоса, БХ - биомасса хирономид; *данные за 1974 г. по: (Шилова, Куражеская, 1980). ** собственные данные за 1985 г.

песчанного биотона, формирование которого было завершено в конце 70-х годов, когда доля затопленных почв снизилась с 55% в 1955 г. до 5% в 1978 г. (Законнов, 1981). В настоящее время открытое мелководье Рыбинского водохранилища представлено песчаными отмелями, подверженными действию прибойной волны и, практически, лишенными зарослей.

При изучении годовой динамики макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса в 1985-1986 гг. в фауне было обнаружено 129 видов и форм, список которых опубликован ранее (Щербина, 1993). Из 115 обнаруженных в 1986 г. видов, 91 входит в опубликованный список. Индекс видового сходства Чекановского-Сьеренсена между двумя периодами составил 0,75. Из 24 видов, не вошедших в список, 5 впервые обнаружены в фауне Рыбинского водохранилища: олигохета *Psammoryctides moravicus* Hrabe, боконлав *Gmelinoides fasciatus* (Steb.), поденка *Brachycercus minutus* Tschern., хирономиды *Paratrichocladius triquetra* (Tschern.), *Einfeldia disidens* (Walk.). Остальные 19 видов были обычными для фауны закрытого побережья и глубоководной зоны водохранилища. Несмотря на довольно значительное видовое богатство, только 17 видов в различных плесах открытого мелководья имели частоту встречаемости 50 % и более, т.е. являлись постоянными (табл.1). Частота встречаемости личинок *Lipiniella aeneicola* в прибрежной зоне была выше, чем в зоне возможного осушения, а частота встречаемости личинок *Cryptochironomus obreptans*, *Cladotanytarsus ex.gr. manicus*, *Chironomus muratensis*, *Stictochironomus crassiforceps* различалась незначительно. У остальных 11 видов частота встречаемости в прибрежной зоне, как правило, меньше, чем в зоне возможного осушения.

В закрытом побережье Волжского плеса донные отложения верхнего горизонта представлены задернованными почвами, а нижнего - песками с наилком и серыми илами. В открытом побережье оба горизонта занимают слабо заиленные и пылеватые пески. Кроме того, верхний горизонт в закрытом побережье почти полностью покрыт зарослями макрофитов, вследствие чего биомасса макрозообентоса здесь значительно больше, чем на аналогичных глубинах открытого побережья. В наиболее мелководных участках (ст. 1) средняя за вегетационный сезон биомасса в закрытом побережье более, чем в 4 раза превышала таковую в открытом, на станциях 2 и 3 - в 2 раза, а на ст. 4 она достоверно не различалась (табл. 3). В обоих типах побережья максимальная биомасса макрозообентоса и доля хирономид в его составе отмечались на ст. 2, а минимальные аналогичные показатели - на ст. 3.

Значительное преобладание хирономид в обоих типах прибрежной зоны вполне объяснимо. В маловодные годы (1952, 1960, 1964, 1972, 1973 и т.д.) верхний горизонт прибрежной зоны не затоплялся, вследствие чего почти вся перезимованная фауна погибала, так как высыхание грунтов более губительно для гидробионтов, чем промерзание (Семерной, 1971, 1974; Мордухай-Болтовской, 1974; Митропольский, 1965, 1978;

Т а б л и ц а 4

Структура макрозообентоса Волжского плеса водохранилища

Группа животных	Биомасса			
	г/м ²	% от общей	г/м ²	% от общей
	закрытое побережье*		открытое побережье**	
Хирономиды	11,36	65	2,80	86
Олигохеты	0,54	3	0,05	2
Моллюски	3,00	17	0,40	12
Прочие	2,63	15	-	-
Всего	17,53	100	3,25	100

* Данные за 1974 г. по: (Семерной, Митропольский, 1978), ** собственные данные за 1986 г.

Семерной, Митропольский, 1978; Шилова, Куражсковская, 1980 и др.). Восстановление макрозообентоса шло в основном за счет гетеротопов, основу которых в пресных водоемах составляют хирономиды. В верхнем горизонте защищенного побережья вследствие большого количества макрофитов осушение и промерзание было не так губительно для донных беспозвоночных, так как под слоем растительности длительное время сохранялась влага, а зимой поддерживалась довольно высокая температура грунта. Здесь, кроме хирономид, находили хорошие условия для зимовки моллюски, олигохеты, поденки и т.д. (Луферов, 1965; Мордухай-Болтовской, 1974; Семерной, 1974; Митропольский, 1978). В верхнем горизонте открытого побережья растительность отсутствовала, грунты были представлены пылеватыми песками, которые быстро обсыхали и довольно глубоко промерзали, что в большинстве случаев приводило к гибели донных беспозвоночных, особенно олигохет и моллюсков. Хотя в верхнем горизонте закрытого побережья доминировали хирономиды, но здесь значительная роль по биомассе принадлежала моллюскам и некоторым другим группам; в аналогичной зоне открытого побережья подавляющая часть биомассы приходилась на хирономид (табл. 4).

Заключение

Проведенные исследования позволили установить, что в середине 80-х годов в фауне макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища обитало 153 вида и формы, из которых около 86% приходилось на представителей трех групп - хирономид, олигохет и моллюсков. По сравнению с началом 70-х годов число видов и продуктивность основных групп макрозообентоса возросли в 2-3 раза, что является следствием продолжающегося эвтрофирования водоема и окончательного формирования в открытом мелководье постоянного песчанистого биотопа, населенного специфическими псаммофильными биоценозами.

Несмотря на то, что биомасса макрозообентоса в открытом побережье в последние годы существенно возросла, она была в 2-5 раз меньше чем в закрытом побережье, где условия для перенесения неблагоприятных факторов (высыхание и промораживание) значительно лучше из-за наличия иловых отложений и растительных остатков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.: Л., 1966.
- Закошнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51.

- Тыфферов В.П. О нагоде побережья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
- Митропольский В.И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculum lacustre* (Müller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
- Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в побережье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
- Мордухай-Болотовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974.
- Семерной В.П. Зимовка водных олигохет в промерзающем грунте // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 9.
- Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 21.
- Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
- Фортунатов М.А. Физико-географический очерк Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974.
- Шилова А.И., Куражсковская Т.Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
- Шербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993.

УДК 574.587(28):591

**СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА ГОРЬКОВСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

© 1998 г. С.Н. Перова

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

Рассмотрено состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища в 1993 г. Проведен сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных водоема в конце 80-х и начале 90-х годов. Установлено, что существенно увеличилось видовое разнообразие донной фауны. В структуре биомассы бентоса хирономиды составляли 45-93,6%. Отмечено снижение доли олигохет и возрастание доли пизидий на большинстве биотопов водохранилища.

Ключевые слова: макрозообентос, фауна, встречаемость, биомасса, биотоп.

The state of macrozoobenthos in the Gorky reservoir at 1993 is considered. A comparative analysis is made of the structure of bottom invertebrates in the reservoir at the end of 1980 s and in the mid of 1990 s. It is found that the species diversity of the bottom fauna has sufficiently increased. In the benthos biomass Chironomidae amounted to 45-93.6 %. A decrease in a number of Oligochaeta and increase in a number of Pisidiidae has been registered in the most of biotopes in the reservoir.

Key words: macrozoobenthos, fauna, occurrence, biomass, biotope.

Введение

Макрозообентос Горьковского водохранилища регулярно исследовали с момента заполнения, т.е. с 1955 г. Формированию донной фауны в начальный период существования водоема посвящен ряд работ Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1961, 1962), А.Ф. Гунько (1961). В 70-80-е годы макрозообентос Горьковского водохранилища изучали В.И. Митропольский (1978, 1979) и В.И. Бисеров (1988). (Митропольский, Бисеров, 1982). Как показали эти исследования, макрозообентос водохранилища сформировался уже в первые годы после его сооружения и в дальнейшем претерпевал лишь незначительные изменения в составе основных групп донных беспозвоночных.

До конца 70-х годов биомасса бентоса Горьковского водохранилища оставалась на достаточно низком уровне (если не считать нескольких пиков повышения биомассы, вызванных вспышками развития массового вида хирономид *Chironomus f.l. plumosus*), что позволяло считать этот водоем относительно бедным. В первой половине 80-х годов отмечалось значительное повышение величин биомассы во всех частях водохранилища (Бисеров, 1988). Эта тенденция сохранилась и в дальнейшем, что подтверждается результатами бентосных съемок 1987-1989 гг. (Перова, 1992).

Цель настоящей работы - сравнение состояния макрозообентоса Горьковского водохранилища в 1993 г. и в конце 80-х годов.

Материалы и методика

В настоящем сообщении приводятся результаты бентосной съемки, проведенной осенью 1993 г. на 24 стандартных станциях Горьковского водохранилища и их сравнение с уже опубликованными материалами о состоянии макрозообентоса в 1987 и 1989 гг. (Перова, 1992). Сбор и обработку проб макрозообентоса проводили по методике Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1963).

Результаты и обсуждение

Список видов донных макробеспозвоночных Горьковского водохранилища приводился в работах Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1961), В.И. Митропольского (1978), С.Н. Перовой (1992).

В 1993 г. в составе макрозообентоса обнаружено 58 видов, из которых 16 не входили в ранее опубликованные списки: *Lymnaea intermedia* (Lamarck), *Unio longirostris* Rossm., *Musculium creplini* (Dunk.), *Euglesa ostroumovi* Starob. et Pir., *E. acuminata* (Cless.), *Neopisidium conventus* Cless., *Uncinaxis uncinata* (Oersted), *Aulodrilus limnobius* Bretscher, *A. pluriseti* (Piguet), *Acentropus niveus* Oliv., *Potthastia longimana* (K.), *Chironomus muratensis* Ruser et al., *Cryptochironomus obreptans* (Walk.), *Paralauterborniella nigrochalteralis* (Mall.), *Polypedilum bicrenatum* K., *Limnochironomus pulsus* (Walk.).

В 1993 г. в составе донной фауны наиболее широко были представлены моллюски (21 вид), практически не встречавшиеся в 1987-1989 гг. Большинство из них обитали в водохранилище и ранее. Крупные моллюски *Dreissena polymorpha* и *Viviparus viviparus* отмечались в основном в речной части и русловых участках. Их встречаемость была одинаковой для обоих видов - 16,7% и достоверно не отличалась от таковой 80-х годов (Бисеров, 1988; Перова, 1992). Единичные экземпляры крупных моллюсков *Unio pictorum* и *U. longirostris* были найдены в речной части и на затопленной суше. Среди пизидий наибольшее число видов (6) отмечалось для рода *Euglesa*. Самая высокая частота встречаемости у *E. casertana* - 79,2%, обычными были *E. henslowana* и *E. suecica* (табл. 1). Пизидии, как и другие моллюски, наиболее широко были распространены в речной части и на затопленном русле р. Волги, где их доля в биомассе бентоса существенно возросла в 1993 г. по сравнению с 1989 г. (табл. 2). Наиболее заметно выросла доля пизидий в речной части водохранилища - с 0,7 % в 1989 г. до 19,4 % в 1993 г., что соответствует уровню первой половины 80-х годов - 16-29% (Бисеров, 1988). Вероятно, увеличение видового разнообразия моллюсков, представленных в основном пизидидами, и возрастание их доли в биомассе макрозообентоса можно объяснить чрезвычайно неравномерным распределением по дну водоема, что ведет к неточности их количественного учета с помощью дночерпателя, а также годовыми флуктуациями численности, которым подвержена эта группа донных беспозвоночных (Мордухай-Болтовской, 1961). Основным фактором, повлиявшим на возрастание роли моллюсков, по-видимому, следует считать уменьшение антропогенной нагрузки на водоем в начале 90-х годов, вследствие которого экологические условия в водохранилище стали более благоприятными для большинства представителей макрозообентоса.

В 1993 г. в Горьковском водохранилище обнаружено 18 видов олигохет. Повсеместно распространены *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*, их частота встречаемости 95,8 и 87,5% соответственно (табл. 1). Уступая этим видам по частоте встречаемости и численности, крупный представитель олигохет - *Tubifex newaensis* вносил значительный вклад в биомассу. Обычными для всех частей водохранилища были *Potamothrix moldaviensis* и *P. vejovskyi*. Нередко встречался *Pelosclex ferox*. Отмечавшийся в конце 80-х годов *Lumbriculus variegatus* не был найден ни на одной из станций. В 1993 г., по сравнению с 1987-1989 гг., роль олигохет в составе биомассы макрозообентоса значительно снизилась на всех биотопах водохранилища, кроме бывших пойменных водоемов, где их доля возросла с 5 % в 1989 г. до 27,5 % в 1993 г. (табл. 2).

В составе группы хирономид обнаружено 12 видов. Из них по частоте встречаемости лидировал *Procladius* ex. gr. *choreus* (79,2 %). На втором месте два крупных представителя рода *Chironomus*: *C. plumosus* и *C. muratensis* (70,8 %), дающие основной вклад в биомассу хирономид. Повсеместно были распространены *Cryptochironomus obreptans*, *Procladius ferrugineus* и *Tanytarsus* ex. gr. *gregarius*. Остальные виды встречались редко и в небольших количествах.

**Частота встречаемости (%) наиболее массовых видов макрозообентоса
водохранилища**

Вид	В	Озерная часть			Речная часть
		БР	БПВ	БС	
<i>Euglesa henslowana</i> (Shepp.)	16,7	12,5	0	0	60,0
<i>E. suecica</i> (Cless.)	25,0	12,5	33,3	12,5	60,0
<i>E. casertana</i> (Poli)	79,2	87,5	100,0	75,0	60,0
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	16,7	0	0	12,5	40,0
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	37,5	62,5	66,7	12,5	40,0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede	95,8	100	100	87,5	100
<i>Potamotheix hammoniensis</i> (Mich.)	87,5	100	100	62,5	80,0
<i>P. vej dovskyi</i> (Hrabe)	50,5	62,5	100	25,0	80,0
<i>P. moldaviensis</i> (Vejdov. et Mrazek)	37,5	37,5	66,7	12,5	60,0
<i>Pelosclex ferox</i> (Eisen)	29,2	12,5	0	25,0	80,0
<i>Procladius ex. gr. choreus</i> (Mg.)	79,2	100	100	87,5	40,0
<i>P. ex. gr. ferrugineus</i> K.	41,7	37,5	66,7	25,0	60,0
<i>Chironomus muratensis</i> Ruser et al.	70,8	75,0	12,5	75,0	80,0
<i>C. plumosus</i> L.	70,8	75,0	12,5	100	40,0
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walk.)	66,7	50,0	100	87,5	40,0
<i>Tanytarsus ex. gr. gregarius</i> (K.)	58,3	75,0	66,7	62,5	20,0

Примечание. Здесь и в табл.2: БР - бывшее русло Волги, БПВ - бывшие пойменные водоемы, БС - бывшая суша, В - среднее по водохранилищу.

Из других групп донных беспозвоночных найдено 5 видов пиявок, два вида ракообразных: *Asellus aquaticus* и *Gmelinoides fasciatus*, одна личинка бабочки *Acentropus niveus*, обнаруженная в речной части у г. Костромы, а также *Hypania invalida*. Эта полихета найдена на двух станциях: в речной части у г. Кинешмы (60 экз./м²) и на бывших пойменных водоемах (ст. Юрьевец, Кривозерский затон), где численность хипании составляла 1440 экз./м².

Биотопы речной и озерной частей Горьковского водохранилища, различные по типам грунтов и условиям обитания организмов бентоса, подробно описаны в статьях, посвященных развитию донной фауны этого водоема (Мордухай-Болтовской, 1961; Митропольский, Бисеров, 1982; Бисеров, 1988; Перова, 1992).

В речной части водохранилища средняя биомасса бентоса достоверно не изменилась (табл. 2). На станциях у г. Костромы по численности и биомассе доминировали олигохеты и моллюски, у г. Кинешмы основную долю биомассы дали хирономиды за счет представителей рода *Chironomus*. В речной части наблюдалось наибольшее видовое богатство макрозообентоса по сравнению с другими биотопами водохранилища. Особенно это заметно на станциях у г. Костромы, где отмечались максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона (3,07-3,2 по численности, 2,6-2,9 по биомассе).

В озерной части на затопленной суше произошло снижение средней биомассы в 1993 г. по сравнению с 1989 г. (табл. 2), причем роль хирономид осталась прежней, а

Структура биомассы составных частей макрозообентоса водохранилища

Группа беспозвоночных	Год	Озерная часть						Речная часть	
		БС		БПВ		БР			
		г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Хирономиды	1987	3,31	72,4	21,22	91,8	23,30	69,0	0,96	6,2
	1989	21,39	93,4	33,22	95,0	18,40	88,3	0,05	0,4
	1993	14,93	93,6	6,00	45,1	24,31	87,1	5,32	48,9
Олигохеты	1987	1,26	27,6	1,66	7,2	9,66	28,8	13,70	89,0
	1989	1,38	6,0	1,75	5,0	2,43	11,7	10,69	82,8
	1993	0,71	4,4	3,65	27,5	2,20	7,9	2,76	25,3
Моллюски	1987	0	0	0,20	0,8	0,35	1,0	0,69	4,5
	1989	0,13	0,5	0	0	0,01	0	0,09	0,7
	1993	0,25	1,6	0,35	2,6	1,37	4,9	2,11	19,4
Прочие	1987	0	0	0,02	0,1	0,08	0,2	0,02	0,1
	1989	0,03	0,1	0	0	0	0	2,07	16,0
	1993	0,07	0,4	3,30	24,8	0,02	0,1	0,70	6,4
Общая биомасса	1987	4,57	100	23,10	100	33,50	100	15,40	100
	1989	22,90	100	34,97	100	20,84	100	12,91	100
	1993	16,00	100	13,29	100	27,90	100	10,89	100

Таблица 3

Средние значения биомассы бентоса (г/м²) на створах озерной части водохранилища

Биотоп	Створы			Средняя по биотопу
	Чкаловский	Пучежский	Юрьевецкий	
Бывшая суша	13,94	18,80	12,29	16,00±2,64
Бывшие пойменные водоемы	11,36	-	17,15	13,29±6,11
Бывшее русло р. Волги	11,42	59,51	5,21	27,90±11,86
Средняя по створам	12,12±2,96	36,25±11,91	8,75±3,18	20,56±6,07

уменьшилась доля олигохет и незначительно возросла роль пизидиид и группы "прочие". На затопленных пойменных водоемах средняя биомасса бентоса значительно снизилась за счет существенного уменьшения биомассы хирономид, доля которых сократилась более, чем в 2 раза, хотя роль олигохет и других групп донных беспозвоночных заметно возросла.

На бывшем русле р. Волги наблюдалась самая высокая средняя биомасса макрозообентоса - 27,9 г/м². Основу биомассы здесь составляли хирономиды (87 %). Роль олигохет, как и на затопленной суше, заметно снизилась по сравнению с концом 80-х годов. Средневзвешенная по озерной части в 1993 г. равнялась 17,12 г/м².

Наибольшие величины средней биомассы макрозообентоса (36,25 г/м²) были зарегистрированы на биотопах Пучежского створа (табл. 3). Такая высокая продуктивность зообентоса на данном участке была вызвана значительным преобладанием

здесь личинок хирономид (56-93% общей численности и 88,5-98,8% биомассы). Средние значения биомассы бентоса на Юрьевецком и приплотинном Чкаловском створах озерной части были значительно ниже, что связано с отсутствием на них большой численности личинок мотыля, составлявших основу биомассы Пучежского створа.

Заключение

В 1993 г. значительно возросло видовое разнообразие всех групп макрозообентоса Горьковского водохранилища, особенно его речной части. Изменилось соотношение основных групп донных беспозвоночных в составе средней биомассы бентоса: на большинстве биотопов по-прежнему основную часть биомассы составляли хирономиды, но значительно увеличилась роль пизидий, пиявок и ракообразных при уменьшении доли олигохет.

Произошло некоторое снижение величин средней биомассы по сравнению с высокими значениями конца 80-х годов, хотя продуктивность бентоса осталась на достаточно высоком уровне. Существенное возрастание видового разнообразия макрозообентоса, по-видимому, связано с уменьшением антропогенного воздействия в начале 90-х годов из-за значительного сокращения судоходства и спада промышленного производства.

Автор выражает благодарность Туйманову С.И. за участие в сборе и частичной камеральной обработке материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бисеров В.И. Зообентос Горьковского водохранилища в первой половине 80-х годов // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77.
- Гулько А.Ф. Донная фауна Волги в районе Горьковского водохранилища до его сооружения // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1961. Вып. 4 (7).
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971-1973 гг. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 38.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1975 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 40.
- Митропольский В.И., Бисеров В.И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1961. Вып. 4 (7).
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1960-1962 гг. // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963.
- Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1992. № 94.

УДК 595.142.3 (285.2)

ОЛИГОХЕТЫ МАКРОБЕНТОСА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 1998 г. Н.Р. Архипова, А.И. Баканов

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

Дан фаунистический обзор олигохет Чебоксарского водохранилища. Обнаружено 28 видов, что составляет 35% видового богатства макрозообентоса. Показано распространение различных видов малощетинковых червей в водоеме.

Ключевые слова: макрозообентос, олигохеты, экология вида.

A faunistic review of oligochaetes from the Cheboksary reservoir is given. 28 species were found that make up 35 % of specific abundance of macrozoobenthos. The distribution of different species of oligochaete worms in a body of water is shown.

Key words: macrozoobenthos, oligochaetes, species ecology.

Введение

Чебоксарское водохранилище, залитие которого началось в конце 1980 г., - самое молодое в волжском каскаде. В связи с возникшими экологическими проблемами заполнение его приостановлено, и оно до сих пор не достигло проектного уровня.

Крупнейший приток водохранилища - р. Ока протекает в зоне интенсивного промышленного и сельскохозяйственного производства. На берегу водохранилища расположены такой индустриальный гигант, как г. Нижний Новгород, крупные промышленные центры: г. Балахна, г. Чебоксары и др. Все это обуславливает высокий уровень антропогенного воздействия на экосистему водохранилища и сказывается на особенностях формирования его донной фауны.

Одна из этих особенностей, отличающая его от других волжских водохранилищ, - значительно бóльшая роль олигохет. Если в первый год залития в бентосе по биомассе доминировали личинки хирономид, то уже с 1984 г. первое место перешло к олигохетам (Баканов, 1988). Этот класс донных организмов играет важную роль в жизни водоема, его представители служат одним из основных компонентов кормовой базы рыб-бентофагов и активно участвуют в системе самоочищения от органических загрязнений.

Несмотря на то, что водохранилище существует уже 17 лет, в литературе не опубликованы подробные данные ни одной бентосной съемки, и его донная фауна, особенно олигохеты, остается малоизученной.

Материал и методика

Материал собирали с 28 сентября по 3 октября 1991 г. (11-й год существования водоема) на разнородных биотопах от г. Балахны до плотины Чебоксарской ГЭС во время комплексной экспедиции ИБВВ АН СССР. Пробы были отобраны на 70 станциях, расположенных на бывших руслах и поймах рек Волги, Оки, Керженца, Суры и Ветлуги, затопленных озерах Луковое и Ахматовское и залитых земельных угодьях (см. рисунок). Обследованные участки рек Оки, Суры и Ветлуги лежат в зоне подпора, а р. Керженца и верхний участок р. Волги - вне этой зоны.



Схема расположения станций на Чебоксарском водохранилище.
1-70 - номера станций.

Авторами настоящей работы принято деление водоема на три основных участка, предложенное ГосНИОРХом (по: Фауна реки Волги ..., 1980) и лежащее в основе более дробного районирования акватории водохранилища.

I. Верхний участок - от плотины Горьковской ГЭС до устья р. Оки. Этот участок сохранил речной характер и высокую проточность.

II. Средний - от устья р. Оки до устья р. Суры, расположен в зоне переменного подпора и отличается от первого участка уменьшением амплитуды сезонных и недельных колебаний среднего уровня воды.

III. Нижний - от устья р. Суры до плотины Чебоксарской ГЭС, в условиях первой очереди заполнения водохранилища до 63-метровой отметки БС характеризуется стабилизацией уровня режима.

Грунт отбирали дночерпателями "ДАК" (Баканов, 1979) с площадью захвата 1/40 и 1/100 м² (1 подъем на станции), промывали через сито из капронового мельничного газа № 17 с диаметром ячеей 0,4 мм. Живой материал фиксировали 8%-ным раствором формалина, камеральную обработку проб проводили под микроскопом МБС-1.

Номинативные таксоны олигохет в пределах семейства приняты по (Тимм, 1987). Неполовозрелые особи фенотипически близких видов тубифицид родов *Potamothrix*, *Hyodrilus* и *Tubifex* идентифицированы по щетинковому аппарату (Архипова, 1996).

При описании экологии отдельных видов использовали показатели численности (экз./м²) и встречаемости (P, %), $P = m \cdot n^{-1} \cdot 100$, где m - число станций, на которых встречен данный вид, n - общее число станций.

При указании местонахождения видов, особи которых обнаружены по 1-2 экз. в пробе, их численность на 1 м² не приводится. Коэффициент пересчета равен 40.

Результаты

В составе макрозообентоса идентифицированы 28 видов олигохет из отряда Naidomorpha, эколого-фаунистический обзор которых приводится ниже.

Сем. Naididae

Посем. Naidinae

1. *Stylaria lacustris* (Linné, 1767).

Редок (P=4,3%). Единичные особи обнаружены в профундали водохранилища у с. Сомовка и на пойменных участках рек Суры и Ветлуги в 10 и 11 км от устья на песке, заиленном песке и сером иле, заселенном дрейссеной, на глубине 2-12 м.

2. *Arctonais lomondi* (Martin, 1907).

Редок (P=5,7%). По одной-две особи в пробе найдены в медиали и на левобережной пойме р. Ветлуги в 11 км от устья, в профундали затопленного оз. Ахматовское и

водохранилища ниже г. Чебоксары на заиленных песке и почве, глинистом и сером иле на глубине 5-10 м.

3. *Dero digitata* (Müller, 1773)*.

Встречается в профундали и литорали среднего и нижнего участков водохранилища от впадения р. Оки и ниже г. Козьмодемьянска до Приплотинного плеса (P=22,9%), на песках разного гранулометрического состава, а также заиленном песке, песчанистом сером и сером иле (иногда с ракушей или заселенных дрейссеной) на глубине 1-17 м. Немногочислен (40-300 экз./м²).

4. *Nais communis* Piguet, 1906.

Единственная особь найдена в профундали водохранилища у с. Татинец на гальке, заселенной дрейссеной, на глубине 10 м.

5. *Nais pseudobtus* Piguet, 1906.

Редок (P=2,9%) и немногочислен. Единичные особи обнаружены в медиали р. Керженца и на левобережной пойме р. Ветлуги соответственно в 5 и 11 км от устья на песке и заиленном песке на глубине 1,5 и 5 м.

6. *Specaria josinae* (Vejdovsky, 1883).

Редок (P=2,9%) и малочислен. Одна и две особи в пробе зарегистрированы в профундали водохранилища в 5 км ниже г. Васильсурска и в медиали р. Ветлуги в 11 км от устья на песке и глинистом иле на глубине 10 и 9 м.

7. *Piguetiella blanci* (Piguet, 1906).

Редок (P = 4,3%) и немногочислен (40-280 экз./м²). Найден в медиали р. Ветлуги в 11 км от устья, в литорали и профундали водохранилища у с. Бармино и ниже г. Козьмодемьянска на мелком песке, заиленном песке и глинистом иле на глубине 5-11 м.

8. *Uncinatis uncinata* (Oersted, 1842).

Редок (P=2,9%). Единичные особи обнаружены в правобережной заводи выше г. Кетово и на левобережной литорали водохранилища у с. Сомовка на сером иле и заиленном песке, заселенном дрейссеной, на глубине 9 и 3,5 м.

9. *Ophidonais serpentina* (Müller, 1773).

Единственная особь найдена на правобережной литорали водохранилища напротив Макарьева монастыря на заиленном песке на глубине 2,5 м.

Сем. Tubificidae

Подсем. Aulodrilinae

10. *Aulodrilus limnobius* Bretscher, 1899.

Редок (P=2,9%) и малочислен (40-120 экз./м²). Обнаружен в правобережном затоне перед Макарьевым монастырем и в профундали водохранилища в 3 км выше г. Козьмодемьянска на сером иле и песке с наилком и ракушей на глубине 10 и 17 м.

11. *Aulodrilus pigueti* Kowalevsky, 1914.

Редок (P=4,3%). Единичные особи встречены в медиали р. Ветлуги в 11 км от устья, на правобережной литорали у впадения р. Кудьмы и в профундали водохранилища в 3 км выше г. Козьмодемьянска на сером и глинистом иле, песке с наилком и ракушей на глубине 4,5-17 м.

12. *Aulodrilus pluriseta* (Piguet, 1906).

Редок (P=7,1%) и немногочислен (40-240 экз./м²). Найден в профундали и литорали верхнего, среднего и нижнего участков водохранилища от г. Балахны и ниже г. Чебоксары на крупном и мелком песке, песке с наилком и ракушей, сером иле и размытой глинистой почве на глубине 4-17 м.

Подсем. Tubificinae

13. *Tubifex tubifex* (Müller, 1774).

Зарегистрирован на левобережной пойме р. Керженец в 5 км от устья, на правобережной литорали и в профундали водохранилища от г. Нижнего Новгорода до Припло-

* Здесь и ниже: видовая принадлежность неполовозрелых и поврежденных червей установлена по щетиниковому аппарату в сочетании с другими наружными признаками.

тинного плеса ($P = 21,4\%$) на песке с остатками макрофитов, заиленном песке и сером иле (иногда с ракушей или заселенных дрейссеной) на глубине 0,3-17 м. Численность - 80-1500 экз./м².

14. *Spirosperma ferox* Eisen. 1879.

Редок ($P=4,3\%$). Обнаружен на правобережной литорали напротив Макарьева монастыря, в профундали водохранилища у г. Васильсурска и в 3 км выше г. Козьмодемьянска на заиленном песке, а также песке с наилком и сером иле с ракушей на глубине 2,5-17 м. Численность - 40-920 экз./м².

15. *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, 1868.

Половозрелые черви (40-600 экз./м², $P=15,7\%$) найдены в литорали и профундали среднего и нижнего участков водохранилища выше г. Кстово и до Приплотинного плеса (на нижнем участке - в устье р. Суры, Васильсурском и Козьмодемьянском расширениях) на мелком чистом и заиленном песке, сером иле, в том числе заселенном дрейссеной, и затопленной почве на глубине 1-17 м.

16. *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862.

Половозрелые черви (40-800 экз./м², $P=21,4\%$) зарегистрированы в литорали и профундали водохранилища от г. Нижнего Новгорода до плотины Чебоксарской ГЭС во всех плесах на мелком чистом и заиленном песке, сером иле, иногда заселенном дрейссеной, и затопленной почве на глубине 1-18 м.

Неполовозрелые особи (40-20100 экз./м²) *Limnodrilus sp.*, предположительно *L. hoffmeisteri* и *L. claparedeanus*, встречаются чаще ($P=65,7\%$), населяют литораль и профундадь среднего и нижнего участков водохранилища от г. Нижнего Новгорода до плотины Чебоксарской ГЭС, включая пойменные участки и медиаль рек Керженца, Суры и Ветлуги, на заиленном песке, песчанистом сером и сером иле, иногда с ракушей или заселенных дрейссеной, на гальке, заселенной дрейссеной, песке чистом, с галькой или остатками макрофитов, на затопленной почве, в том числе размытой, глинистой, занесенной песком или заиленной, на заиленном размытом торфе и глинистом иле на глубине 0,3-20 м.

17. *Limnodrilus udekemianus* Claparède, 1862.

Встречается в литорали и профундали водохранилища от г. Нижнего Новгорода и до плотины Чебоксарской ГЭС ($P=28,6\%$) на песке с галькой, заиленном песке и сером иле, в том числе с ракушей или заселенных дрейссеной, на глубине 2-20 м. Немногочислен (40-640 экз./м²).

18. *Isochaetides newaensis* (Michaelsen, 1902).

Обнаружен в литорали и профундали водохранилища на всех его участках, выше г. Нижнего Новгорода и до плотины Чебоксарской ГЭС, включая пойменные участки и медиаль рек Керженца, Суры и Ветлуги ($P=55,7\%$), преимущественно на песках разного гранулометрического состава, реже на песке с галькой, остатками макрофитов или древесины, глинистом песке с галькой, глинистом иле, размытой глинистой почве, а также на заиленном песке, песчанистом сером и сером иле, в том числе с ракушей или заселенных дрейссеной, на глубине 0,2-20 м. Численность - 40-2600 экз./м².

19. *Psammoryctides albicola* (Michaelsen, 1901).

Редок ($P = 4,3\%$) и малочислен. По одной-две особи в пробе обнаружены на правобережной литорали ниже г. Кстово и у с. Бармино, а также в профундали водохранилища в 3 км выше г. Козьмодемьянска на сером иле, заиленном песке, песке с наилком и ракушей на глубине 4-17 м.

20. *Psammoryctides barbatus* (Grube, 1861).

Найден в литорали и профундали среднего и нижнего участков водохранилища от г. Кстово и до плотины Чебоксарской ГЭС ($P=25,7\%$) преимущественно на заиленном песке, песчанистом сером и сером иле, в том числе с ракушей или заселенных дрейссеной, редко на песке и гальке, заселенной дрейссеной, на глубине 2-18 м. Численность - 40-1720 экз./м².

21. ? *Psammoryctides moravicus* (Hrabě, 1934)*.

Редок ($P=10\%$) и немногочислен (40-200 экз./м²). Неполовозрелые особи зарегистрированы в литорали (преимущественно левобережной) и профундали среднего и нижнего участков водохранилища от Макарьева монастыря до плотины Чебоксарской ГЭС на песке с наилком и ракушей, заиленном песке, заиленном песке с дрейссеной, сером иле и размытой глинистой почве на глубине 3,5-18 м.

22. *Potamothena bedoti* (Piguet, 1913).

Редок ($P=15,7\%$). Неполовозрелые особи обнаружены в правобережной литорали и в профундали среднего и нижнего участков водохранилища ниже впадения р. Кудьмы и до плотины Чебоксарской ГЭС на гальке, заселенной дрейссеной, песке с наилком и ракушей, заиленном песке, сером иле и размытой почве на глубине 1-18 м. Численность - 40-1040 экз./м².

23. *Potamothena hammoniensis* (Michaelsen, 1901).

Распространен в литорали и профундали среднего и нижнего участков водохранилища от г. Нижнего Новгорода до плотины Чебоксарской ГЭС ($P=41,4\%$) преимущественно на илистых биотопах (сером и песчанистом сером иле, заиленном песке, иногда с ракушей или заселенных дрейссеной или вивипаридами, на заиленной почве), реже на песке (крупном и мелком) и гальке, заселенной дрейссеной, на глубине 2,5-18 м. Численность - 40-4760 экз./м².

24. *Potamothena moldaviensis* (Vejdovsky et Mrázek, 1902).

Встречается в литорали и профундали водохранилища от г. Нижнего Новгорода до плотины Чебоксарской ГЭС ($P=50\%$) преимущественно на илистых биотопах (сером и песчанистом сером иле, заиленном песке, часто с ракушей или заселенных дрейссеной, и на заиленной почве), реже на чистом песке, песке и глинистом песке с примесью гальки, гальке, заселенной дрейссеной, затопленной и размытой глинистой почве на глубине 1-20 м. Численность - 40-8280 экз./м².

25. *Potamothena vejovskyi* (Hrabě, 1941).

Редок ($P=10\%$). Найден в правобережной литорали у с. Бармино и ниже, в литорали и профундали водохранилища во всех плесах, на песке с галькой, мелком чистом и заиленном, с наилком и ракушей, а также на сером иле с ракушей или дрейссеной на глубине 4-20 м. Численность - 80-800 экз./м².

26. *Hydrilus templetoni* (Southern, 1909).

Обнаружен в литорали и профундали водохранилища от г. Нижнего Новгорода и ниже г. Чебоксары ($P=20\%$) преимущественно на песчанистом сером и сером иле, в том числе с ракушей, реже на песке, мелком чистом и заиленном, с наилком и ракушей, на почве, затопленной или заиленной, на глубине 1-17 м. Численность - 40-1300 экз./м².

Сем. Enchytraeidae

27. *Propappus volki* Michaelsen, 1915.

Редок ($P=10\%$). Зарегистрирован в литорали и профундали среднего участка водохранилища выше г. Кстово и до с. Сомовка на песках разного гранулометрического состава, от крупного до мелкого, на глубине 3-13 м. Численность - 160-2560 экз./м².

28. ? *Enchytraeus buchholzi* Vejdovsky, 1879*.

Редок ($P=2,9\%$) и малочислен. Единичные неполовозрелые особи найдены на левобережной пойме р. Керженца в 5 км от устья и в профундали водохранилища у Макарьева монастыря соответственно на песке с остатками макрофитов и чистом песке на глубине 0,3 и 10 м.

Заключение

Фауна олигохет в составе макрозообентоса в Чебоксарском водохранилище представлена видами из трех семейств: Naididae (9 видов), Tubificidae (17 видов) и Enchytraeidae (2 вида), обычными для водоемов волжского бассейна. Наидиды немногочисленны, встречаются сравнительно редко, зарегистрированы на 28 станциях ($P=40\%$) в литорали и профундали среднего и нижнего участков водохранилища. Тубифициды, как правило, доминируют в олигохетных сообществах или являются единст-

венными представителями малощетинковых червей. Обнаружены на различных биотопах в литорали и профундали верхнего, среднего и нижнего участков водохранилища от г. Балахны и до плотины Чебоксарской ГЭС на 68 станциях ($P=97\%$). Наибольшая встречаемость и численность присущи пяти видам: *Isochaetides newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *L. claparedeanus*, *Potamothrix moldaviensis* и *P. hammoniensis*.

Реофильная энхитреида *Propappus volki*, типичный представитель псаммофильной фауны р. Волги до зарегулирования стока, обитает в литорали и профундали среднего участка водохранилища, достигает местами значительной численности и указывает на сохранение в этой части водоема хорошей проточности и приближение условий обитания к речным.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке ГНТП "Биологическое разнообразие", проект 3.2.15.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.Р. Морфология веерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 2.
- Баканов А.И. Новые модели дночерпателей и оценка агрегированности бентоса // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 3.
- Баканов А.И. Кормовая база рыб-бентофагов Чебоксарского водохранилища // ИБВВ АН СССР. 1988. С. 97-102. Деп. в ВИНТИ. 31.08.1988. № 6788-B88.
- Тимм Т. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин, 1987.
- Фауна реки Волги в зоне затопления Чебоксарской ГЭС. Казань, 1980.

УДК 574.586(282.2):591+504.45.06

ЗООПЕРИФИТОН И УРОВНИ ЗАГРЯЗНЕНИЙ ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 1998 г. И. А. Скальская

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

Дана оценка экологического состояния водохранилищ Верхней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское) по зооперифитону в августе 1997 г. Выделены участки с различными уровнями и типами загрязнений. Высокий уровеньный режим в течение вегетационного периода способствует улучшению экологической обстановки в регионе по сравнению с предыдущими маловодными годами. Развитие экосистемы водоемов Верхней Волги сопровождается усилением в обрастаниях роли губок и мшанок, продолжается расселение акклиматизанта байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* Stebb. В зонах загрязнения один из главных компонентов перифитона - дрейссена испытывает угнетение, нарушаются темпы воспроизводства ее численности.

Ключевые слова: зооперифитон, уровни загрязнений, губки, мшанки, дрейссена, нематоды.

An assessment of the ecological status of the Upper Volga Reservoirs (Ivankovo, Uglich, Rybinsk, Gorkiy) by zooperiphyton is given for August 1997. The areas of different levels and types of pollution were defined. A high water level during the vegetation period favours the ecological conditions in the region in comparison with the previous low-water years. The development of the Upper Volga ecosystems is accompanied by an increased role of spongia and bryozoa among encrusting organisms and a further invasion of amphipoda (*Gmelinoides fasciatus* Stebb.). Inhibition of zebra mussel as one of the main periphyton component as well as a decrease in its reproduction rate occurs in the polluted zones.

Key words: zooperiphyton, pollution, Spongia, Bryozoa, Dreissena, Nematoda.

Введение

Перифитон состоит в едином комплексе функционально связанных основных биотопических группировок водоемов наряду с планктоном и бентосом. Заселение свободных субстратов беспозвоночными происходит из толщи воды за счет сиртона и меропланктона. Из верховьев р. Волги вместе с водой поступает огромное количество различных зимующих почек, а также планктонных личинок, свойственных сессильным животным. Трансграничный перенос зачаточных форм обрастателей в системе волжских водохранилищ должен приводить к нивелировке и однообразию видовой структуры обрастателей верхневолжских водохранилищ. Однако ежегодные изменения климатических факторов, от которых зависят многие абиотические характеристики водной среды, в сильной мере изменяют ход сукцессионных процессов. Наряду с этим антропогенные воздействия нарушают естественные биологические процессы, что находит отражение в формировании нетипичных для природных участков водоемов структур сообществ, вплоть до их полной блокировки.

Поступление аварийных стоков г. Череповца в Рыбинское водохранилище в 1987 г. отрицательно сказалось на многих гидробионтах, в том числе и на зооперифитонных

организмах (Скальская, 1990). В последующий период, хотя экологическая обстановка в этом водоеме улучшалась, происходило частичное восстановление прежних структур зооценозов (Скальская, 1993а), но в целом она оставалась нестабильной и была связана не только с загрязнением, но и ежегодными изменениями характера поверхностного стока, уровня и температурного режима.

На речных участках, где в основном и осуществляется основной биосток, зооперифитон и бентос наиболее адекватно отражают состояние водной среды. В связи с этим задачей исследований было изучение и анализ структуры зооперифитона на однородных субстратах - судоходных буйах, что выгодно снимает влияние качества субстратов на структуру формирующихся сообществ. В данном случае она наиболее полно соответствовала условиям среды и характеру биоценологических связей в зооценозах. На основании ранее разработанной (Скальская, 1993б), а также усовершенствованной и адаптированной для всей системы Верхней Волги методики оценивали экологическое состояние водоемов этого региона по зооперифитону.

Методика

Пробы зооперифитона собраны на Верхней Волге на 36 станциях (см. рисунок) от пос. Юрьевского (Иваньковское водохранилище) до г. Юрьевца (Горьковское водохранилище) в начале августа 1997 г. При сборе материалов не акцентировали внимание на прибрежных участках и зонах прямого антропогенного воздействия, куда непосредственно сбрасываются различные стоки. Методика оценки состояния водной среды по зооперифитону (Скальская, 1993б) разработана нами на основе использования искусственных субстратов в качестве обрастающих поверхностей. Она дает хорошие результаты, но сохранность установок, особенно вблизи населенных пунктов, невелика. В связи с этим было принято решение использовать в роли искусственных субстратов судоходные буйа, которые ежегодно ранней весной устанавливаются в большом количестве на всей акватории волжского бассейна. Это дает гарантированную возможность получать необходимые материалы в течение вегетационного периода. Пробы собирали скребком, снабженным ситом из плотного газа № 76, примерно, с равной площади стенок и дна буйев. Учитывали мейо- и макробеспозвоночных. Пробы обрабатывали полностью по стандартной методике, применяемой при количественных сборах. Определяли видовой состав, число организмов в пробе, их относительное обилие, размерный и возрастной состав популяций. Роль колоннальных беспозвоночных (губки, мшанки) оценивали по глазомерной шкале: +++ - высокая, ++ - средняя, + - низкая плотность колоний. При расчете относительного обилия одиночных беспозвоночных их не учитывали.

В связи с тем, что высокое видовое разнообразие зооперифитона отмечалось нами в антропогенно нарушенных зонах с повышенной органической нагрузкой (Скальская, 1990), мы использовали дополнительную оценку разнообразия сообществ на более высоком уровне. Для этого было выделено 11 основных групп беспозвоночных разного таксономического ранга, обитающих в перифитоне Верхней Волги, и для каждой станции определяли их относительное обилие.

Основные критерии, по которым оценивали уровни загрязнения водной среды, включали учет видового разнообразия и числа основных групп беспозвоночных, выделение структурно-таксономических типов сообществ, определение типа питания доминирующих видов, эколого-биотопический и популяционный анализ. Последний, дополнительный, критерий базировался на определении размерной, возрастной структуры популяций, наличия эпибионтов на теле крупных беспозвоночных, учете погибших особей.

По степени и характеру загрязнений устанавливается три основных уровня качества водной среды.

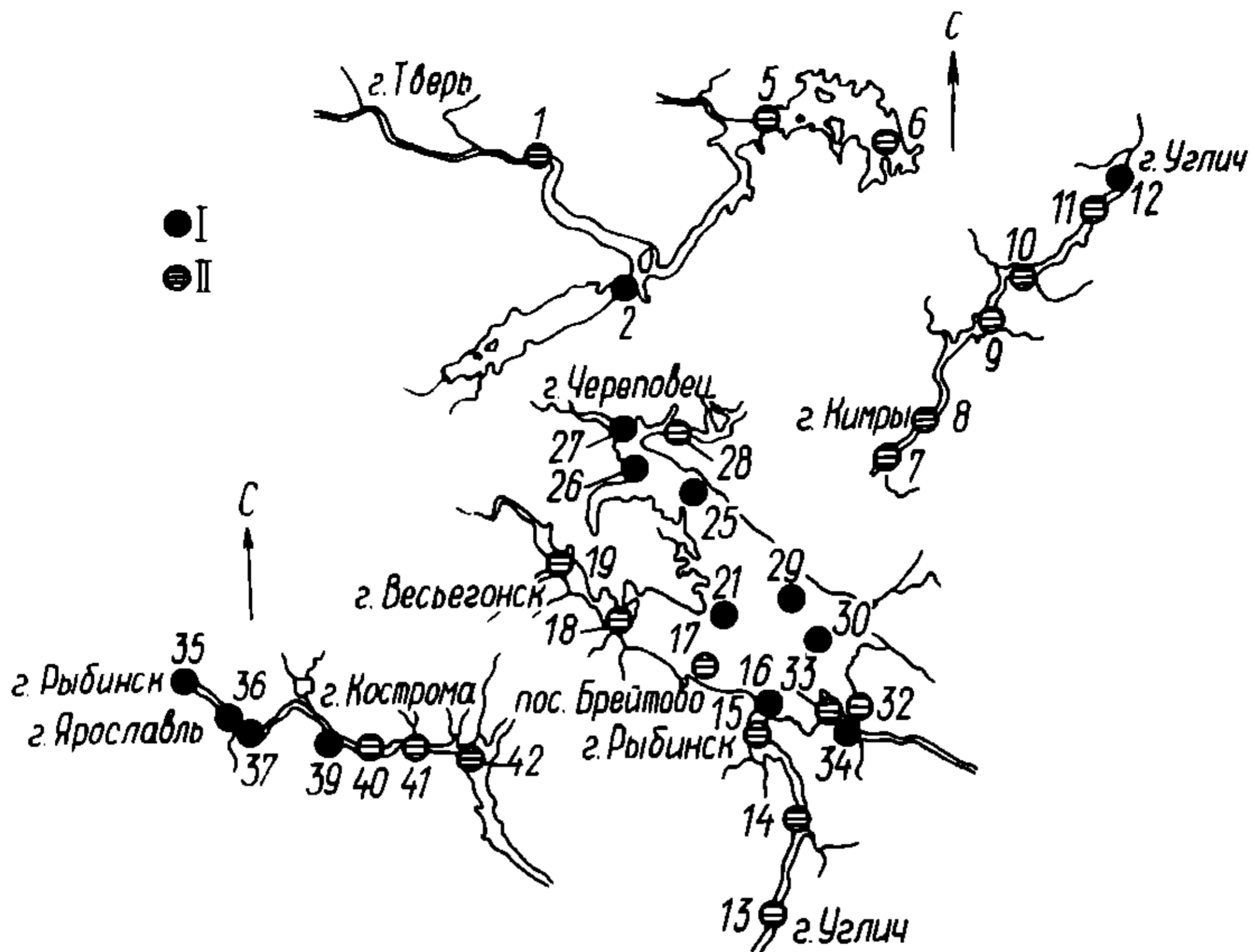


Схема расположения станций на Верхней Волге.

I - загрязненные станции, II - чистые. Название станций: 1 - Юрьевское, 2 - Безбородово, 5 - Корчева, 6 - Липня, 7 - Дубна, 8 - Кимры, 9 - устье Нерли, 10 - Калязин, 11 - Прилуки, 12 - Верхний бьеф Угличской ГЭС, 13 - нижний бьеф Угличской ГЭС, 14 - Мышкин, 15 - Коприно, 16 - Молога, 17 - Брейтово, 18 - Протинье, 19 - Весьегонск, 21 - Средний Двор, 25 - Мякса, 26 - Любец, 27 - Торово, 28 - выше г. Череповца, 29 - Измайлово, 30 - Всехсвятское, 32 - Водозабор Рыбинской ГЭС, 33 - Переборы, 34 - Ниже плесов, Горьковское водохранилище, 35 - ГОС г. Рыбинска, 36 - выше устья р. Норы, 36а - устье р. Норы, 37 - ниже г. Ярославля, 37а - Костромская ГРЭС, канал № 1, 39 - Костромская ГРЭС, р. Волга, 40 - выше Плеса, 41 - ниже г. Кинешмы, 42 - Юрьево.

Первый уровень - экологическое благополучие. Станции характеризуются высоким таксономическим разнообразием зооперифитона. Кроме широко распространенных групп организмов - личинок хирономид, дрейссены, олигохет присутствуют и чувствительные к загрязнению беспозвоночные - губки, гидры, личинки ручейников, поденок и другие беспозвоночные. Наблюдается высокий темп роста дрейссены, на ее раковинах эпилбионты отсутствуют. Преобладают беспозвоночные с фильтрационным типом питания.

Второй уровень - удовлетворительное экологическое состояние. Развиваются основные группы беспозвоночных, свойственные большинству биотопов водоема. Таксономическое разнообразие сообществ снижается, оксифильные виды отсутствуют. Основной структурно-таксономический тип сообществ - хирономидно-дрейсеновый. Темп роста моллюсков снижается, на их раковинах могут поселиться эпилбионты. Тип питания гидробионтов - фильтрационный.

Третий уровень - неудовлетворительное экологическое состояние. По характеру и силе антропогенного воздействия он разделяется на ряд типов. Тип А - сильное токсическое загрязнение, беспозвоночные в перифитоне не развиваются или же присутствуют только устойчивые к антропогенным нагрузкам группы, главным образом нематоды, формируя специфический, несвойственный природным биотопам, нематодный тип сообщества. В зависимости от состава загрязняющих веществ нематодам могут сопутствовать олигохеты или личинки хирономид. По типу питания

беспозвоночные относятся в основном к хищникам и собирателям пищевых частиц на субстрате. Тип Б - высокая органическая нагрузка на водоем. Зооперифитон характеризуется обилием олигохет, доля которых в сообществе может достигать 90% и более. Основной тип питания обрастателей сходен с предыдущим. Животные-фильтраторы практически отсутствуют. Тип В - умеренное загрязнение. Разнообразие сообществ невысокое. Чаще всего доминируют личинки хирономид на разных стадиях развития, встречаются погибшие куколки с полуразложившимися передними сегментами. Могут присутствовать олигохеты, эврибионтный байкальский боконлав, расселившийся в 80-90-х годах по водоемам Верхней Волги, и другие беспозвоночные, у которых наблюдаются элементы нарушения биологических циклов.

Результаты исследований

В районе работ было обнаружено более 60 видов беспозвоночных, среди которых 19 видов личинок хирономид, 9 - олигохет, 8 - мшанок, 8 - нематод, 3 - губок, 3 - личинок ручейников, по 1-2 вида моллюсков, гидр, ракообразных, пиявок, личинок поделок, двукрылых. Обычными компонентами перифитона были личинки хирономид, олигохеты, в меньшей мере - ракообразные, моллюски. Особенностью структуры зооценозов этого года оказалось обильное развитие губок и мшанок. Губки обнаружены на 12, а мшанки - на 28 из 36 станций. Усиление роли этих беспозвоночных в водоемах Верхней Волги наблюдается в последнее время, причины этого явления еще нуждаются в дополнительных исследованиях.

Развитие губок приурочено к водоемам с хорошим кислородным режимом и наличием кремния. Скорость течения не лимитирует их развитие, поэтому они были обильны на участках со скоростью течения 0,03-0,05 см/с (ст. 17-19) и 0,15-0,17 см/с (ст. 40-41). Мшанки более эврибионтны, чем губки, но также населяют чистую и малозагрязненную воду и относятся к олиго- и β -мезосапробным организмам (Sladecsek, 1980). Некоторые виды могут жить и в загрязненной воде. Они противостоят потоку и волновому действию.

Установлено довольно высокое сходство состава обрастателей во всех исследованных водохранилищах, но на каждой станции структура зооценозов имела отличительные особенности в наборе видов и в доминирующих комплексах. Мозаичность структуры служит отражением специфики экологических ниш, особенностей биологии гидробионтов, характера биоценотических связей, типа и силы антропогенного воздействия.

Иваньковское водохранилище. На станциях различных плесов с высокой прозрачностью воды (110-130 см) структура зооперифитона характеризовалась высоким разнообразием групп и видов (табл.1). На ст.1 высокой плотности достигали губки *Spongilla fragilis* Leid., а из мшанок - *Hyalinella punctata* Hancock. Среди личинок хирономид преобладал широкораспространенный вид *Cricotopus intersectus* Staeg. На ст.6 зооценоз имел дрейссеново-хирономидный тип, в котором 76,8% числа беспозвоночных приходилось на моллюсков *Dreissena polymorpha* Pall. и личинок хирономид, в основном *Cricotopus intersectus*. Сеголетки дрейссены были представлены разноразмерными группами от 0,7 до 4,5 мм, в среднем 2,6 мм.

Богат и разнообразен зооперифитон ст.5. Здесь изобиловали все основные группы обрастателей: дрейссена, губки, мшанки, личинки хирономид, олигохеты, гидры. Ядром сообщества выступала дрейссена. На ее долю приходилось 56,2% числа беспозвоночных. Отмечено активное заселение субстратов поствелигерами в течение периода размножения и высокий темп роста моллюсков. В результате чего сеголетки дрейссены были представлены разноразмерными особями в диапазоне 0,5-5,9 мм при среднем размере 2,9 мм, максимальном для исследованного региона (табл.2). Следовательно, в настоящее время дрейссена Иваньковского водохранилища биологически активна и характеризуется высокими темпами воспроизводства.

Соотношение числа беспозвоночных в пробах перифитона, собранных на Верхней Волге 1-10 августа 1997 г., %

Номер станции	Губки	Гидры	Нематоды	Олигохеты	Ракообразные	Личинки			Моллюски	Мшанка	Прочие	Число видов	Число групп
						хирономид	поденок	ручейников					
1	++	0	0	34,9	3,0	62,1	0	0	0	+++	0	13	5
2	0	0	0	7,3	2,0	88,7	0	0	2,0	+	0	10	5
5	+++	7,4	0,5	10,3	ед.	25,3	0	0	56,2	+	0,2	18	9
6	0	0,9	0,1	11,5	0,2	17,2	0,4	0,1	69,6	0	0	15	8
7	++	0	0	19,4	0,2	78,5	0	0	1,8	++	0	11	6
8	+	0	13,9	29,7	0	52,6	0	0	2,5	+++	1,3	17	7
9	0	0,6	8,3	38,8	0	51,6	0	0	0,6	+++	0	17	6
10	0	0	5,3	69,4	0	25,2	0	0	0	+++	0	14	4
11	+++	0,7	0	65,3	1,7	32,0	0	0,3	0	++	0	13	7
12	+	0	1,0	1,0	0	97,9	0	0	0	+	0	8	5
13	+	0	0,4	9,7	5,3	83,0	0	0,4	0,8	+	0,4	18	9
14	0	0	0	2,5	57,2	24,0	0	0	16,2	+	ед.	17	6
15	0	0	0	22,2	0,4	63,5	0	2,0	11,3	+	0,4	13	7
16	0	0	13,9	73,5	0,5	12,1	0	0	0	0	0	11	4
17	+++	0,8	0,2	93,5	0,4	5,0	0	0	0	+	0	12	7
18	+++	0	0	90,6	0	9,4	0	0	0	+	0	8	4
19	++	0	0	2,6	18,9	52,1	0	0,2	19,2	+	0	16	7
21	0	0	0	68,2	10,2	21,6	0	0	0	+	0	6	3
25	0	0	0	39,2	4,8	63,0	0	0	0	+	0	8	4
26	0	0	0,3	7,1	2,1	90,2	0	0,3	0	++	0	14	6
27	0	0	0,8	0	1,4	97,2	0	0	0,6	+	0	9	5
28	0	0,4	0	15,7	0,8	80,8	1,6	0	0,8	+	0	12	7
29	0	0	0	0	97,2	2,2	0	0	0,6	+	0	4	3
30	0	0	0	37,9	46,5	15,4	0	0	ед.	+	0	10	5
32	0	0	0	21,7	0	77,2	0	0	ед.	+	0	13	4
33	0	0	0	36,5	6,7	55,8	0,1	0,2	0,7	+	0	20	7
34	0	0	1,9	0	0	97,5	0	0	0,5	0	0	7	3
35	0	0	7,6	22,4	0	20,7	0,3	0,6	48,4	0	0	15	6
36	0	0	51,4	34,1	0	9,1	0	0	3,9	0	1,4	21	5
36a	0	0,1	1,8	12,7	0,1	84,9	0,4	0	0	0	0	16	7
37	0	1,1	0	29,0	0	61,3	1,1	8,6	0	0	0	7	5
37a	0	0	0	25,7	13,5	45,9	0	0	4,0	+	10,8	12	6
39	0	15,6	0	33,0	0,2	46,3	0	4,3	0,5	+	0	13	7
40	+++	18,1	0	65,3	0	13,0	0	0,4	3,2	+++	0	20	7
41	+++	29,4	0	57,2	0,1	12,0	0	0,1	1,2	+++	0	17	8
42	0	0,2	1,0	7,5	0,6	72,7	0	0,1	17,8	+	0	12	5

**Размерная структура сеголетков дрейссены и перифитона
Верхней Волги в августе 1997 г.**

Таблица 2

Номер станции	Размеры моллюсков, мм										Всего мол- люсков. экз.	Средний размер, мм
	0,15- 0,20	0,3- 0,5	0,6- 0,9	1,0- 1,9	2,0- 2,9	3,0- 3,9	4,0- 4,9	5,0- 5,9	6,0- 6,9	7,0- 7,9		
2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	3	0,6
5	0	3	16	197	630	547	145	8	0	0	1546	2,9
6	0	0	3	162	646	297	8	0	0	0	1116	2,6
7	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	7	1,2
8	0	0	0	10	1	0	0	0	0	0	11	1,5
9	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1,4
13	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0,5
14	1	2	11	244	15	2	0	0	0	0	275	1,5
15	29	2	2	6	6	5	0	0	0	0	50	1,0
19	0	4	23	44	4	0	0	0	0	0	75	1,2
27	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0,6
28	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0,8
29	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,2
33	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0,4
35	173	0	0	0	0	0	0	0	0	0	173	0,2
36	40	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0,2
40	0	0	0	3	8	7	0	0	0	0	18	2,7
41	0	1	0	3	9	4	0	0	0	0	17	2,3
42	90	6	17	6	5	8	6	3	1	1	143	1,1

Иная картина наблюдалась в Шошинском плесе на ст. 2. В мелководном, сильно зарастающем, хорошо прогреваемом, с обильным "цветением" и низкой прозрачностью воды (50 см) заливе перифитон был необилен. В таких условиях подавлялось развитие беспозвоночных-фильтраторов - губок, мшанок, дрейссены. В основном здесь развивались личинки хирономид, которые составляли 88,7% общего числа беспозвоночных.

Таким образом, большинство станций этого водохранилища относятся к экологически благополучным.

Угличское водохранилище. Почти на всех станциях в обрастаниях присутствовали губки и мшанки. На ст. 7, наряду с губками *Spongilla fragilis* и мшанками *Paludicella articulata* (Ehr.), доминировали личинки хирономид *Cricotopus intersectus*, они находились на различных стадиях развития - от личинок первого возраста до куколок. На ст. 8 преобладающими группами беспозвоночных были личинки хирономид, олигохеты и нематоды, которые поселялись среди трубок колоний двух конкурирующих видов мшанок *Plumatella emarginata* Allm. и *Paludicella articulata*. Сходный состав зооценоза обнаружен и на ст. 9. Моллюски здесь встречались единичными экземплярами. Губки отсутствовали, но мшанки нормально развивались и продуцировали статобласты. На ст. 10 обильными были мшанки, среди которых преобладали *Plumatella emarginata* и *P. fungosa* Pall., в меньшей мере развивались *Paludicella articulata* и *Plumatella repens* (L.). Этим беспозвоночным сопутствовали их комменсалы – олигохеты с доминирующим видом *Nais barbata* Müll. Среди личинок хирономид присутствовали как эврибионт *Cricotopus intersectus*, а также и менее широкого распространения личинки *Endochironomus albipennis* Mg. и *Parachironomus pararostratus* Hartn.

На ст. 11 наибольшего развития достигали губки *Spongilla fragilis* и мшанки, среди последних преобладала *Plumatella emarginata*. Из сопутствующих видов доминировали черви *Nais barbata*.

Наиболее загрязненным оказался верхний бьеф Угличского водохранилища (ст. 12). Зооперифитон был беден. Несмотря на высокую прозрачность воды (130 см), беспозвоночные-фильтраторы имели очень низкую плотность, дрейссена отсутствовала. Зооценоз состоял из личинок хирономид (97,9%) с преобладающим видом *Cricotopus intersectus*.

Следовательно, станции, за исключением загрязненных участков верхнего бьефа Угличского водохранилища (третий уровень, тип В), классифицировались как экологически удовлетворительные и благополучные.

Рыбинское водохранилище. Вегетационный период 1997 г. был многоводным, теплым, с небольшим количеством осадков. В августе уровень воды в водохранилище примерно на 1 м оказался ниже НПГ. Высокий уровень воды при низком поверхностном стоке поддерживался ограничением объемов сбросов через агрегаты Рыбинской ГЭС. Предыдущие 1995, 1996 гг. были маловодными. Обширные площади мелководий высыхали. Большой урон нанесен тем беспозвоночным, которые не переносят высыхания и промерзания. С другой стороны, подобно летованию прудов, дальнейшее заполнение водой этих участков активизировало сукцессионные процессы в прибрежной зоне, произошло "омоложение" наиболее активной зоны водохранилища, функционально связанной с открытой акваторией.

Высокий уровень наполнения водохранилища улучшил экологическое состояние водоема в 1997 г. по сравнению с предыдущими двумя маловодными годами. В отличие от загрязненных верхних участков Угличской ГЭС (ст. 12), зооперифитон нижнего бьефа (ст. 13) был вдвое богаче по числу видов - состав зооценоза расширялся за счет мшанок, ракообразных, моллюсков, личинок ручейников и др. Своеобразие зооперифитона ст. 14 заключалось в обильном развитии рачков *Sida crystallina* O.F.Müll. Они составляли 57,2% общего числа беспозвоночных, имели размеры от 0,6 до 2,5 мм. Рачки находились в активной фазе жизненного цикла с высокой долей яйценосных самок. В большом количестве поселялась дрейссена, личинки хирономид. Сеголетки дрейссены были представлены разноразмерными группами от 0,1 до 3,2 мм при средней величине 1,5 мм. В перифитоне Моложского плеса (ст. 17-19) изобиловали губки *Spongilla fragilis* и *S. lacustris* L. На ст. 17 и 18 они покрывали большую часть поверхности буев и делали ее недоступной для поселения других беспозвоночных, кроме их комменсалов - олигохет и личинок хирономид. На ст. 19 губок было меньше, и зооценоз становился богаче по числу видов. Здесь уже могли поселяться моллюски, ракообразные и др. Размеры сеголетков дрейссены находились в пределах 0,4-2,9 мм, в среднем 1,2 мм. В Шекснинском и Главном плесах Рыбинского водохранилища, а также на речном участке Горьковского водохранилища до ст. 37 (ниже г. Ярославля) губки отсутствовали. Они появлялись в большом количестве лишь на ст. 40 и 41, но уже на ст. 42 вновь исчезали из обрастаний.

Зона загрязнения зарегистрирована на ст. 16 (третий уровень, тип Б). Структура зооперифитона оказалась типичной для зон с повышенной органической нагрузкой на водоемы. В зооценозе массовыми компонентами были олигохеты (73,5% общего числа беспозвоночных) и нематоды (13,9%). Беспозвоночные-фильтраторы отсутствовали. Среди олигохет преобладали *Nais pseudobtusa* Piquet. Нематоды были представлены детрито- и бактериофагами - *Plectus cirratus* (Bast.), *P. tenuis* Bast., *Eumonchystera dispar* (Bast.).

У правого берега р. Шексны на ст. 28 зооперифитон оказался сравнительно богатым по числу видов, но представлен в основном личинками хирономид. Кроме обычного вида *Cricotopus intersectus*, значительную роль играли личинки *Endochironomus albipennis*.

На ст. 27 особенностью состава зооценоза было отсутствие олигохет - одной из широко распространенных групп обрастателей. Обнаружены небольшие колонии мша-

нок *Plumatella fungosa* и *P. emarginata*. Мшанки находились в угнетенном состоянии - не продуцировали статобласты, трубки цистидов растворялись, и немногочисленные живые зооиды сохранялись лишь по краям колоний. В то же время гетеротопные беспозвоночные - личинки хирономид обитали здесь в значительном количестве. Судя по наличию личинок разных возрастных групп и немногочисленных куколок, метаморфоз завершался вылетом имаго *Cricotopus intersectus* и *Orthocladus obtexens* Вг., но у одного из более чувствительных к загрязнению видов *Endochironomus albigenis*, долгое время здесь не развивавшегося, присутствовали только молодые личинки первого и второго возрастов, вероятно, в дальнейшем метаморфоз прерывался.

Состояние популяций перифитонных беспозвоночных улучшалось на ст. 26. Здесь появились олигохеты, которые составляли 7,1% от общего числа беспозвоночных. Доминировали черви *Nais pseudobiusa*. Основу зооперифитона составляли личинки хирономид с лидирующим видом *Cricotopus intersectus* и мшанки *Plumatella emarginata*. Колонии мшанок находились здесь, в отличие от предыдущей станции, в нормальном состоянии и продуцировали большое количество статобластов, а личинки хирономид *Endochironomus albigenis* развивались до более старших возрастных групп, но куколки этого вида отсутствовали. У некоторых из личинок наблюдались aberrации в строении зубцов ментума. Обнаружены немногочисленные куколки рода *Cricotopus* с полуразложившимися головными концами.

На ст. 25 зооперифитон не был обильным, состоял из четырех групп беспозвоночных и небольшого числа видов. Здесь развивались в основном хирономиды (95,2% общего числа беспозвоночных) с обычным доминирующим видом *Cricotopus intersectus*. Присутствовали байкальские бокоплавы *Gmelinoides fasciatus* Stebb. размером 2,0-4,0 мм, но яйценосные особи среди них отсутствовали.

На ст. 21, где зооперифитон в предыдущие годы наблюдений, практически, не развивался, найдены немногочисленные олигохеты *Nais variabilis*, эврибионтные личинки хирономид, рачки *Gmelinoides fasciatus* размером 1,5-4,5 мм без яйценосных самок и единичные разноразмерные раковинки погибших сеголетков дрейссены.

Самая высокая в регионе плотность популяций рачков *Gmelinoides fasciatus* (312 экз.) зарегистрирована на ст. 29 (97,2 % общего числа беспозвоночных). Кроме рачков, встречались единичные поствелигеры дрейссены размером 0,2 мм и немногочисленные личинки хирономид. Рачки чрезвычайно эврибионтны, что и послужило поводом для вселения их в волжские водохранилища с целью обогащения кормовой базы рыб. Размеры рачков на этой станции составляли 1,5-7,0 мм, с преобладанием размерных групп от 2,5 до 4,0 мм (табл. 3). На долю яйценосных самок приходилось 2,6%. У большинства самок яйца нормально развивались, но у отдельных особей они оказались деформированными, а также с разросшейся оболочкой. В Рыбинском водохранилище на ст. 15 (о. Зеленый) летом 1991 г. рачки были крупнее, максимальный размер достигал 10,0 мм, они размножались в течение всего вегетационного периода (Скальская, 1996).

Сходная структура зооперифитона наблюдалась также на ранее неблагополучной ст. 30. Зооценоз (46,5% общего количества) состоял из этих же рачков, но преобладали более крупные особи размером 3,0-5,0 мм и соответственно половозрелых особей было больше - 11,4 %. Существенную роль в перифитоне играли олигохеты, среди которых лидировали *Nais barbata* и *N. pseudobiusa*. Кроме обычных видов личинок хирономид, здесь встречались мшанки *Plumatella repens* и *P. emarginata*, они нормально развивались и продуцировали статобласты. Дрейссена на всех этих станциях испытывала угнетение.

На ст. 15 обнаружен типичный для зооперифитона Волжского плеса набор групп беспозвоночных - дрейссенно-хирономидно-олигохетный комплекс, представители которого составляли 97,0 % общего числа беспозвоночных. Размеры сеголетков дрейссены находились в пределах 0,2-3,9 мм, преобладали особи размером 0,2 мм, поэтому средний размер равнялся 1,0 мм. Мшанки оказались необильными.

Размерная структура популяций байкальского бокоплав *Gmelinoides fasciatus*
в перифитоне Верхней Волги

Но- мер стан- ции	Размеры рачков, мм								Самки с яйца- ми, %	Коли- чество яиц у самок, шт.	Размеры яйце- носных самок, мм	Всего рачков на станции, экз.
	1,3- 1,5	1,6- 2,0	2,1- 3,0	3,1- 4,0	4,1- 5,0	5,1- 6,0	6,1- 7,0	7,1- 8,0				
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
5	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
6	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
16	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3
17	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	6
21	2	0	1	0	6	0	0	0	0	0	0	9
25	0	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	7
29	1	22	130	142	15	1	1	0	2,6	3-6	3,5-5,0	312
30	11	6	26	78	54	6	3	0	11,4	4-15	4,0-6,0	184
33	3	2	13	8	1	0	0	0	0	0	0	27
39	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
41	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
42	0	0	1	2	1	1	0	0	20	8	5,0	5

На ст. 32 зооперифитон, развивавшийся на камнях и бетонных покрытиях у берега, хотя и был небогат, но разнообразен и соответствовал специфике биотопа. Он включал мшанок, дрейссену, личинок хирономид, олигохет, среди которых встречались виды, обычные на природных участках. Здесь отмечались в небольшом количестве колонии *Cristatella mucedo* Cuvier. - вида, наиболее чувствительного к загрязнению.

На ст. 33 регистрировали богатый зооценоз, включавший 7 групп беспозвоночных. В основном закончившие жизненный цикл мшанки *Plumatella emarginata*, *P. fungosa* продуцировали огромное количество статобластов, трубки же цистидов находились в нормальном состоянии. В меньшем числе присутствовали колонии *Fredericella sultana* Blum. и *Paludicella articulata*. Среди ветвей колоний в массе обитали молодые личинки хирономид, мелкие олигохеты, в небольшом числе молодь ручейников, поденок, ракообразные, молодь дрейссены. Среди личинок хирономид доминировали *Cricotopus intersectus*, среди олигохет - *Nais variabilis*.

Следовательно, в Рыбинском водохранилище в 1997 г. отмечено значительное улучшение экологической ситуации по сравнению с предыдущими годами. Однако ряд станций Шекснинского и Главного (16, 21, 25-27, 29) плесов остались экологически неблагополучными (третий уровень, типы Б и В). Спустя 10 лет после аварийных выбросов предприятий г. Череповца популяции дрейссены, одного из главных компонентов обрастаний, все еще находятся в угнетенном состоянии.

Горьковское водохранилище. Ниже шлюзов, по сравнению с верхними участками, ситуация резко обострялась. Зооперифитон здесь был беден и представлен тремя группами беспозвоночных. Олигохеты отсутствовали. В основном развивались гетеротонные беспозвоночные - личинки хирономид (97,5% числа всех беспозвоночных). Поселялись немногочисленные нематоды и единичные поствелигеры дрейссены.

На ст. 35 зооценоз оказался разнообразным, но не обильным. Около половины числа беспозвоночных приходилось на долю только что осевших поствелигеров дрейссены размером 0,15 мм, молодь более раннего отрождения здесь отсутствовала.

У правого берега р. Волги (ст. 36) зооперифитон отличался особым обилием нематод и олигохет, которые вместе составляли 80,5% числа всех беспозвоночных. Всего обнаружено 7 видов нематод. Здесь создались благоприятные условия для развития видов *Plectus cirratus* Bast. и *P. parvus* Bast., тяготеющих к сапробионтам, а также и двух видов хроматорин (*Chromadorina bioculata* (Sch. in Car.) и *Ch. viridis* (Lins.)) - оксифилов, питающихся детритом и диатомеями. Обычно эта группа червей в зооперифитоне представлена крайне слабо, чаще всего единичными или несколькими экземплярами. Нематодно-олигохетный тип сообщества характерен для зон с высокими антропогенными нагрузками. Присутствие на этой станции разных экологических групп нематод свидетельствует о наличии повышенного содержания органических веществ, но в то же время интенсивно идут процессы самоочищения, что позволяет участвовать в них и оксифильной группе.

Высоким разнообразием характеризовался зооперифитон устьевых участков р. Норы (ст. 36а). Найдено 7 групп беспозвоночных. Лидировали личинки хирономид, из которых преобладали *Limnochironomus nervosus* Staeg. Обнаружена небольшая колония мшанок *Plumatella repens* со статобластами и живыми зооидами. Из олигохет поселялись *Nais variabilis*, *N. pardalis* Piguet., *Stylaria lacustris* L., немногочисленные ракообразные, гидры, личинки поденок.

На ст. 37 зооперифитон развивался крайне слабо. Кроме эврибионтных личинок *Cricotopus intersectus* и олигохет *Nais barbata* единичными экземплярами обнаружены гидры, молодь личинок поденок и ручейников.

Район Костромской ГРЭС - зона длительного (28 лет) действия сбрасываемых с ю подогретых вод на речной участок Горьковского водохранилища. В период наших наблюдений сброс стоков через канал № 1 не проводился. По-видимому, он используется периодически, о чем свидетельствует довольно высокая температура воды в заливе. Она была на 4° С выше, чем в р. Волге. Зона водосброса перегружена различными металлическими конструкциями - понтонами, опорами мостков, трубами, которые в теплой воде подвергаются интенсивной коррозии. Их поверхность покрыта толстым слоем ржавчины в смеси с ило-детритными компонентами. При круглогодичной открытой воде на таких субстратах биологические обрастания развивались слабо. В старых зооценозах на ст. 37а обнаружены небольшие колонии мшанок, немногочисленные сильно обросшие моллюски, личинки хирономид, олигохеты и другие беспозвоночные - виды, обычные для перифитона волжских водохранилищ. Специфические термофильные виды не отмечены. Однако, в перифитоне появились личинки мокрецов, ранее здесь не встречавшиеся. Они составляли 10,8% числа беспозвоночных. Повышенная влажность воздуха в районе электростанции, видимо, привлекала имаго насекомых - типичных обитателей заболоченных увлажненных биотопов.

Воздействие искусственного подогрева воды, по-видимому, следует оценивать не только как отрицательное явление. Умеренное повышение температуры воды может оказывать благотворное влияние на биологические циклы гидробионтов, обитающих на нижележащей акватории, и тем самым стимулировать процессы самоочищения. Улучшение экологической ситуации и восстановление естественных структур сообществ обрастателей наблюдалось на ст. 40. В обильном и богатом зооперифитоне важную роль играли губки *Ephydatia mulleri*, *Spongilla fragilis*, мшанки *Hyalinella punctata*, *Plumatella emarginata*. Среди колоний губок в массовом количестве развивались олигохеты *Nais barbata*, *Chaetogaster langi* Bret. Колонии преобладающего вида мшанок *Hyalinella punctata* продуцировали огромное количество статобластов. В насыщенном зооценозе присутствовали разновозрастные сеголетки дрейссены от 1,1 до 3,8 мм, но они не выдерживали конкуренции с постоянно растущими колоннальными животными, и поэтому отдельные экземпляры моллюсков имели вид инкрустаций

среди мшаночных поселений. В большом количестве здесь обитали гидры, личинок хирономид было мало - всего 13%, с доминирующим видом *Cricotopus intersectus*.

Сходный полидоминантный брнзойно-снопгиевый тип сообщества отмечен на ст. 41. Отличия заключались главным образом в преобладании других видов мшанок - *Plumatella fungosa* и *P. casmiana*. Эти две станции относятся к первому уровню экологического благополучия. На ст. 42 мшанок было мало, и зооперифитон приобретал основной, типичный в прошлом для большинства природных участков верхневолжских водохранилищ, тип структуры - дрейссеново-хирономидно-олигохетный, в котором 98% общего числа беспозвоночных приходилось на дрейсену, личинок хирономид и олигохет.

Заключение

Трансграничный перенос сиртона и меропланктона с верховьев р. Волги вниз по течению приводит к формированию единого комплекса основных обрастателей верхневолжских водохранилищ. Современный зооперифитон претерпевает глубокую реорганизацию структуры не только в связи с изменением уровней антропогенного воздействия, но и под влиянием активного и пассивного расселения беспозвоночных против течения, частично с обрастаниями судов, и в результате естественного дальнейшего развития экосистемы Верхней Волги. Наблюдается усиление роли губок и мшанок во всех водохранилищах.

Экологически благополучными оказались исследованные участки Иваньковского водохранилища, где явных последствий антропогенных загрязнений не отмечено. Зооценозы перифитона были богатыми, разнообразными, полидоминантными, преобладали беспозвоночные-фильтраторы, наблюдался высокий темп роста дрейсенны. Признаков нарушений жизненных циклов беспозвоночных не наблюдалось. Лишь на ст. 2 происходило обеднение зооперифитона, связанное с перегрузкой плеса естественными органическими веществами, сильным "цветением воды". Этот залив служит потенциальным поставщиком органического вещества в Иваньковское водохранилище.

Большинство станций Угличского водохранилища классифицируются как экологически удовлетворительные и благополучные, и лишь верхний бьеф Угличской ГЭС умеренно загрязнен. На ст. 8-10 наблюдалось усиление роли нематод - индикаторов антропогенного воздействия, хотя и незначительного в данном случае. По сравнению с Иваньковским водохранилищем условия для размножения и роста дрейсенны здесь менее благоприятны.

Несмотря на улучшение экологической ситуации на водоемах Верхней Волги, умеренно загрязненными остался ряд станций Шекснинского и Главного плесов Рыбинского водохранилища и речного участка Горьковского. Беспозвоночные здесь продолжали испытывать угнетение под влиянием накопленных и вновь поступающих в водоем загрязняющих веществ - происходило снижение видового разнообразия, выпадение целых групп обрастателей из состава зооценозов, нарушение биологических циклов, формирование скудных или нетипичных для природных участков сообществ. Зоны экологического благополучия отмечены на ст. 17-19, 32, 33 (Рыбинское водохранилище), 40, 41 (Горьковское водохранилище).

В зонах трансект ситуация была неоднозначной. Так, например, в верхнем бьефе Угличской ГЭС наблюдалось обеднение зооперифитона по сравнению с вышележащими участками, но в нижнем бьефе ситуация быстро улучшалась. И наоборот, в низовьях Рыбинского водохранилища сравнительно разнообразные и обильные сообщества обрастателей сменялись ниже шлюзов бедными и однообразными зооценозами. Следовательно, в первом случае организмы сиртона и меропланктона из пессимальной зоны попадали в толерантную, а во втором - наоборот, из толерантной в пессимальную. По мере самоочищения реки зооперифитон вновь становился богатым, разнообразным, полидоминантным.

Таким образом, на исследованных участках сильное токсическое загрязнение (третий уровень, тип А) не зарегистрировано. Станции, относящиеся к первому и второму уровням экологического состояния, объединены и на рисунке обозначены как "чистые", станции третьего уровня отнесены к категории "загрязненные". При такой классификации в августе 1997 г. более половины станций Верхней Волги по состоянию зооперифитона оказались чистыми.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Скальская И.А. Стрессовые состояния сообществ зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
- Скальская И.А. Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб., 1993а.
- (Скальская И.А.) Skalskaya I.A. Structural and taxonomic types of zooperiphyton as criteria of freshwater field testing // Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals. Lewis Pull, 1993б.
- Скальская И.А. Структура популяций байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб., 1996. № 99.
- Sladeczek V. Indicator Value of freshwater Bryozoa // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1980. V.8.

УДК 504.37.054+556.55.4

ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО ПИТАНИЯ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВОД, ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС И УРОВЕНЬ ЗАКИСЛЕНИЯ БОЛОТНЫХ ОЗЕР

© 1998 г. В.И. Лазарева, В.Т. Комов, И.К. Степанова

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

По данным многолетних наблюдений на 29 болотных озерах Дарвинского заповедника были выделены 4 типа озерно-болотных экосистем, различных по водному питанию. Показано, что особенности водного питания определяют уровень гумификации, концентрацию и соотношение ионов, химический класс вод, уровень закисления и трофический статус болотных озер. Обсуждается чувствительность водосборов озер к кислотным осадкам и соотношение процессов природного и антропогенного закисления в экосистемах болотных озер.

Ключевые слова: болотные озера, водное питание, гумификация, атмосферное и природное закисление, химический состав вод, трофический статус.

The ecosystems of 29 lakes in Darwin Reserve were studied from 1988 to 1996. The content of humic substances, ions, water pH and trophic degree of bog lakes was analyzed. Four types of lake-bog ecosystems were classified according to water input budget. Sensitivity of lake watersheds to natural and anthropogenic acidification is discussed.

Key words: bog lakes, water inflow patterns, water humification, anthropogenic and natural acidification, water ion composition, trophic level.

Введение

Водоразделы крупных речных бассейнов наиболее чувствительны к атмосферному закислению. В бассейне Верхней Волги максимальная плотность закисленных водоемов отмечена на западе Вологодской области на территории Молого-Шекснинского водораздела (Комов и др., 1997а). Водосборы озер в этом регионе сильно заболочены (Озерные ресурсы ..., 1981). Развитие торфяников и связанное с ним изменение водного питания болот определяют образование (вторичные котловины), существование и эволюцию болотных водоемов (Иванов, 1957, 1975). Целью настоящей работы было выявление различия озер по ионному составу вод, уровню закисления и трофности, обусловленному типом водного питания. В частности, мы попытались разрешить описанный нами ранее (Комов, Лазарева, 1994) "болотный парадокс" - существование в пределах одного болотного массива светловодных и гумифицированных, закисленных и нейтральных, олиготрофных и эвтрофных озер.

Материал и методы

В 1988-1996 гг. исследованы 29 озер на территории и в охранной зоне Дарвинского заповедника. Наблюдения проводили 1-6 раз в год, рН и растворенное органическое вещество (РОВ) анализировали с 1983 г. Кроме них, в воде озер и болот определяли цветность, концентрацию общего железа и полный состав (Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ , K^+ , Cl^- , HCO_3^- , SO_4^{2-}). Подробно методы анализа и химический состав вод озер описаны в работах (Комов, Лазарева, 1994; Комов и др., 1997б). Концентрацию растворенного в

воде кислорода измеряли портативным термооксиметром. Содержание РОВ в большинстве случаев определяли на спектрофотометре на длине волны 220, 230 и 260 нм. Концентрацию углерода РОВ вычисляли по регрессионным уравнениям, связывающим экстинкции с результатами анализа РОВ обычными методами (Алекин и др., 1973):

$$C_{\text{РОВ}} = 24,9 E_{220} - 0,4 \quad (1).$$

$$C_{\text{РОВ}} = 23,4 E_{230} + 0,9 \quad (2).$$

$$C_{\text{РОВ}} = 23,8 E_{260} + 4,6 \quad (3).$$

Полученные значения РОВ (мг С/л) осредняли. Уравнения были составлены для 29 озёр по зимним данным 1988 г. В илах озёр содержание органического углерода ($C_{\text{орг}}$) определяли по бихроматной окисляемости (Аммосова и др., 1975).

Результаты и обсуждение

Водосборы, гидрологический режим и состав вод озёр. Исследованные болотные озёра расположены на осадочных породах Молого-Шекснинской низины в южной наиболее низкой части водораздела. Большинство водоемов (19) относятся к бассейну р. Мологи, остальные 10 - к бассейну р. Шексны. Болота представлены олиготрофными верховыми и мезотрофными переходными торфяниками, которые на местности различали по составу растительности. Верховые болота занимают наибольшую площадь на водосборах озёр, их древесная растительность представлена сосной, напочвенный покров - сфагновыми мхами и кустарничками (*Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphna calyculata*). Переходные болота расположены по краям и в понижениях верховых, в древостое преобладают берёза, ель, сосна, реже ольха. Преобладают мелкоствольные берёзники, травянистый покров в которых состоит из осок, пушицы и сфагновых мхов.

Площадь озёр в основном менее 1 км², максимальная глубина 1-3 м. Форма их котловин округлая, берега часто образованы торфяными сплавами. Грунты большинства водоемов представлены легкими торфянистыми илами, которые содержат 16-40 % $C_{\text{орг}}$. Донные отложения крупных остаточных ледниковых озёр (оз. Хотавец) представлены илистым песком ($C_{\text{орг}}$ 1,6-3,7%).

Водное питание исследованных озёр осуществляется за счёт поступления атмосферных осадков на зеркало и бокового (поверхностного и почвенно-грунтового) притока из водосборов, ручьи практически отсутствуют. До 65% годового поступления воды в озёра региона составляет поверхностный сток с болот во время весеннего паводка (март-май) (Материалы наблюдений ..., 1974). Приток напорных грунтовых вод в озёра, лежащие в центральной части верхового торфяника, маловероятен, тогда как края болота подпитываются грунтовыми водами. Это определяется отсутствием водоупора между горизонтами поверхностных и грунтовых вод, а также выпуклой формой центрально-олиготрофных болотных массивов (Иванов, 1975). Из озёр вода стекает по ручьям и старым дренажным канавам. Водоемы в центральной части болот не имеют видимого стока (замкнутые), вода из них стекает к краю болота по его поверхности (Иванов, 1957). Коэффициенты водообмена, рассчитанные по разнице между поступающими на водосбор осадками и испарением, варьируют от 0,6 год⁻¹ для озёр вблизи вершины болотного массива до 3 год⁻¹ для водоемов на краю болота.

Исследованные озёра, по классификации К.Е. Иванова (1975), относятся к озерно-болотным комплексам второго типа (водоемы на склоне массива). Этот тип характеризуется большим числом разновидностей гидрологического режима (Иванов, 1975), которые определяются направлением линий стока воды и тем, как далеко лежит озеро от вершины массива. На основе описания водного питания болотных озёр по К.Е. Ива-

Типы озер, обусловленные гидрологическим режимом водосборов

Стоково-нейтральные вблизи вершины болотного массива, $\Delta F < 5$	Стоково-приточные на краю болотного массива, ΔF 7-25		
Светловодные (олигогумозные)	Гумифицированные (полигумозные)		
РОВ < 6 мг С/л	РОВ 15-25 мг С/л		РОВ >40 мг С/л
Тип 1. В питании преобладают атмо-сферные осадки и поверхностные воды верхового болота	Тип 2. В питании преобладают поверхностные воды верхового болота	Тип 3. В питании преобладают воды переходного болота	Тип 4. В питании преобладают грунтовые воды торфяника
Эпитермические	Эпитермические или метатермические	Эпитермические	Метатермические
В составе анионов доминируют SO_4 , HCO_3^- , $Ca+Mg < 200$ мкг-экв/л, железо не входит в число главных ионов ($Fe_{общ} < 0,5$ мг/л)		В составе анионов доминируют HCO_3^- , содержание органических анионов зимой до 650 мкг-экв/л, $Ca+Mg$ до 1400 мкг-экв/л, железо входит в число главных ионов ($Fe_{общ} > 0,4$ мг/л)	
Ацидные, $pH < 5$		Нейтральные, $pH > 6$	
Олиготрофные Хл."а" 1,1-2,1 мкг/л	Мезотрофные Хл."а" 5,0-8,1 мкг/л	Эвтрофные Хл."а" 28,2-77,3 мкг/л	
Мотыкино Дорожив	Дубровское Змеиное Утешково	Хотавец Мороцкое	Кривое Высоцкое

Примечание. Содержание хлорофилла по: (Минеева, 1994).

нову (1975), классификации водоемов по водному балансу (Богословский и др., 1984), наших данных по химическому составу вод (табл. 2), мы выделили четыре типа озер (табл. 1). Заключение о доминировании тех или иных вод в питании озер делали на основе сравнения их химического состава в озере и на водосборе. Кроме типичных, среди озерно-болотных комплексов встречено большое количество (около 50%) озер с промежуточными характеристиками.

Озера первого типа (рис. 1, озеро 1) расположены вблизи вершин болотных массивов в параллельно-струйном потоке на отметках 104-105 м над уровнем моря. Поступающие на зеркало атмосферные осадки составляли в их питании до 40% годового притока. С водосбора в озера поступали воды верхового олиготрофного болота. В целом, по химическому составу воды этих озер были близки к атмосферным осадкам (табл. 2). По концентрации хлорофилла и скорости фотосинтеза эти водоемы классифицированы Н.М. Минеевой (1994) как олиготрофные, а в совокупности с факторами, определяющими специфику экосистемы, как ацидные светловодные олиготрофные (Комов, Лазарева, 1994).

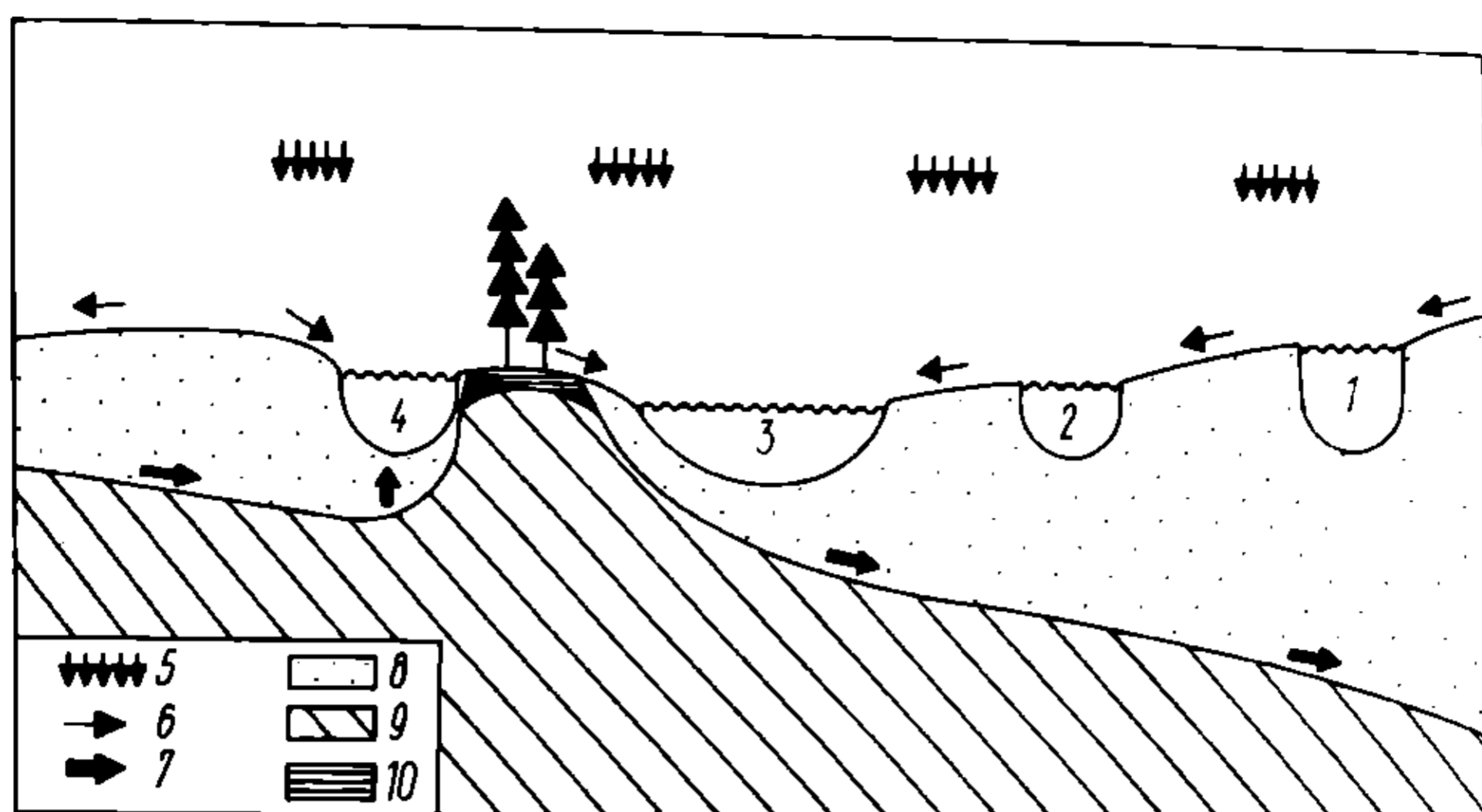


Рис. 1. Разрез торфяника по главному направлению стока воды и схема водного питания озер.
Озера: 1 - Мотыкино, 2 - Дубровское, 3 - Змеинное, 4 - Хотавец, 5 - Крипое.

Озера второго типа (рис. 1, озеро 2) лежали близко к краю болота или на контакте с суходолом на отметках 102,5-103 м в сходящемся потоке. Они питались поверхностными водами верхового олиготрофного болота (до 90% годового притока). Эти озера отличались от водоемов первого типа концентрацией РОВ (табл. 2) и общего азота (Комов и др., 19976). Содержание пигмента и скорость фотосинтеза в них соответствовали мезотрофному типу (Минеева, 1994). По совокупности признаков ($pH < 5$, высокая цветность воды, низкая интегральная первичная продукция, низкий трофический индекс Е) водоемы этого типа определяли как кислые темноводные дистрофные (Комов, Лазарева, 1994).

Озера третьего типа (рис. 1, озеро 3) площадью более 1 км² расположены на контакте болота с суходолом в сходящемся потоке на отметках 102 и 107 м. Ландшафты на их водосборах представлены верховыми и переходными болотами, ельниками и лугами. Однако, воды с водосбора в них поступали через краевые топи переходных болот (до 70% годового притока). Химический состав воды в этих озерах был близок к описанному для переходного болота (табл. 2). В целом их можно определить как ледниковые лесные мягководные морфометрически-эвтрофные водоемы, такие озера, по И.В. Баракову (1962), типичны для таежной зоны Европейской России. Высокий трофический статус этих озер подтверждается данными Н.М. Минеевой (1994) по содержанию хлорофилла и скорости фотосинтеза. В сочетании с прочими характеристиками их называли нейтральными, темноводными, эвтрофными (Комов, Лазарева, 1994).

Озера четвертого типа (рис. 1, озеро 4) расположены вдоль юго-восточного края торфяников на контакте с минеральными островами на отметках 102-103 м в расходящемся потоке вод из верхового олиготрофного болота. Их гидрологический режим определялся подъемом грунтовых вод торфяника вследствие их подпора минеральными островами. Поскольку весь Молого-Шекснинский водораздел наклонен на юго-восток, для озер этого типа грунтовое питание имело наибольшее значение. Состав вод верхового олиготрофного болота, окружающего эти озера, был далек от состава их вод (табл. 2). Ближе всего он был к залегающим выше вод суходолов грунтовым водам торфяной залежи переходных и низинных болот, которые, по данным для подобных ландшафтов на Валдае (Базилевич, Шитикова, 1986), уже на глубине 1 м содержат почти в 2 раза больше кальция, железа и РОВ, чем поверхностные. По ряду признаков (болотное окружение, высокий уровень гумификации, $pH < 7$, низкая интегральная продукция фитопланктона) эти водоемы можно было бы отнести к дистрофным, но концентрация хлорофилла, скорость фотосинтеза характеризовали их как эвтрофные (Минеева, 1994). Плотность зоопланктона (до 6,9 млн. экз./м³ в поле) и доминирование в его составе индикаторов эвтрофных вод (Лазарева, 1995) подтвер-

Химический состав атмосферных осадков, под водосбором и озер

Воды	Ca	Mg	SO ₄	HCO ₃	Fe _{общ}	pH	POB, мг С/л
	мг/л*						
Атмосферные осадки	1,2±0,13	0,2±0,04	4,7±0,70	0	0,1±0,02	4,5-5	4,1
Грунтовые воды суходолов	47,9±4,69	16,0±6,68	6,4±0,68	95,2±63,5	0,1±0,03 ^а	5,8-6,8	-
Воды верхового болота (торфяная залежь)	2,8±0,44	1,7±0,33	0	0	1,0±0,43	3,6-3,8	75,5±5,0
Поверхностные воды переходного болота	8,2±1,85	4,0±0,16	3,3±3,25	25,6±2,28	0,9±0,27	5,7-6,5	60,3±4,7
Озера							
Дорожин	2,3±0,21	0,7±0,07	8,1±0,6	0	0,2±0,06	4,3-4,5	5,6±0,44
Мотыкино	1,3±0,15	0,6±0,07	4,7±0,41	0	0,1±0,01	4,5-4,8	5,9±0,49
Дубровское	2,0±0,18	0,9±0,07	3,9±0,37	0	0,5±0,02	4,4-4,6	24,3±0,86
Зменное	1,3±0,16	0,6±0,08	2,8±0,51	0	0,3±0,03	4,5-4,7	16,7±0,67
Утешково	1,0±0,21	0,4±0,09	2,1±0,60	0	0,5±0,07	4,2-4,4	23,4±1,87
Хотавец	7,1±0,49	2,0±0,17	3,0±0,56	21,5±2,1	1,3±0,11	6,5-7,2	21,6±0,84
Мороцкое	16,4±3,15	6,7±2,12	3,8±0,65	42,1±0,6	0,4±0,09	5,7-6,8	21,2±1,81
Кривое	11,0±0,71	2,7±0,29	1,4±0,33	33,5±3,8	2,2±0,19	6,2-6,8	45,4±2,1
Высоцкое	14,5±1,80	4,7±0,38	2,1±0,69	62,2±4,8	4,7±1,2	6,3-7,0	53,4±2,4

Примечание. pH - межквартильный интервал.

* Среднее значение концентрации и стандартная ошибка.

ждают высокий трофический статус этих озер. Ранее (Комов, Лазарева, 1994) их относили к олигоацидным темноводным эвтрофным.

Следует отметить, что определить однозначно трофический статус болотных озер сложно из-за негативных эффектов закисления и двойного влияния на продуктивность фитопланктона окрашенного РОВ, которое служит источником биогенных элементов и одновременно снижает прозрачность воды и, как следствие, глубину эвфотной зоны. Эта проблема подробно обсуждена в работе Н.М. Минеевой (1994). Здесь в качестве показателя трофности было использовано содержание в воде хлорофилла, которое прямо коррелирует со скоростью фотосинтеза, с концентрацией Ca+Mg, РОВ, N_{общ}, P_{общ} (Комов, Лазарева, 1994). В целом, этот показатель отражает потенциальную продуктивность фитопланктона озер, которая чаще всего не достигается по причине угнетающего фотосинтез влияния факторов, связанных с антропогенным закислением (типы 1,2) и/или связанных с воздействием РОВ в гумифицированных озерах (типы 2-4). В болотных озерах фитопланктон не служит основным продуцентом автохтонного органического вещества (Минеева, 1994). Их трофическая сеть функционирует за счет притока аллохтонного вещества из болот, которое биота утилизирует через детритные пищевые цепи (A/R<1). С этим может быть связана высокая плотность зоопланктона (Лазарева, 1995), представленного в основном консументами первого порядка, которые аккумулируют энергию, поступающую как через пастбищные трофические цепи, так и через детритные. Поэтому мы

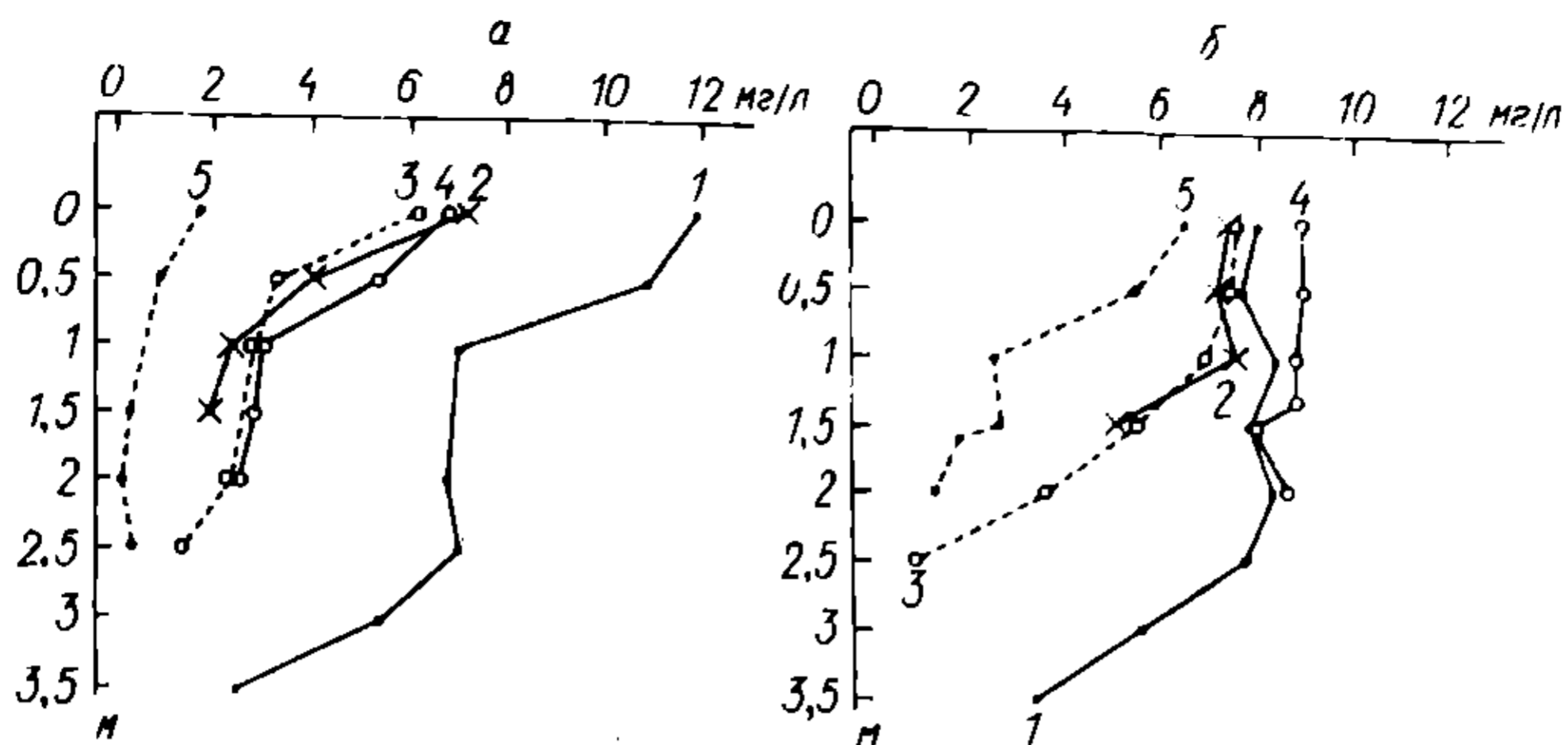


Рис. 2. Среднее содержание растворенного в воде кислорода (мг/л) в озерах зимой (а) и летом (б). 1-4 - озера, 5 - атмосферные осадки, 6 - направление поверхностного стока, 7 - направление грунтового стока, 8 - торфяник, 9 - подстилающие породы, 10 - почвы суходолов.

считаем, что максимальная скорость фотосинтеза и концентрация хлорофилла, а также характеристики зоопланктона лучше отражают трофический статус болотных озер, чем величина интегральной первичной продукции.

Термический и кислородный режим. По классификации А.И. Тихомирова (1982), большинство исследованных озер следует отнести к эпитепическим, их подная толща представлена только эпилимнионом. Некоторые гумифицированные затянутые сплави-нами водоемы (Кривое, Высоцкое, Змеиное, Утешково) можно характеризовать как метатермические, в них формируются все вертикальные термические зоны. С термическим режимом связано содержание кислорода в воде озер. Концентрация кислорода в период зимней стагнации (рис. 2,а) была максимальной в озерах первого типа, здесь у нижней кромки льда она была близка к насыщению. Оксиклин в этих водоемах располагался на глубине 1 м, но газовый режим был благоприятным для биоты, практически, до дна. В озерах второго и третьего типов относительно высокую концентрацию кислорода наблюдали в тонком (20-30 см) слое подо льдом, озера четвертого типа были заморными (карасевые) с содержанием кислорода менее 2 мг/л во всем столбе воды. Зимние заморы рыб (окунь, плотва, щука) с интервалом в 5-6 лет отмечали также в озерах третьего типа, тогда как в населенных окунем кислых водоемах этого не наблюдали ни разу. Для всех закисленных озер в период зимней стагнации характерна высокая плотность (10-20 тыс.экз./м³) планктонных рачков *Eudiaptomus graciloides* (Лазарева, 1991), что также свидетельствует об отсутствии заморных явлений. В целом, в зимний период распределение озер по содержанию растворенного кислорода (рис. 2,а) совпадало с градацией по концентрации РОВ (табл. 2).

Летом в небольших озерах первого типа оксиклин был отмечен на глубине 2.5 м, в водоемах второго типа (Змеиное) - на глубине 1 м (рис. 2,б). В большинстве из них границы оксиклина и термоклина совпадали. В озерах с большей площадью водной поверхности (Дубровское, Хотавец) вследствие ветрового перемешивания кислород и температура распределялись равномерно, снижение содержания кислорода наблюдали только в верхнем слое илов. Ближе всего к поверхности оксиклин располагался в озерах четвертого типа (глубина 0.5 м) с максимальной концентрацией РОВ. В целом, кислородный режим в закисленных болотных водоемах был более благоприятен для биоты, чем в нейтральных, что наиболее четко прослеживалось в период зимней стагнации. Это было связано с различным трофическим статусом кислых и нейтральных озер.

Взаимодействие процессов природного и антропогенного закисления озер. Для исследованных водоемов наиболее важны две причины закисления: поступление окислов серы и азота с атмосферными осадками и вынос органических кислот из заболоченных водосборов (Комов, Лазарева, 1994). Среди озер Молого-Шекснинского

подораздела чувствительны к антропогенному закислению более 50% и более 10% в настоящее время имеют рН воды ниже 5,3 (Комов и др., 1997а). Критическая кислотная нагрузка по сульфатам для водоемов региона варьирует от 0 (типы 1,2) до 22,9 г/м² в год (типы 3, 4). Это означает, что в регионе есть чувствительные к ацидификации озера, которые в основном уже сильно закислены (рН<5), и водоемы, которые не будут закислены даже при 4-5-кратном увеличении поступления сульфатов из атмосферы.

Значения рН ниже 5 связаны с присутствием в воде озер анионов минеральных кислот, в частности серной (Баранов, 1962). Это подтверждено также нашим анализом (табл. 1,2). Поступление в водоемы органических кислот из болот обеспечивает начальный этап закисления водоемов (приблизительно до рН 5,5). Кислотообразующие соединения (в основном сульфаты), поступающие из атмосферы в количестве, превышающем способность водосборов к их нейтрализации, приводят к качественным изменениям в круговоротах азота и серы (Emmett et al., 1994) и прогрессирующему снижению рН поверхностных вод. Доминирование сульфат-ионов в ацидных болотных озерах связано со сдвигом равновесия процессов окисления/восстановления серы, которое вызвано дополнительным поступлением этого элемента из атмосферы. В результате увеличивается вынос серы с водосборов в водоемы. Большая часть (85-98%) сульфатов в атмосфере региона антропогенного происхождения (Комов, Лазарева, 1994). Таким образом, антропогенное загрязнение атмосферы кислотообразующими соединениями определяет второй этап закисления озер.

Чувствительность водосборов к антропогенному закислению зависит не только от мощности почв и типа подстилающих пород, но и от их гидрологического режима. Особенно важны доля атмосферных осадков в питании водосборов, горизонт почв, через который перемещается основной поток воды, и скорость водоотдачи водосбора (Van Miegroet, 1994; Landers et al., 1994). По нашим расчетам (Комов, Лазарева, 1994), в пределах Молого-Шекснинского водораздела антропогенно закислены все озера первого и второго типов, воды которых характеризуются крайне низкой минерализацией ($\text{Ca}+\text{Mg}<200$ мкг-экв/л). Они наиболее чувствительны как к природному, так и к атмосферному антропогенному закислению. Природное закисление преобладает над антропогенным в водоемах третьего и, особенно, четвертого типов. Относительно высокая минерализация вод ($\text{Ca}+\text{Mg}>1400$ мкг-экв/л) делает эти озера малочувствительными к атмосферному закислению.

Выводы

В исследованном регионе особенности водного питания болотных озер определяют содержание в их водах РОВ, состав и химический класс вод, уровень закисления, а также трофический статус озер.

Процесс ацидификации болотных озер развивается в два этапа: первый - закисление вод органическими кислотами болот; второй - замещение органических кислот поступающими с атмосферными осадками минеральными и прогрессирующее снижение рН. Из-за разной чувствительности водосборов к антропогенному закислению часть исследованных озер в настоящее время находится на первой стадии развития процесса закисления (типы 3, 4), другая часть (типы 1, 2) - на второй.

Снижение трофического статуса ацидных озер способствует формированию благоприятного для биоты кислородного режима. Это особенно заметно проявляется в период зимней стагнации.

Мы искренне благодарим сотрудника Дарвинского заповедника Н.Д. Немцеву за помощь в описании растительности на водосборах озер, а также дирекцию Дарвинского заповедника, сотрудников Н.А. Завьялова и В.К. Иванова за поддержку в организации работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
- Аммосова Я.И., Куприн П.А., Орлов Д.С. и др. К выбору методики определения углерода органических соединений в донных отложениях // Комплексное исследование природы океана. М., 1975. Вып. 5.
- Базилевич Н.И., Шитикова Т.Е. Изучение водной миграции химических веществ в сложном бассейне лесной зоны // Изв. АН СССР. Сер. географ. 1986. № 4.
- Баранов И.В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962.
- Богословский Б.Б., Самохин А.А., Иванов К.Е., Соколов Д.П. Общая гидрология. Л., 1984.
- Иванов К.Е. Основы гидрологии болот лесной зоны. Л., 1957.
- Иванов К.Е. Водообмен в болотных ландшафтах. Л., 1975.
- Комов В.Т., Лазарева В.И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологических исследований экосистем озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб., 1994.
- Комов В.Т., Лазарева В.И., Степанова И.К. Антропогенное закисление малых озер на севере Европейской России // Журн. Биол. внутр. вод. СПб., 1997а. № 3.
- Комов В.Т., Степанова И.К., Лазарева В.И., Робинсон К.Т. (Komov V.T., Stepanova I.K., Lazareva V.I., Robinson C.T.) Spatial and temporal aspects in water chemistry of lakes in Darwin Reserve, Northwest Russia // Arch. Hydrobiol. 1997б. V. 139. № 1.
- Лазарева В.И. Состав и обилие зимнего зоопланктона малых озер Дарвинского заповедника // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 90.
- Лазарева В.И. (Lazareva V.I.) Response of zooplankton communities to acidification in lakes of Northern Russia // Rus. J. Aquat. Ecol. 1995. № 4 (1).
- Материалы наблюдений болотных станций за 1973 г. Л., 1974. Вып. 1.
- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб., 1994.
- Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981.
- Тихомиров А.И. Термика крупных озер. Л., 1982.
- Emmett B., Charles D., Feger K.H. et al. Can We Differentiate between Natural Anthropogenic Acidification? // Acidification of Freshwater Ecosystems. Chichester, 1994.
- Landers D.H., Bayley S.E., Ford J. et al. Interactions among Acidification, Phosphorus, Contaminants, and Biota in Freshwater Ecosystems // Acidification of Freshwater Ecosystems. Chichester, 1994.
- Van Miegroet H. The Relative Importance of Sulfur and Nitrogen Compounds in the Acidification of Fresh Water // Acidification of Freshwater Ecosystems. Chichester, 1994.

Морфология гидробионтов

УДК 593.16: 576.311

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ХИЩНОГО ЖГУТИКОНОСЦА *COLPODELLA EDAX* SIMPSON ET PATTERSON

© 1998 г. А.П. Мыльников, З.М. Мыльникова, А.И. Цветков

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

В клетке хищного пресноводного жгутиконосца *Colpodella (Spiromonas) edax* обнаружены два жгутика, трехмембранная пелликула, микропоры, субпелликулярные микротрубочки, микротрубочковый коноид, роптрии и микронемы, стрекательные органеллы типа палочковидных трихоцист, митохондрии с трубчатыми и везикулярными кристами. Эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи имеют обычное строение. Тонкостенный цилиндр отмечен в переходной зоне жгутиков. Впервые показан возможный процесс эндоцитоза за счет функционирования микропоры. Доказана принадлежность этого хищника к колподеллидам. Обсуждается сходство хищных колподеллид и паразитических споровиков.

Ключевые слова: ультраструктура, хищничество, колподеллиды, споровики, апикальный комплекс.

The two flagella, three-membrane pellicle, micropores, subpellicular microtubules, microtubular conoid, rhoptries and micronemes, extrusive organelles of rod-like trichocysts, mitochondria with tubular and vesicular cristae have been found in a cell of freshwater predatory flagellate *Colpodella (Spiromonas) edax*. Endoplasmic reticulum and Golgi apparatus have a common structure. The thin-wall cylinder is visible in a transitional zone of the flagella. It was shown that a micropore can take part in endocytosis. This predator has been proved to belong to colpodellids. The resemblance between predatory colpodellids and parasitic sporozoans has been discussed.

Key words: ultrastructure, predation, colpodellids, sporozoans, apical complex.

Введение

Хищные жгутиконосцы колподеллиды (*Colpodellida* Cavalier-Smith, 1993; syn. *Spiromonadida* Krylov et Mylnikov, 1986) широко распространены в пресных водоемах (Klebs, 1892; Жуков, 1971; Мыльников, 1983) и почве (Woodcock, 1921). Они наиболее обычны для очистных сооружений (Hänel, 1979).

Известно, что колподеллиды, подобно некоторым динофитовым и в отличие от многих других хищных жгутиконосцев, не заглатывают клетки жертвы (протисты), а "высасывают" частично или полностью их содержимое (Brugerolle, Mignot, 1979; Foissner, Foissner, 1984). Такое необычное пищевое поведение требует тщательного исследования тонкого строения этих организмов. В литературе имеются лишь крайне отрывочные сведения о морфологии и биологии данной группы протистов. Важность изучения колподеллид объясняется тем, что они рассматриваются как сестринская группа паразитических перкинзеид и споровиков (Крылов, Добровольский, 1980; Cavalier-Smith, 1993). Колподеллиды, являясь активными хищниками, возможно, играют определенную роль как консументы мелких протистов.

Известно, что Ценковский (Cienkowski, 1865) дал довольно полное описание двужгутиковых протистов *Colpodella*, высасывающих свою жертву через передний конец тела клетки. Значительно позже А. Алексеев (1929) использовал название рода

Spiromonas Perty, 1852 для ранее описанного им хищного жгутиконосца *Alphamonas edax*. Между тем, это было сделано ошибочно, так как в описании рода *Spiromonas* отсутствуют все существенные диагностические признаки данных хищных жгутиконосцев (нападение на жертву, питание через передний конец клетки, два жгутика). Также ошибочно использовали название рода *Spiromonas* некоторые современные исследователи (Brugerolle, Mignot, 1979; Foissner, Foissner, 1984; Мыльников, 1991), которые ориентировались на работу А. Алексеева (1929). Как результат, ранее применявшееся название *Spiromonas* (спиромонас) для подобных хищных протистов признается в настоящее время невалидным (Patterson, Zölffel, 1991; Cavalier-Smith, 1993). Симпсон и Паттерсон (Simpson, Patterson, 1996) провели ревизию колподеллид и перенесли большинство ранее описанных представителей рода *Spiromonas* Perty в род *Colpodella* Cienkowski. Далее мы будем использовать современные названия представителей рода *Colpodella* (колподелла) по Симпсону и Паттерсону (Simpson, Patterson, 1996).

В очистных сооружениях наряду с обычной колподеллой *Colpodella (Spiromonas) angusta* Simpson, Patterson, 1996 встречается другой представитель рода *C. edax* (Klebs) Simpson et Patterson, 1996. Некоторые данные по распространению, биологии и ультраструктуре данного организма приведены в двух работах (Мыльников, 1983, 1988 а). Установлено, что в пробах эти хищные протисты нападают на жгутиконосцев *Bodo caudatus*, *B. saltans*, *B. designis*, *Parabodo nitrophilus*, *Spumella* sp., однако лишь представители последнего рода удовлетворяли их пищевые потребности.

Материал и методы

Материалом для работы послужила культура *Colpodella edax*, клон ВЕ, выделенный из очистных сооружений пос. Борок Ярославской обл. 10 февраля 1980 г. сотрудником ИБВВ РАН А.П. Мыльниковым. Хищных жгутиконосцев размножали, используя в качестве пищевого объекта бактериотрофных жгутиконосцев *Spumella uniguttata* (клон О-6). Культивирование производили в среде Пратта при температуре 20-22°C. Для электронно-микроскопического изучения взвесь жгутиконосцев сгущали центрифугированием и фиксировали в смеси 2%-ной OsO_4 и 0,6%-ного глутаральдегида, приготовленной на 0,05 М какодилатном буфере, в течение 15-30 мин при температуре 1°C. После дегидратации в серии спиртов и безводного ацетона объект помещали в смесь смол Аралдита и Эпона. Тотальные препараты получали фиксацией объекта в парах четырехоксида осмия с последующим оттенением окисью вольфрама. Исследование проводили на микроскопе JEM-100 С.

Результаты

Основное внимание в работе уделено ультраструктуре, поскольку результаты, полученные с использованием светового микроскопа, повторяют ранее приведенные данные (Мыльников, 1988а).

Сытые экземпляры *C. edax* имеют бобовидную или яйцевидную форму тела. Длина клеток составляет 10-18 мкм, ширина 5-10 мкм, что примерно соответствует первоописанию (Klebs, 1892). Короткий жгутик равен 1/3-1/2 длины тела, а длинный на 1/3 длиннее тела клетки. Оба жгутика отходят немного ниже заостренного переднего конца клетки (рострума). Крупная сократительная вакуоль располагается вблизи базальных тел жгутиков. Вдоль тела проходит продольная складка, хорошо заметная у голодных особей. При плавании особь движется по спирали. После контакта рострума с жертвой между ними образуется цитоплазматический мостик. Через него содержимое жертвы в течение 3-5 мин переходит в заднюю часть тела хищника, где образуется одна или реже несколько пищеварительных вакуолей.

При рассмотрении нами ультраструктуры объекта исследования использована терминология, принятая при описании клетки споровиков (Крылов, Добровольский, 1980);

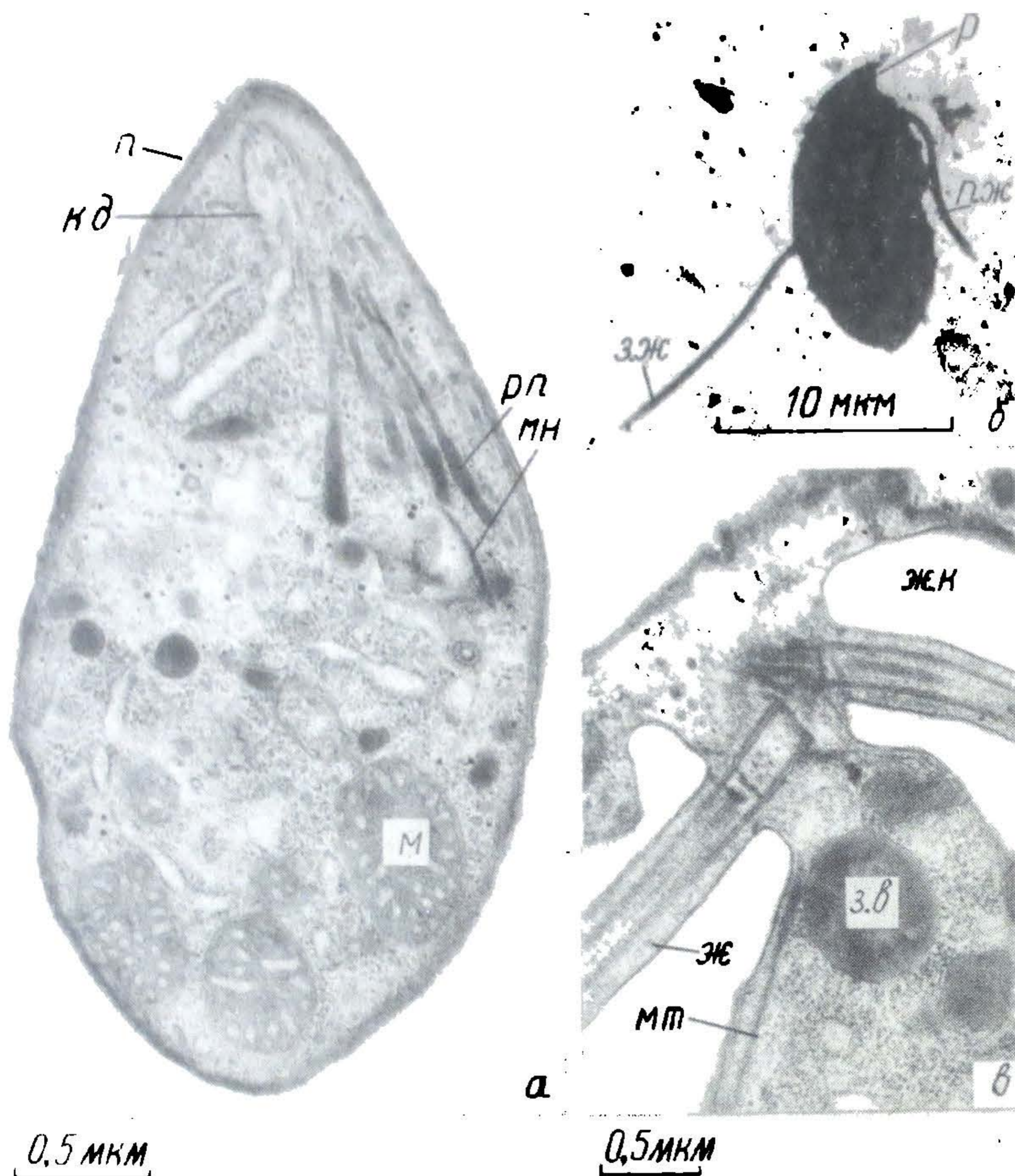


Рис. 1. Строение *Colpodella edax*. а - продольный срез клетки, б - общий вид клетки, тотальный препарат, в - расположение жгутиков; ж - жгутик, ж. к - жгутиковый карман, з. в - запасное вещество, з. ж - задний жгутик, кд - коноид, м - митохондрия, мн - микронема, мт - микротрубочки, п - пелликула, п. ж - передний жгутик, р - роострум, рп - роптрия.

Бейер, 1989). Стоит подчеркнуть, что микротрубочковое конусовидное образование, расположенное в рооструме, мы называем коноидом, как это делают все авторы, исследовавшие строение колподеллид (Foissner, Foissner, 1984; Мыльников, 1991; Simpson, Patterson, 1996).

Продольный срез клетки представлен на рис. 1, а. Пелликула толщиной 30 нм состоит из трех мембран (рис. 1, а, 2, б, 3, а). В некоторых местах пелликулы располагаются своеобразные инвагинации внешней мембраны - микропоры (рис. 3, а). Одна микропора всегда обнаруживается в стенке жгутикового кармана (рис. 2, г). Диаметр микропоры равен 30 нм, глубина - 90 нм. Две внутренние мембраны отсутствуют в нижней части микропоры. Функционирование микропоры приводит к образованию

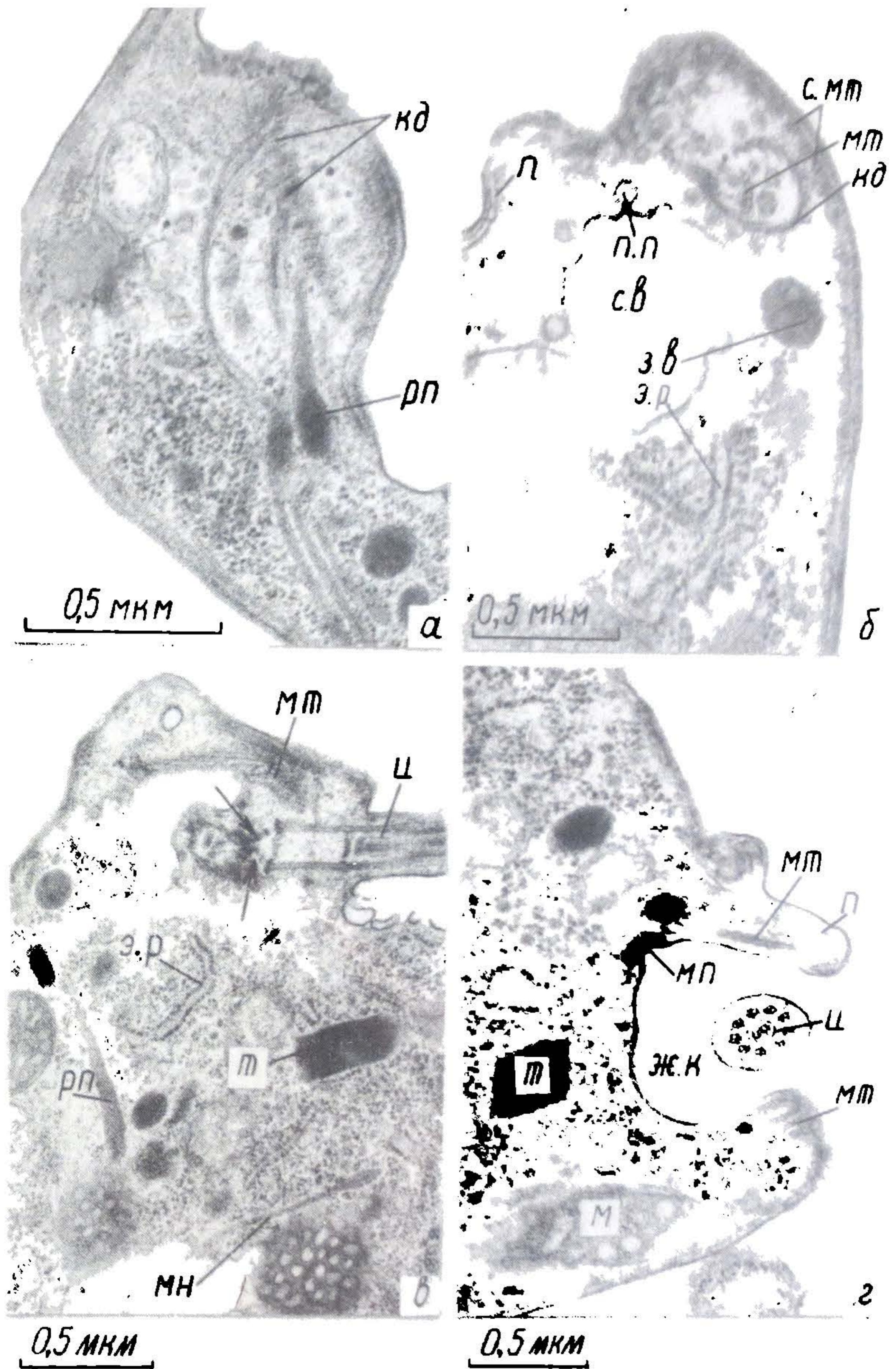


Рис. 2. Строение переднего конца клетки *Colpodella edax*. а, б - строение роострума, в - жгутиковый аппарат, г - жгутиковый карман; *мп* - микропора, *п. п* - покрытые пузырьки, *с. в* - сократительная вакуоль, *с. мт* - субпелликулярные микротрубочки, *т* - трихоциста, *ц* - цилиндр в переходной зоне жгутика, *э. р* - эндоплазматический ретикулум. Стрелки - фибриллы, соединяющие кинетосомы жгутиков. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

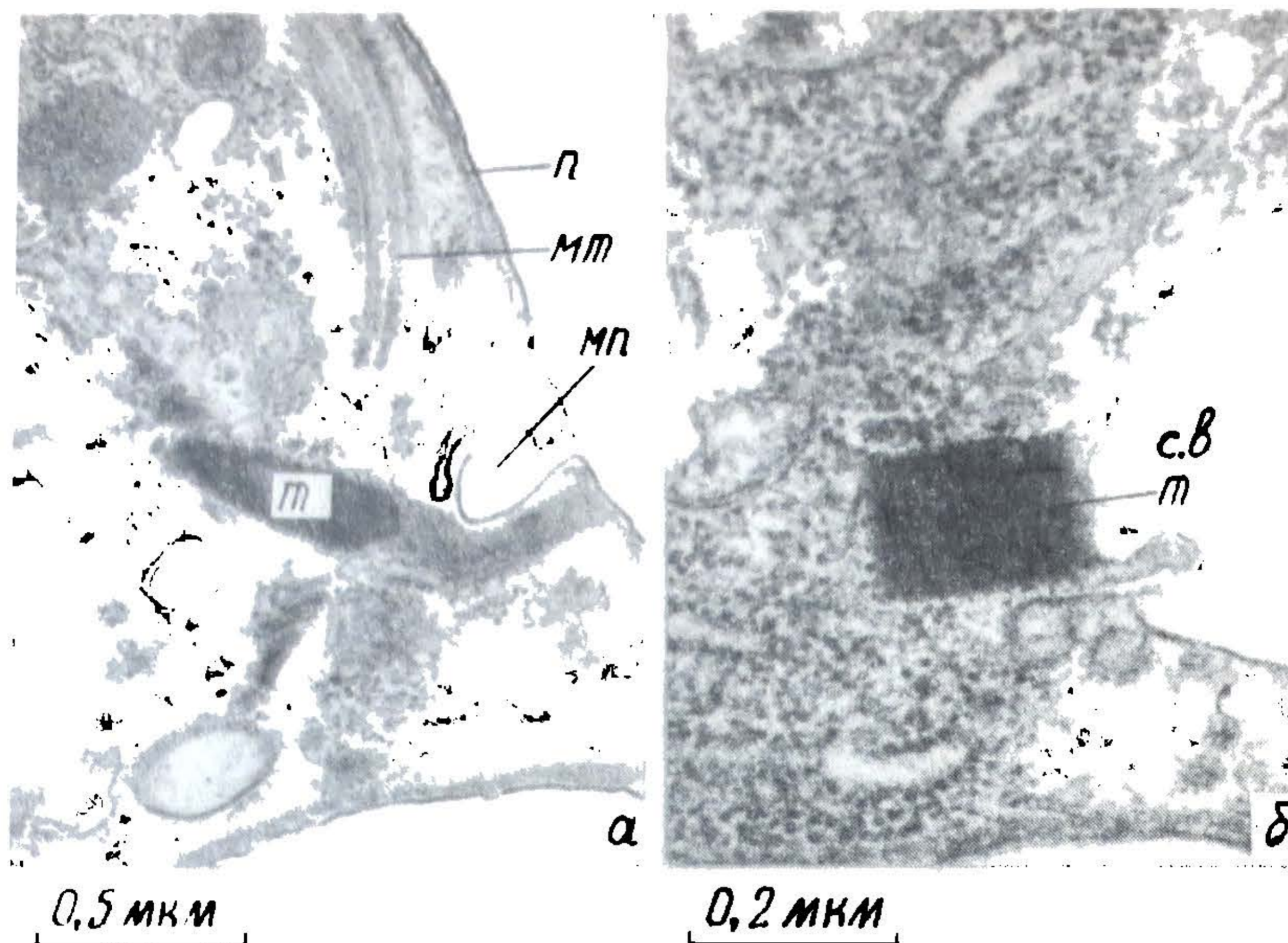


Рис. 3. Строение пелликулы и трихоцист *Colpodella edax*. а - продольный срез трихоцисты, б - поперечный срез трихоцисты. Обозначения те же, что и на рис. 1,2.

эндоцитозных пузырьков (рис. 3. а). Субпелликулярные микротрубочки начинаются в переднем конце клетки и проходят назад (рис. 2, б). По мере прохождения расстояние между микротрубочками увеличивается и достигает на уровне ядра 0,48-0,50 мкм.

Жгутики расположены под тупым углом друг к другу (рис. 1, б). Кинетосомы (базальные тела) жгутиков соединены фибриллами (рис. 2, в, стрелка). Тонкостенный цилиндр лежит в переходной зоне жгутика над базальной пластинкой (рис. 2, в). На срезе заметно, что эта стенка цилиндра не сплошная, а состоит из тонких тесно сближенных полосок (рис. 2, г). Две ленты, состоящие соответственно из 4 и 9-10 микротрубочек (мт), армируют стенку жгутикового кармана (рис. 1, в, 2, в, г, 3, а). Связь этих лент с кинетосомами не установлена. Лента, состоящая из пяти тесно сближенных микротрубочек, проходит внутри полости коноида (рис. 2, в). Происхождение этой ленты не выяснено. Таким образом, обнаружено три микротрубочковые ленты, которые не принадлежат к жгутиковым корешкам.

Конусовидный коноид состоит из 25-27 микротрубочек (рис. 1, а, 2, а, б). Длина коноида равна 1,2 мкм, диаметр его переднего конца составляет 0,25 мкм (рис. 2, а). Фибриллярное кольцо, от которого должен отходить коноид, нами не обнаружен. В переднем конце клетки лежат булавовидные роптрии (рис. 1, а, 2, а, в). Острый конец роптрии имеет диаметр 30-40 нм, а утолщенный - 90-100 нм. Длина роптрий равняется 0,55-0,60 мкм. Вблизи роптрий располагаются микронемы длиной 0,45 мкм (рис. 1, а, 2, в). Рядом с кинетосомами лежит крупная сократительная вакуоль, окруженная небольшим количеством мелких покрытых клатрином пузырьков (рис. 2, б, 3, б). Аппарат Гольджи, состоящий из двух небольших диктиосом, малозаметен. В цитоплазме отмечен эндоплазматический ретикулум (рис. 2, б, в). Митохондрии равномерно рассеяны в цитоплазме и содержат трубчатые и тубулярно-везикулярные кристы (рис. 1, а, 2, в, г).

В пелликулу изнутри упираются стрекательные органеллы, называемые здесь трихоцистами (по терминологии: Brugerolle, Mignot, 1979) (рис. 2, а, г). На поперечном срезе трихоциста представляет собой квадрат или ромб с ребром 160-180 нм (рис. 3, а, б). В трихоцисте заметны 22-27 темных полосок. Длина кристаллоида трихоцисты равна 0,5 мкм. Один конец трихоцисты сужен, а второй несет шаровидную или цилиндрическую мелкогранулярную головку (рис. 3, а). Выстреливание этой органеллы не отмечено. Скопление трихоцист наблюдается в переднем конце тела. Запасные вещества представлены осмиофильными гранулами диаметром 0,25-0,60 мкм (рис. 1, в, 2, б).

Обсуждение

Известно несколько работ, в которых описано строение следующих видов колподеллид: *Colpodella (Spiromonas) angusta* (Крылов Мыльников, 1986), *C. perforans* (Brugerolle, Mignot, 1979), *C. gonderi* (Foissner, Foissner, 1984), *Dinomonas vorax* (Мыльников, 1991). Сравнивая изученный нами вид с остальными колподеллидами, можно найти определенные различия в строении их клеток. Так, альвеолярный слой, а не уплощенные пузырьки, характерен только для пелликулы *Dinomonas vorax*. У этого же вида субпелликулярные микротрубочки расположены в виде лент, а не равномерно, как у других видов. Микротрубочковый коноид наиболее развит у *Colpodella angusta*, *C. edax* и *Dinomonas vorax*, тогда как у *Colpodella gonderi* он состоит всего из 4-5 микротрубочек. Относить эти микротрубочки к коноиду, на наш взгляд, не совсем правомерно, поскольку они не образуют конуса, как например у *C. edax*. Для *C. perforans* вместо микротрубочек коноида отмечены микрофибриллы. Микронемы известны у всех колподеллид, а роптриеподобные тела только у *C. gonderi* и *C. angusta*. Впрочем, эти тела у *C. gonderi* авторы называют роптриями (Foissner, Foissner, 1984). Внешняя мембрана ядерной оболочки значительно разветвляется у *C. angusta* и *C. gonderi*. Трихоцисты одинакового строения характерны для *C. edax*, *C. perforans* и *Dinomonas vorax*. Цилиндр в переходной зоне жгутиков отсутствует лишь у *Colpodella gonderi*, что нельзя считать окончательно доказанным, так как эта тонкая структура, возможно, не зафиксирована при обработке препаратов. Сократительная вакуоль не обнаружена у *C. gonderi* и *Dinomonas vorax*. Впрочем, у последнего вида это объясняется обитанием его в морской воде.

Недавно Симпсон и Паттерсон (Simpson, Patterson, 1996) описали ультраструктуру хищного жгутиконосца *Colpodella pugna*, нападающего на зеленые водоросли *Dunaliella*. К сожалению, приводимые авторами фотографии не отличаются хорошим качеством, тем не менее авторам удалось обнаружить некоторые структуры, которые найдены у *Colpodella edax* и у других колподеллид: коноид, двух-трехмембранную пелликулу, субпелликулярные микротрубочки, роптрии, два жгутика без мастигонем, митохондрии с везикулярными кристами, а также полярное кольцо. Жизненный цикл *C. pugna* включает четырехклеточную цисту, как и у других колподеллид (Brugerolle, Mignot, 1979; Крылов, Мыльников, 1986; Мыльников, 1991). В отличие от данного вида, изученный нами *C. edax* имеет вентральную бороздку, трихоцисты и обитает в пресной воде.

Как видно, строение *Colpodella edax* значительно отличается от строения бодонид, к которым их ранее относили в качестве представителя рода *Bodo* (*B. edax*, по: Жуков, 1971). Бодониды характеризуются наличием кинетопласта, пластинчатыми кристами в митохондриях, параксиальным стержнем в жгутиках, цитофаринксом, трехкорешковой системой жгутиков (Vickerman, 1991), у них нет ничего похожего на апикальный комплекс (неполный), найденный у колподеллид. Таким образом, наши данные подтверждают ранее сделанное заключение о принадлежности исследованного хищного жгутиконосца к спиромонадам или, в настоящее время, к колподеллидам (Мыль-

ников, 1991). Пока не ясно, носят ли отличия в строении некоторых структур клеток видов рода *Colpodella* межродовой или межвидовой характер (Cavalier-Smith, 1993; Simpson, Patterson, 1996).

Наши данные подтверждают определенное сходство *Colpodella edax* с зооспорами паразитических *Perkinsus* (Perkins, 1976; Azevedo, 1989) по основным клеточным структурам: трехмембранным покровам с субпелликулярными микротрубочками, микропорам, митохондриям с трубчатыми кристами, жгутиковому аппарату, наличию коноида, роптрий и некоторым другим компонентам апикального комплекса. От колподеллид *Perkinsus* отличается некоторыми деталями строения переднего конца клетки, сложным жизненным циклом, не включающим четырехядерные цисты, и отсутствием стрекательных органелл. Последние вообще характерны именно для хищных, а не паразитических жгутиконосцев (Мыльников, 1988б).

Ранее Бружероль и Миньо (Brugerolle, Mignot, 1979) высказывали предположение о родстве и сходстве спиромонасов со споровиками. Из стадий жизненного цикла последних наиболее важны для сравнения мерозоиты и микрогаметы (мужские половые клетки). У первых, как правило, в клетке обнаруживается полный апикальный комплекс, состоящий из трехмембранной пелликулы, микропор, полярных колец, субпелликулярных микротрубочек, коноида и преконоидаальных колец, роптрий и микронем (Scholtyseck, Mehlhorn, 1970; Scholtyseck et al., 1970; Бейер, 1989). У вторых обычно отмечается 2-3 жгутика (Scholtyseck et al., 1972). Пока у колподеллид найдены не все компоненты этого комплекса. В частности, у них не отмечены преконоидаальные кольца, а коноид состоит лишь из микротрубочек и отсутствует у некоторых видов. Структуры апикального комплекса колподеллид, как и споровиков, не встречаются в других группах протистов.

Кроме перечисленных структур, у колподеллид и споровиков сходны митохондрии с тубулярно-везикулярными кристами. У некоторых микрогамет споровиков отмечена лента из четырех микротрубочек, напоминающая одну из лент жгутикового кармана *Colpodella edax*. Значительным отличием колподеллид и споровиков является сложный жизненный цикл последних и соответствующее разнообразие жизненных стадий. Тем не менее, известных сходных признаков ультратонкого строения клетки оказывается достаточно, чтобы сближать рассматриваемые группы протистов, что нашло свое отражение в объединении колподеллид (спиромонад) и перкинзеид с паразитическими споровиками (Крылов, Мыльников, 1986; Cavalier-Smith, 1993).

Заключение

Строение клетки хищного жгутиконосца *Colpodella (Bodo) edax* в основном такое же, как и у других колподеллид и значительно отличается от такового у бодонид. Полученные данные подтверждают существующую идею о том, что колподеллиды проявляют наибольшее морфологическое сходство со споровиками, что является важным для понимания их филогении.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 96-04-50833) и ГНТП "Биоразнообразие" 5.4.23.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- (Алексеев А.) Aléxéieff A. Matériaux pour servir a l'étude des protistes coprozoites // Arch. Zool. Exper. Gen. 1929. Т. 68.
- Бейер Т.В. Клеточная биология споровиков - возбудителей протозойных болезней животных и человека. Л., 1989.
- Жуков Б.Ф. Определитель бесцветных свободноживущих жгутиконосцев подотряда Bodonina Hollande // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.

- Крылов М.В., Добровольский А.А. Макросистема и филогения споровиков // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., 1980.
- Крылов М.В., Мыльников А.П. Новые таксоны в типе Sporozoa, Spiromorphina subcl.n., Spiromonadida ordo n. // Паразитология. 1986. Т. 20.
- Мыльников А.П. Питание хищных зоофлагеллят // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60.
- Мыльников А.П. Биология хищного жгутиконосца *Bodo edax* Klebs // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988а. № 77.
- Мыльников А.П. Строение экструсом некоторых жгутиконосцев // Цитология. 1988б. Т.30.
- Мыльников А.П. Ультраструктура и биология некоторых представителей отряда Spiromonadida (Protozoa) // Зоол. журн. 1991. Т.70.
- Azevedo C. Fine structure of *Perkinsus atlanticus* n.sp. (Apicomplexa, Perkinsea) parasite of the clam *Ruditapes decussatus* from Portugal // J. Parasitol. 1989. V. 75.
- Brugerolle G., Mignot J.P. Observations sur le cycle l'ultrastructure et la position systématique de *Spiromonas perforans* (*Bodo perforans* Hollande 1938), flagelle parasite de *Chilomonas paramecium*: ses de relations avec les dinoflagellés et sporozoaires // Protistologica. 1979. T. 15.
- Cavalier-Smith T. Kingdom Protozoa and its 18 Phyla // Microbiol. Rev. 1993. V. 57.
- Cienkowski L. Beitrage zur kenntnis der Monaden // Arch. Mikr. Anat. 1865. Bd 1.
- Foissner W., Foissner I. First record of an ectoparasitic flagellate on ciliates: an ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov.spec. (Zoomastigophora, Spiromonadidae) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (Ciliophora, Colpodidae) // Protistologica. 1984. T. 20.
- Hänel K. Systematik and Ökologie der farblosen flagellaten des Abwassers // Arch.Protistenk. 1979. Bd 121.
- Klebs G. Flagellatenstudien // Z.Wissen. Zool. 1892. Bd 55.
- Patterson D.J., Zölffel M. Heterotrophic flagellates of uncertain taxonomic position // The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford, 1991.
- Perkins F.O. Zoospores of the oyster pathogen *Dermocystidium marinum*. I. Fine structure of the conoid and other sporozoan-like organelles // J. Parasitol. 1976. V. 62.
- Scholtyseck E., Mehlhorn H., Friedhoff K. The fine structure of the conoid of Sporozoa and related organisms // Z. Parasitenk. 1970. Bd 34.
- Scholtyseck E., Mehlhorn H., Hammond D.M. Electron microscope studies of microgametogenesis in coccidia and related groups // Z. Parasitenk. 1972. Bd 38.
- Scholtyseck E., Mehlhorn H. Ultrastructural study of characteristic organelles (paired organelles, micronemes, micropores) of Sporozoa and related organisms // Z. Parasitenk. 1970. Bd 34.
- Simpson A. G. B., Patterson D.J. Ultrastructure and identification of the predatory flagellate *Colpodella pugnax* Cienkowski (Apicomplexa) with a description of *Colpodella turpis* n.sp. and a review of the genus // Syst. Parasitol. 1996. V. 33.
- Vickerman K. Organisation of the bodonid flagellates // The biology of free-living heterotrophic flagellates. Oxford, 1991.
- Woodcock H.M. Notes on coprozoic flagellates // Arch. zool. exp. et gen. 1921. T. 60.

Водная токсикология

УДК 574.64:597 + 597-11

ХРОНИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ КАДМИЯ НА КЛЕТКИ РЕТИКУЛО-ЛИМФОИДНОЙ ТКАНИ СЕЛЕЗЕНКИ И ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ МОЗАМБИКСКОЙ ТИЛЯПИИ (*OREOCHROMIS MOSSAMBICUS*, PETERS)

© 1998 г. В.М. Степанова, Д.Ф. Павлов, Г.М. Чуйко

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

Изучено длительное (2 мес) влияние кадмия в концентрации 5 мг/л на клетки периферической крови и ретикуло-лимфоидной ткани селезенки мозамбикской тилпии (*Oreochromis mossambicus*, Peters). Экспозиция рыб в растворе кадмия снижала массу рыб, изменяла индекс селезенки, замедляла эритропоз, вызывала увеличение числа нейтрофилов и моноцитов в крови, миелоцитов и макрофагов в селезенке. Кроме того, в крови и селезенке увеличивалось число бластных и плазматических клеток. Длительное пребывание рыб в растворе кадмия сопровождалось дегенеративными изменениями иммунокомпетентных клеток: отмечена вакуолизация цитоплазмы бластных клеток, моноцитов, разрушение миелоцитов. Замена токсиканта чистой водой являлась для рыб дополнительным стрессом: количественные и качественные изменения в крови и селезенке усиливались, все рыбы погибали через 30 сут пребывания в чистой воде.

Ключевые слова: лимфоциты, гранулоциты, макрофаги, моноциты, бластные и плазматические клетки, селезенка, кровь, кадмий.

Changes in red and white blood cells and in the cells of spleen reticulolymphoid tissue of *Mozambique tilapia* (*Oreochromis mossambicus*, Peters), exposed for 2 months to 5 mg/l cadmium, with subsequent 2 months clean-up were studied. It was revealed, that the exposure led to a change in a body weight and spleen/somatic index. Moreover, some cadmium-induced lesions in red and white blood cells were observed: decrease in the number of immature erythrocytes, lymphocytes and increase in the number of granulocytes, monocytes, macrophages and plasma cells. Degenerative changes in blood cells and splenocytes were also noticed. A transfer of the exposed fish to clean water became an additional stressor and resulted in further deterioration of the studied quantitative and qualitative parameters in blood and spleen. All fish died in 30 days after the transferring.

Key words: lymphocytes, granulocytes, macrophages, monocytes, blast and plasma cells, spleen, blood, cadmium.

Введение

Кадмий является одним из веществ, наиболее часто загрязняющих водную среду и обладающих высокой токсичностью для рыб (Spry, Wiener, 1991; Heath, 1995). Известно, что кадмий, воздействуя на кровь и органы кроветворения, вызывает анемию (Larsson et al., 1976, 1985; Gill, Pani, 1985 и др.), а также изменяет лейкоцитарную формулу крови рыб (Newman, MacLean, 1974; Johansson-Sjoberck, Larsson, 1978; Sjoberck et al., 1984 и др.). Однако очень ограничена информация о судьбе клеток крови, т.е. об их образовании в органах кроветворения и элиминации в результате токсического действия кадмия. Ни в одном из исследований не рассматривалась возможность восстановления гемопоэза после перемещения рыб из токсического раствора в чистую воду. Между тем, изучение обратимости интоксикации кадмия представляет большой интерес.

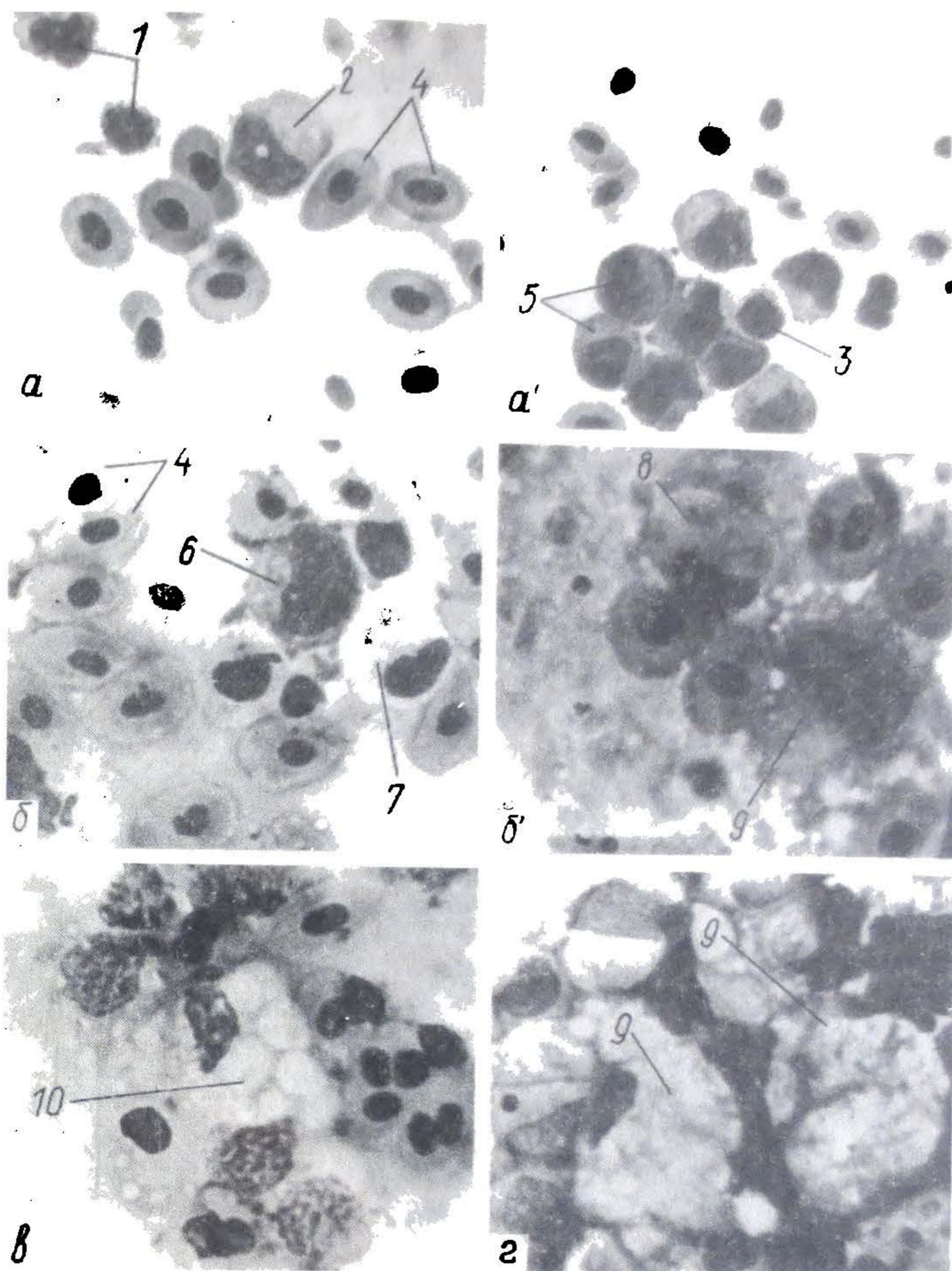


Рис. 1. Клетки периферической крови и РЛТ селезенки мозамбикской тиляпии.

а - периферическая кровь, контроль, *а'* - то же, 60 сут экспозиции в кадмии, *б* - РЛТ селезенки, контроль, *б'* - то же, 30 сут экспозиции, *в* - РЛТ селезенки, 60 сут экспозиции, *г* - то же, 30 сут пребывания рыб в чистой воде; 1 - лимфоциты, 2 - моноцит, 3 - нейтрофил, 4 - эритроциты, 5 - бластные клетки, 6 - плазмобласт, 7 - метамиелоцит, 8 - плазматическая клетка, 9 - макрофаг, 10 - миелоцит с вакуолизированной цитоплазмой. Ок. х 7, об. х 90.

Цель настоящей работы - исследование цитологических изменений ретикуло-лимфоидной ткани (РЛТ) селезенки и периферической крови мозамбикской тиляпии при длительном пребывании рыб в среде, содержащей кадмий, и после прекращения действия токсиканта.

Материалы и методы исследования

Мозамбикскую тиляпию (*Oreochromis mossambicus*, Peters) (средняя масса $(5,4 \pm 0,3)$ г, размер $(54 \pm 0,81)$ мм) помещали в аквариумы с постоянно аэрируемой артезианской водой (температура $22-24^\circ \text{C}$, pH 7,8-8,3, содержание кислорода 8,7-9,5 мг/л, концентра-

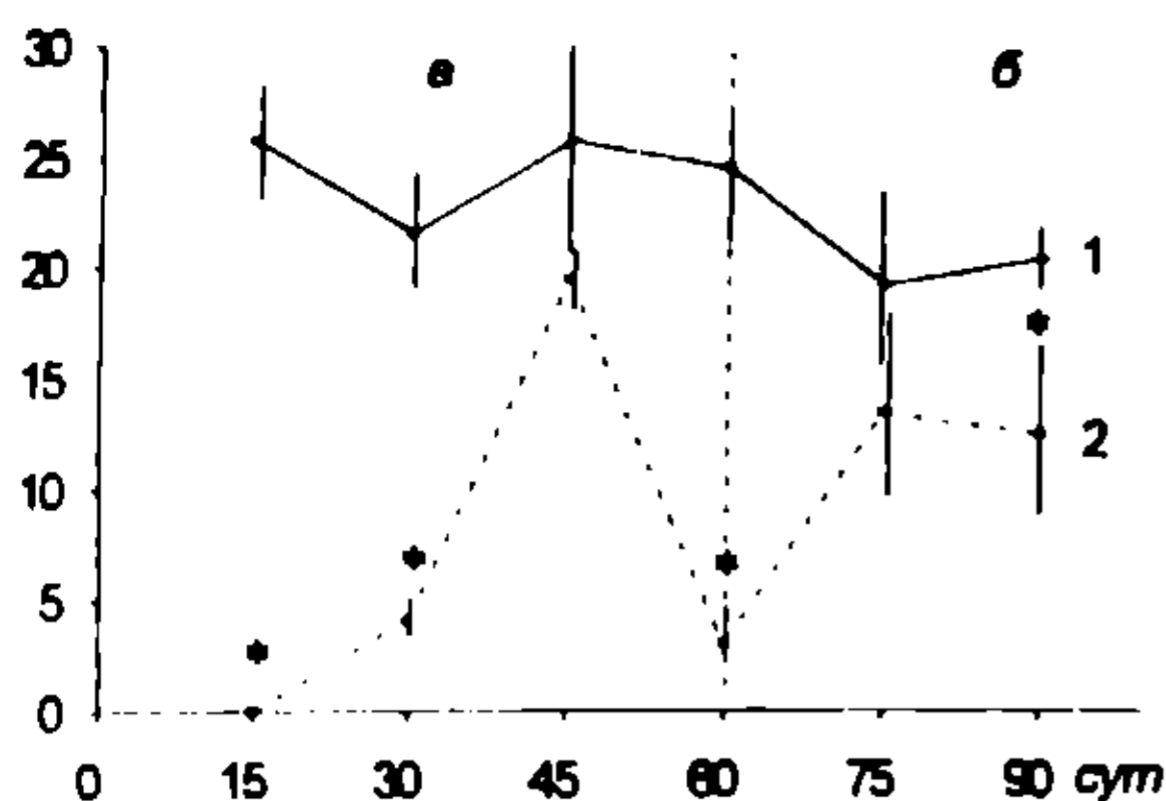


Рис. 2

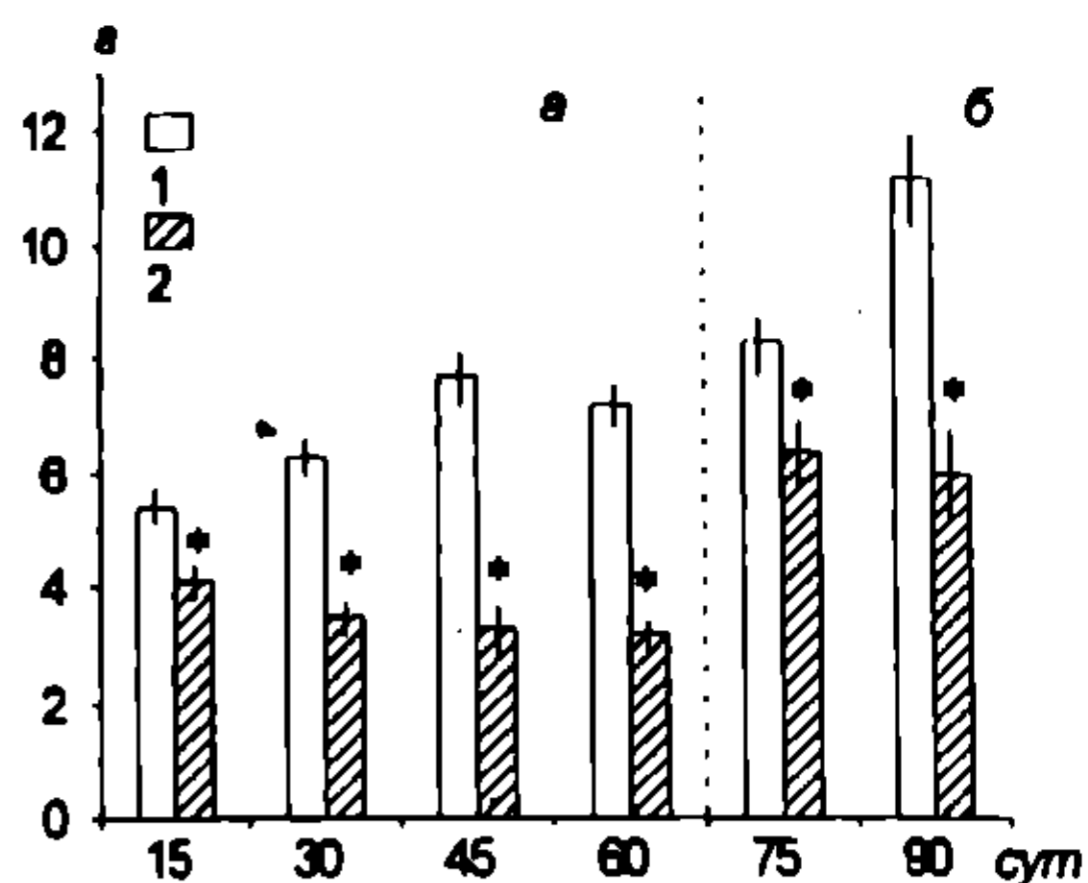


Рис. 3

Рис. 2. Число незрелых эритроцитов на 1000 клеток периферической крови мозамбикской тиляпии (по оси ординат) при хроническом действии кадмия (а) и последующей замене его чистой водой (б). 1 - контроль, 2 - опыт; * различия между контролем и опытом достоверны при $p=0,05$.

Рис. 3. Масса тела мозамбикской тиляпии при хроническом действии кадмия (а) и последующей замене его чистой водой (б). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

ция Ca^{2+} – 40 мг/л), где с помощью дилутерного устройства (Виноградов, Тагунов, 1989) поддерживали постоянную концентрацию кадмия ($3\text{CdSO}_4 \times 8\text{H}_2\text{O}$) – 5 мг/л, что соответствовало величине порядка $1/15 \text{ LC}_{50}$ за 24 ч (Фрумин и др., 1992). Действующее токсическое вещество рассчитывали по Cd^{2+} . Экспозиция в токсиканте составляла 60 сут, последующие 60 сут рыб содержали в чистой воде. Световой режим в эксперименте поддерживали искусственно с соотношением светлого/темного периодов – 14/10 ч. В течение опыта рыб кормили 1–2 раза в сутки рыбным фаршем с витаминными добавками. Контролем служили особи, находившиеся в проточной воде, без добавления токсиканта.

Пробы отбирали через 15, 30, 45, 60, 75, 90 сут эксперимента. Определяли длину, массу тела, индекс селезенки (отношение массы органа к массе порки). Для цитологических исследований готовили мазки крови и мазки – отпечатки селезенки, которые высушивали на воздухе, фиксировали метанолом и окрашивали азур-эозином по Романовскому – Гимза. Клетки РЛТ селезенки и периферической крови идентифицировали в поле зрения светового микроскопа при увеличении в 1000 раз согласно классификации, предложенной Н.Т. Ивановой (1983). В каждом мазке подсчитывали 200 клеток и определяли их относительное количество. Все данные гематологических исследований подвергнуты статистической обработке. Достоверность различий в опытной и контрольной группах оценивали по критерию Стьюдента (Лакин, 1980).

Результаты

В крови мозамбикской тиляпии были идентифицированы следующие типы лейкоцитов: лимфоциты (большие, средние, малые), моноциты, гранулоциты (рис. 1, а, а'). Среди гранулоцитов наиболее часто встречались нейтрофилы, имевшие округлое несегментированное ядро, редко – полиморфноядерные нейтрофилы (ПМК) и крайне редко – клетки со специфической розовой зернистостью, отнесенные нами к типу эозинофилов. Вследствие немногочисленности эозинофилов относительное количество их не подсчитывали.

РЛТ селезенки, помимо эритроцитов, лимфоцитов и тромбоцитов, содержала бластные и плазматические клетки, а также клетки миелоидного ряда, находившиеся на различных стадиях зрелости (промиелоциты и метамиелоциты) (рис. 1, б, б'). При

Таблица 1

Изменение содержания клеток в РЛТ селезенки мозамбикской тилляпии при хроническом действии кадмия

Тип лейкоцитов	Время, сут				
	30	45	60	75	90
	токсикант			чистая вода	
Лимфоциты	$\frac{88.4 \pm 2.0}{70.6 \pm 1.0^*}$	$\frac{92.8 \pm 2.9}{69.8 \pm 1.0^*}$	$\frac{89.3 \pm 1.2}{50.0 \pm 1.6^*}$	$\frac{86.1 \pm 2.3}{37.0 \pm 4.5^*}$	$\frac{91.8 \pm 0.5}{40.7 \pm 4.0^*}$
Миелоциты	$\frac{7.7 \pm 1.2}{17.6 \pm 3.7^*}$	$\frac{4.4 \pm 1.9}{11.0 \pm 2.5}$	$\frac{7.6 \pm 1.0}{18.2 \pm 1.5^*}$	$\frac{9.9 \pm 1.4}{8.8 \pm 2.5}$	$\frac{5.9 \pm 0.7}{3.1 \pm 0.5^*}$
Макрофаги	$\frac{0}{0.6 \pm 0.1^*}$	$\frac{0}{3.6 \pm 1.0^*}$	$\frac{0}{3.0 \pm 0.8^*}$	$\frac{0}{18.0 \pm 3.0^*}$	$\frac{0}{18.8 \pm 2.5^*}$
Бластоциты	$\frac{3.4 \pm 0.5}{9.6 \pm 0.7^*}$	$\frac{2.5 \pm 0.5}{12.1 \pm 2.0^*}$	$\frac{2.6 \pm 0.4}{14.1 \pm 2.5^*}$	$\frac{3.9 \pm 0.9}{19.2 \pm 3.0^*}$	$\frac{2.0 \pm 0.1}{17.2 \pm 1.6^*}$
Плазмациты	$\frac{0.5 \pm 0.1}{1.6 \pm 0.2^*}$	$\frac{0.3 \pm 0.1}{3.5 \pm 0.7^*}$	$\frac{0.5 \pm 0.1}{14.7 \pm 3.2^*}$	$\frac{0.3 \pm 0.1}{17.0 \pm 3.5^*}$	$\frac{0.3 \pm 0.1}{20.2 \pm 3.0^*}$

Примечание. Здесь и в табл. 2: * Различия с контролем достоверны при $p=0.05$; данные представлены в виде $x \pm m_x$, $n=5$; над чертой – контроль, под чертой – опыт.

определении процентного соотношения клеток РЛТ селезенки про- и метамиелоциты были объединены в одну группу – миелоциты.

Подсчет числа незрелых форм эритроцитов, к которым относили эритробласты, пронормобласты, нормобласты базофильные и оксифильные, выявил значительное снижение темпов эритропоэза у опытных рыб. Число молодых форм эритроцитов не восстанавливалось до контрольного уровня и после замены токсиканта чистой водой (рис. 2).

Экспозиция рыб в растворе кадмия в течение 30 сут вызывала достоверное снижение массы тела (рис. 3). Относительная масса селезенки была несколько ниже контрольной, однако достоверных различий между контролем и опытом не обнаружено (рис. 4). В РЛТ селезенки и периферической крови было отмечено достоверное снижение числа лимфоцитов и увеличение количества моноцитов соответственно в 1,3 и 1,4 раза. Кроме того, в селезенке появлялись макрофаги – крупные полиморфные клетки с сильно вакуолизированной цитоплазмой, а также возросло количество бластных и плазматических клеток (соответственно в 2,8 и 3,2 раза). Отмечено появление бластных и плазматических клеток и в крови опытных рыб, в то время как в контроле они практически отсутствовали (табл. 1, 2, рис. 5, 6).

Хроническое действие токсиканта в течение 45 сут вызывало достоверное, по сравнению с контролем, снижение индекса селезенки (рис. 4). В последующие сутки экспозиции в токсиканте относительная масса селезенки стала увеличиваться и превысила контрольный уровень в 1,9 раз через 60 сут (рис. 4). В РЛТ селезенки возрастало число незрелых форм клеток бластоцитов, миелоцитов – предшественников нейтрофилов и плазмацитов. В то же время количество лимфоцитов на 60-е

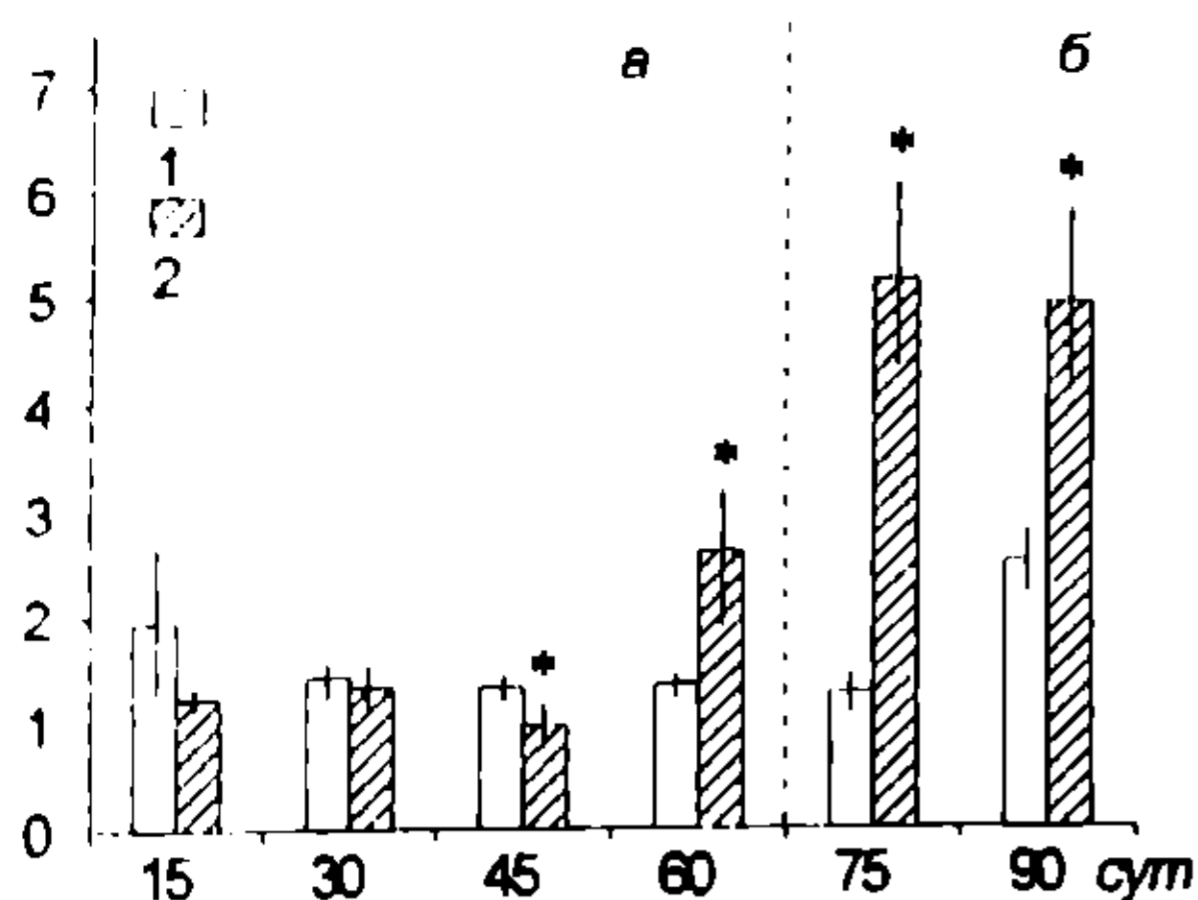


Рис. 4

Рис. 4. Индекс селезенки (по оси ординат) мозамбикской тилляпии при хроническом действии кадмия (а) и последующей замене его чистой водой (б). Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

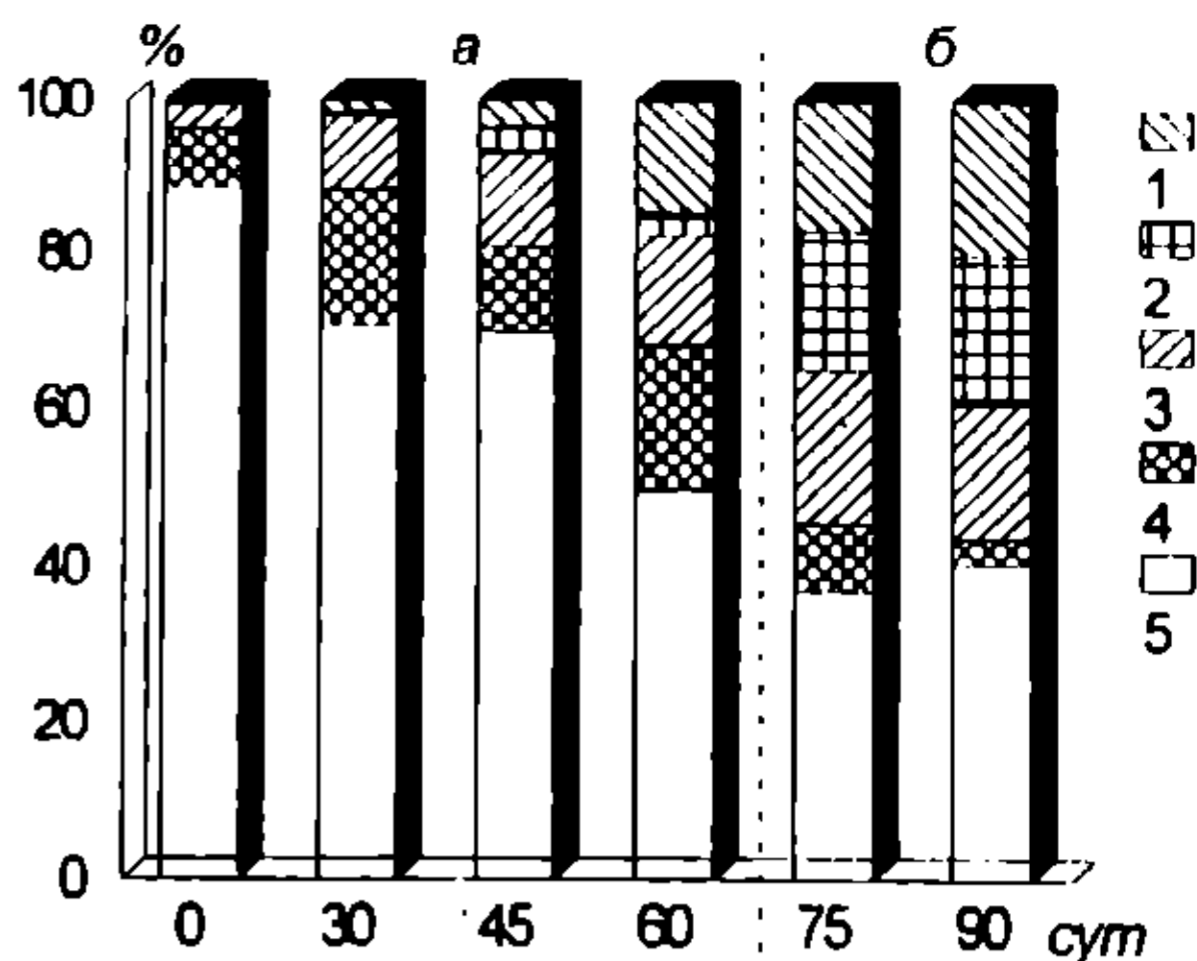


Рис. 5

Рис. 5. Хроническое действие кадмия на клетки РЛТ селезенки мозамбикской тилляпии.
1 – плазматциты, 2 – макрофаги, 3 – бластоциты, 4 – миелоциты, 5 – лимфоциты.

Рис. 6. Лейкоцитарная формула периферической крови мозамбикской тилляпии при хроническом действии кадмия (а) и последующей замене его чистой водой (б).
а – токсикант, б – чистая вода; 1 – плазматциты, 2 – моноциты, 3 – бластоциты, 4 – нейтрофилы, 5 – лимфоциты.

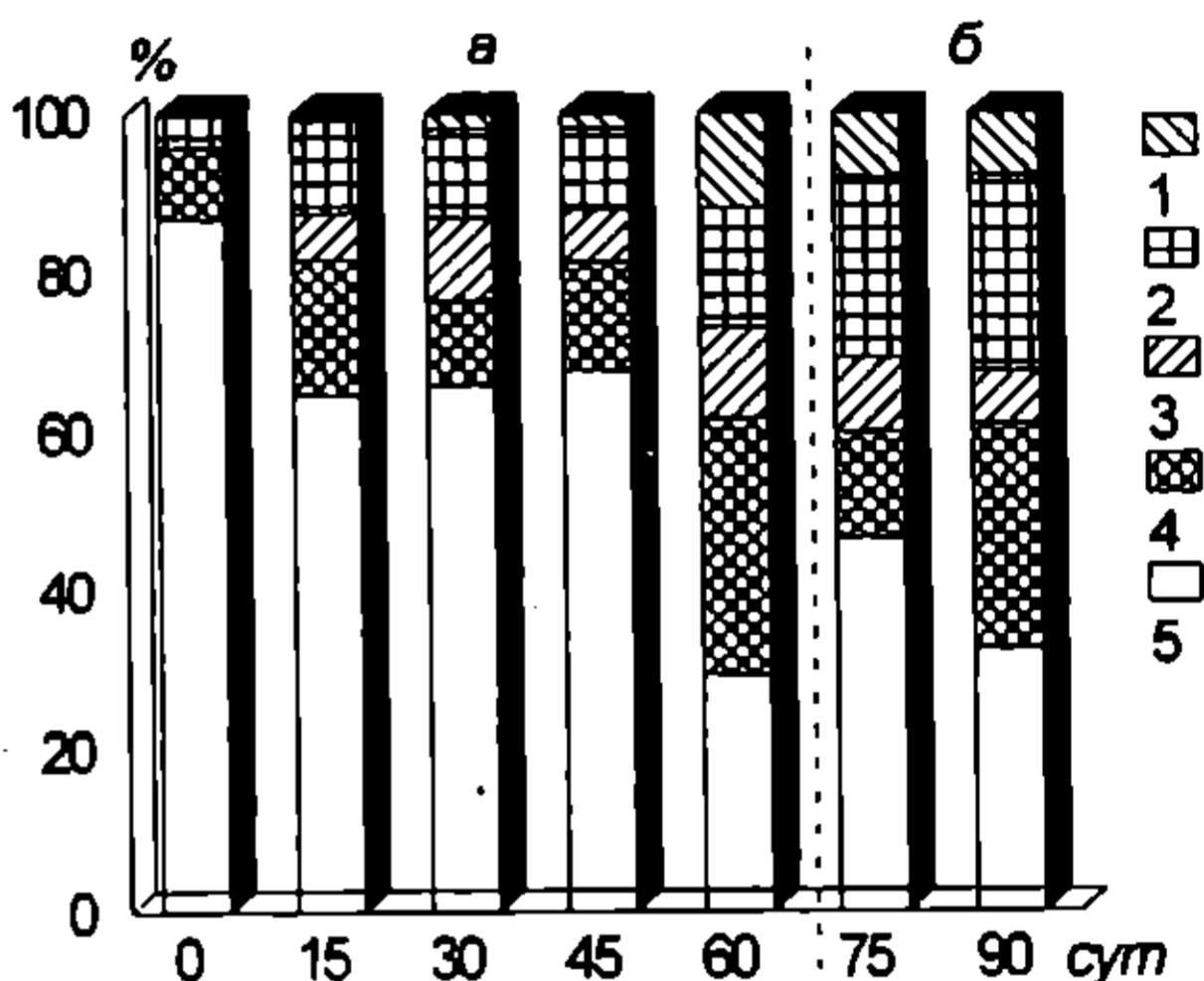


Рис. 6

сутки эксперимента снижалось в 1,6 раза (табл. 1, рис. 5). Молодые и незрелые формы клеток, образующиеся в селезенке, активно поступали в кровяное русло. Через 60 сут пребывания рыб в растворе токсиканта число бластных и плазматических клеток крови опытных рыб составляло 23% от общего числа лейкоцитов. Относительное количество моноцитов и нейтрофилов увеличивалось соответственно в 5,3 и 4,7 раза (табл. 2, рис. 6). В крови и РЛТ селезенки часто встречались клетки с вакуолизированной цитоплазмой (рис. 1, в). Следует отметить, что в этот период масса опытных рыб оставалась на прежнем уровне (рис. 3).

Замена токсиканта чистой водой не вызывала восстановления исследуемых показателей до контрольного уровня. Различия с контролем сохранялись и даже усиливались: через 75 сут эксперимента (15 сут в чистой воде) индекс селезенки превысил контрольный уровень в 4 раза (рис. 4). В селезенке было отмечено снижение числа миелоцитов (рис. 5), среди которых часто встречались клетки с сильно вакуолизированной цитоплазмой. Разрушенные клетки активно поглощались макрофагами, относительное количество которых достигало 18%. Одновременно в периферической крови возрастало число моноцитов (табл. 2, рис. 6).

В последующие 15 сут (30 сут пребывания рыб в чистой воде) в селезенке в массовом количестве встречались макрофаги с поглощенными разрушенными миелоцитами (рис. 1, г). Число миелоцитов составляло всего 3%, что в 2,5 раза было ниже

Т а б л и ц а 2

Лейкоцитарная формула периферической крови (%) мозамбикской тилляпии при хроническом действии кадмия

Тип лейкоцитов	Время, сут					
	15	30	45	60	75	90
	токсикант			чистая вода		
Лимфоциты	<u>87,0±2,0</u> 64,4±6,8*	<u>92,5±2,8</u> 65,5±6,9*	<u>90,3±1,1</u> 67,3±4,2*	<u>88,3±2,5</u> 29,1±9,0*	<u>93,2±2,0</u> 46,4±6,9*	<u>95,7±1,1</u> 32,3±6,8*
Нейтрофилы	<u>8,0±1,9</u> 17,0±6,6	<u>4,0±1,2</u> 10,5±1,9*	<u>4,0±0,4</u> 13,4±3,0*	<u>3,9±1,5</u> 31,6±7,9*	<u>6,5±1,3</u> 12,3±3,3*	<u>1,8±0,3</u> 28,5±5,4*
ПМК	<u>0,9±0,4</u> 0,4±0,1	<u>0,2±0,1</u> 0,4±0,2	<u>0,4±0,1</u> 0,1±0,3*	<u>0,7±0,2</u> 1,0±0,2	<u>0,9±0,2</u> 1,0±0,3	<u>0</u> 0
Моноциты	<u>4,1±0,5</u> 11,6±0,9*	<u>3,3±0,9</u> 11,1±2,2*	<u>2,9±0,7</u> 10,2±1,3*	<u>1,6±0,5</u> 15,6±3,3*	<u>2,9±0,5</u> 23,2±5,3*	<u>1,7±0,6</u> 25,2±5,2*
Бластоциты	<u>0</u> 5,9±2,0*	<u>0</u> 10,7±1,4*	<u>0,4±0,1</u> 6,6±2,1*	<u>0,6±0,1</u> 11,5±2,0*	<u>1,4±0,6</u> 9,2±2,0*	<u>0,9±0,5</u> 6,4±1,5*
Плазматциты	<u>0</u> 0,7±0,2*	<u>0</u> 1,8±0,6*	<u>0</u> 1,9±0,6*	<u>0</u> 11,9±3,0*	<u>0</u> 8,0±2,4*	<u>0</u> 7,6±2,2*

контрольного уровня (табл. 1, рис. 5). В периферической крови картина существенно не менялась (табл. 2, рис. 6). Через 90 сут эксперимента все рыбы погибли.

Обсуждение результатов

Результаты исследований показывают, что хроническое действие кадмия в течение 60 сут в концентрации, равной 1/15 LC₅₀, вызывает необратимые изменения в составе клеток РЛТ селезенки и периферической крови тилляпии. Они выражались в снижении содержания молодых форм эритроцитов и увеличении числа фагоцитирующих клеток – нейтрофилов и моноцитов в крови, миелоцитов и макрофагов в селезенке, возрастании количества незрелых форм лейкоцитов и плазматических клеток, снижении относительного числа лимфоцитов.

Увеличение количества нейтрофилов на фоне лимфопении является неспецифической реакцией организма в ответ на стрессовое воздействие. Подобные изменения наблюдались при действии холодового шока и инъекции АКТГ у фундулюса *Fundulus heteroclitus* (Shlicher, 1962), при недостатке кислорода (Angelidis et al., 1987), социальном стрессе, хендлинге у радужной форели *Salmo gairdneri* (Peters, Schwarzer, 1985), а также при хроническом действии свинца и меди у карпа (Тишинова-Напова, 1980, 1983). В то же время стресс-факторы, как правило, угнетают процессы гемопоэза, снижая число незрелых клеток (Peters, Schwarzer, 1985). В нашем эксперименте количество бластных клеток возрастало. Вполне вероятно, что увеличение количества бластоцитов происходило в результате бласттрансформации лимфоцитов. Это предположение

подтверждается отчасти нашими исследованиями крови леща (*Abramis brama*): при экспозиции рыб в растворе Cd^{2+} (0.5 мг/л - 1/15 LC_{50}) в течение 21 сут увеличивалось число больших лимфоцитов и бластных клеток, но уменьшалось количество малых лимфоцитов крови (неопубликованные данные). Аналогичные результаты были получены и другими авторами (Kumar, Banerjee, 1986; Banerjee, Verma, 1987). Бластные формы в дальнейшем, видимо, трансформировались в плазматические клетки, число которых неуклонно возрастало в течение всего эксперимента. Известно, что основной функцией плазматических клеток является активный синтез антител (Микряков, Балабанова, 1979). Стимулирование кадмием антителосинтезирующих клеток наряду с уменьшением числа лимфоцитов, участвующих в распознавании антигена, было установлено ранее у радужной форели (Thuvander, 1989).

Если на начальных этапах эксперимента (30–45 сут экспозиции) наблюдались адаптивные изменения, отражавшие функциональную активацию иммунной системы, то через 60 сут пребывания рыб в растворе токсиканта появлялись дегенеративные признаки в структуре клеток крови и РЛТ селезенки: отмечена вакуолизация цитоплазмы бластных клеток, моноцитов, разрушение миелоцитов, что свидетельствовало об ослаблении защитной функции организма рыб. Замена токсиканта чистой водой являлась для рыб дополнительным сильным стрессом, еще более ухудшавшим их состояние. Длительное пребывание рыб в растворе токсиканта превысило их адаптивный потенциал, и переход на новый уровень функционирования оказался для них невозможен – в чистой воде все рыбы погибли.

Заключение

Длительное пребывание рыб в растворе кадмия вызывало качественные и количественные изменения в составе и структуре клеток крови и РЛТ селезенки, нарушало процессы эритропоэза. Эти изменения сохранялись и после прекращения действия токсиканта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Г.А., Тагунов В.Б. Установка для изучения влияния различных веществ на рыб и беспозвоночных в проточных условиях // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М., 1983.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М., 1980.
- Микряков В.Р., Балабанова Л.В. Клеточные основы иммунитета рыб // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
- Тишинова-Нанова В. Промени в някои кръвни показатели на едногодишни шарани след 24-часова експозиция в разтвор на медни йони // Хидробиология. 1980. № 12.
- Тишинова-Нанова В. Влияние на оловото върху някои хематологични показатели на шарана при 24-часова експозиция // Год. Софийск. ун-т Биол. фак. Зоол. 1983. Т. 77. № 1.
- (Фрумин Г.Т., Чуйко Г.М., Павлов Д.Ф., Мензикова О.В.) (Frumin G.T., Chuiko G.M., Pavlov D.F., Menzikova O.V.) New rapid method to evaluate the median effects concentration of xenobiotics in hydrobionts // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1992. V. 49.
- Angelidis P., Baudin-Laurencin F., Youinou P. Stress in rainbow trout, *Salmo gairdneri*: effects upon phagocyte chemiluminescence, circulating leucocytes and susceptibility to *Aeromonas salmonicida* // J. Fish Biol. 1987. V. 31. Suppl. A.
- Banerjee V., Verma G.K. Effect of heavy metal poisoning on leucocytes of *Anabas testudineus* (Bloch) // Geobios. 1987. V. 14. № 2-3.
- Gill T., Pant J. Erythrocytic and leucocytic responses to cadmium poisoning in a freshwater fish, *Puntius conchionius* // Environ. Res. 1985. V. 36.
- Heath A.G. Water pollution and fish physiology. 1995.
- Johansson-Sjöbeck M.-L., Larsson A. The effect of cadmium on the hematology and on the activity of delta aminolevulinic acid dehydratase (ALA-D) in blood and hematopoietic tissues of flounder *Pleuronectes flesus* L. // Environ. Res. 1978. V. 17.

- Kumari K., Banerjee V.* Effect of sublethal toxicity of zinc, mercuri and cadmium on peripheral haemogram in *Anabas testudineus* (Bloch) // Uttar. Pradesh. J. Zool. 1986. V. 6. № 2.
- Larsson A., Bengtsson B., Svanberg O.* Some haematological and biochemical effects of cadmium on fish // Effect of pollutant on Aquatic organisms. Lockwood A.P.M. Cambridge, 1976.
- Larsson A., Haux G., Sjöbeck M.* Fish physiology and metal pollution: rezults and experiences from laboratory and field studies // Ecotoxicol. Environ. Safety. 1985. V. 9.
- Newman M.W., MacLean S.A.* Physiological response of the cunner (*Tautoglabrus adspersus*) to cadmium // VI. Histopathology, National Oceanic and Atmospheric Administration Technical Report, MNFS SSRF-681. 1974.
- Peters G., Schwarzer R.* Changes in hemopoetic tissue of rainbow trout under influence of stress // Dis.aquat.Org. 1985.V. 1. № 1.
- Sjöbeck M.L., Haux C., Larsson A., Lithner G.* Biochemical and hematological studies on perch (*Perca fluviatilis*) from the cadmium - contaminated river Eman // Ecotox. Environ. Safety. 1984. V. 8. № 3.
- Shlicher A.M., Pickford G.E., Ball J.N.* Effect of ACTH and coldshock on white cell count of fishes // Anat. Rec. 1962. V. 142.
- Spry D.J., Wiener T.G.* Metal bioavailability and toxicity to fish in low-alkalinity alkes: a critical review // Environ. Pollut. 1991. V. 71.
- Thuvander A.* Cadmium exposure of rainbow trout (*Salmo gairdneri*, Richardson): effects on immune functions // J. Fish Biol. 1989. V. 35. № 4.

УДК 574.64

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РЕЗИСТЕНТНОСТИ ЛАБОРАТОРНОЙ КУЛЬТУРЫ *DAPHNIA MAGNA* STR. К БИХРОМАТУ КАЛИЯ

© 1998 г. Е.Ф. Исакова, М.Ю. Юклеевских

Биологический факультет МГУ им. М.В. Ломоносова,
117899, г. Москва, Воробьевы горы

Представлены результаты работы по изучению изменений токсикорезистентности лабораторной культуры *Daphnia magna* Str. в связи с проблемой стандартизации методов биотестирования. Показано влияние фактора сезонности, а также длительности культивирования рачков в лабораторных условиях на их устойчивость к хроническому токсическому воздействию (на примере бихромата калия).

Ключевые слова: *Daphnia magna*, хром, выживаемость, плодовитость, токсикорезистентность, сезонные изменения.

The results of investigations of changes in toxicoresistance of laboratory population of *Daphnia magna* Str. in relation to the problem of test methods standartization are presented. It is shown that seasonal factor and cultivation duration under laboratory conditions effect the daphnia tolerance to chronic toxicity (illustrated by potassium dichromate).

Key words: *Daphnia magna*, chromium, survival, fertility, toxicoresistance, seasonal changes.

Введение

Способность водных организмов одного и того же вида переносить токсические нагрузки изменяется в зависимости от условий лабораторного содержания и проведения испытаний (свойств воды, уровня и стабильности температуры, режима питания и освещения, навыков экспериментатора в обращении с объектом и пр.), а также от особенностей конкретной культуры и выборки организмов. Эндогенные свойства тест-объекта могут быть обусловлены исходной биологической спецификой популяции или изменениями внутреннего порядка, которые могли произойти в культуре в период ее культивирования или проведения испытаний. Эти причины порождают затруднения в воспроизведении экспериментальных данных в различных лабораториях или даже в одной лаборатории, но полученных в разное время, как в токсикологии, так и в других биологических исследованиях.

Роль каждого из влияющих факторов может быть оценена путем повторения испытаний при переменных значениях этого фактора и постоянных значениях всех других.

Существующие методические рекомендации предусматривают максимально возможное постоянство лабораторных условий культивирования и проведения токсикологических опытов с таким распространенным тест-объектом как ветвистоусый рачок *Daphnia magna*. Этот объект давно и широко используется в лабораторной практике для токсикологических исследований, и пределы оптимальных условий для него установлены (Исакова, Колосова, 1989).

Тем не менее, при соблюдении оптимальных условий средняя токсикорезистентность особей даже из одной и той же культуры меняется со временем. Эти изменения обычно не имеют односторонней направленности, и поэтому есть основания полагать, что они порождаются явлениями циклического характера, в частности, сезонностью.

В проведенных нами ранее исследованиях было установлено, что величина фактической плодовитости дафний при лабораторном культивировании различается в 2–3 раза в зависимости от сезона года (Исакова, 1980). Аналогичные результаты были получены в работе (Berković-Popović Ivanka, 1983). В связи с этим представляло интерес оценить изменение токсикорезистентности и размножения рачков в разные сезоны года на уровне повышенной и пониженной плодовитости при действии бихромата калия. Это соединение рекомендовано в качестве эталонного токсиканта в исследованиях на водных организмах (Международный стандарт ..., 1987; Методическое руководство ..., 1991).

Материал и методы

В качестве тест-объекта в работе использовали рачков *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) из двух линий: из культуры, содержащейся в лаборатории на протяжении 360 поколений в течение 10 лет (линия I), и из культуры, прошедшей в лаборатории до начала испытаний только три поколения (линия II).

Эксперименты были проведены на базах лаборатории биофака МГУ (зима, весна, осень) и Звенигородской биостанции (ЗБС) МГУ (лето). С целью изучения сезонных изменений устойчивости дафний к токсиканту за период с октября 1994 г. по апрель 1996 г. было проведено восемь опытов длительностью (20 ± 2) сут до получения четырех пометов у рачков. Бихромат калия исследовали в концентрациях 0,001, 0,01, 0,05, 0,1 и 0,5 мг/л (в пересчете на Cr (VI)), каждую из которых ставили в четырех повторностях (5 особей/250 мл раствора). В экспериментах, проведенных в декабре 1995 г. и марте-апреле 1996 г., действие хрома в концентрации 0,001 мг/л не исследовалось. Смену растворов производили 2 раза в неделю согласно методике (Методическое руководство ..., 1991). Контрольной и разбавляющей водой в период работы на факультете служила отстоянная водопроводная вода, основные гидрохимические показатели соответствовали требованиям методики: содержание растворенного кислорода - 8,0–11,0 мг O_2 /л, pH — 7,8–8,0, жесткость - 3,1 мг-экв./л. NH_4 и NO_2^- - отсутствие, NO_3^- - 0,001 мг/л, Mg - 9,75 мг/л, Ca - 42,2 мг/л, Fe - следы. По данным контролирующих водопроводную сеть лабораторий, пестициды в воде отсутствовали полностью, а тяжелых металлов или не было или их концентрации не превышали норм ПДК. Гидрохимический состав речной воды в районе ЗБС также удовлетворял предъявляемым требованиям методики: O_2 - 10 мг/л, pH - 8,0–8,2, жесткость - 3,0 мг-экв./л, формы азота в тех же количествах, что и в водопроводной воде. Кроме того, исследования видового состава в пробах речной воды, взятой в этот период, характеризовали ее как β -мезосапробную. Температуру во всех опытах поддерживали, практически, на постоянном уровне ($21-22^\circ C$). Световой день продолжительностью не менее 12 ч устанавливали с помощью ламп дневного света в автоматическом режиме. В качестве корма для дафний использовали культуру *Chlorella vulgaris*. Корм вносили 1 раз в 1–2 сут из расчета не менее 300 тыс. кл. водорослей на 1 мл опытного раствора.

С интервалом 1–3 сут регистрировали выживаемость и плодовитость.

Полученные данные обрабатывали методами вариационной статистики (Рокицкий, 1973). Для каждой концентрации токсиканта определяли время гибели 50 и 95% дафний (TL_{50} и TL_{95}), полуметальные концентрации за время наблюдения (CL_{50}), рассчитывали величины плодовитости как суммарное количество молоди за четыре вымета в пересчете на одну самку.

Результаты и обсуждение

В течение срока наблюдения просматривались частные изменения характеристик культуры рачков линии I.

Токсикорезистентность дафний менялась в течение года. Результаты экспериментов показали, что значения выживаемости рачков для трех действующих concentra-

Изменения показателей токсикорезистентности *Daphnia magna* к $K_2Cr_2O_7$ в различные месяцы

Время проведения опыта, мес, год	CL ₅₀ за 21 сут, мг/л	Концентрация хрома, мг/л					
		0,05		0,1		0,5	
		TL ₅₀	TL ₉₅	TL ₅₀	TL ₉₅	TL ₅₀	TL ₉₅
Линия I							
X–XI 1994	0,07	24	>24	13	22	1,0	2,0
XII 1994	0,07	20,5	23	15,5	23	5,0	7,5
II 1995	0,02	12	15	9,5	14	0,5	1,0
IV–V 1995	0,15	>30	>30	27	>30	-	-
VI 1995	0,04	18	>30	10	24	0,7	0,9
VII–VIII 1995	0,05	22	>23	15,5	21	0,4	2,8
XII 1995	0,11	21*	>16	17*	>16	1,8	7,0
III–IV 1996	0,20	25*	>21	25*	>21	8,4	11,0
Линия II							
VI 1995	0,09	>24	>24	>24	>24	0,4	0,5
VII–VIII 1995	0,08	>23	>23	7,5	>23	>0,1	>0,1
XII 1995	0,20	>16	>16	>16	16	3,0	6,0
III–IV 1996	0,25	>23	>23	>23	>23	6,3	8,5

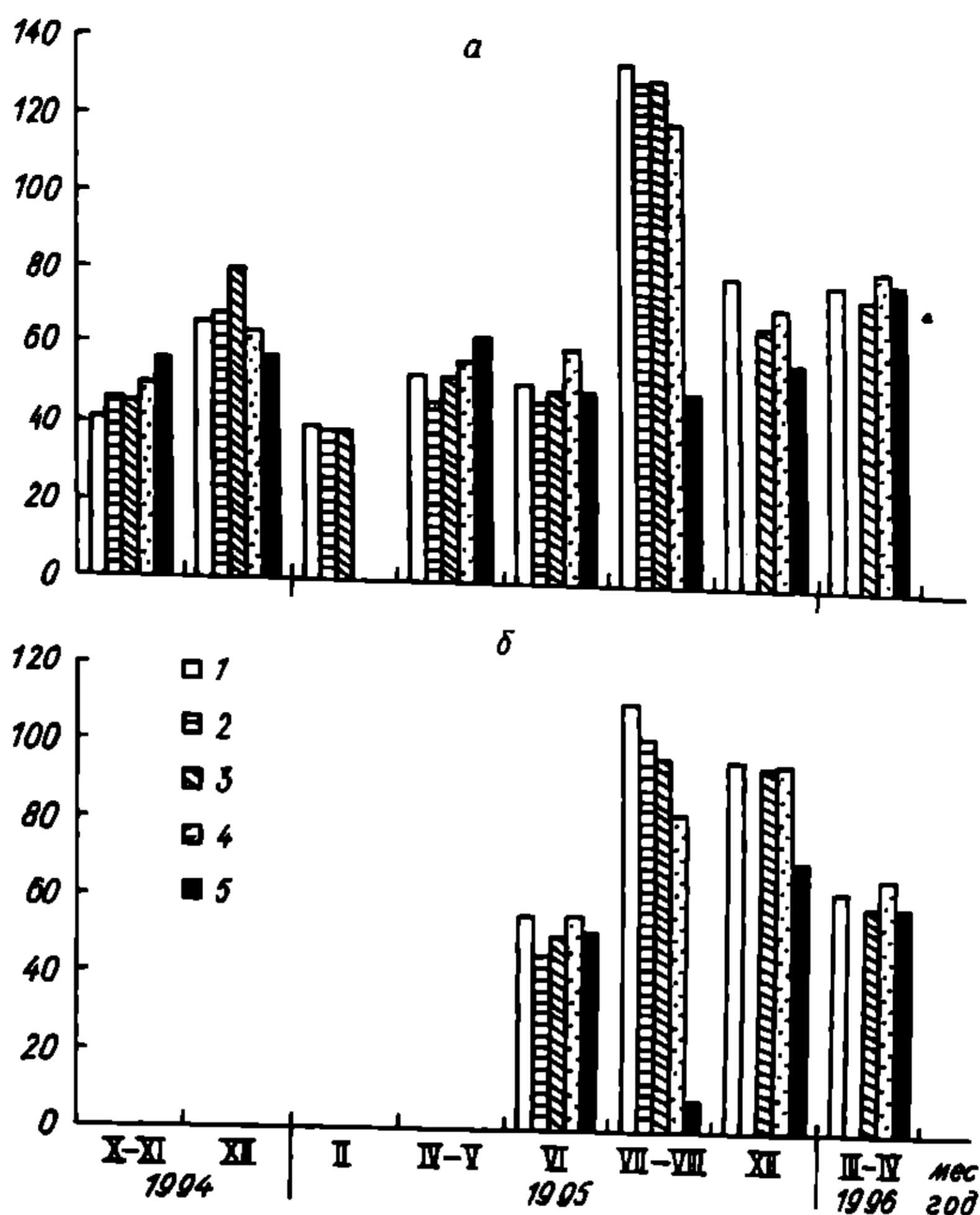
* Величины, полученные методом экстраполяции.

ций хрома (0,05, 0,1 и 0,5 мг/л) существенно меняются в зависимости от времени проведения эксперимента (см. таблицу). Хром в концентрации 0,001 мг/л практически не оказывал токсического действия ни на выживаемость, ни на плодовитость. Величины выживаемости в контроле составляли 90–100%.

Эффект выбранных концентраций был сильнее выражен в феврале и в летние месяцы. Для всех концентраций наибольшая токсикорезистентность организмов отмечена в марте-апреле. На основе данных по выживаемости особей в восьми аналогичных экспериментах вычислены полулетальные концентрации хрома и сроки гибели 50% и 95% рачков для разных концентраций токсиканта (см. таблицу). Приведенные данные показывают, насколько существенно могут изменяться величины количественных характеристик токсичности одного и того же вещества при его действии на тест-объекты из одной и той же культуры, испытанной в одной и той же лаборатории. Величины полулетальных концентраций изменяются на порядок, а сроки наступления полулетального эффекта, например, для концентрации 0,5 мг/л, более чем в 10 раз. Вместе с тем, изменяются не только сроки наступления полулетального эффекта, но и сроки 95%-ного эффекта. Это свидетельствует о том, что изменяется токсикорезистентность и наиболее чувствительной, и наиболее устойчивой частей культуры.

В различные месяцы значительно изменяется крутизна зависимости величины эффекта от срока действия одних и тех же концентраций хрома. Так, 90%-ная гибель рачков при концентрации 0,5 мг/л происходила в июне менее чем за половину суток, в феврале – менее чем за сутки, в марте-апреле – почти за трое суток, а в декабре – почти за неделю.

Отсюда следует, что изменения, происходящие в культуре рачков со временем, отражаются на усредненных характеристиках ее токсикорезистентности, величинах пороговых концентраций и сроках, широте диапазона (дисперсии) устойчивости к токсиканту.



Изменение плодовитости рачков *Daphnia magna* в хронических опытах с бихроматом калия, проведенных в разные периоды года. а — *Daphnia magna*, линия I, б — то же, линия II; концентрации бихромата калия, мг Сг/л: 1 — контроль, 2 — 0.001, 3 — 0.01, 4 — 0.05, 5 — 0.1. По оси ординат — плодовитость.

Не исключалась возможность того, что происходящие изменения являются следствием флуктуаций токсикорезистентности в связи с длительным содержанием культуры рачков в лабораторных условиях. Для проверки такого допущения оценивалась устойчивость к действию бихромата другой культуры, содержащейся в лаборатории на протяжении короткого срока (линия II). Опыты на рачках из этой культуры проводились в течение 3–21 поколений их пребывания в лабораторных условиях (см. таблицу).

Несмотря на некоторые различия в абсолютных значениях показателей токсичности, тенденция изменений токсикорезистентности по месяцам была сходной с характером изменений в культуре линии I. Для этой культуры также отмечалась сравнительно высокая устойчивость в марте-апреле. В летние месяцы резистентность была ниже, чем в декабре.

Изменялся эффект воздействия бихромата калия на размножение рачков. При этом однозначного влияния исследуемых концентраций токсиканта на величины плодовитости дафний не наблюдалось: в ряде опытов имела место стимуляция размножения, в других случаях те же концентрации хрома вызывали его угнетение (0,1 мг/л).

На протяжении года наблюдались периоды повышенной (июль-август, декабрь,

март-апрель) и повышенной (февраль) плодовитости. Наиболее выраженный максимум размножения приходился на конец лета (см. рисунок). Величины плодовитости в периоды подъема и спада различались более чем в 3 раза.

Во всех сериях экспериментов были максимально стабилизированы такие факторы среды как температурный и световой режим, обеспеченность пищей, отсутствие перенаселения. Переменными оставались сезон и такие обычно не учитываемые факторы как изменение атмосферного давления, влажность и др. По нашему мнению, небольшие изменения в качестве используемой воды для опытов не могли вызвать столь резкие колебания в величинах плодовитости рачков и изменения их токсикорезистентности. Скорее всего отмечаемые колебания контролируемых биологических параметров отражают заложенные в генотипе дафний сезонные изменения, происходящие в природных водоемах.

Наблюдения за динамикой численности пресноводного зоопланктона отражены в многочисленных статьях и монографиях. Независимо от химического состава пресных вод и их географического положения в развитии зоопланктона наблюдают сезонный ход изменения численности. В процессе регуляции численности играют роль как абиотические, так и биотические факторы, а также внутренние факторы развития самой популяции и их совместное взаимодействие. Подчеркивается, что не существует какого-либо одного лимитирующего фактора, а все влияющие факторы образуют вместе неразрывный регулирующий комплекс. Согласно концепции "распределения риска", колебания плотности в природных популяциях более или менее стабилизированы благодаря распределению во времени и в пространстве риска вымирания особей от различных неблагоприятных факторов (Гиляров, 1987).

Исследовательских работ по установлению сезонной токсикорезистентности тест-объектов в лабораторных условиях немного. Отметим работу, проведенную в МГУ, по изучению динамики роста и изменению размеров клеток *Scenedesmus quadricauda* (Tigr.) Gréb. при действии бихромата калия в разные сезоны (Артюхова и др., 1996). В данном эксперименте использовали для культивирования водорослей только искусственные среды и, следовательно, влияние фактора среды на результаты опытов исключается. Устойчивость водорослей к бихромату снижалась в зимний период (февраль) и повышалась в осеннее время (октябрь). Влияние сезона на результаты токсикологических опытов обсуждается в работе Каугилла (Cowgill, 1988).

Сходный характер изменений биологических показателей у двух линий *Daphnia magna* при воздействии бихромата калия свидетельствует также о наличии эндогенного фактора регуляции токсикорезистентности и плодовитости рачков. Работ по выявлению физиологических реакций *Daphnia magna* разных линий (от постэфиппальных до длительного предшествующего ряда партеногенетических поколений) довольно много проведено в начале века. Установлено, что получение самцов в потомстве дафний при действии ряда абиотических и биотических факторов не зависело от количества предшествующего числа партеногенетических поколений у самок, а определялось только набором действующих факторов (Mortimer, 1936).

Подтверждением эндогенного характера изменения биологических параметров у дафний могут служить работы, проводившиеся на клеточном уровне. Цитогенетические исследования интерфазных соматических клеток дафний выявили различия в составе хроматина ядер, зависящие от пола рачков (Рувинский и др., 1978). Это позволило авторам выдвинуть гипотезу о существовании двух программ онтогенеза, одна из которых функционирует в условиях экологической сбалансированности и контролируется генами "женской программы", другая проявляется под действием факторов экологического стресса (гены "мужской программы") – эти гены находятся в неактивном состоянии на протяжении многих партеногенетических поколений, это время измеряется сотнями, а может быть и тысячами партеногенетических поколений.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют в пользу существования определенных циклических изменений в культуре рачков в течение года, которые отражаются в изменениях плодовитости и токсикорезистентности рачков. Изменения токсикорезистентности для разных линий были сходными и выражались в ее повышении в весенние месяцы. Однако следует отметить, что границы выявленных периодов повышенной и пониженной резистентности культуры несколько сдвигаются в зависимости от года, и для их более точного определения необходимо проведение подобных наблюдений в течение ряда лет.

Происходящие изменения могут оказаться причиной того, что определение допустимых концентраций в разные сезоны приведет к выбору разных величин допустимых концентраций. Так, по показателю выживаемости почти во всех испытаниях (за исключением марта-апреля) достоверные отличия от контроля вызывались концентрациями, меньшими 0,05 мг/л, но большими, чем 0,01 мг/л. Эта величина соответствует существующей эколого-рыбохозяйственной ПДК для шестивалентного хрома (0,02 мг/л). Однако показатели плодовитости более лабильны, и концентрация, вызывающая достоверное отклонение от контроля, меняется более существенно. Максимально допустимыми по этому показателю, в зависимости от времени испытания, могут быть предложены концентрации 0,01, 0,05 и 0,1 мг/л. На основании рассмотренных данных мы считаем наиболее целесообразным проводить определение предельных допустимых уровней содержания токсичных веществ в водной среде в летние и осенние месяцы. Результаты, полученные весной, могут быть слегка завышены в связи с повышенной токсикорезистентностью культуры в этот период.

Заключение

Функциональное состояние рачков *Daphnia magna* в культуре неодинаково в различные периоды года, что отражается в изменениях плодовитости, а также резистентности к токсическим воздействиям на примере бихромата калия.

Величины плодовитости дафний значительно менялись в течение года: в контроле они колебались от $(39,1 \pm 7,7)$ до $(137,5 \pm 9,6)$ особей за четыре вымета в пересчете на одну самку.

Наблюдения в течение полутора лет выявили периоды пониженной (февраль) и повышенной (март – май) устойчивости культуры *Daphnia magna* к токсическому действию бихромата калия в стабильных лабораторных условиях.

Аналогичные изменения токсикорезистентности и плодовитости у двух линий рачков с разным сроком культивирования в лаборатории свидетельствуют в пользу того, что их причиной могут служить общие сезонные изменения, происходящие в популяции рачков.

При экспериментальном определении допустимых уровней загрязнения рекомендуется учитывать существование периодов пониженной и повышенной токсикорезистентности организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артюхова В.И., Дмитриева А.Г., Филенко О.Ф., Чжао Ицзюнь. Влияние бихромата калия на динамику роста культуры и размеры клеток *Scenedesmus quadricauda* (Tigr.) Breb. в различные сезоны // Альгология. 1996. Т. 6. № 1.
- Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М., 1987.
- Исакова Е.Ф. Сезонные изменения фактической плодовитости *Daphnia magna* Straus в лабораторной культуре // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. Вып. 4.
- Исакова Е.Ф., Колосова Л.В. Проведение испытаний на дафниях // Методы биотестирования качества водной среды. М., 1989.

- Международный стандарт. Качество воды. Определение угнетения подвижности *Daphnia magna* Straus (Cladocera, Crustacea). Пер № ИСО 6341-82. 1987.*
- Методическое руководство по биотестированию воды. РД 118-02-90. М., 1991.*
- Рокницкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1973.*
- Рушницкий А.О., Целлариус С.Ф., Целлариус Ю.Г. Половые различия интерфазных ядер соматических клеток *Daphnia pulex* (DE GEER) // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4.*
- Brkovic-Popovic Ivanka. Neki aspekti sezonskih varijacija kod *Daphnia magna* Straus // Godisn. Biol. inst. Univ. Sarajevo. 1983. № 36.*
- Cowgill U.M. Factors affecting the sensitivity of zooplankton and the reproducibility of toxicity test results // Aquat. Toxicol. 1988. V. 11. № 3-4.*
- Mortimer C.H. Experimentelle und cytologische Untersuchungen uber den Generations wechsel der Cladoceren // Zool. Jahrb. Abt. fur Allg. Zool. und Physiol. Tiere. 1936. Bd 56.*

Методы исследований

УДК [574.64+597+592] (08)

ЭКСПРЕСС-МЕТОД ИНТЕГРАЛЬНОЙ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВА СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ ЧАСТЬ I. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ОСНОВЫ

© 1998 г. Г.А. Виноградов, Е.В. Колотилова

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

На основе теоретических и экспериментальных исследований разработан экспресс-метод оценки качества воды (рН-тест). Метод связан с определением динамики продукционно-деструкционных процессов в темноте и на свету в сообществах перифитона, субстратом для которых служат стеклянные электроды, используемые для измерения рН. Информация об интенсивности окислительно-восстановительных процессов в сообществе перифитона оценивается по величине изменения рН на свету и в темноте при экспозиции 15–30 мин. рН-тест может использоваться как для решения фундаментальных задач, связанных с выяснением механизмов устойчивости сообществ, закономерностей сукцессионных процессов и гомеостатических реакций перифитона при изменении параметров внешней среды, так и для практических целей – биотестирования токсичности различных химических соединений и сточных вод.

Ключевые слова: перифитон, биотестирование, продукция, деструкция, экосистема.

As the result of theoretical and experimental studies the express-method has been developed for determination of water quality (pH-test). This method is based on the production and destruction processes in the periphyton communities on the pH-electrodes. The suitable indices for such determinations are pH-values of these electrodes after 15–30 minutes exposure in the light and dark. pH-test may be used for a decision of the questions associated with mechanisms of communities stability, regularity of the succession processes and of the periphyton homeostatic responses under the environmental changes, as well as for biotesting the chemicals and sewages toxicity.

Key words: periphyton, biotesting, production, destruction, ecosystem.

Введение

Водные биоценозы отвечают на изменение качества окружающей среды множеством реакций, протекающих на различных уровнях - от организменного до биоценотического. Попадание в водоем загрязняющих веществ, помимо токсического действия, оказывает на гидробионтов множественные не прямые эффекты, опосредованные внутри- и межвидовыми отношениями. Такие эффекты невозможно обнаружить, применяя только традиционные методы биотестирования. В связи с этим для целей биотестирования и биомониторинга все шире используются сообщества организмов и модельные экосистемы, содержащие многие экологические компоненты (Зилов, Стом, 1990; Вербицкий и др., 1992; Виноградов и др., 1996).

Исследования, выполненные в последние годы, показали перспективность использования для этих целей сообществ перифитона. Данные, полученные с применением искусственных субстратов, характеризуются большой стабильностью, реакция перифитонных сообществ на действие токсикантов качественно и количественно отражает ответы крупномасштабных систем (Золотарев, 1991; Жуков, Золотарев, 1992; Метелева, 1992).

Использование существующих методов, основанных на оценке структурных показателей перифитонных сообществ для практики биотестирования и биомониторинга,

чрезвычайно ограничено по ряду причин. Во-первых, для анализа видового разнообразия, численности, содержания хлорофилла "а" и т.д. сообществ организмов-обитателей требуются высококвалифицированные специалисты весьма редкой специальности. Во-вторых, такой методический подход обладает низкой экспрессивностью. Как правило, обработка данных чрезвычайно трудоемка и требует много времени. Кроме того, существующие методы не позволяют выражать результаты исследований в количественной форме без применения дорогостоящего оборудования и не дают возможности автоматизировать процесс получения информации.

Использование функциональных характеристик перифитона для оценки качества среды обитания может создать предпосылки для разработки новых методов биотестирования и биомониторинга.

Цель настоящей работы – разработка метода интегральной экспресс-оценки качества природных и сточных вод на основе анализа функциональных показателей перифитонных сообществ. При этом предполагается, что метод может применяться как в лабораторных исследованиях для целей биотестирования, так и в полевых условиях для проведения работ по биомониторингу.

Основные теоретические и экспериментальные предпосылки. Рассматривая структурно-функциональные особенности организации перифитонного сообщества, можно отметить следующие моменты: 1 – сообщества перифитона состоят из отдельных групп популяций – бактерий, водорослей, простейших и других организмов, которые связаны биоценотическими связями; 2 – сообщества перифитона находятся в тесной связи с абиотическими и биотическими факторами; 3 – развиваясь во взаимосвязи и подвергаясь действию абиотических и биотических факторов, сообщества перифитона сами изменяют окружающую среду (фотосинтез, накопление органики, минерализация, трансформация растворенного органического вещества); 4 – присутствуют разные трофические уровни экосистемы – звенья продуцентов (водоросли), консументов (простейшие, коловратки, ракообразные) и редуцентов (бактерии); 5 – наличие циклических изменений элементов перифитона; 6 – наблюдаются черты изменчивости – выпадение и возникновение новых связей между элементами системы; 7 – присутствуют минеральные компоненты, к которым относятся абиотические факторы.

Перечисленные признаки в соответствии с положениями о структуре и организации биосистем позволяют отнести сообщество перифитона к своеобразной экологической системе – микроэкосистеме.

Модельные сообщества включают в себя довольно большое число взаимодействующих уровней, образующих в пределах субстрата особую живую систему со своим составом, структурой, развитием и взаимоотношениями с окружающей средой. Адсорбция веществ из окружающей среды, процессы колонизации и сукцессии, биотические связи в сообществе перифитона отражают состояние экосистемы в целом. Видовое богатство и скорость течения экологических процессов, обусловленные высоким темпом смены поколений низших организмов, напряженность межвидового взаимодействия – все это позволяет производить раннюю диагностику изменений в экосистеме (Золотарев, 1988).

Было отмечено, что изменение рН среды за определенное время в культурах водорослей может служить для оценки их физиологического состояния (Хоботьев, Король, 1971). На основе определения фотосинтетических реакций зеленых водорослей разработаны биодатчики для контроля за токсичностью воды (Pandard, Vasseur, 1992).

Поглощая в ходе фотосинтеза свободную углекислоту и ассимилируя углекислый газ, водоросли повышают рН среды. Во время интенсивного фотосинтеза рН может повышаться до 10 и более вследствие полного истощения CO_2 и подщелачивания карбонатами.

Наряду с фотосинтезом, у водорослей на свету происходит фотодыхание. Этот процесс освобождает клетки водорослей от избыточной энергии при сильном освещении и от лишнего органического вещества. Увеличение скорости фотосинтеза сопровождается активацией ферментов фотодыхания.

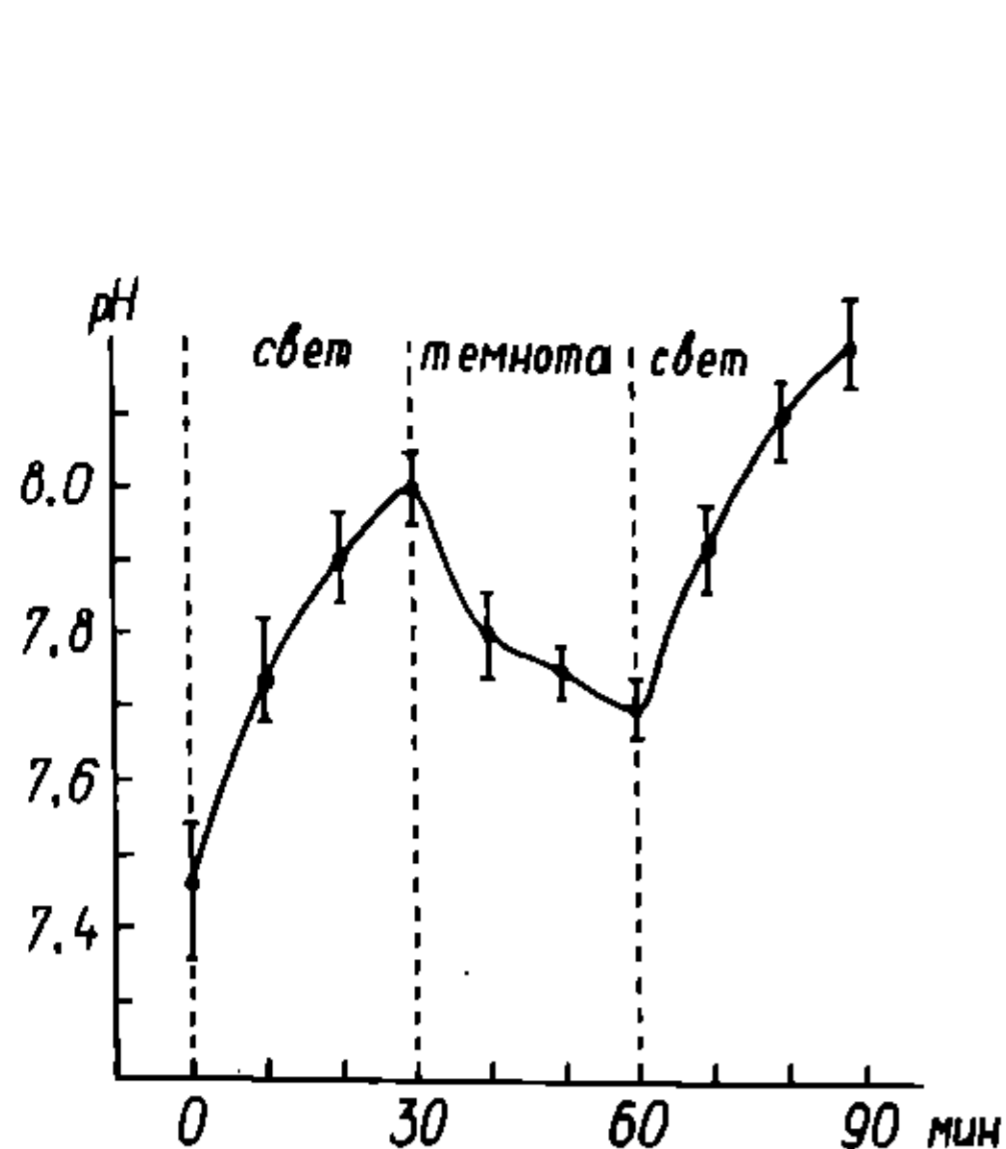


Рис. 1

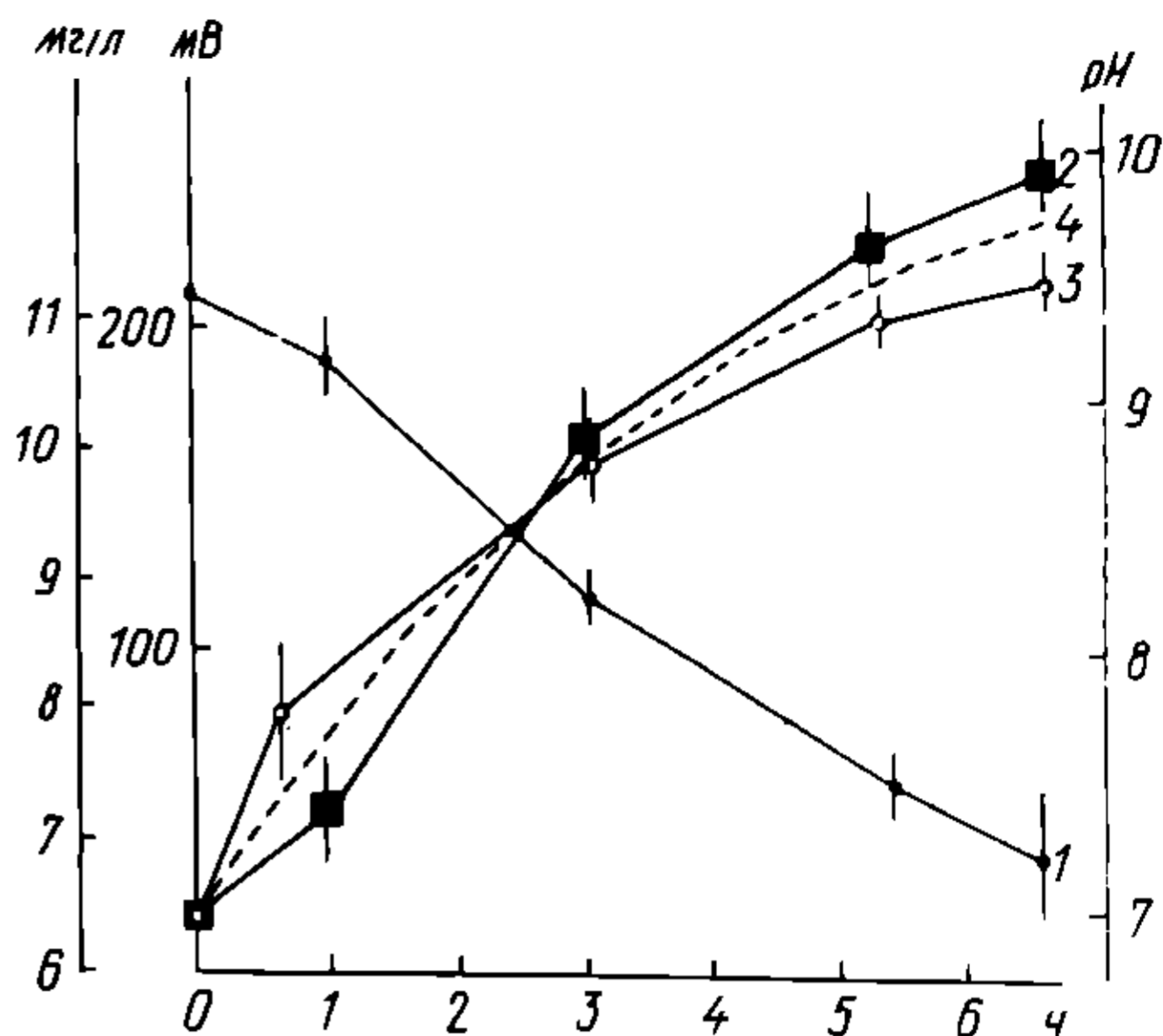


Рис. 2

Рис. 1. Взаимозависимость величин pH, Eh (мВ) и содержания кислорода (мг/л) в микрокосмах. 1 — Eh, 2 — pH, 3 — O₂, 4 — среднее для pH и O₂. По оси абсцисс — экспозиция, ч.

Рис. 2. Изменение величины pH в микроперифитоне стеклянных электродов на свету и в темноте.

Бактерии, в отличие от водорослей, восстанавливают углекислый газ без выделения кислорода (явление фоторедукции). Цианобактерии в зависимости от условий кислородного режима могут выступать как фотосинтетики или фоторедукторы. Простейшие и другие животные и на свету, и в темноте поглощают кислород и выделяют углекислый газ. Водоросли в темноте осуществляют темновое митохондриальное дыхание, продуктом которого также является CO₂. Именно эти процессы жизнедеятельности перифитонного сообщества главным образом обуславливают ход изменений pH в окружающей среде. Изменение pH и контроль за изменением pH в ходе опыта может дать сведения о физиологическом состоянии сообщества. Так как по мере развития биосистемы изменяется окружающая среда, происходит и сдвиг pH. измеряя который, можно оценивать жизнедеятельность исследуемых систем.

Экспериментальное изучение динамики изменений pH, концентрации растворенного кислорода (pO₂), значения окислительно-восстановительного потенциала Eh в микрокосмах в зависимости от режима освещения показало, что величины этих показателей взаимосвязаны. При этом концентрация кислорода и значение водородного показателя находятся в линейной зависимости в области нормальных (оптимальных) значений этих факторов. А окислительно-восстановительный потенциал связан обратно пропорциональной зависимостью с результирующей pH и [O₂] в микрокосмах (рис. 1). Собственные и литературные данные свидетельствуют, что динамика изменения величины pH количественно характеризует интенсивность протекания продукционно-деструкционных процессов в микроэкосистемах. Поэтому, регистрируя величину pH через определенные промежутки времени в темноте и на свету, можно судить об особенностях продукции и деструкции органического вещества при воздействии абиотических и биотических факторов.

Микроперифитонные сообщества, особенно на начальных этапах сукцессии, образуют на поверхности субстратов тончайшую пленку.

Возникает вопрос — как измерить колебания pH в воде, происходящие в результате жизнедеятельности микроперифитона, поскольку колебания pH в окружающей субстрат среде в этом случае настолько малы, что не позволяют получить достоверные результаты.

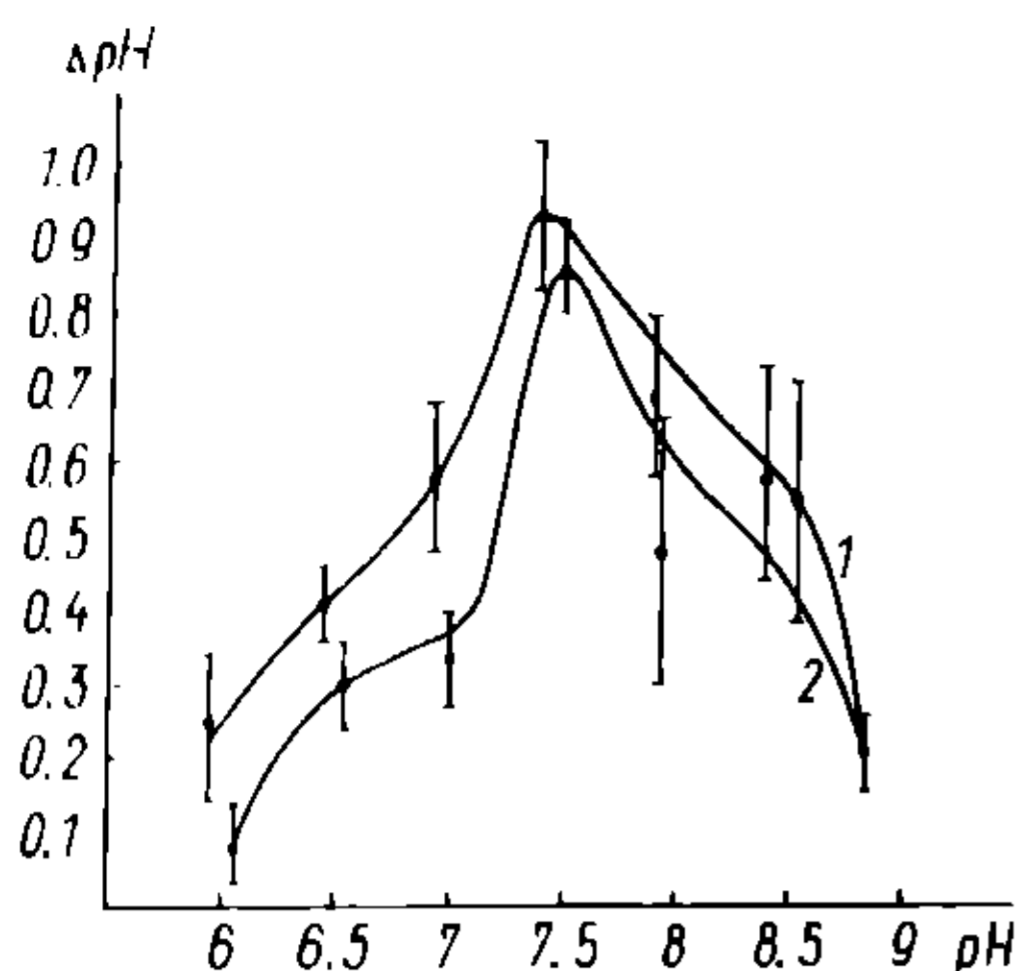


Рис. 3

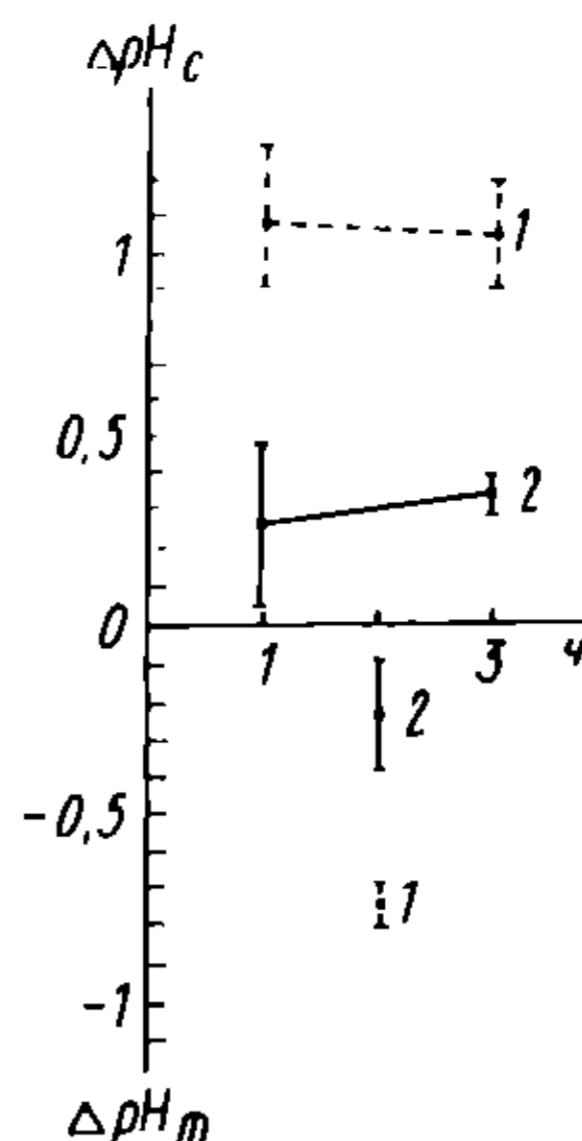


Рис. 4

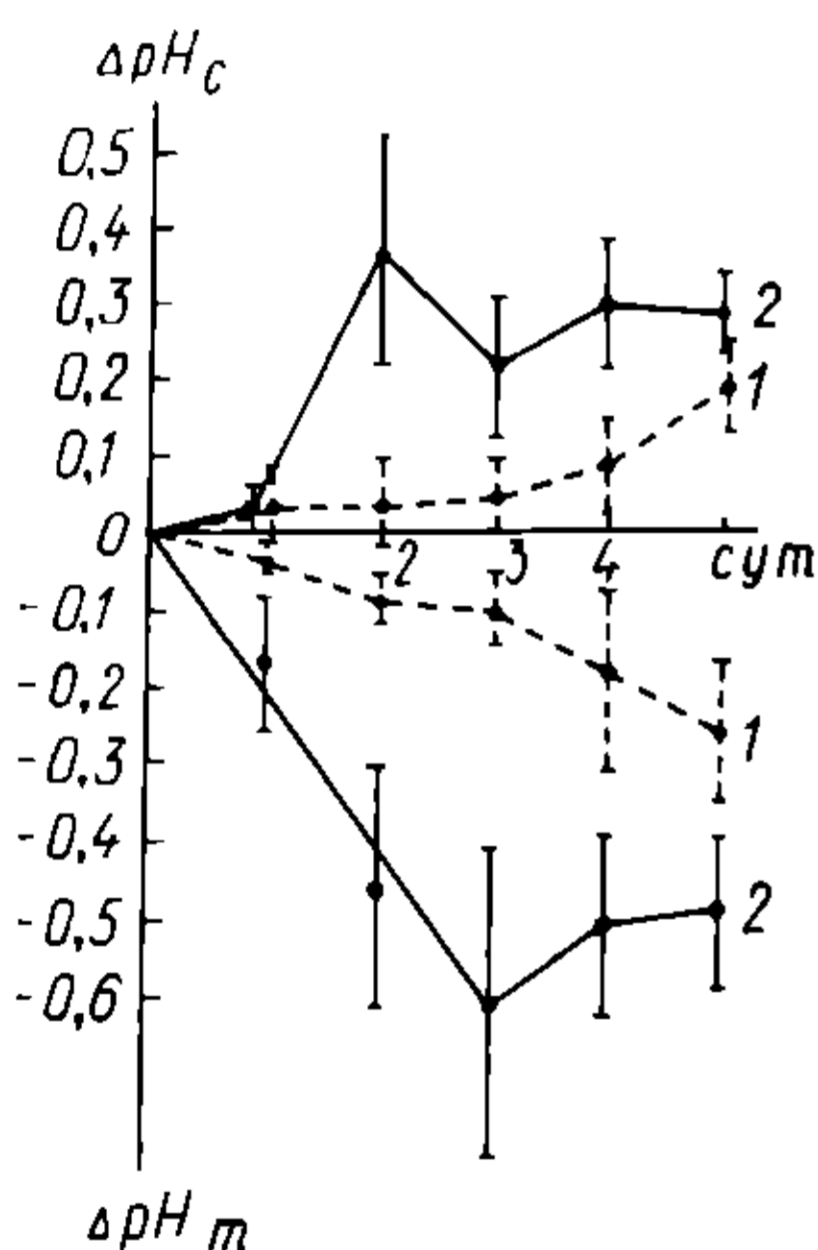


Рис. 5

Рис. 3. Реакция микроперифитона на изменение рН на свету (1) и в темноте (2).

По оси ординат – величина изменения рН (ΔpH) от исходного значения, по оси абсцисс – значения рН воды.

Рис. 4. Реакция микроперифитона на разведенные в 5 раз стоки металлургического комбината г. Череповца.

1 – контроль, 2 – опыт. По оси ординат – изменение величин рН от исходных значений на свету (ΔpH_c) и в темноте (ΔpH_m).

Рис. 5. Влияние хлорперифоса (0,8 мкг/л) на процесс формирования сообщества микроперифитона.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

Недавно был предложен способ определения величин рН, которые характеризуют функциональное состояние, интенсивность окислительно-восстановительных процессов, происходящих непосредственно в микроперифитонных сообществах (Виноградов, 1997). Суть этого метода заключается в том, что в качестве субстрата обрастания используются стандартные стеклянные электроды для измерения рН. Поэтому информация о кислотно-щелочных свойствах в микроперифитонном сообществе, формирующемся или уже сформировавшемся на ионоселективном стекле измерительного электрода, фактически с минимальным искажением регистрируется измерительной аппаратурой.

Проведенные нами исследования показали, что электроды, заселенные организмами-обрастателями, фактически являются биодатчиками. На свету происходит увеличение рН, в темноте – снижение. Причем такие биодатчики работают фактически в безынерционном режиме. Сразу после включения или выключения света отмечаются соответствующие изменения значений рН (рис. 2). Особенно интенсивно окислительно-восстановительные процессы протекают в первые 10–15 мин после смены режима освещения. Затем скорость изменения величин рН постепенно снижается. Экспериментирование с электродами, заселенными микроперифитонными

сообществами, позволило выявить, что продолжительность освещения или затемнения, оптимальная для стандартной и экспрессной оценки функционального состояния микроэкосистемы, составляет 30–40 мин. В дальнейших исследованиях и разработке метода биотестирования экспозиция равнялась 30 мин.

Многочисленные опыты показали, что величина световой и темновой реакции во многом зависит от pH тестируемой воды. Наиболее значительные реакции перифитона на освещение и затемнение наблюдаются при величине pH тестируемой воды, составляющей $\pm 0,5$ ед. pH от среднего значения pH в аквариуме-микрокосме. Обычно оптимальная зона находится в слабощелочной среде с pH 7,0–8,5 (рис. 3).

Как известно, величина изменения pH воды при закислении или подщелачивании во многом определяется буферными свойствами воды. Поэтому чрезвычайно важно знать, каким образом реагирует предлагаемый экспресс-метод на изменение минерализации воды. С этой целью было проведено исследование, в котором изучалась стандартная реакция перифитонного сообщества, находящегося в климаксном состоянии, на освещение и затемнение при различной минерализации воды. В опытах использовалась вода из Рыбинского водохранилища следующего ионного состава: Na – 10,6; K – 1,6; Mg – 26; Ca – 62; HCO_3 – 140 мг/л. Для уменьшения минерализации и соответственно буферной емкости воды исходную воду разводили дистиллятом в 2, 4 и 8 раз. Результаты этого эксперимента свидетельствуют об отсутствии взаимосвязи между степенью минерализации воды и экспресс-ответом перифитонного сообщества. Это свойство особенно ценно при полевых исследованиях, поскольку не возникает необходимости делать соответствующие поправки на минерализацию воды.

Эти работы позволяют заключить, что разность потенциалов, регистрируемая на электродах, отражает специфические условия, существующие в микроэкосистеме. Причем эти условия обладают относительной независимостью и существенно отличаются от соответствующих параметров в окружающей среде. Полученные данные дают все основания для использования сообществ перифитона, заселивших стеклянные электроды, в качестве биодатчиков, дающих экспрессную и точную информацию о функциональном состоянии экосистем в зависимости от воздействия тех или иных факторов. Поскольку метод основан на определении кислотно-щелочных свойств микроперифитонного сообщества, то для краткости этот способ в дальнейшем будет называться pH-тестом.

В зависимости от целей работы и условий исследования оценка функционального состояния перифитона может осуществляться двумя способами.

1. 1). Необходимые сведения получают с помощью электродов, на которых находятся сформировавшиеся в стандартных (контрольных) условиях перифитонные сообщества. Для этого часть электродов, обросших в контрольном водоеме или в контрольном аквариуме-микрокосме, помещают в ячейки с исходной, контрольной водой, другую часть – с анализируемой. По разнице изменения pH на свету и в темноте определяют интенсивность протекания продукционно-деструкционных процессов в контрольной и тестируемой средах. Электроды считаются готовыми к работе, т.е. достаточно заселенными перифитоном, если величина изменения pH на свету или в темноте за 30 мин составляет около 0,5 единиц. В качестве примера тестирования по первому способу можно привести результаты изучения токсичности воды в черте г. Череповца, полученные в полевых условиях (рис. 4). Тестирование проводилось с помощью электродов, перифитонные сообщества на которых сформировались в аквариуме-микрокосме объемом 10 л. Полученные данные свидетельствуют о высокой токсичности стоков Череповецкого металлургического комбината для гидробионтов, поскольку при пятикратном разведении в этой воде угнетается как фотосинтез (световая фаза), так и дыхание перифитона (темновая фаза).

2). Определяется динамика формирования перифитонных сообществ при различных экологических условиях, уровнях загрязнения воды. При этом способе биотестирования одни электроды помещают в контрольный водоем, аквариум-микрокосм, а другие – в испытуемый водоем, аквариум-микрокосм с тестируемой водой. Через 1, 2,

3 и т.д. суток по величине изменения рН в темновых условиях определяется процесс сукцессии сообщества перифитона в контрольной и анализируемой средах.

2. Вторым способом биотестирования применялся для определения воздействия быстросоразлагающегося фосфорорганического пестицида хлорпирифоса (ХПФ) на сукцессию перифитона. Вода вместе с биотой, изъятая из водоема, была разделена на два аквариума, находящихся в идентичных световых и температурных условиях. Затем в аквариумы были помещены чистые электроды, и в один из аквариумов был однократно добавлен ХПФ до концентрации в воде 0,8 мкг/л. Оказалось, что ХПФ в значительной мере влияет на динамику формирования перифитонного сообщества (рис. 5). Анализ результатов показывает, что внесение ХПФ стимулирует развитие автотрофных организмов. По-видимому, в этой среде первоначально создаются благоприятные условия для развития водорослей за счет угнетения жизнедеятельности гетеротрофных организмов, поедающих водоросли. Затем в связи с уменьшением содержания ХПФ в воде происходит развитие гетеротрофных организмов, ограничивающих развитие на субстрате. Соотношение продукционно-деструкционных процессов на электродах в обоих аквариумах постепенно выравнивается.

В наших экспериментах для обрастания электродов использовались аквариумы-микрокосмы объемом от 10 до 400 л. Воду вместе с биотой брали из близлежащих водоемов и заполняли аквариумы-микрокосмы, которые в течение 12 ч в сутки освещались люминесцентными лампами с освещенностью в поверхностном слое воды около 3 000 лк и температурой $(22 \pm 1)^\circ\text{C}$. Для насыщения кислородом и перемешивания воды в аквариумы подавался воздух. Через 12–14 сут после заселения микрокосмов в них помещали стеклянные электроды и предметные стекла. Перифитонные сообщества, сформировавшиеся на предметных стеклах, служили для наблюдения за численностью и видовым составом организмов – обрастателей. Наш опыт работы показал, что заселенный осенью аквариум-микрокосм служит надежным источником для формирования тест-систем перифитонных сообществ с высоким видовым разнообразием в течение всего холодного периода года, с октября по май.

Результаты измерений подвергают статистической обработке и выражают в изменении величин рН на свету ($\Delta\text{pH}_\text{с}$) и в темноте ($\Delta\text{pH}_\text{т}$), либо в разности этих показателей ($\Delta\text{pH}_\text{с-т}$), в абсолютных значениях или в процентах от контроля.

Заключение

На основе теоретических и экспериментальных исследований разработан экспресс-метод оценки качества воды (рН-тест). Метод основан на определении динамики продукционно-деструкционных процессов в темноте и на свету в сообществах перифитона, субстратом для которых служат стеклянные электроды. Информация об интенсивности окислительно-восстановительных процессов в сообществе перифитона оценивается по величине изменения рН на свету и в темноте при экспозиции 15–30 мин. рН-тест может использоваться как для решения фундаментальных задач, связанных с выяснением механизмов устойчивости сообществ, закономерностей сукцессионных процессов и гомеостатических реакций перифитона при изменении параметров внешней среды, так и для практических целей – биотестирования токсичности различных химических соединений и сточных вод.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вербицкий В.Б., Клерман А.К., Клайн Н.П. Эксперимент в проточных мезокосмах. Методика и схема опытов // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 91.
(Виноградов Г.А., Стей Ф., Уморин П.П. и др.) Vinogradov G.A., Stay F., Umorin P.P. et al. The effect of heavy metals and chlorpyrifos, separately and in combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of Aquatic Toxicology, Biotesting and Water Quality Management. EPA/600/R-96/090. 1996.

- Виноградов Г.А. Экспресс-метод оценки качества среды обитания гидробионтов. А.С. 2074391. (Россия). Заявл. 01.02.93, № 93005427; Оpubл. 27.02.97 // Открытия, изобретения. 1997. № 6.
- Жуков Б.Ф., Золотарев В.А. Жгутиконосцы перифитона в экспериментальных экосистемах // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 91.
- Зилов Е.А., Стом Д.И. Модельный эксперимент в водной токсикологии // Гидробиология. 1990. Т. 26.
- Золотарев В.А. Бесцветные жгутиконосцы перифитона внутренних водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988.
- Золотарев В.А. Закономерности влияния токсикантов на низшие звенья трофической сети // Вторая Всес. конф. по рыбохозяйственной токсикологии. СПб., 1991.
- Метелева Н.Ю. Содержание хлорофилла "а" в перифитоне в проточных мезокосмах и в эксперименте с рыбами // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 91.
- Хоботьев В.Г., Король В.М. Изменение активности реакции среды как показатель состояния водорослей при токсическом действии на них химических веществ // Методы биологических исследований по водной токсикологии. М., 1971.
- Pandard P., Vasseur P. Biocapteurs pour le controle de la toxicite des eaux: application des bioelectrodes algales // Rev. sci. eau. 1992. V. 5. № 3.

УДК 574. 63

ОПЫТ БИОИНДИКАЦИИ ЗАГРЯЗНЕНИЯ ПРЕСНЫХ ВОД ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ГИСТОПАТОЛОГИЧЕСКОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ ПЕЧЕНИ МОЛЛЮСКОВ

© 1998 г. А.В. Макрушин

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

Обследована печень *Unio pictorum* (L.), *U. tumidus* Philips. и *Anodonta* sp. из Уводьского, Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Особи с патологически измененной печенью наиболее часто встречались в устьях загрязненных рек Ягорбы, Согожи (Рыбинское водохранилище) и Которосли (Горьковское водохранилище).

Ключевые слова: загрязнение вод, токсикоз, моллюски.

The digestive gland has been studied in three species of the genera *Unio* and *Anadonta* from the Uvod', Ivankovo, Uglich, Rybinsk and Gorky reservoirs. The individuals with pathological changes in the organ were most frequently met in the mouths of the polluted rivers Yagorba, Sogozha (Rybinsk reservoir) and Kotorosl (Gorky reservoir).

Key words: water pollution, toxicosis, mollusc.

Введение

Для оценки степени загрязнения морей и эстуариев проводится гистопатологическое изучение мидий и устриц. Состояние этих долгоживущих моллюсков может служить интегральным показателем качества воды на местах их сбора за продолжительный отрезок времени (Bayne, 1988; Mix, 1986, 1988; Exteberria et al., 1995). Пресноводные моллюски из родов *Unio* и *Anodonta* (Unionidae, Bivalvia) имеют с мидиями и устрицами общие черты биологии. Они также оседлы и также характеризуются длительным, до 10 лет, жизненным циклом (Wesenberg-Lund, 1939). Это дает основание предполагать, что результаты их обследования могут характеризовать качество воды не только во время их сбора, но и за предыдущие годы. Целью работы было выяснить – возможно ли использовать состояние печени перловиц и беззубок для оценки степени загрязнения водохранилищ.

Материал и методика

Работы проводились на Уводьском водохранилище (у г. Иваново, одна станция) и на волжских водохранилищах – Иваньковском (шесть станций), Угличском (две станции), Рыбинском (14 станций) и Горьковском (три станции). Моллюсков собирали драгой с лодки в мае – сентябре 1990–1992, 1995 и 1996 гг. Места сборов располагались как у источников загрязнения, так и на удалении от них. Гистологические препараты приготавливали по обычной методике и окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну (Роскин, Левинсон, 1957). Изучены 268 экз. *Unio pictorum* (L.), 407 экз.

U. tumidus Philips. и 250 экз. *Anodonta* sp. Обследовали в основном крупных моллюсков, так как было замечено, что у особей, длина раковины которых была меньше 4 см, патологические изменения печени редки.

Результаты и их обсуждение

Печень у перловиц и беззубок представлена скоплением слепо оканчивающихся пищеварительных трубочек, соединенных системой протоков с желудком и выстланных однослойным эпителием. Пространства между трубочками заполнены соединительной тканью (Пунин, 1991). У перловиц и беззубок не обнаружено различий в строении печени и в ее реакции на загрязнение вод, поэтому результаты их обследования будут рассматриваться вместе.

Особи с нормальным состоянием печени (рис. 1, А, 2, А, Б) обычно составляли одну или две трети улова. На всех станциях у части или у всех собранных моллюсков печень была патологически изменена. Наблюдались следующие отклонения от нормы: атрофия пищеварительных трубочек (рис. 1, В, Д, 2, Г), воспаление, в результате которого происходит инфильтрация гемоцитами соединительной ткани (рис. 1, Г, Д, 2, Д), дистрофия эпителия пищеварительных трубочек, для которой характерна вакуолизация цитоплазмы клеток (рис. 1, Б, 2, В). Особи с патологически измененной печенью наиболее часто встречались в устьях сильно загрязненных рек Ягорбы, Согожи (Рыбинское водохранилище) и Которосли (Горьковское водохранилище).

Устье р. Ягорбы находится в черте г. Череповца. Здесь у всех 18 обследованных особей (сентябрь 1991 г.) обнаружена атрофия пищеварительных трубочек, сопровождающаяся воспалением печени, а у одной из них – дистрофией эпителия трубочек. В устье р. Согожи в черте г. Пошехонья (июнь 1992 г.) патология печени обнаружена у 110 из 130 собранных экземпляров. В подавляющем большинстве случаев наблюдалась атрофия пищеварительных трубочек, часто сопровождающаяся дистрофией их эпителия. В устье р. Которосли в черте г. Ярославля у 67 из 86 обследованных моллюсков (июнь и сентябрь 1996 г.) печень была воспалена, а у двух – атрофирована.

Течение в устьях этих трех рек медленное. Остальные станции, на которых проводились сборы, в том числе находящиеся в черте городов Твери, Рыбинска и Череповца, расположены на участках либо с быстрым течением, либо являющихся частью больших водных пространств, где из-за разбавления стоков таких загрязненных зон, как в устьях рек Ягорбы, Согожи и Которосли, не возникало. Видимо, поэтому моллюски с атрофированной и (или) воспаленной печенью встречались здесь значительно реже, и патологическая картина этого органа у них была выражена слабее. Однако на многих из этих станций, в том числе удаленных от источников загрязнения, у значительной части перловиц и беззубок была зарегистрирована дистрофия эпителия пищеварительных трубочек. Особенно часто ее можно было наблюдать у экземпляров, собранных в Ивановском и в Угличском водохранилищах, а также в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Особи с дисфункцией печени реже всего встречались в устье р. Себлы (Рыбинское водохранилище, июнь 1992 г.), наименее загрязненном из всех обследованных участков. Из 80 собранных здесь моллюсков лишь у трех в структуре печени были выявлены отклонения от нормы (дистрофия эпителия пищеварительных трубочек).

Из изложенного видно, что патология печени у моллюсков, собранных на сильно загрязненных участках, имела более выраженный характер по сравнению с моллюсками из менее загрязненных районов их обитания. Однако материала из чистых вод удалось собрать недостаточно. Это не позволяет с уверенностью говорить, что описанные выше явления – следствие только загрязнения воды. Тем не менее предположение о зависимости состояния печени от загрязненности воды кажется вполне вероятным. О.Ф. Филенко с соавт. (1991), работавшие на этих же водохрани-

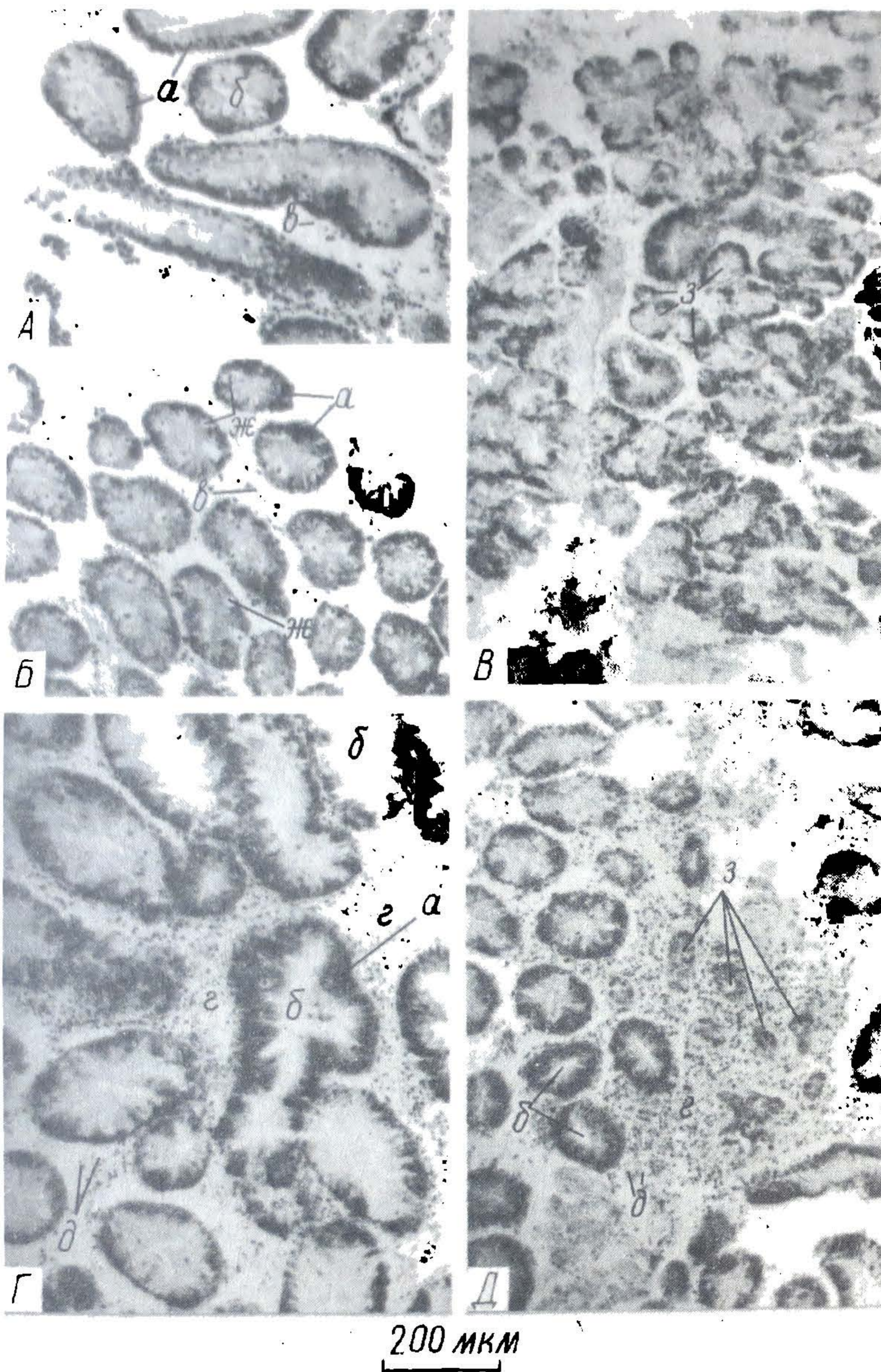


Рис. 1.

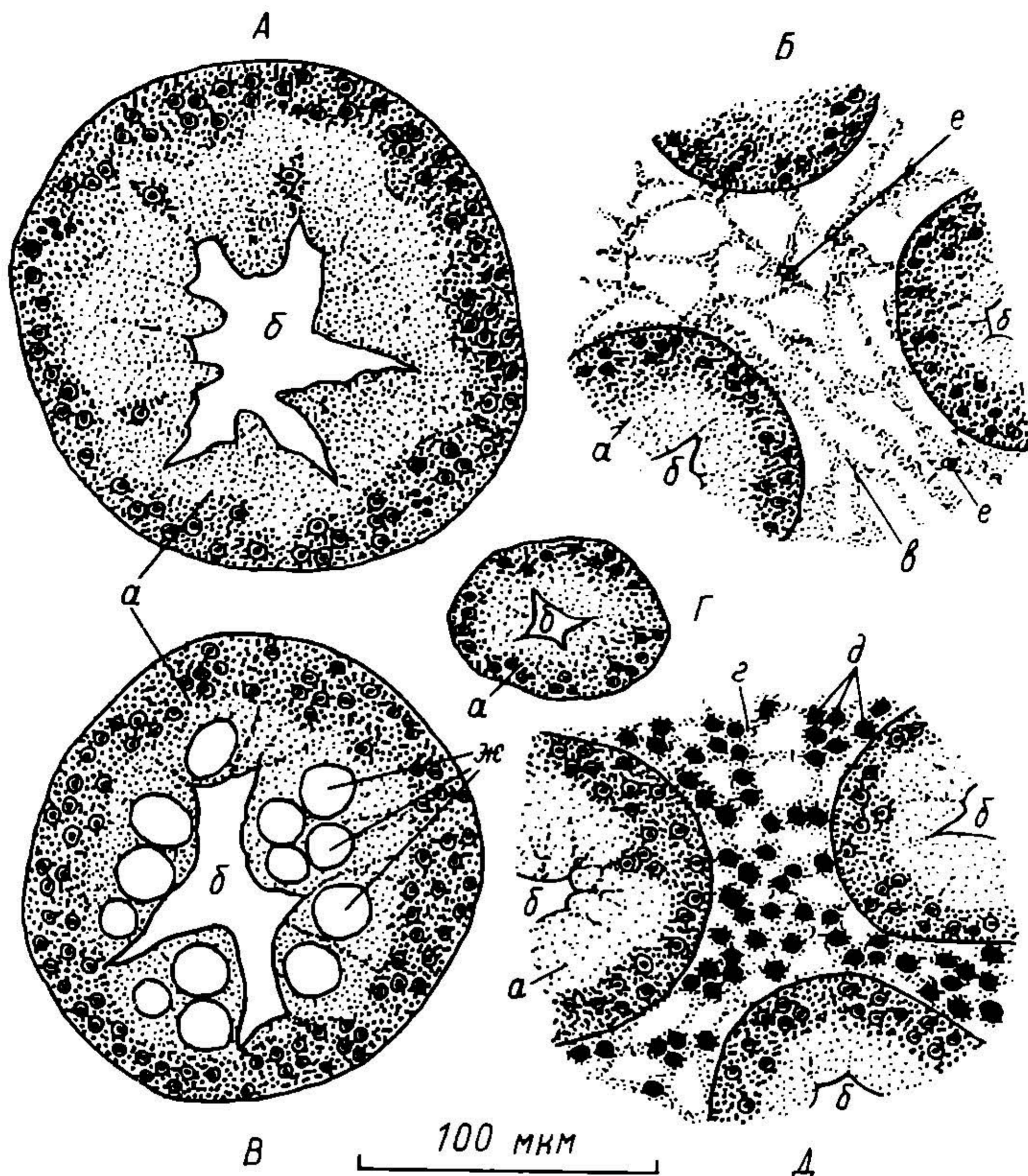


Рис. 2. Схематическое изображение поперечных срезов пищеварительных трубочек печени Unionidae (границы между клетками на препаратах были почти не видны). А, Б – норма. В – дистрофия, Г – атрофия. Д – воспаление; е – ядра клеток соединительной ткани. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

лицах, нашли, что их обитатели пребывают в состоянии хронического токсикоза. Патологические изменения печени – одно из его проявлений. Это позволяет считать данный метод перспективным для оценки качества вод, для чего необходимо дальнейшее накопление результатов подобных исследований.

Рис. 1. Гистоструктура печени Unionidae.

А – норма, *Anodonta* sp. (6 IX 1996, устье р. Скоморошки, Угличское водохранилище). Б – дистрофия эпителия пищеварительных трубочек, *Unio pictorum* (10 VII 1996, устье р. Сутки, Рыбинское водохранилище). В – атрофия пищеварительных трубочек *U. tumidus* (28 VI 1996, устье р. Которосли, Горьковское водохранилище). Г – воспаление, в соединительной ткани локализовано большое число гемоцитов, *U. pictorum* (9 IX 1996, устье р. Которосли). Д – участок склероза и воспаления, видны атрофия пищеварительных трубочек и повышенная концентрация гемоцитов в соединительной ткани, *U. tumidus* (10 VII 1996, устье р. Сутки); а – эпителий пищеварительных трубочек, б – просвет пищеварительных трубочек, в – соединительная ткань в нормальном состоянии, г – соединительная ткань, инфильтрованная гемоцитами, д – гемоциты, ж – вакуоли в цитоплазме клеток эпителия пищеварительных трубочек, з – атрофирующиеся пищеварительные трубочки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пунин М.Ю. Гистологическая организация кишечных эпителиев приапулид, брахиопод, двустворчатых моллюсков и полихет. СПб., 1991.
- Роскин Г.И., Левинсон Л.Б. Микроскопическая техника. М., 1957.
- Филенко О.Ф., Дмитриева А.Е., Исакова Е.Ф. и др. Биотестирование вод Волги // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов: Тр. 4 Поволжской конф. Казань, 1991.
- Bayne B.L. Measuring the biological effects of pollution: the mussel watch approach // Water Sci. and Technol. 1989. V. 21. № 10. Pt. 4.
- Exteberria M., Cajaraville M.P., Marigomez I. Changes in digestive cell lysosomal structure in mussel as biomarkers of environmental stress in Urdaibai Estuary (Biscay Coast, Iberian Peninsula) // Mar. Pollut. Bull. 1995. V. 30. № 9.
- Mix M.C. Cancerous diseases in aquatic animals and their association with environmental pollution: a critical literature review // Mar. Environ. Res. 1986. V. 20. № 1, 2.
- Mix M.C. Shellfish diseases in relation to toxic chemicals // Aquatic Toxicol. 1988. V. 11. № 1, 2.
- Wesenberg-Lund C. Biologie der Siisswassertiere. Wirbellose Tiere. Wien, 1939.



ПАМЯТИ ЭСТЕБАНА (СТЕПАНА ДМИТРИЕВИЧА) БОЛТОВСКОГО

4 сентября 1997 г. тихо ушел из жизни после болезни наш отец, Эстебан Болтовской.

У него была трудная юность. Он родился в России в 1912 г., незадолго до революции. Ему пришлось перенести все тяготы сталинского режима, годы эмиграции во время и после Второй мировой войны. Хотя у Эстебана была степень доктора геологических наук, полученная в Ростовском университете, в течение многих лет ему пришлось выполнять неквалифицированную работу, чтобы прокормить семью и в Европе, и в Аргентине, куда он прибыл в 1948 г. Эстебан работал рабочим на ферме, садовником, землекопом, заготавливал торф. В Музее естественной истории, в котором он стал работать с 1950 г., зарплата была очень низкой, и каждый вечер он делал карнавальные маски, чтобы пополнить скудные доходы семьи. Тем не менее, он всегда находил время учить нас читать и писать, а позже приобщал к русской истории, литературе и географии. Хотя это были обязательные занятия, ему удавалось превратить скучную обязанность в игру.

С 1960 г. Эстебан стал работать в созданном Совете по научным исследованиям Аргентины. В Аргентине с 1953 г. он написал 150 статей и 5 книг, посвященных главным образом фораминиферам. Его интересы охватывали многие предметы, включая таксономию, морфологию, экологию, биогеографию, стратиграфию и эволюцию. Он внес серьезный вклад в изучение биоразнообразия, биогеографии, сезонного распределения, численности и экологии современных сообществ бентосных фораминифер вдоль побережья Южной Америки. Изучал течения и водные массы в юго-западной части Атлантического океана, используя планктонных фораминифер в качестве их индикаторов, что дало ему возможность составить детальную схему расположения главных океанических фронтов и биогеографического разнообразия в регионе. Эти работы являются важным вкладом в океанографию юго-запада Атлантики.

Большую часть своего времени Эстебан посвятил изучению кайнозойских скоплений фораминифер батинал различных районов Мирового океана, охваченных проектом глубоководного бурения. Им была проведена реконструкция палеоэкологических местообитаний, опубликовано несколько очень подробных каталогов кайно-

зойских батинальных фораминифер. Наряду с огромным количеством научных трудов, за полвека работы в Музее естественной истории в Буэнос-Айресе он собрал одну из крупнейших в мире коллекций фораминифер, включающую множество новых для науки видов. Эта коллекция является главным источником работы многих микропалеонтологов мира.

Его интересы в области лингвистики также нашли отражение в целом ряде публикаций в научных изданиях. В тяжелые для семьи времена он писал рассказы для русскоязычного журнала. Наиболее живой образ нашего отца возникает при воспоминании его пишущим или читающим за большим письменным столом. Круг его чтения включал литературу, поэзию, историю и политику. Это был человек высокой культуры, знающий пять иностранных языков, автор двух специализированных словарей.

Хотя Эстебан проводил большую часть времени дома, за письменным столом, он очень любил море. До поступления в университет он окончил трехгодичный курс по подготовке офицеров торгового флота и несколько лет плывал по Черному и Средиземному морям. Он оставил службу в торговом флоте после того, как условия в Советском Союзе ухудшились, и Эстебан стал считаться недостаточно "лояльным" для участия в морских рейсах. Всю свою профессиональную жизнь он старался использовать любую возможность для участия в океанографических экспедициях.

Эстебан обычно производил сильное впечатление на каждого, с кем встречался. Он был достаточно строг, но никогда не навязывал своего мнения окружающим. Пример его научной деятельности вдохновил нас выбрать профессию отца. Его поддержка и руководство в начале нашей карьеры были решающими для нас, как и его вечерние занятия с нами русским языком, литературой, историей.

Наш отец был дружелюбным и добродушным человеком, с хорошим чувством юмора. Он был очень работоспособным, всегда готовым протянуть руку помощи тому, кто в ней нуждался. Он твердо верил, что существует одиннадцатая заповедь "Не обижай ближнего своего". И несмотря на горечь утраты, нас утешает сознание того, что все, кто его знал, будут вспоминать о нем с любовью и уважением.

Андрес и Дмитрио Болтовские

Технический редактор *Е.Н.Ларкина*

Сдано в набор 15.12.98	Подписано к печати 11.01.99	Формат бумаги 70 × 100 ¹ / ₁₆
Печать офсетная	Усл.-печ.л. 7,8 Усл.-крит.: 5,0 тыс.	Уч.-изд.л. 11,6 Бум.л. 3,0
	Тираж 625 экз. Зак. 2161	

Адрес редакции: 152742 Борок Ярославской области Некоузского района
Отпечатано в типографии "Наука" 121099 Москва, Шубинский пер., 6