

Biology of Inland Waters

№ 1 1998

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

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

Editors-in-Chief

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

Editorial Board:

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

Adress of Editorial Board:

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

Ершов И.Ю. Структура флоры озер Валдайской возвышенности.....	5
Вехов Н.В. Ракообразные водоемов приморских участков восточного побережья архипелага Новая Земля.....	14
Лазарева В.И. Распределение озерного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации	21
Семенова Т.Н., Пастернак А.Ф., Арашкевич Е.Г. Связь особенностей вертикального распределения и жизненного цикла <i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg) оз. Глубокого	29
Курбатова С.А. Роль моллюска <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество.....	39
Пушкарь В.Я., Конопля Л.А., Аверьянова О.В., Чунин В.Е., Речинский В.В., Шолохов А.М. Оценка биологической продуктивности оз. Старого поймы р. Дон.....	47
Житенева Т.С. Особенности экологии леща <i>Abramis brama</i> L. на этапах и переходных периодах развития в связи с проблемой его роста в Ивановском водохранилище..	55
Тельпуховский А.Н., Карпенко А.И. Популяционная структура байкальского омуля по морфологическим данным.....	62
Ройтман В.А., Соколов С.Г. Тератологические изменения паразитов представителей рода <i>Gyrodactylus</i> (Monogenea) у серебряного караса (<i>Carassius auratus</i> Gibelio).....	67
Желнин Ю.Ю., Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Активность холинэстераз плазмы крови различных видов пресноводных костистых рыб.....	74
Голованова И.Л., Кузьмина В.В. Влияние дихлофоса, нафталина и кадмия на морфофункциональные характеристики кишечника тиляпии <i>Oreochromis mossambicus</i> Peters.....	84
Крылова Е.Г. Особенности прорастания семян сусака зонтичного (<i>Butomus umbellatus</i> L.) в лабораторных условиях.....	88
 <i>Краткие сообщения</i>	
Поповская Г.И., Генкал С.И. К экологии и морфологии байкальской <i>Synedra acus</i> subsp. <i>radians</i> (Kütz.) Skabitsch. (Bacillariophyta).....	92
Кузьмина Я.С. О партеногенезе <i>Corynoneura arctica</i> Kieff. (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae).....	96

CONTENTS

Number 1, 1998

Yershov I.Yu. The structure of flora in lakes of the Valdai Hills.....	5
Vekhov N.V. Crustaceans from seaside waters of the eastern shore of the Novaya Zemlya Archipelago.....	14
Lasareva V.I. Distribution of lake zooplankton according to acidification and humification gradients.....	21
Semenova T.N., Pasternak A.F., Arashkevich Ye.G. Relationship between peculiarities of vertical distribution and life cycle of <i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg) in Lake Glubokoye..	29
Kurbatova S.A. A role of mollusc <i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.) in a body of water and its influence on zooplanktonic community.....	39
Pushkar' V.Ya., Konoplya L.A., Averianova O.V., Chudin V.Ye., Rechinsky V.V., Sholokhov A.M. Assessment of biological productivity in Lake Staroye from the Don river floodplain	47
Zhiteneva T.S. Distinction of ecology of bream <i>Abramis brama</i> L. at stages and transitional periods of development	55
Tel'pukhovskiy A.N., Karpenko A.I. Populational structure of Baikal omul with respect to morphological data	62
Roitman V.A., Sokolov S.G. Teratological changes in representatives of genus <i>Gyrodactylus</i> (Monogenea) from goldfish (<i>Carassius auratus</i> Gibelio).....	67
Zhelmin Yu.Yu., Chuiko G.M., Podgornaya V.A. Cholinesterase activity in blood plasma of different species of freshwater teleosts.....	74
Golovanova I.L., Kuz'mina V.V. Effect of dichlorvos, naphthalene and cadmium on morphofunctional characteristics of intestine of tilapia <i>Oreochromis mossambicus</i> Peters.....	84
Krylova Ye.G. Peculiarity of germination of <i>Butomus umbellatus</i> L. seeds under laboratory conditions.....	88
<i>Brief communications</i>	
Popovskaya G.I., Genkal S.I. To ecology and morphology of Baikal <i>Synedra acus</i> subsp. <i>radians</i> (Kütz.) Skabitsch (Bacillariophyta).....	92
Kuz'mina Ya.S. About parthenogenesis of <i>Corynoneura arctica</i> Kieff. (Diptera: Chironomidae: Orthocladinae).....	96

УДК 581.9 (285.2) (47)

СТРУКТУРА ФЛОРЫ ОЗЕР ВАЛДАЙСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

© 1998 И.Ю. Ершов

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

Проанализирован состав флоры озер Валдайской возвышенности, включающей 181 вид, из них сосудистых споровых – 5, однодольных и двудольных соответственно 85 и 96 видов. Изученная выборка дифференцирована на типологические комплексы: гидрофитон, гигрофитон, псаммомезогигрофитон, пратомезогигрофитон, палюдофитон, дремофитон. Эколого-топологическая дифференциация выражается через систему выделенных 11 парциальных флор. Структура флоры изученных озер отражает основные черты гидрофильного компонента флоры северо-запада Европейской России.

Ключевые слова: флора, типологические комплексы, парциальная флора.

The analysis of flora from in lakes of Valdai Hill was made. It includes 181 species of plants, among which there 5 species of vascular spore plants, 85 – Magnoliopsidae, 96 – Liliopsidae. The studied samples consist of 6 typological complexes – hydrophyton, hygrophyton, psammomesohygrophyton, pratomesohygrophyton, paludophyton, drimophyton 11 partial floras were allotted. The structure of flora in the studied lakes reflects basic characteristics of hydrophylic component of flora in the North-West European Russia.

Key words: flora, typological complexes, partial flora.

Введение

Валдайская возвышенность занимает северо-западную часть Русской, или Восточно-Европейской, равнины. Она представляет собой сильно расчлененный массив с высотами 200–300 м над уровнем моря и служит водоразделом Черноморского, Балтийского и Каспийского бассейнов. Здесь берут начало величайшие реки Русской равнины: Волга, Западная Двина, Днепр. Современные черты рельефа связаны с аккумулятивной деятельностью последнего Валдайского ледника. Особенность района – обилие водоемов: более 300. Озера ледникового и карстового происхождения. Преобладают первые. Крупными являются озера Селигер, Велье, Валдайское, Шлино и др. Много небольших озер площадью до 5 км². По характеру питания большинство из них относится к эвтрофному или с чертами мезотрофии типу. Часть прибрежий озер, особенно северо-западные участки, заболачиваются.

Несмотря на давний интерес ботаников к этой территории, гидрофильный компонент растительного покрова оставался слабо изученным. Немногие работы (Траншель, 1894; Бородин, 1894, 1895, 1896; Гримм, 1901; Иванов, 1901; Петровы В. и В., 1926; Кутова, 1971; Лисицына, 1977; Коротков и др., 1986; Паутова и др., 1987) касаются отдельных озер и не дают представления о характере флоры и растительности. В данной статье анализируется структура гидрофильной флоры. Растительность озер была рассмотрена ранее (Ершов, 1996).

Материал и методы

Материал собран по методике, изложенной В.М. Катанской (1981) и в руководстве "Полевая геоботаника" (1958, 1960, 1964, 1972). Наиболее полно изучена флора 54 озер. Несколько десятков водоемов исследованы фрагментарно (визуальная оценка состояния растительного покрова и сбор гербария). Объем вида принят в соответствии

со сводкой "Определитель высших растений Северо-Запада европейской части СССР" (Миняев и др., 1981). В случаях с отдельными таксонами принималась во внимание современная обработка монографов, описанная в продолжающемся издании "Флора европейской части СССР" (1974, 1976, 1978, 1979, 1981, 1989, 1991) и "Флора Восточной Европы" (1996). При учете состава гидрофильной флоры и распространения отдельных видов были просмотрены коллекции Ботанического института РАН, Санкт-Петербургского университета, Главного ботанического сада РАН, Института биологии внутренних вод РАН. Для характеристики особенностей экологии видов использованы данные отечественных и зарубежных "Флор" и "Определителей", монографии и флористические заметки в периодических изданиях. При описании и анализе материалов применены традиционные и современные подходы флористики.

Как известно, анализ флоры представляет сложную операцию, предполагающую ее дифференциацию на отдельные группы. В статье обсуждаются три аспекта: таксономический, типологический и эколого-топологический.

Результаты и обсуждение

Таксономическая структура. В прибрежьях и мелководьях, приозерных лугах и болотах, находящихся в полосе временного разлива вод, отмечен 181 вид растений, относящихся к 43 семействам и 81 роду. Сосудистых споровых 5 видов, покрытосеменных – 176, из них однодольных и двудольных соответственно 85 и 96 видов. Семейства, составляющие гидрофильную флору в узком понимании, следующие: Nymphaeaceae – 5 видов, Ceratophyllaceae – 1, Hydrocharitaceae – 3, Potamogetonaceae – 17, Haloragaceae – 3, Elatinaceae – 1, Lentibulariaceae – 3, Callitrichaceae – 4, Lobeliaceae – 1, Butomaceae – 1, Alismaceae – 2, Zannichelliaceae – 1, Najadaceae – 2, Lemnaceae – 3, Sparganiaceae – 4, Typhaceae – 2 вида, Ranunculaceae – 4 (под *Batrachium*), Polygonaceae – 1 вид. Своеобразие изученной флоры придают *Isoetes setacea* Dur., *I. lacustris* L., *Lobelia dortmanna* L., *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea alba* L., *Potamogeton alpinus* Balb., *P. crispus* L., *P. filiformis* Pers., *P. nodosus* Poir., *P. obtusifolius* Mert. et Koch, *P. praelongus* Wulf., *Caulinia tenuissima* A. Br. и некоторые другие.

Систематический состав флоры изученных озер отражает основные черты гидрофильного компонента флоры Ладожско-Ильменского и Верхне-Волжского флористического подрайонов, на стыке которых находится Валдайская возвышенность.

Типологическая структура. Как видно из предыдущего раздела, гидрофильную флору мы принимаем в широком объеме. Того же придерживаются и другие авторы, в частности, Ю.В. Рычин (1948), Каспер и Крауш (Casper, Krausch, 1980, 1981), Т.Н. Кутова (1977), А.П. Белавская (1994), Л.И. Лисицына с соавт. (1993) и др. Однако верхнюю экологическую границу по уменьшению степени обводненности исследователи проводят по-разному, и в соответствующие списки попадает неодинаковое количество видов. При таком подходе лидирующими семействами неизменно оказываются Роасеae, Сурегасеae, не имеющие прямого отношения к настоящим водным растениям. Это обстоятельство породило длительную дискуссию об объеме водной флоры, зашедшую в логический тупик. На наш взгляд, дискуссионный вопрос об объеме гидрофильной флоры целесообразно рассматривать в понятиях и терминах современной сравнительной флористики (Юрцев, 1968, 1982, 1987; Юрцев, Камелин, 1991; Дидух, 1987, 1992). Они дают возможность, не заостряя внимания на количественной стороне, подойти дифференцированно к гидрофильному компоненту флоры любого региона. Этой операции должен предшествовать общий список видов, который мы называем генеральной выборкой видов растений, экологически связанных с водными, прибрежно-водными, сырыми и заболоченными прибрежными экотопами.

Одним из положений сравнительной флористики является дифференциация полной территориальной совокупности видов растений (ПТСВР) на типологические комплексы. Гидрофильная флора представляет собой сочетание нескольких структурных типологических комплексов или единиц (табл.1). Центральное место в

Структура типологических комплексов

Типологический комплекс	Количество видов	
	общее число	%
Гидрофитон (Hd)	53	29
Гигрофитон (Hg)	42	23
Псаммомезогигрофитон (Ps)	33	18
Пратомезогигрофитон (Pr)	21	12
Палюдофитон (Pl)	26	15
Дримофитон (Dr)	6	3
Всего	181	100

ней занимает собственно водная флора – гидрофитон. Остальные виды относятся к другим типологическим комплексам. Очень большую группу видов, нередко называемых полупогруженными (тростник, камыш озерный, рогозы и др.), без особых натяжек можно выделить в комплекс гигрофитона и характеризовать отдельно. В составе многих локальных гидрофильных флор значительный удельный вес составляют виды эвтрофных болот, нередко называемые гелофитами. Они относятся к комплексу палюдофитона. Для пойм рек на сыром аллювии и прибрежий водохранилищ с переменным уровнем отмечена группа видов, экогенетически связанных с сырыми песками – псаммомезогигрофитон. В состав водной флоры входят также гидрофильные варианты других типологических комплексов, включающие небольшое число видов. Приуроченность видов к типологическим комплексам (ТК) показана в табл. 2.

Анализ парциальных флор. Парциальная флора (ПФ) – это инициальная флористическая система топологического уровня, или флора экотопов. В этом смысле гидрофильная флора изученных озер может анализироваться как система ПФ. Метод ПФ в научный обиход вошел недавно в связи с развитием идей и представлений современной сравнительной флористики, основы которой были заложены А.И. Толмачевым (1931, 1986) и в последние годы активно разрабатываются Б.А. Юрцевым и Р.В. Камелиным (1991) и кругом их последователей (Заноха, 1987). Сравнение ПФ разных регионов дает возможность оценить полноту флоры в целом, ее насыщенность, степень естественности, выявить активность видов. Сама экологическая разнокачественность территории, выражаемая через набор экотопов, зависит от степени гетерогенности ландшафта.

Для озер Валдайской возвышенности мы выделяем 11 ПФ. Соответствующие им типы местообитаний отражают картину экологической разнокачественности водной и прибрежно-водной среды по отношению к флоре этих экотопов. Степень дифференциации последних достаточно четко выражена, и они сравнительно легко поддаются типизации. Выделены следующие типы экотопов.

1,2 – прибрежья водоемов со стабильным уровнем и глубинами 90–250 (1) и 0–90 см (2). Эти экотопы представляют собой типичные местообитания водных и прибрежно-водных растений, формирующих по степени увеличения градиента обводнения характерный экологический ряд.

3 – урезы. Экотопы, отличающиеся резким переходом от поверхности водоема к суше. Представляют четко выраженный экотон.

4 – прибойная литераль. Открытые участки мелководий с сильным волнобоем, обычно с песчаными грунтами.

5 – заболоченные воды. Защищенные от ветра и волнения участки водоемов с застойными водами и преобладанием торфянистых и илисто-торфянистых грунтов.

6 – заболоченные побережья. Участки, находящиеся в полосе разлива вод, с типичной болотной растительностью, со слоем торфа толщиной 30–40 см и больше.

Видовой состав парциальных флор и типологических комплексов (ТК)

Вид	Номера парциальных флор											ТК
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Thelypteris palustris</i> Schott	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	Pl
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	Hg
<i>E. palustre</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	Pl
<i>Isoetes setacea</i> Dur.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>I. lacustris</i> L.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>N. pumila</i> (Tim.) DC.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Nymphaea alba</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>N. candida</i> J. Presl	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>N. tetragona</i> Georgi	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Batrachium circinatum</i> (Sibth.) Spach	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>B. divaricatum</i> (Schr.) Wimm.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>B. kaufmannii</i> (Clerc) V. Krecz.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>B. trichophyllum</i> (Chaix) Bosch.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Caltha palustris</i> L.	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	Hg
<i>Ranunculus flammula</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	+	+	Ps
<i>R. lingua</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	Hg
<i>R. repens</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	Pr
<i>R. reptans</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>R. sceleratus</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	Pr
<i>T. flavum</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	Pr
<i>Arenaria serpyllifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>Myosoton aquaticum</i> (L.) Moench	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Dr
<i>Sagina nodosa</i> Fenzl	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>S. procumbens</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	-	Ps
<i>S. nemorum</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Dr
<i>S. palustris</i> Retz.	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	Ps
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S.F. Gray	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	Hd
<i>P. hydropiper</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>P. minor</i> (Huds.) Opiz.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>P. maculata</i> (Rafin.) A. et D. Love	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>Rumex aquaticus</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>R. hydrolapathum</i> Huds.	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	Hg
<i>R. maritimus</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>R. obtusifolius</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	+	Ps
<i>R. pseudonatronatus</i> Borb.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	Ps
<i>Elatine hydropiper</i> L.	-	+	-	-	+	-	-	-	+	+	+	Hd
<i>Gardamine amara</i> L.	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+	+	Dr
<i>C. dentata</i> Schult.	-	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	Pl
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	+	Hg
<i>R. palustris</i> (Oeder) Borb.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	Hg
<i>R. sylvestris</i> (L.) Bess.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>Subularia aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	Ps
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	Hd
<i>Hottonia palustris</i> L.	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	Hd
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Pr
<i>L. vulgaris</i> L.	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	Pr
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Pl
<i>Comarum palustre</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	Pl

Вид	Номера парциальных флор											ТК
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Filipendula denudata</i> (J. Et C.Presl)	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Dr
Fritsch	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Pr
<i>F. fulmaria</i> (L.) Maxim.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Pr
<i>Lathyrus palustris</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	Pr
<i>Lythrum salicaria</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>Peplis portula</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Pr
<i>Epilobium hirsutum</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	Dr
<i>E. montanum</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	Dr
<i>E. palustre</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	Pl
<i>E. parviflorum</i> Schreb.	-	-	+	-	-	+	-	+	+	+	-	Pr
<i>Myriophyllum sibiricum</i> Kom.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>M. spicatum</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>M. verticillatum</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Cicuta virosa</i> L.	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+	Hg
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	Hg
<i>Thyselinum palustre</i> (L.) Rafin.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Pl
<i>Sium latifolium</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Hg
<i>Galium maximum</i> Moris	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	Pl
<i>G. palustre</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	Pl
<i>G. ruprechtii</i> Pobed.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	Pl
<i>G. uliginosum</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Pl
<i>Myosotis caespitosa</i> K.F.Schultz	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	Pl
<i>M. scorpioides</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	-	Pl
<i>Solanum dulcamara</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-	Dr
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>V. beccabunga</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	Ps
<i>V. scutellata</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	Hg
<i>Utricularia intermedia</i> Hayne	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>U. minor</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>U. vulgaris</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Lycopus europaeus</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Pr
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	Pr
<i>Stachys palustris</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	Pl
<i>Callitriche cophocarpa</i> Sentner	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	Hd
<i>C. hamulata</i> Kutz. ex Koch	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	Hd
<i>C. hermaphroditica</i> L.	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	Hd
<i>C. palustris</i> L.	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hd
<i>Lobelia dortmanna</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>Bidens cernua</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>B. radiata</i> Thuil.	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	Hg
<i>B. tripartita</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	Hg
<i>Achillea cartilaginea</i> Ledeb.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>A. ptarmica</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	Ps
<i>Inula britannica</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	Pr
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>Butomus umbellatus</i> L.	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	Hg
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Stratiotes aloides</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	Pl

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Вид	Номера парциальных флор											ТК
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>Triglochin palustre</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	Pl
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.bercholdii</i> Fieb.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.compressus</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.crispus</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.filiformis</i> Pers.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.friesii</i> Rupr.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.gramineus</i> L.	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.lucens</i> L.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.natans</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>P.nodosus</i> Poir.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.obtusifolius</i> Mert. et Koch	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.pectinatus</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.perfoliatus</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.praelongus</i> Wulf.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.pusillus</i> L.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.rutilus</i> Wulf.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>P.trichoides</i> Cham. et Schl.	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>Zannichellia palustris</i> L.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Caulinia flexilis</i> Willd.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>C.tenuissima</i> A.Br.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>Iris pseudacorus</i> L.	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	+	Hg
<i>Juncus alpino-articulatus</i> Choix	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>J.articulatus</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>J.bufonius</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>J.compressus</i> Jacq.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Ps
<i>J.effusus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Ps
<i>J.nastanthus</i> V.Krecz. et Gontch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>J.ranarius</i> Song. et Perr. ex Billot	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	Ps
<i>Carex acuta</i> L.	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	Hg
<i>C.appropinquata</i> Schum.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Pl
<i>C.aquaticus</i> Wahl.	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>C.caespitosa</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Ps
<i>C.diandra</i> Schrank	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Pl
<i>C.hirta</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	Ps
<i>C.lasiocarpa</i> Ehrh.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Pl
<i>C.nigra</i> (L.) Reichard	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	Pr
<i>C.pseudocyperus</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Hg
<i>C.rhynchophylla</i> C.A.Mey	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Pl
<i>C.rostrata</i> Stok.	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	+	Hg
<i>C.vesicaria</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	Pl
<i>C.vulpina</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	-	Pr
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	-	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	Ps
<i>E.mamillata</i> Lindb. f.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>E.ovata</i> (Roth) Roem. et Schult.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	Ps
<i>E.palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	Ps
<i>E.uniglumis</i> (Link) Schult.	-	+	+	+	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>Eriophorum gracile</i> Koch	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	Pl
<i>E.latifolium</i> Hoppe	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	Pl
<i>E.polystachyon</i> L.	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	Pl
<i>Scirpus lacustris</i> L.	+	+	-	+	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>S.radicans</i> Schkhur	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	Hg

Таблица 2 (окончание)

Вид	Номера парциальных флор											ТК
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
<i>S.tabernaemontani</i> C.C. Gmel.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hg
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	Pr
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	-	+	+	-	-	+	-	-	+	+	+	Hg
<i>A.arundinaceus</i> Poir.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	+	Pr
<i>A.geniculatus</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	Pr
<i>Beckmannia eruciformis</i> (L.) Host	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	Pr
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>G.maxima</i> (Hartm.) Holmb.	-	+	+	-	-	+	-	+	+	-	+	Hg
<i>G.plicata</i> (Fries) Fries	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	Hg
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	Pr
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	Hg
<i>Poa palustris</i> L.	-	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	Pr
<i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	Hg
<i>Zizania aquatica</i> L.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hg
<i>Z.latifolia</i> (Griseb.) Stapf	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hg
<i>Calla palustris</i> L.	-	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+	Pl
<i>Lemna minor</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>L.trisulca</i> L.	+	+	-	+	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Spirodela polyrhiza</i> (L.) Schleid.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hd
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hg
<i>S.erectum</i> L.	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hg
<i>S.gramineum</i> Georgi	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hd
<i>S.minimum</i> Wallr.	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	Hg
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	Hg
<i>T.latifolia</i> L.	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-	+	Hg

7 – старые сплавины. Экотопы, характеризующиеся наличием сформировавшегося слоя торфа.

8 – молодые сплавины. Переплетение корневищ с маломощным слоем растительных остатков.

9 – заболачивающиеся побережья. Экотопы, соответствующие начальным стадиям заболачивания со слоем торфа менее 20–30 см.

10 – влажные заливные пески. Периодически увлажняемая полоса берега с песчаным грунтом.

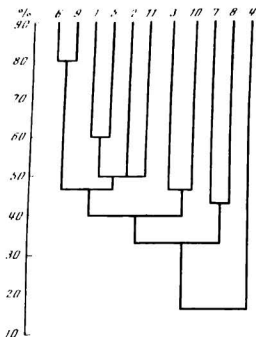
11 – микропонижения. Небольшие углубления в осушной полосе побережья.

Состав парциальных флор приведен в табл.2.

Для определения сходства ПФ нами применен коэффициент флористического сходства Жаккара (K_j). По мнению В.М. Шмидта (1980), он наиболее понятен с биологической точки зрения и удобен для целей сравнительного анализа флор. Этот коэффициент для аналогичных целей применялся другими исследователями (Юрцев, Семкин, 1980; Заноха, 1987; Краснова, 1996). Он особенно удобен для выборок флоры с ограниченным числом видов. Для многовидовых совокупностей (региональных флор) употребляется более сложная математическая обработка (Гусарова, Семкин, 1986; Дидух, 1992; Новосад, 1992 и др.).

Анализируя дендрограмму сходства ПФ изученных нами водоемов (см. рисунок), можно выделить три класса.

К первому классу относятся ПФ 6, 9, 1, 5, 2, 11, 3 и 10. При этом внутри этого класса просматриваются еще три подкласса. К первому из них относятся ПФ 6 и 9 – заболоченных и заболачивающихся побережий. Ко второму – 1, 5, 2 и 11 – прибрежий



Дендрограмма сходства парциальных флор 1 – прибрежий водоемов со стабильным уровнем и глубинами 90–250 см, 2 – прибрежий водоемов со стабильным уровнем и глубинами 0–90 см, 3 – урезом, 4 – прибойной литорали, 5 – заболоченных вод, 6 – заболоченных побережий, 7–8 – старых сплавин, 9 – заболачивающихся побережий, 10 – влажных заливных песков, 11 – микропонижений

водоемов со стабильным уровнем и глубинами 90–250 см, прибрежий водоемов со стабильным уровнем и глубинами 0–90 см, заболоченных вод, микропонижений. Третий подкласс образуют ПФ 3 и 10 – урезом и влажных заливных песков, что является довольно неожиданным и, по-видимому, представляет региональную особенность.

Менее дифференцированным оказывается второй класс, состоящий из ПФ 7 и 8 – старых и молодых сплавин, сходство которых очевидно.

Третий класс образован ПФ 4 – прибойной литорали. Это довольно автономная группа, имеющая незначительную степень сходства с остальными.

Заключение

Анализ типологической дифференциации флоры озер Валдайской возвышенности и ПФ показал, что их структура отражает основные черты гидрофильного компонента флоры Северо-Запада и Центра Европейской России. Используемые методы могут быть применены для сравнительной оценки разнообразия гидрофильной флоры других регионов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белавская А.П. Водные растения России и сопредельных государств. СПб., 1994.
- Бородин И.П. Добавление к флоре Валдайского уезда Новгородской губернии // Тр. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. 1894. Т. 25.
- Бородин И.П. Ботанические экскурсии в Валдайском и Вышневолоцком уездах (Новгородской губ.) // Тр. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. СПб., 1895. Т. 26.
- Бородин И.П. По озерам Валдайского и Крестецкого уездов Новгородской губернии // Тр. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. 1896. Т. 27.
- Гримм О.А. Флора окрестностей Никольского рыбноводного завода // Из Никольского рыбновод. завода. СПб., 1901. № 5.
- Гусарова И.С., Семкин Б.И. Сравнительный анализ флор макрофитов некоторых районов северной части Тихого океана с использованием теоретико-графовых методов // Ботан. журн. 1986. № 6.
- Дидух Я.П. Дифференциация фитоценоз горного Крыма и научные основы их охраны: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. Л., 1987.
- Дидух Я.П. Растительный покров горного Крыма. Киев, 1992.
- Ершов И.Ю. Синтаксономическое разнообразие водной растительности озер Валдайской возвышенности // Ботан. журн. 1996. Т. 81. № 10.

- Занова Л.Л.* Опыт анализа парциальных флор сосудистых растений в подзоне южных тундр Таймыра // Ботан. журн. 1987. Т. 72. № 7.
- Иванов Л.* Наблюдения над водной растительностью озерной области // Тр. пресновод. биол. ст. С.-Петербургского о-ва естествоиспытателей. СПб., 1901. Т. 1.
- Катанская В.М.* Высшая водная растительность, континентальных водоемов СССР Л., 1981.
- Коротков К.О., Морозова О.В., Морозов Н.С.* Флористические находки в Валдайском районе Новгородской области // Ботан. журн. 1986. Т. 71. № 6.
- Краснова А.Н.* Гидрофильная флора техногенно трансформированных водоемов европейской России (на примере С.-Двинской водной системы): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996.
- Кутова Т.Н.* Развитие высшей водной растительности в малых озерах Валдайской возвышенности // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей: Тез. докл. II Межвузов. конф. Псков, 1971.
- Кутова Т.Н.* География водных растений в пределах СССР // Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977.
- Лисицына Л.И.* О флоре озер Калининской области // Всесоюз. конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977.
- Лисицына Л.И., Папченко В.Г., Артеменко В.И.* Флора водоемов волжского бассейна. СПб., 1993.
- Миняев Н.А., Орлова Н.И., Шмидт В.М. и др.* Определитель высших растений Северо-Запада европейской части СССР. Л., 1981.
- Новосад В.В.* Флора Керченско-Таманского региона. Киев, 1992.
- Паутова И.А., Шмидт В.М., Паутов А.А., Постовалова Г.Г.* Высшие водные растения озера Селигер // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып.2 (№ 10).
- Петровы В. и В.* Распределение растительности на Коломенском озере // Изв. Сапротел. комитета. Л., 1926. Вып. 3.
- Полевая геоботаника. М.; Л., 1958. Ч.1; 1960. Ч.2; 1964. Ч.3; 1972. Ч.4.
- Рычин Ю.В.* Флора гигрофитов. М., 1948.
- Толмачев А.И.* К методике сравнительно-флористических исследований // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т.16. № 1.
- Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986.
- Траншель В.А.* О результатах флористических исследований близ ст. Березайки. Валдайского уезда, Новгородской губернии // Тр. С.-Петербург. о-ва испыт. природы. 1894. Т. 25.
- Флора европейской части СССР. Л., 1974. Т.1; 1976. Т.2; 1978. Т.3; 1979. Т.4; 1981. Т.5; 1989. Т.8.
- Флора Восточной Европы. СПб., 1996. Т. 9.
- Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980.
- Юрцев Б.А.* Флора Сунтар-Хаята. Л., 1968.
- Юрцев Б.А.* Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. 1982. Т.87. Вып. 4.
- Юрцев Б.А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики. Л., 1987.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991.
- Юрцев Б.А., Семкин Б.И.* Изучение конкретных и парциальных флор с помощью математических методов // Ботан. журн. 1980. Т. 65. № 12.
- Casper S.J., Krausch H.D.* Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena, 1980. Bd 23; 1981. Bd 24.

УДК 595.971.15.574

**РАКООБРАЗНЫЕ ВОДОЕМОВ ПРИМОРСКИХ УЧАСТКОВ
ВОСТОЧНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ**

© 1998 Н.В. Вехов

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

Рассмотрена специфика фауны и экологических комплексов ракообразных восточного побережья архипелага Новая Земля, отличающегося от других его районов по природно-климатическим особенностям. В различных пресных и солоноватых водоемах выявлено около 50 видов и подвидов ракообразных, обнаружены самые северные в Европе популяции лимнических и эвритопных ракообразных (*Holopedium gibberum*, *Daphnia longiremis*, *Bosmina obtusirostris*, *Candona acuminata*), впервые в столь высоких широтах циркулярной области отмечена мизиды (*Mysis oculata relicta*). Предполагается, что в озерах приморской полосы суши, постепенно освобождающейся из-под моря, по мере обособления водоемов происходит последовательная смена эколого-фаунистических комплексов ракообразных от солоноводных, со смешанным составом, до типично пресноводной.

Ключевые слова: пресноводные и солоноводные ракообразные, фауна, экология.

The paper studies specificity of fauna and ecological complex of crustaceans in the eastern shore of the Novaya Zemlya Archipelago to be differ of natural-climatic peculiarities from other it regions. Different fresh- and brackish waters is found to be inhabit approximate 50 species and subspecies of crustaceans. It have been determined northernmost in Europe populations of limnetic and eurytopic species *Holopedium gibberum*, *Daphnia longiremis*, *Bosmina obtusirostris*, *Candona acuminata* and firstly find in that high Arctic latitudes mysid, *Mysis oculata relicta*. From the data obtained it might be concluded that in lakes of maritime areas, to be free gradually under sea, it is successive change of ecological-faunistic complex of crustaceans – from brackish, with mixed structure, to typical freshwater faunas.

Key words: fresh and brackish waters crustaceans, fauna, ecology.

Введение

Архипелаг Новая Земля – единственный в Арктике регион со столь обширной по площади свободной от ледников суши и высоким разнообразием водоемов. Различными экспедициями второй половины XIX–XX вв. в пресных и солоноватых водоемах на островах Баренцева региона обнаружено более 50 видов ракообразных (Вехов, 1996). Однако эти сведения получены на основании исследований западной, баренцево-морской, части архипелага Новая Земля и мелких островов, где природно-климатические условия резко отличаются от таковых восточных районов. В четвертичном периоде на карском побережье Южного острова не было оледенений, и сохранялись свободные от ледников участки суши, распространены горно-тундровые и горно-пустынные ландшафты, крайне слабо выражено общее заболачивание местности. Возможно, такие различия влияют на процессы лимногенеза и биоту водоемов, в частности на ракообразных.

Изучение состава и характера распределения ракообразных на восточном побережье архипелага было задачей исследований автора в 1994 и 1996 гг.

Материал и методики

Материал для настоящей статьи собран автором в ходе исследований МАКЭ-94 и МАКЭ-96 в августе 1994 г. (зал. Тюлений) и августе-сентябре 1996 г. (карское побережье Южного острова) (см. рисунок). Сбор материала проводили по обычно применяемым в северных водоемах методикам (Вехов, 1974а, б, 1975). Всего было обследовано около 150 водоемов различных типов. Сведения по некоторым абиотическим характеристикам водоемов любезно предоставлены участником МАКЭ Д.Д.Бадюковым.

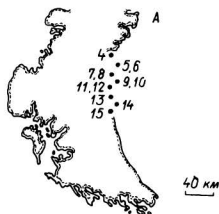
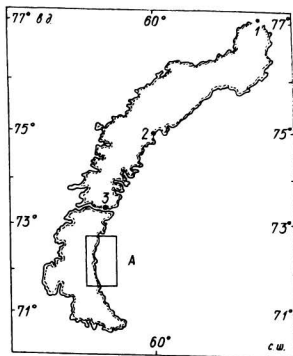
Материал по Ostracoda из сборов автора передан и определен Л.М.Семеновой (Институт биологии внутренних вод РАН, Борок). Пробы с Anostraca и Notostraca хранятся в тематической коллекции Зоологического музея Московского государственного университета. Остальные сборы находятся в Российском НИИ культурного и природного наследия Минкультуры РФ и РАН.

Часть сведений по ракообразным восточного побережья Северного острова взята из литературы (Ekman, 1923; Яшнов, 1925, 1940; Okland, 1928).

Результаты

На восточном побережье архипелага (участок Южного острова севернее $71^{\circ}30'$ с.ш., весь Северный остров) горные хребты расположены близко к берегу или выходят непосредственно к морю. Преобладает горный или полугорный рельеф с гольцовыми обнажениями коренных пород. Обследованные мелкие водоемы и озера сконцентрированы на относительно узкой (ширина 0.5–10 км) и невысокой (максимальная высота до 50–180 м над уровнем моря) приморской суше. Эта территория архипелага активно поднимается из моря, поэтому все ныне существующие мелкие водоемы и озера занимают понижения на освободившемся дне и подстилаются коренными породами с наносами морских отложений. На карском побережье выражены все последовательные стадии обособления небольших заливов от морских акваторий, постепенного превращения их в самостоятельные водоемы, последующего опреснения, заполнения атмосферно-ледниковыми пресными водами и формирования озер в неровностях бывшего морского дна.

Обследованные солоноводные и пресные экосистемы по возрасту, происхождению, степени обособленности от моря, глубине озерных котловин, местоположению в рельефе и другим признакам были разделены на семь типов.



Местонахождение ракообразных в водоемах восточного побережья архипелага Новая Земля. Северный остров: 1 – мыс Желания, 2 – зал. Русанова и Неупокоева, 3 – зал. Тюлений; Южный остров (A), 4 – южное побережье зал. Литке, 5 – на 2–3 км севернее устья р. Бол. Кротова, 6 – на 3–4 км южнее устья р. Бол. Кротова, 7 – мыс Вишневого, 8 – участок побережья между мысом Гессена и устьем р. Лиственничной, 9 – устье р. Лиственничной, 10 – устье р. Соколова, 11 – северное и южное побережье зал. Абросимова, 12 – мыс Ежова, 13 – участок побережья между мысом Ежова и устьем р. Каменистой, 14 – устье р. Беспокойной, 15 – устье р. Савиной

1. Солоноводные лагуны. Длина 0,3–2,5 км, ширина 50–500 м, глубина 0,5–6 м. Самые молодые по возрасту и проточные. Пресная вода поступает в лагуны со склонов древних террас, имеют сток в море и соединены с ним вытекающими ручьями. Температура 5,7–6,5°C, pH 7,8–7,9, концентрация растворенных солей до 3600 мг/л. На дне встречаются остатки гниющих морских водорослей и заросли солоноводных нитчаток.

2. Озера с непостоянной в разные годы соленостью, отделенные от моря галечниковыми, песчаными или песчано-галечниковыми пересыпями шириной 10–50 м. Длина 150–1550 м, ширина 20–350 м, глубина 0,5–2,5 м. Проточные пресные воды поступают с верхних террас, морской водой заливаются не ежегодно: только в годы с сильным стоком с древних террас и при штормах, когда пересыпь размывается. Температура воды 5,8–7,5°C, pH 8,2–8,7, концентрация растворенных солей 60–2100 мг/л. Почти во всех водоемах 30–85% площади дна покрыто зарослями нитчатых водорослей.

3. Пресные, бессточные и с временным стоком в море озера, постоянно отделенные от моря неразмываемыми пересыпями, расположенные на I террасах, с притоком пресных вод только в весенний период при интенсивном таянии снега. Длина 25–450 м, ширина 20–350 м, глубина 0,5–4,5 м. На дне, как и в озерах двух предыдущих типов, встречаются заросли водорослей. Температура воды 5,2–7,6°C, pH 7,7–8,5, концентрация растворенных солей 290–12 600 мг/л.

4. Пресные мелкие озера среди каменистых россыпей и рыхлых отложений с незаросшими и незадернованными берегами на II–V террасах. Длина 0,1–0,8 км, ширина от 15–50 до 100–300 м, глубина 0,3–2,5 м. Бессточные и проточные. В этих озерах, как и в озерах двух ниже указанных типов, на камнях встречаются обрастания мхов, а на рыхлых грунтах – *Batrachium eradicatum*. Температура воды до 8,5°C, pH 7,5–8,6, концентрация растворенных солей 20–70 мг/л.

5. Пресные мелкие озера среди каменистых россыпей и рыхлых отложений с заросшими и задернованными берегами на II–V террасах, бессточные и проточные, часто на сырых заболачиваемых участках. По морфометрии сходны с предыдущими. В летний период в эти водоемы в обилии поступают экскременты от кормящихся по берегам линных гусей и лебедей. Температура воды до 8,5°C, pH 7,5–8,6, концентрация растворенных солей 20–80 мг/л.

6. Самые старые по возрасту и наиболее глубокие (палиевые) озера среди каменистых россыпей и рыхлых отложений с покрытыми растительностью и незаросшими берегами на II–V террасах. Длина от 150 м до 1,5 км, ширина 150–450 м, глубина до 5–8 м. Температура воды до 8,5°C, pH 8,4–8,5, концентрация растворенных солей 20–30 мг/л.

7. Небольшие постоянные водоемы (лужи) в неглубоких заболачиваемых и поросших мхом понижениях рельефа, на песках в долинах рек. В диаметре эти водоемы не более 1,5–25 м, а их глубина не превышает 0,1–1,5 м. Температура воды до 8,5°C, pH 8,0–8,6, концентрация растворенных солей 40–370 мг/л.

В водоемах восточного побережья архипелага обнаружено 47 видов и подвидов ракообразных.

Голые жаброноги (*Anostraca*) представлены в фауне двумя видами – циркумарктической *Branchinecta paludosa* и эндемиком островных суш восточной части Баренцева региона *Branchinecta bungei plovomornini* (см. таблицу). *Branchinecta paludosa* – один из самых обычных видов ракообразных пресных мелких водоемов, широко распространен в приморской части восточного побережья. *Artemiopsis bungei plovomornini* – редкий вид фауны, ранее отмечен только близ устья р. Савиной в мелком озере на II–III древних террасах. Местонахождение *A. bungei plovomornini* на карском побережье дополняет информацию о границах ареала этого редкого в Европе вида и значительно расширяет область его распространения. На обследованной территории не обнаружена предпочитающая водоемы заболоченных тундр *Polyartemia forcipata*, найденная на баренцево-морском побережье.

Из *Notostraca* в обследованных водоемах побережья южнее заливов Русанова и Неупокоева найден только один вид – циркумарктический *Lepidurus arcticus*.

Видовой состав и частота встречаемости ракообразных в водоемах восточного побережья архипелага Новая Земля

Вид ракообразного	Номер станции (см.рисунок)	Частота встречаемости рачков, %						
		1	2	3	4	5	6	7
Anostraca								
<i>Branchinecta paludosa</i> (O.F.Müller, 1851)	2-15	-	-	20	25	45	-	5
<i>Artemiopsis bungei plovornini</i> Jaschnov, 1925	15	-	-	-	-	10	-	-
Notostraca								
<i>Lepidurus arcticus</i> (Kroyer, 1847)	3-15	-	-	15	15	35	-	5
Cladocera								
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	11	-	-	-	-	-	10	-
<i>Daphnia longiremis</i> G.O.Sars, 1862	3	-	-	-	-	-	10	-
<i>D.middendorffiana</i> S.Fischer, 1851	3-15	-	15	35	40	40	-	80
<i>D.pulex</i> Leydig, 1860	3-15	5	25	40	15	5	-	15
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman & Brady, 1867	1, 3-15	-	15	20	20	25	30	15
<i>Eurycercus glacialis</i> Lilljeborg, 1887	3-15	-	-	15	40	80	80	80
<i>Alona guttata</i> G.O.Sars, 1862	3-15	-	10	15	20	25	15	30
<i>A.rectangula</i> G.O.Sars, 1862	2-15	-	10	10	10	15	35	45
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.Miller, 1785)	1-15	20	100	100	100	100	100	100
<i>Bosmina obtusirostris</i> (s.str.) G.O.Sars, 1863	3, 11	-	-	-	15	15	-	-
Calanoida								
<i>Limnocalanus grimaldii macrurus</i> G.O.Sars, 1863	2-15	20	10	-	-	-	-	-
<i>Diaptomus glacialis</i> Lilljeborg, 1889	2-15	-	-	-	20	40	-	10
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	2-15	5	20	35	40	50	30	20
<i>Mixodiaptomus theeli</i> (Lilljeborg, 1889)	2-15	-	-	15	25	30	-	15
<i>Heterocope borealis</i> (Fischer, 1851)	2-15	-	-	-	15	25	-	-
<i>Eurytemora affinis</i> (Poppe, 1880)	2-15	45	15	-	-	-	-	-
Cyclopoida								
<i>Diacyclops crassicaudis</i> (G.O.Sars, 1863)	1-15	-	30	50	70	70	70	70
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	3-15	-	15	25	10	35	40	50
<i>E.speratus</i> (Lilljeborg, 1901)	3	-	-	-	-	-	5	-
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	3	-	-	-	-	-	15	-
<i>C.scutifer</i> G.O.Sars, 1863	1, 3-15	-	-	-	10	10	15	-
<i>C.strenuus</i> (Fischer, 1851)	3-15	10	10	15	10	10	10	5
<i>C.vicinus</i> Uljanin, 1875	1, 3-15	-	10	15	10	10	10	5
<i>Acanthocyclops capillatus</i> (Sars, 1863)	1, 3-15	-	5	30	40	40	15	35
<i>A.vernalis</i> (Fischer, 1853)	3-15	-	5	35	40	15	20	55
Harpacticoida								
<i>Tachidius littoralis</i> Poppe, 1882	3-15	40	30	-	-	-	-	-
<i>T.longicornis</i> Olofsson, 1918	3-15	15	30	20	-	-	-	-
<i>Nitocra typica</i> Boeck, 1864	6-15	15	20	-	-	-	-	-
<i>Mesochra lilljeborgi</i> Boeck, 1864	3-15	40	10	-	-	-	-	-
<i>M.pygmaea</i> (Claus, 1863)	3-15	20	15	-	-	-	-	-

Вид ракообразного	Номер станции (см. рисунок)	Частота встречаемости рачков, %						
		1	2	3	4	5	6	7
<i>Canthocamptus glacialis</i> Lilljeborg, 1902	3-15	30	25	-	-	-	-	-
<i>C. staphylinus</i> (Jurine, 1820)	3-15	30	25	-	-	-	-	-
<i>Attheyella nordenskjoeldi</i> (Lilljeborg, 1902)	3-15	15	40	-	-	-	-	-
<i>Moraria schmeili</i> Van Douwe, 1903	5-15	40	20	-	-	-	-	-
Ostracoda								
<i>Candona acuminata</i> (Fischer, 1854)	15	-	-	-	-	5	-	-
<i>C. candida humilis</i> Ekman, 1914	5, 11, 15	-	5	-	-	10	-	-
<i>C. groenlandica</i> Brehm, 1911	15	-	-	-	-	-	-	5
<i>C. lapponica arctica</i> Alm, 1914	4, 5, 15	-	5	-	-	-	-	5
<i>C. pedata</i> Alm, 1914	4, 9	-	5	-	-	-	-	5
<i>C. rectangula</i> Alm, 1914	9, 15	-	-	-	20	-	-	15
<i>Cyclocypris globosa</i> (G.O.Sars, 1862)	4, 15	-	5	-	5	-	-	-
<i>Eucypris glacialis</i> (G.O.Sars, 1860)	2, 4-11	10	20	30	30	40	40	30
<i>E. pigra</i> (Fischer, 1851)	5, 15	-	-	5	-	-	-	-
<i>Limnocythere</i> sp.	10, 11	-	-	5	-	-	-	-
Mysidacea								
<i>Mysis oculata relicta</i> (Loven, 1868)	4	-	10	-	-	-	-	-

Примечание. 1-7 – типы водоемов, указаны в тексте.

Фауна ракообразных включает также десять видов ветвистоусых рачков (Cladocera) (см. таблицу). Среди них обычные в таежной и на юге тундровой зон Северного полушария *Holopedium gibberum*, *Daphnia longiremis*, *D. middendorffiana*, *Eurycercus glacialis*, *Bosmina obtusirostris*, виды с практически всесветным распространением *Daphnia pulex*, *Macrothrix hirsuticornis*, *Alona guttata*, *A. rectangula*, *Chydorus sphaericus*. Новоземельские популяции *Holopedium gibberum*, *Daphnia longiremis* и *Bosmina obtusirostris* – самые северные в Евразии.

Наиболее распространенным видом в водоемах региона является *Chydorus sphaericus*, обнаруженный практически в каждом из биотопов. Менее обычны *Daphnia pulex*, *D. middendorffiana*, *Eurycercus glacialis*, встречающиеся преимущественно в лужах и небольших озерах. Остальные виды более редкие и населяют южную часть островного региона.

Calanoida представлена шестью видами (см. таблицу). Три вида (*Limnocalanus grimaldii macrurus*, *Diaptomus glacialis*, *Heterocope borealis*) – гидробионты, обычные в тундровой и таежной зонах материковой суши, ограниченной южными пределами распространения покровных ледников последнего оледенения и границами трансгрессии холодных северных морей в четвертичном периоде. Три других вида – обитатели самых разных мелких водоемов (*Arctodiaptomus bacillifer*, *Mixodiaptomus theeli*) и озер (*Eurytemora affinis*) от южных широт до субарктической Европы. В Европе только на архипелаге Новая Земля эти рачки распространены столь далеко на севере, хотя в отдельных местах сборов они встречались спорадически. У большинства видов четко выражена биотопическая приуроченность.

Cyclopoida в обследованных водоемах представлена девятью видами (см. таблицу). Все они являются эвритермными формами с всесветным или почти всесветным распространением. Самые обычные в этой области островного региона – *Diascyclops crassicaudis*, *Cyclops scutifer*, *C. strenuus*, *C. vicinus*, *Acanthocyclops capillatus* и *A. vernalis*. Как и другие виды циклопид, они населяют все типы водоемов, кроме солоноводных лагун.

Harpacticoida в водоемах региона найдено девять видов (см.таблицу). Среди них встречаются эндемик западного сектора Арктики *Tachidius longicornis*, известный также на архипелаге, восточно-евразийский *Canthocamptus glacialis*, для которого Новая Земля – крайняя западная точка ареала, *Moraria schmeili*, обычный в бореальной области на территории, занятой в четвертичном периоде ледниковыми толщами и водами трансгрессий холодных северных морей, арктические евразийские *Canthocamptus staphylinus* и *Attheyella nordenskjoldi*, обычные на побережьях всех морей Северного полушария *Tachidius littoralis*, *Nitocra typica*, *Mesochra lilljeborgi* и *M.pigmea*. В пределах своих ареалов эти рачки – поли- и мезогалинные формы, населяющие прибрежные солоноводные акватории, заливы и лиманы, опресненные остаточные озера в береговой зоне, поэтому относительно высокое разнообразие и широко распространение в опресненных водоемах и солоноватых лагунах гарпактиид подчеркивает специфику происхождения водоемов и фауны ракообразных архипелага, на которые решающее влияние оказала близость океана.

В составе фауны ракообразных восточного побережья архипелага обнаружено десять видов и подвидов ракушковых ракообразных (Ostracoda) (см.таблицу). Среди них – широко распространенные в пресных водах бореальной области и умеренных широт Северного полушария *Candona acuminata*, *C.candida*, *Cyclocypris globosa*, *Eucypris pigra*, арктические *Candona candida humilis*, *C.groenlandica* и *C.laponica arctica*, сибирско-арктические *Eucypris glacialis*, *Candona rectandula* и *C.pedata*, вид с неясным пока ареалом *Limnocythere* sp. Далее всех на север распространен *Eucypris glacialis*, встречающийся до северных пределов арктических тундр (побережье зал.Неупокоева, Северный остров Новой Земли). Большинство других видов пока обнаружено только в пределах обследованной автором в 1996 г. территории побережья.

Самыми распространенными видами из ракушковых ракообразных на восточном побережье являются *Eucypris glacialis*, *Candona rectangula* и *C.candida humilis*. Все остальные виды редкие, отмечены в одном – четырех водоемах каждого обследованного участка.

Mysidacea представлены одним видом (см.таблицу). Новая Земля – единственная островная суша Северного Ледовитого океана, где ныне известно существование озерных популяций реликта эпохи четвертичных трансгрессий и оледенения лимнической *Mysis oculata relicta*. На архипелаге мизиды обнаружены в непромерзаемых пресноводных озерах за пересыпью с глубиной до 4-6 м.

Население ракообразных в водоемах разных экологических типов неодинаково (см.таблицу). В каждом из них выделяется группа доминирующих (встречаемость более 25–35%) и сопутствующих (встречаемость 5–15%) видов. Это позволяет говорить о существовании более или менее четко выраженных комплексов ракообразных, характеризующих данный тип водоема. По мере увеличения возраста водоема и его распреснения после отчленения от моря происходит постепенная замена смешанной солоноводной фауны с непременным участием галинных гарпактиид, остракод и видов, обычных на севере Европы в зоне морских трансгрессий (например, *Mysis oculata relicta*, *Eurytemora* и др.) (см. таблицу), на типично пресноводную. В последнем случае для мелких безрыбных озер характерны *Anostraca*, *Notostraca*, *Diaptomus glacialis*, *HeterosCOPE borealis*, *Cyclopoida* и некоторые другие ракообразные, а в глубоких озерах встречаются даже лимнические формы *Holopedium gibberum* и *Daphnia longiremis*.

Обсуждение и выводы

По количеству видов (47 видов и подвидов) фауна ракообразных обследованной территории близка к таковой остальной области Баренцева региона (Вехов, 1996). Однако в отличие от последней только для восточного побережья архипелага характерно существование, видимо, реликтовых популяций лимнических форм ракообразных (*Holopedium gibberum*, *Daphnia longiremis*, *Mysis oculata relicta*), *Candona acuminata* и эврибионта *Bosmina obtusirostris*, обычных на севере Евразии пресну-

щественно в субарктических тундрах и лесной зоне, в области распространения четвертичных покровных оледенений.

Факт присутствия этих видов дополняет ранее высказанную гипотезу о происхождении фауны ракообразных архипелага (Вехов, 1996) новыми сведениями. Возможно, в четвертичном периоде основной очаг разнообразия фауны на архипелаге находился в равнинных арктических тундрах Южного острова (южнее 72–73° с.ш.). Здесь существовали озера-рефугиумы, где при резких изменениях природно-климатических условий выживали виды различных эколого-фаунистических комплексов, сюда шел поток мигрантов и вселенцев с материковой суши. Видимо, именно из таких водоемов равнинных тундр Южного острова при освобождении от покровных ледников и вод морских трансгрессий новых участков суши в эпоху потеплений климата многие виды ракообразных расселялись на север архипелага. В силу различий природно-климатических условий между западным и восточным побережьями состав мигрирующих на север архипелага ракообразных был неодинаковым и, в частности, лимнические формы расселялись вдоль карского берега. В пользу двух последних предположений свидетельствуют факты существования здесь реликтовых популяций северобореальных форм (лимнические неvistоусые рачки, диаптомиды, босмина, мизиды).

Озерам архипелага, испытывавшего в четвертичном периоде интенсивное поднятие суши и освобождение территорий от покровных оледенений, присуща закономерная смена экологических комплексов ракообразных, связанная с изменением солености водоемов и их постепенным опреснением, характера стока и т.д.

Автор приносит свою глубокую признательность начальнику МАКЭ П.В.Боярскому, ее участникам Д.Д.Бадюкову, К.В.Блинову, А.Н.Кулиеву, Е.А.Саликову и В.В.Теплякову за всестороннюю помощь во время проведения экспедиционных работ, сотруднику Института биологии внутренних вод РАН Л.М.Семенову за определение Ostracoda из сборов экспедиции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вехов Н.В. Зоопланктон небольших озер восточной части Большеземельской тундры // Биол. науки. 1974а. № 2.
- Вехов Н.В. Особенности зоопланктона наскальных ванн островов Белого моря // Биол. моря. М., 1974б. Т.4.
- Вехов Н.В. Зоопланктон озер Большеземельской тундры // Зоол. журн. 1975. Т.54, вып.2.
- Вехов Н.В. Фауна и распространение ракообразных в пресных и солоноватых водоемах островов восточной части Баренцева региона // Зоол. журн. 1996. Т.76, вып.4.
- Яинов В.А. Crustacea Новой Земли // Тр. Плавучего морского научн. ин-та. 1925. Т.1, вып.12.
- Яинов В.А. Phyllopora Новой Земли // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд.биол. 1940. Т.49, вып.1.
- Ekman S. Sussewassercrustaceen aus Nowaja Semlja // Reports of the scientific results of the Norwegian expedition to Nowaya Zemlya 1921. Kristiania, 1923. № 10.
- Okland F. Land- und suserwasserfauna von Nowaja Semlja // Reports of the scientific results of the Norwegian expedition to Nowaya Zemlya 1921. Kristiania, 1928. № 42.

ДК 574.583 (285.2): 591

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОЗЕРНОГО ЗООПЛАНКТОНА ПО ГРАДИЕНТАМ ЗАКИСЛЕНИЯ И ГУМИФИКАЦИИ

© 1998 В.И. Лазарева

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

Смены зоопланктона, связанные с влиянием антропогенного закисления и гумификации озера, исследованы по летним сборам 1983-1994 гг. на 50 малых озерах в Карелии и Вологодской области. Полученные экохроноклины встречаемости и доминирования видов обсуждаются в свете взаимодействия аутогенной и аллогенной сукцессии в системе озеро/водосбор.

Ключевые слова: смены зоопланктона, сукцессия, малые озера, ацидификация, гумификация.

The anthropogenic acidification and humic substance effects on zooplankton shifts of 50 small lakes were studied during June-August 1983-1994 in Karelia and Vologda regions. Species occurrence and species dominance successive series are discussed and emphasis on the interactions between autogenic and allogenic processes is made for lake/watershed system.

Key words: zooplankton shifts, succession, small lakes, acidification, humification.

Введение

Стохастический характер организации надорганизменных систем определяет существование сложного комплекса непрерывности и относительной дискретности при преобладании непрерывности (Александрова, 1969). В связи с этим при описании популяций и сообществ возможно использовать как ординационные, так и классификационные методы, которые дополняют друг друга (Миркин, Розенберг, 1978; Whittaker, 1980). Различные техники ординации и классификации (Q-методы и R-методы) неоднократно применяли для сравнения зоопланктона озер, отличающихся по уровню закисления, трофическому статусу и другим характеристикам (Салазкин, 1976; Пидгайко, 1984; Berzins, Pejler, 1987, 1989a, б; Siegfried et al., 1989; Locke et al., 1994; Лазарева, 1995).

Градиентный анализ распределения видов (R-анализ) или сообществ (Q-анализ) вдоль оси конкретного фактора среды относится к числу прямых нелинейных одномерных методов ординации (Миркин, Наумова, 1983). Алгоритмы статистического варианта градиентного анализа разработаны уфимскими фитоценологами (Миркин, 1974; Миркин, Наумова, 1983). Результатом анализа распределения видов вдоль экологического градиента служит клинальная схема (экоклин), представляющая собой полигон частот встречаемости. Статистический вариант градиентного анализа для описания зоопланктона использован в настоящей работе, по-видимому, впервые.

Одним из косвенных методов изучения сукцессий служит установление сукцессионных рядов на основании анализа пространственных (Миркин, Розенберг, 1978). Такой подход широко распространен, поскольку изучение сукцессионных смен с помощью прямого наблюдения затруднено из-за низкой скорости сукцессии экосистем. Смены зоопланктона, выявленные по результатам сравнения ряда озер с различными морфометрическими, гидрологическими, химическими и трофическими характеристиками,

обсуждаются многими авторами (Пидгайко, 1984; Locke et al., 1994; Лазарева, 1995). Если пространственный градиент фактора среды выступает одновременно индикатором возраста или сукцессионной стадии, результирующая ординационная схема может быть названа экохроноклином (Миркин, Наумова, 1983).

Цель настоящей работы – описание смен зоопланктона под влиянием закисления и гумификации методом исследования пространственных рядов с использованием алгоритмов статистического градиентного анализа.

Материал и методы

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона на 50 небольших (<10 км²) мелководных озерах, расположенных в южной Карелии и на западе Вологодской области. Водосборы озер заняты лесами, частично или полностью заболочены и подвержены влиянию атмосферного антропогенного закисления (Дедкова и др., 1993; Комов, Лазарева, 1994). Основные группы водоемов и водосборов подробно описаны ранее (Комов, Лазарева, 1994; Лазарева, 1995, 1996). Индикатором гумификации служило содержание в воде озер растворенного органического вещества (РОВ), а индикатором закисления – величина pH воды. Концентрацию РОВ определяли на спектрофотометре на длине волны 220, 230 и 260 нм. Экстинкцию пересчитывали в концентрации РОВ (мг С/л) по оригинальным регрессионным уравнениям, подобранным специально для малых озер с широким диапазоном цветности воды на примере 30 водоемов Дарвинского заповедника (Вологодская обл.). Величину pH воды измеряли до 1988 г. с помощью лабораторного ионметра ЭИ-74 со стеклянным электродом, с 1989 г. – pH-метра SA-210 фирмы ORION с комбинированным электродом ROSS SURE FLOW. Диапазон pH воды в исследованных озерах составил 4.1-9.9, РОВ – 0.9-64.2 мг С/л.

Рачковый зоопланктон собирали в открытой части озер сетью Джеди (тотальные ловы), коловраток учитывали там же отстойным способом. Подробное описание сбора и обработки зоопланктона изложено в работе Лазаревой (1995). Основная часть материала (>80%) собрана в июне-сентябре 1983-1994 гг. на 23 озерах Дарвинского заповедника. Остальные озера исследовали в июне и августе 1990-1991 гг. Таким образом, наши выводы касаются только летнего планктона.

Статистический градиентный анализ зоопланктона проводили по схеме, разработанной для наземной растительности (Миркин, 1974; Миркин и др., 1974). Рассматривали только виды, число встреч которых превышало 50. Вдоль градиентов pH воды и РОВ анализировали встречаемость как отношение числа встреч вида в классе градиента к числу наблюдений в нем, а также доминирование как встречаемость видов при относительной плотности более 10%. Относительную плотность видов рассчитывали в процентах по отношению к суммарной соответственно ракообразных или коловраток. За экологический центр встречаемости видов принимали моду, поскольку именно этот показатель в случаях усеченного распределения наименее смещен по отношению к генеральному экологическому центру (Миркин, Наумова, 1969). Чтобы избежать стягивания статистических характеристик в класс градиента с максимальным числом наблюдений, значения моды рассчитывали по модифицированной формуле (Василевич, 1969):

$$M = w + k (f_2 - f_1/2f_2 - f_1 - f_3),$$

где M – мода, w – нижняя граница модального класса, k – величина классового интервала, f_1 – встречаемость класса, предшествующего модальному, f_2 – встречаемость модального класса, f_3 – встречаемость класса, следующего за модальным.

В качестве экологического центра доминирования рассматривали доверительный интервал (95%) генерального среднего фактора среды в классе градиента с модальной частотой встречаемости максимального обилия вида.

Из почти 200 видов зоопланктона, найденных в исследованных озерах, только 12 были встречены более чем в 50 пробах. В их число вошли практически все виды, описанные как доминанты зоопланктона (Лазарева, 1995, 1996). Остальные виды отмечались редко или в ограниченном числе озер (1-2 водоема). Для этих 12 доминантных видов достоверность влияния факторов ординации оценивали с помощью процедуры многофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Влияние pH оказалось значимым для всех видов, влияние гумификации – только для шести из них (табл.1). Соответственно клинальную схему (экоклин) строили для 12 видов по градиенту pH воды и для шести по градиенту POB.

Почти все виды встречались в озерах при всех значениях pH и гумификации. Исключение составили *Thermocyclops oithonoides*, не отмеченный в водах с pH больше 7.5, и *Holopedium gibberum*, который не был найден в сильно гумифицированных водоемах ($POB > 50$ мг С/л). Гумификация в исследованной группе озер вызывает достоверное изменение состава ведущих видов, в основном ракообразных, из коловраток только обилие *Asplanchna priodonta* значимо возрастает с увеличением содержания POB. Модальные значения pH и POB для встречаемости отражают экологический оптимум вида и позволяют отчетливо проследить смены зоопланктона при закислении озер (табл.2). Изменения зоопланктона, вызванные гумификацией водоемов, выражены менее четко, поскольку часть видов безразлична к содержанию POB (влияние фактора незначимо).

Экоклины доминирования (табл.3) показывают изменение границ так называемых ценотических оптимумов видов (Миркин, Розенберг, 1978), характеризующих пределы реализованной экологической ниши в пространстве данных факторов среды (pH, POB). Интервалы градиентов факторов, соответствующие ценотическим оптимумам видов, существенно меньше, чем такие же интервалы, соответствующие экологическим оптимумам. Центры экологических и ценотических оптимумов не всегда совпадают (табл.2,3). Это расхождение центров встречаемости и доминирования для *Holopedium gibberum* и *Eudiaptomus gracilis* по градиенту pH воды и для *H.gibberum*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *A.priodonta* по градиенту гумификации может служить иллюстрацией известного факта смещения реального максимума развития видов к границам экологического оптимума среды в результате биотических взаимодействий (конкуренция, хищничество).

Абсцисса центра доминирования (рис.1) показывает, в каком интервале градиента наиболее вероятна высокая плотность вида. Елизость центров доминирования определяет наиболее вероятные для данного диапазона условий среды группы доминантов, так как в сообществах зоопланктона озер очень редко доминирует какой-то один вид. Первые четыре вида (рис.1,а) образуют набор доминантов, характерный для нейтральных озер с pH воды выше 6.5, 5-7-й виды составляют основу доминантного комплекса переходных озер (pH 5.4-6.4), последние пять видов входят в доминантный комплекс, свойственный кислым водоемам с pH воды ниже 5.3 (Лазарева, 1995). В то же время широкие эмпирические интервалы доминирования видов, в значительной мере перекрывающиеся (особенности по градиенту POB), способствуют существованию большого числа иных вариантов сочетания доминантов, встречи которых менее вероятны, но вполне возможны. Таким образом, непрерывное распределение видов вдоль ведущих градиентов среды формирует континуум сообществ, маркерами которых выступают наиболее вероятные наборы доминантных видов.

Экоклины зоопланктона, построенные для ряда озер с различным уровнем pH воды и содержанием POB, отражают изменение встречаемости и доминирования видов под влиянием закисления или гумификации водоемов, если озера мало различаются по морфометрии, происхождению или другим характеристикам, не связанным непосредственно с закислением или гумификацией (Лазарева, 1995). В нашем случае это условие выполняется и экоклины зоопланктона можно интерпретировать как эко-

Дисперсионный анализ влияния факторов рН воды и гумификации (POB) на встречаемость и обилие зоопланктона озер (n=325)

Вид	рН ($df_1=2, df_2=321$)				POB, мг С/л ($df_1=1, df_2=321$)			
	MSS1 между группами	MSS2 внутри групп	критерий Фишера	уровень значимости	MSS1 между группами	MSS2 внутри групп	критерий Фишера	уровень значимости
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	13373.7	258.5	51.73	0	21449.0	258.5	82.97	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	3170.1	243.1	13.04	0	11792.8	243.1	48.50	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	19448.5	3534.5	5.50	0.005	41595.7	3534.5	11.78	0.001
<i>Holopedium gibberum</i>	910.1	165.4	5.50	0.005	810.3	165.4	4.90	0.028
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	3330.7	664.3	5.01	0.007	2801.6	664.3	4.22	0.041
<i>Eubosmina longispina obtusirostris</i>	1280.7	280.9	4.56	0.011	10005.5	280.9	35.62	0
<i>Keratella cochlearis</i>	22983.2	578.6	39.72	0	720.4	578.6	1.25	0.265*
<i>Daphnia cristata</i>	1988.5	61.4	32.40	0	22.9	61.4	0.37	0.548*
<i>Polyarthra vulgaris</i>	30011.8	1150.9	26.08	0	18.7	1150.9	0.02	0.900*
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	8759.2	341.1	25.68	0	903.3	341.1	2.65	0.105*
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	9088.8	510.0	17.82	0	1753.3	510.0	3.44	0.065*
<i>E.gracilis</i>	261.5	44.3	5.91	0.003	2.8	44.3	0.06	0.805*

* Влияние фактора недостоверно при уровне вероятности 95%, MSS1 и MSS2 – средние суммы квадратов отклонений случайной переменной от общего среднего, df_1 и df_2 – число степеней свободы между группами и внутри групп соответственно.

Экоклины изменения встречаемости зоопланктона в пелагиали малых озер по градиентам закисления (рН) и гумификации (РОВ)

Вид	Число встреч	рН воды		РОВ, мг С/л	
		мода	ЭИ	мода	ЭИ
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	78	8.7	4.6-9.6	-	-
<i>Daphnia cristata</i>	118	8.2	4.5-9.9	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	123	8.2	4.6-9.9	-	-
<i>Keratella cochlearis</i>	157	8.2	4.4-9.6	-	-
<i>Asplanchna priodonta</i>	178	6.4	4.4-9.9	38.0	4.2-64.2
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	62	5.6	4.6-7.5	50.4	4.2-64.2
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	201	5.0	4.1-9.6	17.7	0.9-64.2
<i>Polyarthra vulgaris</i>	150	5.0	4.1-9.4	-	-
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	206	4.9	4.1-9.9	-	-
<i>Holopedium gibberum</i>	142	4.9	4.1-9.9	13.3	0.9-47.9
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	197	4.9	4.1-9.6	9.5	0.9-56.5
<i>Eubosmina longispina obtusirostris</i>	188	4.9	4.1-9.6	7.8	0.9-53.1
Объем наблюдений	325		4.1-9.9		0.9-64.2

Примечание. ЭИ – эмпирический интервал встречаемости, здесь и в табл.3: прочерк – влияние фактора не достоверно при уровне значимости 5%.

Таблица 3

Экоклины изменения максимума обилия зоопланктона в пелагиали малых озер по градиентам закисления (рН) и гумификации (РОВ)

Вид	Максимальное обилие по градиенту рН, % *	рН воды **		Максимальное обилие по градиенту РОВ, % *	РОВ, мг С/л**	
		Х	σ		Х	σ
<i>Daphnia cristata</i>	14.8 ± 1.2	7.6	0.93	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	33.3 ± 2.4	7.5	0.90	-	-	-
<i>Keratella cochlearis</i>	39.2 ± 2.8	7.3	0.81	-	-	-
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	62.2 ± 5.3	6.9	0.27	70.0 ± 4.9	45.8	8.51
<i>Asplanchna priodonta</i>	57.0 ± 10.9	5.9	0.31	39.6 ± 4.4	28.6	5.63
<i>Holopedium gibberum</i>	18.4 ± 2.9	5.8	0.23	16.1 ± 3.8	26.2	5.00
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	14.2 ± 4.7	5.5	0.30	-	-	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	22.0 ± 2.3	5.0	0.50	27.3 ± 3.1	27.2	4.46
<i>Eubosmina longispina obtusirostris</i>	16.6 ± 3.5	5.0	0.50	22.1 ± 2.3	7.3	4.22
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	22.1 ± 1.8	4.7	0.25	29.3 ± 2.0	7.4	4.21
<i>Polyarthra vulgaris</i>	77.5 ± 4.0	4.7	0.25	-	-	-
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	37.3 ± 2.4	4.7	0.24	-	-	-

* В пробах, где вид был встречен, ** приведено среднее значение фактора и стандартное отклонение в классе с максимальным обилием вида.

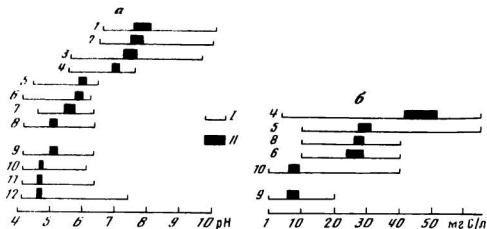


Рис. 1. Экохроноклины доминирования зоопланктона по градиентам pH воды (а) и РОВ (б). I – эмпирические интервалы доминирования (обилие 10%), II – 95% -ные доверительные интервалы экологических центров доминирования (по данным табл.3); 1 – *Daphnia cristata*, 2 – *Mesocyclops leuckarti*, 3 – *Keratella cochlearis*, 4 – *Thermocyclops oithonoides*, 5 – *Asplanchna priodonta*, 6 – *Holopedium gibberum*, 7 – *Eudiaptomus gracilis*, 8 – *Ceriodaphnia quadrangula*, 9 – *Eubosmina longispina obtusirostris*, 10 – *Diaphanosoma brachyurum*, 11 – *Polyarthra vulgaris*, 12 – *Eudiaptomus graciloides*

хроноклины, а смены зоопланктона под влиянием этих факторов можно проследить по замещению доминантных видов. Последовательность замещения видов зоопланктона по мере увеличения уровня гумификации, практически, противоположна наблюдаемой при снижении pH воды (рис.1).

Обсуждение

Облик малых озер во многом определяется процессами, протекающими на их водосборах. Само существование таких водоемов в больших болотных массивах связано с образованием и ростом торфяников (Иванов, 1957). В этой связи малое озеро и его водосборный бассейн имеет смысл рассматривать как единую экологическую систему. Болотообразовательный процесс в ландшафтах зоны избыточного увлажнения стимулирует аутогенную сукцессию в системе озеро/водосбор. Из заболоченных водосборов в озера поступает большое количество аллохтонного окрашенного органического вещества, что определяет развитие сукцессии по гетеротрофному типу: интегральная продукция/дыхание (A/R) $\ll 1$ на начальной стадии (Odum, 1986). Этот процесс сопровождается увеличением цветности, уменьшением прозрачности воды и значительным расхождением между скоростью фотосинтеза под поверхностью, которая может быть весьма высокой, и интегральной первичной продукцией, которая вследствие уменьшения глубины эвфотной зоны сравнительно мала (Минеева, 1994). Поступление органических кислот в составе РОВ приводит к снижению pH воды гумифицированных озер до pH 5.5 и служит одной из причин закисления их вод (Ксенов, Лазарева, 1994).

Антропогенное атмосферное закисление поверхностных вод вызывает к жизни в таких экосистемах вторичную аллогенную антропогенную сукцессию. В этом случае в водах озер увеличивается доля анионов сильных минеральных кислот (в основном сульфатов), наблюдается деградация гидрокарбонатной буферной системы и формируется дефицит неорганического углерода (Котов, Лазарева, 1994), а также снижается доступность биогенных элементов для фитопланктона (Минеева, 1994). Это приводит к снижению отношения A/R , которое служит функциональным показателем относительной зрелости системы (Odum, 1986).

Любая система по мере развития аутогенной сукцессии движется к терминальной стадии – климаксу. Для климаксовых экосистем характерно $A/R \approx 1$ (Odum, 1986). Такое соотношение продукции и дыхания наблюдается, в частности, в типично олиготрофных



Рис.2. Возможная схема взаимодействия аллогенных и аутогенных процессов в водных экосистемах. A/R в олиготрофных, эвтрофных и дистрофных озерах – по: Винберг, 1960

озерах (Винберг, 1960), но возможно и в высокопродуктивных (Odum, 1986). По-видимому, в экосистемах исследованных озер аллогенное воздействие (антропогенное закисление) меняет траекторию аутогенной гетеротрофной сукцессии (заболачивание) и отбрасывает экосистему назад на более раннюю стадию развития (рис.2). Теоретически возможность такого взаимодействия аллогенных и аутогенных процессов показана в работе (Odum, 1986).

Представленные экоклинны зоопланктона наиболее близки к пространственным рядам ведущих видов зоопланктона озер, соотносенным с уровнем закисления и гумификации, которые описаны в работе А.А. Салазкина (1976), также выполненной на преимущественно небольших озерах гумидной зоны. Наши данные существенно отличаются от результатов М.Л. Пидгайко (1984), которая анализировала главным образом планктон прудов (270 из 400 водоемов). Экохроноклин зоопланктона по градиенту закисления в настоящей работе служит индикатором аллогенных процессов в водоемах, поскольку в большинстве озер – во всех светловодных ($POB < 10$ мг С/л) и в тех гумифицированных ($POB > 10$ мг С/л), где $pH < 5.3$ – доминирует антропогенная составляющая закисления (Комов, Лазарева, 1994). Смена зоопланктона под влиянием гумификации обратна той, которая наблюдается при закислении и отражает развитие аутогенной сукцессии. Вероятно, поэтому в антропогенно закисленных гумифицированных озерах часто наблюдают менее выраженные изменения в зоопланктоне, чем в антропогенно закисленных светловодных (Sarvala, Halsinaho, 1990; Лазарева, 1995, 1996). В последних аутогенная сукцессия развивается по автотрофному пути и направление аллогенных процессов (закисление) и аутогенных совпадает (рис.2).

В работах (Siegfried et al., 1989; Locke et al., 1994) уровень закисления отрицательно коррелирует с показателями трофического статуса водоемов, то же отмечено для исследованной группы озер (Комов, Лазарева, 1994). Анализ смен зоопланктона, выполненный нами по таблицам (Пидгайко, 1984; Berzins, Pejler, 1989a,б), показал, что схема замещения видов при закислении в основном противоположна наблюдаемой при эвтрофировании. Эвтрофирование отбрасывает экосистему на более раннюю стадию сукцессии в области автотрофных процессов (Odum, 1986), но в пределах области гетеротрофных, вероятно, способно продвинуть ее к терминальной стадии (рис.2). В целом обратные траектории процессов при закислении и эвтрофировании, по-видимому, сохраняются в обеих областях аутогенной сукцессии.

Экоклины зоопланктона, построенные для озер с различным уровнем pH воды и РОВ (пространственные ряды), можно интерпретировать как экохроноклины (сукцессионные ряды), если водоемы мало различаются по характеристикам, не связанным непосредственно с закислением или гумификацией.

Смены зоопланктона при закислении или гумификации отчетливо прослеживаются по схеме замещения доминантных видов (экохроноклину).

В лесных озерах с заболоченными водосборами направление аллогенной сукцессии, связанной с антропогенным закислением, противоположно траектории развития аутогенной гетеротрофной сукцессии, вызванной болотообразовательными процессами. Это подтверждается обратной схемой замещения видов зоопланктона при закислении и гумификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова В.Д. Классификация растительности. Л., 1969.
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л., 1969.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
- Дедкова И., Эрдман Л., Григорьян С., Гальперин М. (Dedkova I., Erdman L., Grigoryan S., Galperin M.) Assessment of airborne sulphur and nitrogen pollution of the Baltic Sea Area from European countries for 1987-1991: Report. Meteorological Synthesizing Centre – East (MSC-E). Moscow, 1993.
- Иванов К.Е. Основы гидрологии болот лесной зоны. Л., 1957.
- Комов В.Т., Лазарева В.И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб., 1994.
- Лазарева В.И. (Lazareva V.I.) Response of zooplankton communities to acidification in lakes of Northern Russia // Rus. J. of Aquat. Ecol. 1995. Vol. 4, № 1.
- Лазарева В.И. Зоопланктон малых озер южной Карелии при различном уровне pH и гумификации // Экология. 1996. № 1.
- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. СПб., 1994.
- Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М., 1974.
- Миркин Б.М., Кашапов Р.Ш., Руди Ю.Ф. Статистический анализ широтных топоклинов // Биол. науки. 1974. № 6.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Градиентный анализ растительности // Успехи соврем. биологии. 1983. Т.95, вып.2.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология. Принципы и методы. М., 1978.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М., 1984.
- Салазкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны и их биолого-продукционная характеристика. Л., 1976.
- Berzins B., Pejler B. Rotifer occurrence in relation to pH // Hydrobiologia. 1987. V.147.
- Berzins B., Pejler B. Rotifer occurrence and trophic degree // Hydrobiologia. 1989a. V.182, № 2.
- Berzins B., Pejler B. Rotifer occurrence in relation to water color // Hydrobiologia. 1989b. V.184, № 1-2.
- Locke A., Sprules W.G., Keller W., Pitblado J.R. Zooplankton communities and water chemistry of Sudbury Area Lakes: Changes related to pH recovery // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1994. V. 51.
- (Odum E.) Одум Ю. Экология. М., 1986. Т.2.
- Sarvala J., Halsinaho S. Crustacean zooplankton of Finnish Forest lakes in relation to Acidity and other Environmental Factors // Acidification in Finland. Berlin; Heidelberg, 1990.
- Siegfried C.A., Bloomfield J.A., Sutherland J.W. Planktonic Rotifer community structure in Adirondack, New York, U.S.A. lakes in relation to acidity, trophic status related water quality characteristics // Hydrobiologia. 1989. V.175, № 1.
- (Whittaker R.) Уиттакер Р. Сообщества и экосистемы. М., 1980.

УДК 591.524.12

СВЯЗЬ ОСОБЕННОСТЕЙ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА EUDIAPTOMUS GRACILOIDES (LILLJEBORG) ОЗ. ГЛУБОКОГО

© 1998 Т.Н. Семенова, А.Ф. Пастернак, Е.Г. Арашкевич

*Институт океанологии РАН,
117218, г. Москва, ул. Красикова, 23*

Исследованы сезонные изменения численности, возрастной структуры и вертикального распределения разных возрастных стадий *Eudiaptomus graciloides* оз. Глубокое, динамика генеративных характеристик популяции и размеров тела. Выявлена четкая дицикличность в развитии с пиками размножения в мае и конце августа–начале сентября, что подтверждено также генеративными характеристиками (относительной численностью самок с яйцами и без яиц, числом кладок, приходящимся на одну самку, числом яиц в кладке и т.д.). Показано, что вертикальное распределение популяции претерпевает закономерные сезонные изменения: весной популяция приурочена к поверхностному слою, в период летнего прогресса эпилимниона основная масса рачков IV-V стадии и самок погружается в мета- и гипolimнион, что сопровождается задержкой в развитии старших копеподитов. В конце лета популяция вновь концентрируется в поверхностном слое. Высказано предположение, что опускание копепод на определенной стадии жизненного цикла в более глубокие слои воды при неблагоприятных изменениях среды в поверхностном слое свойственно как морским, так и пресноводным Calanoida.

Ключевые слова: оз. Глубокое, *Eudiaptomus graciloides*, сезонные изменения, численность, вертикальное распределение, генеративные характеристики.

Seasonal changes in abundance, age structure and vertical distribution of various development stages of *Eudiaptomus graciloides* in Lake Glubokoe were studied simultaneously with reproductive features and cephalothorax length. Two clear peaks were found in reproduction, in May and the end of August – beginning of September. The relative amount of females carrying eggs, number of clutches per female, number of eggs per clutch and other reproductive features confirmed this conclusion. Vertical distribution of the population was subjected to seasonal changes: in spring, the population concentrated in the surface layer; during the summer warming of the epilimnion, the major portion of copepodites IV-V and females descended into the meta- and hypolimnion, and a delay in development occurred by the end of summer, the population again concentrated in the upper layer. The descent of copepods at a certain developmental stage into the deep water layers during unfavourable environmental changes in the surface layer is suggested to be a common feature for some freshwater as well as for marine Calanoida.

Key words: Lake Glubokoe, *Eudiaptomus graciloides*, seasonal changes, abundance, vertical distribution, reproductive features.

Введение

Сезонные изменения вертикального распределения известны для популяций многих планктонных видов копепод. У растительноядных морских Calanoida опускание в более глубокие слои воды на том или ином этапе жизненного цикла часто связано с переживанием неблагоприятных условий среды (главным образом, пищевых и температурных) и образованием покоящихся стадий (Marshall, Orr, 1955; Виноградов, 1968; Conover, 1988). Для пресноводных Calanoida, в том числе и для одного из самых массовых и изученных видов *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), сведения о сезонных перестройках вертикальной структуры популяции с учетом всех возрастных категорий немногочисленны. Е.В.Борущий (1950), исследовавший биологию планктонных копепод в мелководном Белом озере (Косино), обнаружил, что *E.graciloides* в разные сезоны концентрировался главным образом в верхнем 5-метровом слое. Вертикальное распределение этого же вида в оз. Глубокое (Московская обл.), по данным А.П. Щербакова (1967), претерпевало сезонные изменения: в период зимней стагнации большая часть популяции обитала в верхнем 10-метровом слое, во время весенней

циркуляции распределение было практически равномерным от поверхности до максимальных глубин (30 м), летом популяция в основном была приурочена к слою выше 4-6-метровой глубины. Позднее В.Ф. Матвеевым (1978) было обнаружено летнее заглубление "ядра" популяции *E. graciloides* в слой металимниона (5-10 м), т.е. ниже, чем описано А.П. Щербаковым. Летняя концентрация рачков IV копепоидитной стадии того же вида в гипolimнионе с последующим подъемом их в поверхностный слой в начале августа отмечалась также для оз. Эсром (Bosselmann, 1975б). Мы поставили своей целью более подробное изучение вертикального распределения отдельных стадий развития *E. graciloides* в связи с особенностями жизненного цикла вида, уделив внимание изменениям возрастной структуры и генеративных характеристик популяции, а также размеров тела рачков.

Материал и методика

Работы проводили в центральной части оз. Глубокого над максимальными глубинами. Пробы планктона отбирали с 6 мая (озеро вскрылось 26 апреля) по 7 октября 1995 г. в светлое время суток (12–15 ч) примерно с двухнедельным интервалом, за исключением последней серии наблюдений, когда интервал составил 30 сут. Для количественного учета копепоидов и взрослых рачков использовали ловы планктонной сетью (площадь входного отверстия 0.45 м², ячея фильтрующего конуса 180 мкм) с горизонтов 0-5, 5-10 и 10-20 м. С середины июня по сентябрь эти слои приблизительно соответствуют эпи-, мета- и гипolimниону, в начале лета основная часть слоя формирующегося термоклина обычно располагается выше 5 м, и нижнюю часть горизонта 5-10 м занимают гипolimниальные воды (Щербаков, 1967; Садчиков, 1983). В июле, когда наблюдалось заглубление основной массы популяции, были дополнительно взяты ловы глубже 20 м. Для учета численности науплиусов в эпимнионе пробы брали планктоносорбителем Вовка (модифицированная модель объемом 8 л с ячеей фильтрующего сита 75 мкм (Щербаков, 1956)) с интервалом 1 м до глубины 5 м. Были использованы также два лова от 6 мая (0-10 и 10-25 м) планктонной сетью с ячеей 75 мкм и лов сетью от 28 августа (0-10 м), любезно предоставленной нам Н.М.Коровчинским. Всего было проанализировано 32 сетных лова и 53 пробы планктоносорбитра.

Обработку проводили под бинокуляром в камере Богорова. Науплиусов в пробах планктоносорбитра просчитывали totally по шести размерным категориям, соответствующим двум ортонауплиальным стадиям (150 и 200 мкм) и четырем метанауплиальным стадиям (250, 300, 350 и 400-425 мкм). В сетных пробах определяли количество рачков каждой копепоидитной стадии, самцов и трех физиологически различающихся категорий самок: с "пустыми" и наполненными яичниками, и с яйцевыми мешками (кладками). Просчитывали также число сброшенных кладок, суммируя их в дальнейшем с числом яйценосущих самок и уменьшая на соответствующее количество две другие категории самок пропорционально их численности в пробе с целью избежать занижения количества рачков с кладками, которые обычно сбрасываются потревоженными животными. Для всех периодов наблюдений подсчитывали среднее число яиц в кладке (как правило, в 20-40 кладках).

Длину цефалоторакса измеряли во всех пробах у 10 рачков каждой возрастной стадии, для самок – каждой выделенной категории. Этот показатель стабильнее, чем общая длина тела, сильнее зависящая от степени выдвигания сегментов, сочлененных телескопически. Ошибка измерений не превышала 25 мкм, что для самых мелких науплиусов составляло менее 17%, для I копепоидов – около 6%, а для старших копепоидов и взрослых особей – не более 3-4% измеряемой величины.

Результаты

Сезонные изменения численности. Изменения численности отдельных стадий развития, а также общей численности популяции *E. graciloides* в слое 0-20 м представлены на рис.1. Данные для науплиусов, обитающих в период сформировавшегося термоклина

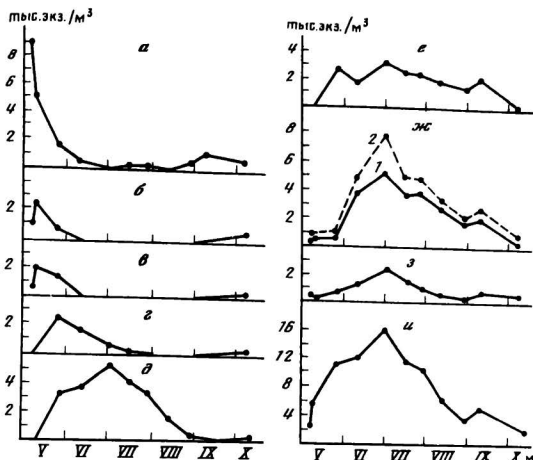


Рис.1. Сезонные изменения численности разных возрастных стадий *Eudiaptomus graciloides* (науплии в слое 0-5 м, остальные в слое 0-20 м). а – науплии, б-е – I-V копепоидиты, соответственно, ж – самки (1) и суммарная численность взрослых особей (2), з – самцы, и – общая численность популяции (без науплиев)

преимущественно в эпилимнионе (Щербаков, 1956; Матвеев, 1975; Пастернак и др., 1996), относятся к слою 0-5 м, кроме данных от 6 мая и 28 августа для слоя 0-10 м.

Для науплиусов и I-III копепоидитов (рис.1, а-г) характерны максимумы численности в мае и менее выраженные – в сентябре-октябре при практическом отсутствии или незначительной встречаемости в середине лета. Иная картина сезонных изменений численности у IV копепоидитов (рис.1, д). Появившись в небольшом количестве в начале мая, они быстро увеличили свою концентрацию к концу мая, оставаясь многочисленными (более 2500 экз./м³) в течение двух летних месяцев с максимумом 30 июня (более 5000 экз./м³). К концу августа – середине сентября количество IV копепоидитов резко сократилось и снова немного увеличилось к 7 октября. Рачки V копепоидитной стадии (рис.1, е) не были отмечены только в начале мая, а с 24 мая по 9 сентября их численность колебалась около 2000 экз./м³, резко снизившись к 7 октября. Основной пик концентрации наблюдали 30 июня, два более низких – 24 мая и 9 сентября.

Взрослые особи, встречаясь в планктоне (рис.1, ж), достигли максимума численности (7767 экз./м³) в конце июня и к 7 октября постепенно снизили ее до весеннего уровня. Эти изменения отражали прежде всего динамику более многочисленных самок, составлявших обычно 60-85% от взрослой части популяции.

Основной максимум общей численности популяции (без науплиусов), наблюдавшийся 30 июня (рис.1, и), был сформирован преимущественно IV-V копепоидитами и взрослыми рачками, имевшими наибольшую концентрацию в это время. Небольшой подъем численности 9 сентября был связан, в первую очередь, с увеличением количества рачков V стадии и взрослых особей.

Относительная численность разных стадий развития, представленная как возрастная структура популяции, приведена на рис.2, а, для сопоставления на рис.2, б – в дана концентрация науплиусов и яиц в слое 0-5 м в те же сроки наблюдений.

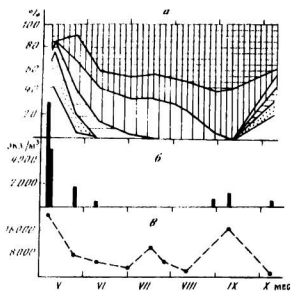


Рис.2

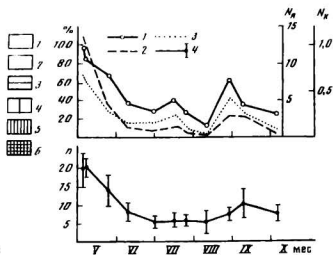


Рис.3

Рис.2 Возрастная структура популяции в слое 0–20 м (а) и численность науплиусов (б) и яиц (в) в слое 0–5 м. 1 – относительная численность I–V копепоидитных стадий и взрослых рачков, соответственно

Рис.3 Сезонные изменения некоторых генеративных характеристик популяции. 1 – относительная численность самок с наполненными яйчниками и с яйцевыми мешками, % от общего числа самок в слое 0–20 м, 2 – число яиц, приходящихся на одну самку в популяции (N_2), 3 – число кладок, приходящихся на одну самку и популяции (N_k), 4 – среднее число яиц в кладке (n), вертикальные линии – величина стандартного отклонения

Генеративные характеристики популяции. Изменения показателей плодовитости самок в разные сезоны отражены на рис.3. Доля суммарной численности самок с яйцевыми мешками и с полными яйчниками от общего числа самок была наиболее высока весной и в конце августа (более 60%) и минимальна в начале августа (всего 12.9%). Параллельно с этим изменялось среднее число яиц в кладке от 20.4 в начале мая до 8.2 в первой декаде июня, затем с конца июня по 10 августа оно было постоянно низким – 5.1–5.8, а к 9 сентября снова увеличилось до 10.3. В связи с этим среднее число кладок и яиц, приходящихся на одну самку в популяции, с учетом общей численности самок, изменялось сходным образом: в начале мая эти величины составляли выше 0.6 кладки (12.6–13.5 яиц), в начале августа 0.4 кладки (2.9 яиц), а в июньские значения падали до 0.2–0.05 кладки (1.4–0.3 яиц) на каждую самку.

Вертикальное распределение. В период исследований происходило заметное перераспределение основной массы популяции по вертикали. Если рачки I–II копепоидитных стадий встречались только или преимущественно в слое 0–5 м, то у старших копепоидитов и самок летом наблюдалось их постепенное заглубление в слой 5–10 м с последующим подъемом осенью в слой 0–5 м. Эта тенденция проявилась уже у III копепоидитов (рис.4,а), но наиболее четкие и интересные изменения были отмечены в вертикальном распределении старших стадий развития, которые составляли основную часть популяции на протяжении значительного периода жизненного цикла. Эти изменения были синхронными и однонаправленными у IV–V копепоидитов и самок (рис.4, б–г). В мае подавляющая часть рачков обитала в слое 0–5 м, в начале июня большинство погружилось в слой 5–10 м, хотя значительная доля еще оставалась в вышележащем горизонте. К концу июня произошла дальнейшая их концентрация в слое 5–10 м с одновременным снижением численности в поверхностном слое. В июле – начале августа наибольшая численность особей наблюдалась также в слое 5–10 м, но при этом значительная часть опустилась глубже 10 м в слой гипolimниона. Осенью была отмечена противоположная тенденция. Малочисленные в сентябре–октябре IV копепоидиты были встречены только в слое 0–10 м, причем в октябре их количество у

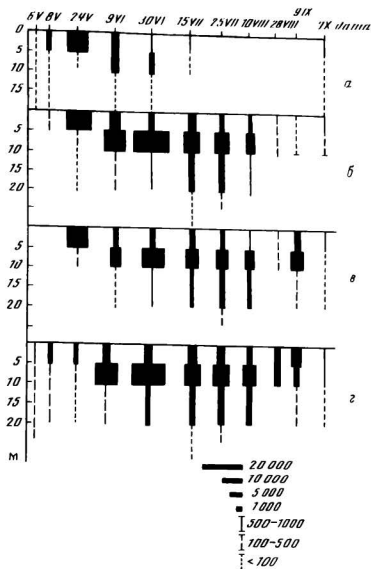


Рис.4. Вертикальное распределение отдельных возрастных стадий *Eudiaptomus graciloides* в разные сезоны 1995 г. а - в - III-V копепоидиты, г - самки. Ширина заштрихованной зоны соответствует концентрации рачков (экз./м³) в данном слое (см. шкалу)

поверхности было выше, чем в слое 5–10 м. В сентябре V копепоидиты еще преобладали в промежуточном горизонте, но практически исчезли из более глубокого слоя, а в начале октября в основном переместились в поверхностный горизонт. Самки осенью почти целиком находились выше 10-метровой глубины, в сентябре их численность была несколько больше у поверхности, а в октябре равномерно распределена в слое 0–10 м. Самцы в мае и августе-октябре обитали в основном до глубины 5 м, а в июне-июле были относительно равномерно распределены в слое 0–10 м, чаще с небольшим преобладанием у поверхности.

Исходя из данных по вертикальному распределению и динамике численности отдельных копепоидитных стадий на разных горизонтах, мы попытались оценить длительность развития старших копепоидитов в зависимости от глубины обитания. Рис.5 демонстрирует схему определения длительности развития IV копепоидитов в слое 5–10 м по интервалу между исчезновением рачков III стадии и резким снижением численности IV стадии, что в данном случае составило около 60 сут.

Размеры тела. Рис.6 (А,Б) дает представление о сезонной динамике средней длины цефалоторакса взрослых рачков и копепоидитов. Для всех возрастных категорий отмечена тенденция уменьшения средних размеров летом, совсем незначительная у IV копепоидитов и взрослых рачков и более заметная у V и I–III копепоидитов. Она

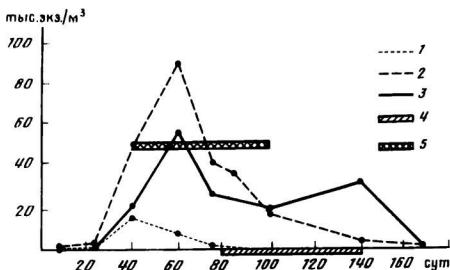


Рис.5. Изменения численности III-V копепоидов *Eudiaptomus graciloides* в слое 5-10 м. 1-3 - III-V копепоиды, соответственно, 4 - продолжительность развития IV копепоидной стадии, 5 - период высокой численности IV копепоидов

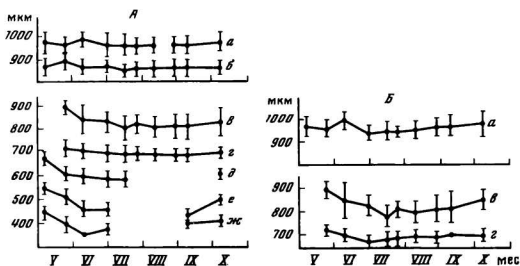


Рис.6. Сезонные изменения средней длины цефалоторакса у разных возрастных стадий *Eudiaptomus graciloides*. А - для слоя 0-20 м, Б - для слоя 0-5 м; а - самки, б - самцы, в-ж - V-I копепоиды, соответственно; вертикальные линии - величина стандартного отклонения

наиболее четко проявилась у рачков, обитавших в эпилимнионе. Величина стандартного отклонения при этом была наибольшей у V стадии, как следствие половой дифференциации: будущие самки крупнее самцов (мы старались, чтобы в выборке те и другие были представлены поровну).

Сопоставление средних размеров III-V копепоидов и самок, пойманных в одно и то же время на разной глубине, показывает, что в конце мая III, IV и V копепоиды в поверхностном слое были крупнее, чем в слоях, лежащих глубже. Летом ситуация изменилась, и крупные особи чаще встречались ниже 5-метровой глубины, причем уже в июне у III, а в июле также и у IV-V копепоидов наблюдалось постепенное увеличение средних размеров тела с глубиной. С августа эта картина нарушилась и проявилась тенденция к "выравниванию" средних размеров во всем столбе воды или к преваляированию более крупных особей в поверхностном слое. Для самок получены сходные результаты, но у них уже с мая отмечалась концентрация более крупных особей в промежуточном слое. Характерные изменения средней длины рачков из горизонтов 0-5 и 5-10 м, между которыми и происходило перемещение их основной массы, приведены на рис.7. Можно проследить, как от весны к лету происходило разделение рачков на

две размерные категории. Вертикальные столбики величин среднего квадратического отклонения для наиболее различающихся средних значений показывают, что в большинстве случаев нет достоверных различий, но можно говорить о четко выраженной тенденции размерного расслоения у старших возрастных стадий в летний период с концентрацией более крупных особей в слоях, лежащих глубже.

Обсуждение результатов

Численность и возрастная структура популяции. Исследования показали, что общий уровень и сезонные колебания численности популяции *E. graciloides* в настоящее время остаются примерно такими же, какие отмечались в предшествующих исследованиях озера (Щербakov, 1956; Матвеев, 1975, 1978). Такое постоянство в проявлении общих количественных характеристик жизненного цикла свидетельствует о значительной устойчивости вида к различным изменениям внешних условий, что подтверждено экспериментальными исследованиями (Маловицкая, 1965) и не удивительно, так как в пределах своего широкого ареала он обитает как в крупных водоемах озерного типа, так и в различных временных водоемах, вплоть до луж.

Сезонные изменения численности различных стадий и возрастной структуры популяции указывают на дициклическость в ее развитии (рис.1,2). Повышение концентрации науплиусов и ранних копепоидов в начале мая и конце августа – начале сентября свидетельствует о двух пиках размножения. Зная, что сроки развития *E.graciloides* от яйца до III копепоидитной стадии составляют при низкой температуре воды в начале мая не менее 3 нед (Иванова, 1975; Фенева, 1979), можно предположить, что массовое размножение началось не позднее середины апреля, еще до схода льда. Видимо, в начале мая мы наблюдали пик весеннего размножения или же он был пройден непосредственно перед началом работ, так как отмеченные 6 мая концентрации науплиусов были близки к максимальным величинам 1973 г. (Матвеев, 1975) и превышали максимум, наблюдавшийся в 1976 г. (Фенева, 1979). Интересно, что при близких сроках вскрытия ледового покрова и сходном ходе сезонных изменений обилия науплиусов, пики их численности в 1973 г. были сдвинуты почти на две недели относительно наших наблюдений. Вероятно, развитие популяции может ускоряться при более “дружной” весне с быстрым прогревом воды, или на этот процесс могут влиять межвидовые отношения, складывающиеся между популяциями массовых видов (Матвеев, 1975).

Если весеннее размножение мы наблюдали на его пике и затем на спаде, то менее интенсивное летне-осеннее размножение было зафиксировано в самом его начале. Действительно, среди появившихся 28 августа науплиусов преобладали ортонауплиальные стадии (91%), лишь 9% приходилось на ранние метанауплиусы размером

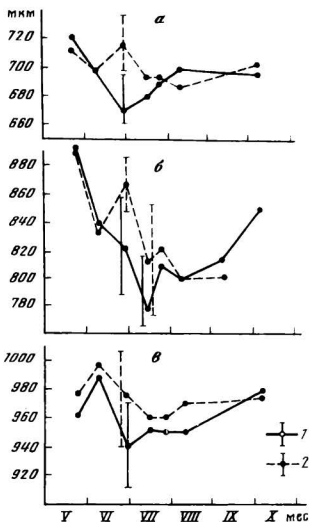


Рис.7. Сравнение размеров цефалоторакса рачков из слоев 0–5 м и 5–10 м в разные сезоны. а – IV копепоидиты, б – V копепоидиты, в – самки: 1 – слой 0–5 м, 2 – слой 5–10 м; вертикальные линии – величина стандартного отклонения

250 мкм, старшие метанауплиусы не отмечены. В начале сентября уже встретились единично I и II копеподиты, а науплиусы были представлены всеми стадиями от 150 до 425 мкм. В начале октября размножение в основном закончилось, так как среди малочисленных науплиусов преобладали старшие метанауплиусы, возросла численность младших копеподитов и появились рачки III–IV стадий. Если считать, что весеннее размножение началось в середине апреля, а летне-осеннее – в самом конце августа, то длительность существования летней генерации составила около 4,5 мес. Из же величину мы получаем, измерив интервал между предполагаемыми пиками размножения.

Дипцикличность развития популяции подтверждает и анализ некоторых генеративных характеристик (рис.3). Несмотря на то, что самки с наполненными яичниками или с яйцевыми мешками встречались постоянно, их доля в общей численности самок заметно возрастала в периоды размножения. Одновременно повышалось число яйцевых мешков и число яиц, приходящихся на одну самку в популяции, а также среднее число яиц в яйцевых мешках. Интересно, что небольшой пик генеративной активности в середине июля (рис.3,а), отчетливо проявившийся только в эпилимнионе и сопровождавшийся повышением здесь концентрации яиц (рис.2,в), не привел затем к существенному возрастанию количества науплиусов и младших копеподитов (рис.1,а и 2,б). Это может быть следствием неблагоприятных условий, складывающихся в эпилимнионе в середине лета (Пастернак и др., 1996), что приводит к высокой смертности при вылуплении науплиев и их линьке в копеподиты (собственные наблюдения), препятствуя, таким образом, развитию новой генерации. Возможно, это связано с летним перегревом эпилимниона, так как еще экспериментальные исследования Л.М. Маловицкой показали, что при повышении температуры воды ниже 20°C наблюдается угнетение развития *E.graciloides* (Маловицкая, 1965).

Вертикальное распределение популяции и скорость развития старших копеподитов.

Весенний прогрев воды в 1995 г. начался довольно рано, и к 6 мая поверхностная температура уже достигла 8°C. Анализ вертикального распределения рачков показал, что в условиях формирующегося и затем установившегося термоклина науплиусы и младшие копеподиты были постоянно сосредоточены в слое 0–5 м, самцы были приурочены к этому же слою или равномерно распределены в слое 0–10 м. Поскольку в периоды размножения и самки (в том числе с яйцевыми мешками) были обильнее в поверхностном слое, можно предположить, что размножение происходит именно там. По некоторым данным (Щербаков, 1967), в период весенней гомотермии науплиусы встречаются от поверхности до максимальных глубин, хотя их численность выше в верхних горизонтах. Видимо, они могут выноситься за пределы поверхностного слоя при интенсивном конвективном перемешивании воды. Не исключено также, что в период весенней гомотермии активизируется развитие науплиусов из зимующих на дне водоема покоящихся яиц, о наличии которых у *E.graciloides* давно известно (Боруцкий, 1951).

Наблюдаемое в период летней стагнации перемещение основной массы старших копеподитов и самок под эпилимнион, возможно, связано со стремлением избежать сильного летнего перегрева поверхностного слоя, а также с ухудшением там пищевых условий при усиливающейся конкуренции среди фильтраторов (Матвеев, 1986). Может быть, те же неблагоприятные факторы мешают в воспроизведении новой генерации оставшимся в эпилимнионе созревшим и выметавшим яйца самкам, о чем может свидетельствовать существенное уменьшение числа яиц в кладках, что напрямую связано с условиями питания (Пастернак и др., 1996). Роль планктонных хищников в сезонной динамике вертикального распределения *E.graciloides*, по-видимому, невелика. Для *Chaoborus flavicans*, совершающего суточные миграции от дна до поверхности и активно питающегося как в светлое, так и в темное время суток, рачки остаются доступными на любой глубине, динамика же численности *Leptodora kindi* в Глубоком озере не является устойчивой характеристикой популяции, и с конца лета по сентябрь ее численность в эпилимнионе обычно высока или даже максимальна (Матвеев, 1978;

Карташов, 1983; Матвеев, 1986), что не мешает подъему сюда *Eudiaptomus graciloides* в это время. Действительно, период пребывания основной массы популяции в мета- и гипolimнионе заканчивается в конце лета и совпадает по времени с линькой IV копепоидитов в V стадию и подъемом в верхний слой. Планктоноядные рыбы, прежде всего молодь окуня и плотва, также, видимо, не оказывают значительного влияния на вертикальные перемещения популяции *Eudiaptomus graciloides* (Бойкова, 1986).

После вспышки весеннего размножения и последовательной смены преваширования младших стадий (рис.2) они исчезают из планктона. Малочисленные III копепоидиты последний раз отмечены летом, 15 июля, т.е. примерно, в это время последние рачки перелиняли в IV стадию, которая, в свою очередь, дружно перелиняв в V стадию, снизила свою численность до единичных находок к 9 сентября. Следовательно, IV копепоидиты существовали в планктоне, по меньшей мере 54 сут, что намного превышает длительность нормального развития этой стадии при соответствующей температуре воды (Маловицкая, 1965; Иванова, 1975) и предполагает задержку в развитии рачков. О возможности задержки развития у старших копепоидитов изучаемого вида было известно из предшествующих работ (Bosselman, 1975a; Фенева, 1979). Отметим, что И.Ю.Фенева, статистически анализируя динамику численности рачков, получила очень близкую величину – 50 сут, что подтверждает реальность этих значений. Проводившиеся параллельно экспериментальные исследования (Пастернак и др., 1996) также показали наличие летней задержки в развитии IV копепоидитной стадии.

Сравнение наших данных по численности IV копепоидитов с немногими опубликованными показывает, что длительность периодов их высокой концентрации близка, хотя сам период может быть несколько смещен во времени, т.е. задержка в скорости развития проявляется из года в год сходным образом. На самом деле картина оказывается сложнее, если принять во внимание значительные сезонные перестройки в вертикальном распределении, когда разные части гемипопуляции IV стадии попадают в разные условия, прежде всего, температурные, поэтому результаты, полученные для всего столба воды, могут иметь лишь усредненное значение. Действительно, продолжительность развития в слое наибольших летних концентраций – 5–10 м (рис.5), определенная как интервал между исчезновением III стадии и снижением до минимума численности IV стадии копепоидитов, составила около 60 сут, и таков же был период высокой численности IV стадии до начала массовой линьки в V стадию. Используя те же критерии, мы получаем для эпилимниона срок развития около 50 сут, т.е. на 10 сут короче, чем в слое, лежащем глубже.

Длительный период высокой численности V копепоидитов (с конца мая по 9 сентября) также заставляет предположить задержку в их развитии, но отсутствие четко выраженных максимумов обилия затрудняет определение ее продолжительности.

Диапазон колебаний средних размеров был небольшим, и нам не удалось связать его минимумы с массовыми линьками из стадии в стадию, как это получилось у А.П.Щербакова (1956), однако наибольшая разница между приведенными в его работе средними размерами (с абдоменом) лишь немногим больше, чем у нас для слоя 0–20 м (6 и 3% от измеряемой величины соответственно). Исследования выявили две основные тенденции: 1) уменьшение средней длины цефалоторакса летом, что лучше выражено в эпилимнионе, и, видимо, связано с температурой, при которой протекает развитие, поэтому сильнее проявляется у короткоживущих I–III копепоидитов; 2) размерное расслоение по глубине старших копепоидитов летом, что связано с задержкой развития особей, опустившихся в более холодную воду под эпилимнион и накопивших значительное количество липидов (Пастернак и др., 1996).

Заключение

Таким образом, исследование динамики популяции типичного пресноводного вида планктонных копепоид-каланойд, обитающего в глубоком водоеме с четко выраженной летней температурной стратификацией, выявило закономерные сезонные изменения в его вертикальном распределении. Это связано с тем, что старшие копепоидиты

E. graciloides с накопленными в полости тела резервными веществами опускаются в глубже лежащий слой воды, что сопровождается задержкой в их развитии. Погружение копепод на некоторых стадиях жизненного цикла в слой воды с более постоянными условиями при неблагоприятных изменениях термического режима или трофических условиях в поверхностных водах, свойственно, вероятно, как морским, так и пресноводным *Calanoida*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (Грант № 95-04-11809). Авторы глубоко благодарны сотрудникам биостанции на оз. Глубоком за помощь в проведении исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- (Бойкова О.С.) *Boikova O.S.* Feeding of fish in Lake Glubokoe // *Hydrobiologia*. 1986. V. 141.
- Боруцкий Е.В. Вертикальное распределение планктонных *Copepoda* в Белом озере в Косине по отдельным стадиям развития // Зоол. журн. 1950. Т. 29. № 2.
- Боруцкий Е.В. К вопросу о цикличности и сезонных миграциях планктонных ракообразных в озерах // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. 1951. Т. 3.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., 1968.
- Иванова М.Б. Рост планктонных ракообразных // Тр. ЗИН АН СССР. 1975. Т. 56.
- Карташов А.И. Динамика численности *Chaoborus* и *Leptodora* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокое. М., 1983.
- Маловицкая Л.М. Наблюдения над жизненным циклом *Eudiaptomus gracilis* (G.Sars) и *Eu. graciloides* (Lill.) (*Copepoda*, *Calanoida*) Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. Л., 1965.
- Матвеев В.Ф. Сравнительная характеристика зоопланктона // Гидробиол. журн. 1975. Т. 4. № 11.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокое в 1973–1974 гг. // Экология сообществ озера Глубокое. М., 1978.
- (Матвеев В.Ф.) *Matveev V.F.* Long-term changes in the community of planktonic crustaceans in Lake Glubokoe in relation to predation and competition // *Hydrobiologia*. 1986. V. 141.
- (Пастернак А.Ф., Арашкевич Е.Г., Семенова Т.Н.) *Pasternak A.F., Arashkevich E.G., Semenova T.N.* Summer delay in development of *Eudiaptomus graciloides*: is this a diapause? // *Rus. J. Aquat. Ecol.* 1996. Т. 5. № 1–2.
- Садчиков А.П. Температурный режим, прозрачность и распределение кислорода // Биоценозы мезотрофного озера Глубокое. М., 1983.
- Фенева И.Ю. Динамика популяции *Eudiaptomus graciloides* в мезотрофном озере Глубоком // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 11.
- Шербаков А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокое озера. I. Рачковый планктон // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. 1956. Т. 7.
- Шербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967.
- Bosselmann S. Population dynamics of *Eudiaptomus graciloides* in Lake Esrom // *Arch. Hydrobiol.* 1975a. Bd 75, H. 3.
- Bosselmann S. Production of *Eudiaptomus graciloides* in Lake Esrom // *Arch. Hydrobiol.* 1975b. Bd 76. H. 1.
- Conover R.J. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere // *Hydrobiologia*. 1988. V. 167/168.
- Marshall S.M., Orr A.P. The biology of marine copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinburgh; London, 1955.

УДК 574.583(28): 591 + 594.1 (28)

РОЛЬ МОЛЛЮСКА *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.) В ВОДОЕМЕ И ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЗООПЛАНКТОННОЕ СООБЩЕСТВО

© 1998 С.А. Курбатова

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

Приводятся литературные данные о фильтрационной деятельности моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме. Дается оценка влияния дрейссены на зоопланктонное сообщество водного биоценоза. Показано, что *D. polymorpha* снижает численность и биомассу планктонных фильтраторов. Ее присутствие в водном сообществе одновременно приводит к увеличению количества видов зоопланктона.

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha* (Pall.), зоопланктон, сообщество, численность, количество видов.

Data on filtering activity of freshwater zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) were reviewed. The influence of *D. polymorpha* on zooplankton community was investigated. Abundance and community biomass of zooplankton declined in zebra mussel presence while the species diversity increased. Zebra mussel diminished food resources for zooplankton.

Key words: *Dreissena polymorpha* (Pall.), zooplankton, community, abundance, number of species.

Введение

Биология дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) как отдельного вида достаточно хорошо изучена и описана. Вселяясь в водоем, она быстро увеличивает свою численность, изменяет и впоследствии определяет структуру гидроценоза. Развиваясь в больших количествах на различных субстратах, этот моллюск создает своеобразные условия обитания для других животных.

Dreissena polymorpha, до последних веков державшаяся в средних и нижних частях рек Причерноморья, Прикаспия и Приаралья, в XIX веке "двинулась победным шествием по Европе" и сейчас заселяет практически всю Европу, кроме северных регионов, где температуры для нее слишком низки (Дрейссена *Dreissena* ..., 1994, стр.5).

Ф.Д.Мордухай-Болтовской (1965, стр.3–4) отмечал, что "в новообразующихся водохранилищах дрейссена появляется быстро, расселяясь, главным образом, личинками, и часто развивается в массах, благодаря обилию удобных субстратов и замедлению, по сравнению с рекой, течения". Кроме того, он высказал мысль, что в будущем возможно появление дрейссены путем случайного заноса в бассейне Тихого океана и в западном полушарии. Это предположение сбылось через двадцать лет. Во второй половине 80-х годов нынешнего столетия американские исследователи наблюдали массовое развитие в Великих озерах, реках и водоемах их бассейнов вида-вселенца – *Dreissena polymorpha* (Lewandowski, 1990; Cooley, 1991; Fisher et al., 1991; Garton, Haad, 1991; Griffiths et al., 1991; Hebert et al., 1991; Stayer, 1991). Более того, после ее интродукции в Великие озера дрейссена стала быстро заселять все водоемы Северной Америки (Johnson, Carlton, 1994). До сих пор не выяснено влияние моллюска на местные организмы, хотя, по-видимому, оно может быть значительным (Leach, 1992). Миллс (Mills, 1992), например, полагал, что виды-вселенцы представляют угрозу для природных сообществ Великих озер.

Двустворчатые моллюски играют важную роль в пресноводных экологических системах (Алимов, 1971), но, пожалуй, ни один вид пресноводных двустворок по своему значению для гидроценоза не может сравниться с *D. polymorpha* (Дрейссена

Dreissena ..., 1994). Дрейссену изучают во многих странах, так как важно найти точный ответ на вопрос, в чем причина ее преимуществ перед другими видами семейства (а ныне живущих пресноводных видов этого семейства, по меньшей мере, пять) и как наиболее полно и рационально использовать положительные особенности дрейссены, сведя к минимуму отрицательные. Двоякая роль дрейссены в водоемах общепозвестна. С одной стороны, обрастание моллюсками гидротехнических сооружений и водоводов является источником разного рода биопомех, с другой – она как фильтратор-седиментатор по способу питания осветляет воду, изымая из нее огромное количество минеральных и органических взвесей. Например, в Северо-Крымском канале дрейссеной за год минерализуется 786.9 т и осаждается в виде агглютинатов 8872.9 т органических веществ (Шевцова, Харченко, 1981).

А.А.Львова (1977) писала, что рост численности *D.polymorpha* в Учинском водохранилище вызвал серьезные затруднения в эксплуатации водоводов и других гидротехнических сооружений, но значительно ускорились процессы биологической очистки воды и минерализации взвешенного органического вещества. В Учинском водохранилище дрейссена ежегодно ассимилирует около 2 тыс. т органической взвеси и осаждаёт в виде агглютинатов и фекалий более 5 тыс. т сестона, а объем воды, равный объему водохранилища, отфильтровывает за 45 сут. Помимо этого, дрейссена служит полноценным белковым кормом для рыб-бентофагов.

Нурдуис с соавт. (Noordhuis et al., 1994) показали в полевых экспериментах, что при внесении дрейссены (340 экз./м³) возможно быстрое снижение концентрации взвеси и предотвращение цветения воды в небольших (0.007 км²) прудах.

Польские исследователи (Reeders, Bij de Vaate, 1990) отмечали, что в оз. Миколойском дрейссена отфильтровывает 8% годовой первичной продукции и обеспечивает 13% годовой седиментации за счет накопления псевдофекалий, оз. Стригель очищается дрейссеной за 5 сут, вода озер Ййселмер и Маркермер профильтровывается по меньшей мере, 1–2 раза в месяц. Учитывая высокую фильтрационную активность дрейссены, эти авторы признают реальным и полезным использовать этого моллюска в очищении водоемов от водорослей.

Л.Е.Бурлакова (1994), исследовав 527 озер, в 90 из которых обитала *D.polymorpha*, сделала вывод, что в последних существенно выше общая минерализация и прозрачность воды, в 1.5 раза ниже показатели цветности и содержания органического вещества, биомассы фито- и зоопланктона.

Значительная роль дрейссены в формировании и функционировании водных сообществ обусловлена ее способностью к быстрому массовому размножению и активной жизнедеятельности.

D.polymorpha оказывает влияние не только на структуру бентосного сообщества, членом которого она является (Каратаев, Ляхнович, 1988; Каратаев, Бурлакова, 1991; Дрейссена Dreissena ..., 1994), но также и зоопланктонного. Кроме того, этот вид на разных стадиях своего развития включается то в сообщество зоопланктона (велигер-ротигер), то в сообщество бентоса водоема. Но даже переходя в бентос, он оказывает огромное влияние на зоопланктон. А.Ю.Каратаев, Л.Е. Бурлакова (1991) указывали, что до вселения дрейссены в оз. Лукомское зоопланктон отфильтровывал объем воды, равный объему воды озера, за 4.9 сут. При этом сообщество зообентоса отфильтровывало весь объем воды за 5649 сут (15.4 года), т.е. фильтрационная способность зоопланктона была неизмеримо выше, чем зообентоса. После вселения дрейссены количество фильтраторов в зоопланктоне заметно снизилось, он стал отфильтровывать тот же объем воды за 24.5 сут, а бентос – за 56 сут.

Эти противоречивые характеристики, исключающие однозначную оценку роли *D.polymorpha*, делают крайне актуальным и необходимым детальное изучение экологии этого моллюска.

Нами была проведена экспериментальная работа с целью исследования влияния моллюска *D.polymorpha* на изменение структуры зоопланктонного сообщества микрорекосмов.

Эксперимент проводили в полевых условиях в лотках объемом 1.5 м³ с площадью дна 2.6 м². Постоянную проточность поддерживали с помощью устройства, описанного в работе Г.А. Виноградова и В.Б. Тагунова (1989). Режим проточности устанавливали так, чтобы объем воды лотка менялся за 5 сут, что соответствовало режиму медленно текущих рек. Использовали речную воду. Для предотвращения вноса и выноса зоопланктона на входе и выходе воды из системы были поставлены фильтры из мельничного газа № 76. На дно лотка помещали грунт, отобранный из спущенного пруда. Во все лотки рассаживали прудовой зоопланктон примерно в равных количествах. В лотки контрольного варианта помещали только зоопланктон. В лотки других вариантов вносили *D.polymorpha* в количестве 0.5 и 1.5 кг/м². Выбор максимальной плотности посадки моллюска ограничивался условиями длительного стабильного существования микрокосмов. Каждый вариант опыта выполняли в трех повторностях. Пробы зоопланктона отбирали один раз в неделю из каждого лотка с помощью пробоотборника объемом 0.5 л в шести точках. Таким образом, объем интегральной пробы составлял 3 л. Пробы фиксировали 4%-ным формалином с добавлением сахарозы (Haneу, Hall, 1973) и обрабатывали по общепринятым гидробиологическим методикам (Методика изучения ..., 1975). Эксперимент длился 91 сут.

Оценивали видовой состав зоопланктона, его общую численность и численность по основным группам (средние значения по вариантам).

Результаты и обсуждение

В эксперименте было отмечено 76 видов зоопланктеров: 13 видов Copepoda (8 Cyclopoidea + 5 Calanoida), 25 Cladocera (облигатнопланктонных 10 видов), 38 Rotatoria (облигатнопланктонных 21).

В обоих вариантах опыта с *Dreissena polymorpha* количество видов Cladocera было больше, чем в контроле. Причем в опыте с меньшей плотностью дрейссены, где ее стартовая биомасса составляла 0.5 кг/м², наблюдалось наибольшее разнообразие видов, в основном за счет сем. Chydoridae. В опыте с большей плотностью моллюска количество видов Cladocera превышало контроль незначительно.

Доминирующим как в контроле, так и в вариантах с дрейссеной был вид *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F.Müller, 1785), субдоминирующими – *Daphnia longispina* O.F.Müller, 1785 и *Bosmina longirostris* (O.F.Müller, 1785). Смены доминанты, как это часто наблюдается, например, в случае токсического воздействия, в опытах с *Dreissena polymorpha* не было.

При меньшем видовом разнообразии в опытах с плотностью дрейссены 1.5 кг/м² наблюдалось более массовое развитие доминирующего вида *Ceriodaphnia quadrangula*, чем в варианте с плотностью моллюска 0.5 кг/м².

Ни один вид Copepoda не доминировал в экспериментальных сообществах. Чаше других встречались *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Th.crassus* (Fischer, 1953), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Heterocope appendiculata* Sars, 1863. Через 28 сут эксперимента в вариантах с дрейссеной отмечалось полное отсутствие половозрелых Copepoda.

Во всех экспериментальных лотках видовое разнообразие коловраток было невелико (1–2 вида), в присутствии дрейссены немного выше (3–5 видов). Массовое развитие в контроле получил колониальный вид *Conochilus* sp. (пик численности на 28-е сутки – 294 экз./л). В вариантах с *Dreissena polymorpha* численность его была ниже.

Рассчитанные значения показателя видового сходства Серенсена (Odum, 1975) падали в ряду контроль – 0.5 кг/м² дрейссены – 1.5 кг/м² дрейссены:

	7 сут	28 сут	51 сут
Контроль – 0.5 кг/м ²	0.83	0.63	0.61
Контроль – 1.5 кг/м ²	0.67	0.62	0.58
0.5 кг/м ² – 1.5 кг/м ²	0.72	0.67	0.26

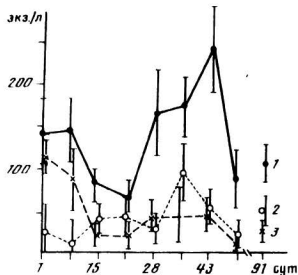


Рис.1

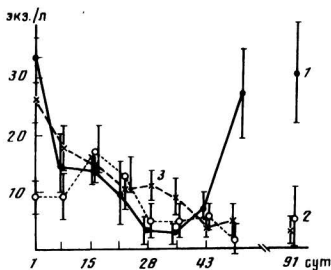


Рис.2

Рис.1. Динамика численности Cladocera в эксперименте. 1 – контрольный вариант, 2 – вариант с плотностью дрейссены 1.5 кг/м², 3 – вариант с плотностью дрейссены 0.5 кг/м²

Рис.2. Динамика численности Сopepoda в эксперименте. Обозначения те же, что и на рис.1

Рис.3. Динамика численности Rotatoria в эксперименте. Обозначения те же, что и на рис.1

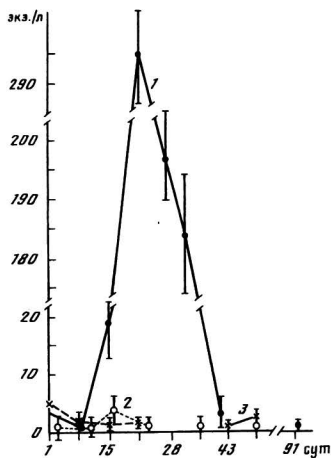


Рис.3

Таким образом, с увеличением плотности дрейссены в микрокосмах начинали возрастать различия в видовом составе зоопланктонных сообществ.

Общая численность зоопланктона в вариантах с дрейссеной уменьшилась по сравнению с контрольными сообществами. Подобное явление – снижение биомассы зоопланктона в озерах, заселенных дрейссеной, – отмечала Л.Е.Бурлакова (1994).

Численность ветвистых рачков в вариантах с *D.polymorpha* была ниже контроля в 2–3 раза (рис.1).

Численность *Copepoda* как в опыте, так и в контроле была невысокой, менее 20 экз./л (рис.2). В течение 43 сут эксперимента она постепенно падала во всех вариантах, затем продолжала снижаться в вариантах с *Dreissena polymorpha* и несколько

увеличилась в контроле, в основном за счет науплиусов и копепоидных стадий Cyclopoida, которые заменили выпавших из зоопланктонного сообщества фильтраторов Cladocera.

При несколько большем видовом разнообразии Rotatoria в вариантах с дрейссеной их численность на протяжении всего эксперимента была ниже контрольной (рис. 3).

Снижение численности и биомассы зоопланктона в водоемах, заселенных дрейссеной, отмечалось многими исследователями. Например, И.К.Тодеран и М.З.Влазмиров (1987) отмечали наиболее резкое уменьшение биомассы ветвистоусых рачков в тех местах водоема, где биомасса и численность дрейссены достигали максимальных величин. На статистически достоверном материале они доказали, что вклад фильтрационной деятельности дрейссены в снижение биомассы Cladocera составляет более 28%. Битон и Хагеман (Beeton, Hageman, 1994) наблюдали снижение численности Cladocera в оз. Эри после массового развития дрейссены. Кроме этого, они отметили, что за 4 года исчезли доминировавшие ранее в зоопланктонном сообществе коловратки и снизилась численность Copepoda до 0.5 экз./л.

Остается открытым вопрос о причине снижения количественных показателей зоопланктона. Некоторые авторы указывают на то, что моллюск *Dreissena polymorpha* отфильтровывает мелких зоопланктеров. Это относится в основном к простейшим, велигерам самой дрейссены, коловраткам, науплиусам Copepoda и иногда Cladocera. Так, Л.В.Шевцова с соавт. (Шевцова и др., 1986) на основании экспериментальных данных показали, что дрейссена полиморфная и бугская длиной 18–20 мм отфильтровывают и потребляют простейших *Paramecium caudatum*, *Tachysoma pellionella*, коловраток *Euchlanis dilatata*, ветвистоусых *Bosmina longirostris*, *Podon* sp., велигеров дрейссены, ювенильных циклопов, что приводит к уменьшению общего количества обилия зоопланктона.

Мак Исаак с соавт. (Mac Isaak et al., 1995) в лабораторных экспериментах исследовали степень выедания дрейссеной размером 6–22 мм микрозоопланктона (меньше 240 мкм). Выедание моллюсками коловраток и велигеров дрейссены было пропорционально длине раковины моллюсков у особей размером более 10 мм. На численность крупного зоопланктона (науплиусы копепоид и кладоцер) дрейссена не влияла.

В.П.Михеев (1967а) указывал на то, что дрейссена может поедать плохих пловцов: простейших, коловраток, некоторые виды низших рачков, велигеров, но он отмечал, что это способны делать лишь очень крупные особи размером около 30 мм. Максимальный размер поедаемых дрейссеной частиц – несколько сот микрон (Михеев, 1967б; Дрейссена *Dreissena* ..., 1994). Степень доступности мелких зоопланктеров для моллюска определяется их двигательной активностью, способностью противостоять потоку воды. На расстоянии 1–2 см от раструба сифона скорость движения воды еще невелика, и активные, хорошо плавающие представители зоопланктона свободно уходят из струи воды, направляющейся в мантийную полость моллюска.

Поскольку простейшие не являлись объектом нашего исследования, а велигеры дрейссены в экспериментальном сообществе отсутствовали, наше внимание уделялось планктонным Copepoda, Cladocera и Rotatoria. При выборочном вскрытии моллюсков из экспериментальных микрокосмов в желудках не было обнаружено остатков зоопланктеров, которые обычно имеются в пищеварительном тракте планктофагов, поэтому мы не склонны утверждать, что единственной причиной снижения численности планктонных организмов является выедание их дрейссеной, хотя и не исключаем эту возможность.

По-видимому, другой немаловажной причиной уменьшения количества фильтраторов зоопланктона в присутствии *Dreissena polymorpha* выступают их конкурентные отношения за пищу. К этому предположению есть все основания.

Dreissena polymorpha и представители зоопланктона имеют перекрывающиеся спектры питания как по качеству пищи, так и по ее размерным характеристикам. Дрейссена отфильтровывает преимущественно мелкие округлые клетки из диатомовых, протококковых, перидиниевых, динофлагеллят, зеленых, синезеленых водо-

рослей, а также детрит, составляющий основу пищи этого моллюска (Михеев, 1967а; Яблонская, 1968; Желтенкова, 1973; Lei et al., 1996). Эти же виды водорослей и детрит в разной степени являются и кормом для различных видов фильтраторов зоопланктона (Комарова, 1966; Сорокин, 1966; Богатова, 1967; Павельева, Сорокин, 1971; Жданова, Фриновская, 1976; Никулина, Гутельмахер, 1979; Добрынина, 1980; Данилова, Черепнина, 1989).

Кроме того, рядом авторов (Haraughy, 1936; Михеев, Сорокин, 1966; Дрейссена Dreissena ..., 1994; Colnet et al., 1995) показано, что при достаточной концентрации бактерий в воде дрейссена способна задерживать их на своих жабрах и использовать в пищу. В этом виде пищи *D. polymorpha* конкурирует также с некоторыми видами зоопланктона (Салимовская-Родина, 1940; Brendelberger, 1991).

В питании дрейссены и зоопланктонов большую роль играет детрит, 90% и 20–80 % соответственно (Михеев, 1967а; Павлютин, 1979; Гутельмахер и др., 1988). При этом те и другие поедают частицы размером от нескольких микрон до нескольких сотен микрон (Михеев, 1967б; Кондратев, 1970; Гутельмахер, Алимов, 1979; Гутельмахер и др., 1988; Sprung, 1989; Bern, 1990; Reeders, Bij de Vaate, 1990). Являясь чрезвычайно активным фильтратором и имея с зоопланктоном перекрывающийся по качеству и размеру спектр питания, этот моллюск конкурирует с ним за пищу. По данным И.К. Тодерана и М.З. Владимирова (1990), в Кучуганском водохранилище дрейссена минерализует в 9 раз больше органического вещества, чем свободноживущие простейшие, коловратки, ветвистоусые и веслоногие рачки, вместе взятые, тем самым сильно подрыывая пищевую базу для всех фильтраторов, и, в первую очередь, для планктонных.

Заключение

D. polymorpha (Pall.), благодаря своему огромному жизненному потенциалу играет существенную роль в водоемах. Присутствие дрейссены в водном ценозе изменяет структуру зоопланктонного сообщества, снижая численность основных групп планктонных фильтраторов фитодетритофагов – ветвистоусых рачков, коловраток, калянид при некотором повышении их видового разнообразия. Это явление может быть обусловлено как прямым выеданием моллюском мелких малоподвижных зоопланктонов, так и их конкурентными отношениями за пищу.

Выражаю глубокую признательность Е.А. Кореневой за оказание помощи в обработке проб зоопланктона и исследовании пищеварительного тракта моллюсков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Некоторые вопросы экологии пресноводных двустворчатых моллюсков // Моллюски. Пути, методы и итоги изучения: Автореф. докл. 4 совещ. по изучению моллюсков. Л., 1971.
- Богатова И.Б. К вопросу о питании *Moina rectirostris* (Leydig) // Тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1967. Т.15.
- Бурлакова Л.Е. Влияние дрейссены на химический состав воды (результаты натурных исследований и лабораторных экспериментов) // Экология и охрана окружающей среды: Гез. докл. 1 Междунар., 4 Всерос. научн.- практ. конф. Рязань, 1994.
- 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.
- Гутельмахер Б.Л., Алимов А.Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. общ. биол. 1988. Вып.6.
- Данилова И.В., Черепнина Г.И. Влияние питания планктонных ракообразных на фитопланктон и детрит озера Бем // Сб. науч. тр. Гос. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1989. № 266.

- Добрынина Т.И. Возрастные изменения питания *Cyclops vicinus* Uljan. и *Eucyclops serrulatus* Fisch. (Copepoda, Cyclopoida) // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л. 1980.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М., 1994.
- Жданова Г.А., Фриновская Т.В. Влияние водорослевого корма на рост, плодовитость и продолжительность жизни *Bosmina longirostris* (O.F.Müller) // Гидробиол. журн. 1976. Т.12. № 4.
- Желтенкова М.В. О некоторых элементах структуры пищевых цепей, определяющих рыбную продуктивность Каспийского моря // Тр. Всесоюз. научн.-исслед. ин-та мор. рыб. хоз-ва и океанографии. 1973. Т.80.
- Каратаев А.Ю., Буракова Л.Е. Изменение трофической структуры сообществ планктонных и донных беспозвоночных как способ управления экосистемой озера // Методы исследования и использования гидросистем. Рига, 1991.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в сообществах макро-беспозвоночных и в водных экосистемах // Вид и его продуктивность в ареале: Матер.5 Всесоюз. совещ. Тбилиси: Вильнюс, 1988.
- Комарова И.В. Изучение питания *Ceriodaphnia quadrangula* (Müller), *C.pulchella* (Sars), *Moina rectirostris* Leydig, *M.brachiata* (Jurine), *M.macropora* (Straus) и *Diaphanosoma brachiurum* Leiven // Тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1966. Т.14.
- Кондратьев Г.П. Фильтрационная и минерализационная работа двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов. 1970. 23 с.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 22 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
- Михеев В.П. Питание дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas): Автореф. дис.... канд. биол. наук. Л., 1967а.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Тр. ВНИИ пруд. рыб. хоз-ва. 1967б. Т.15.
- Михеев В.П., Сорокин Ю.И. Количественные исследования питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общ. биол. 1966. Т.27. № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Происхождение и географическое распространение полиморфной дрейссены // Совещ. по биологии дрейссены: Тез. докл. Тольятти, 1965.
- Никулина В.Н., Гутельмахер Б.Л. Взаимоотношения фито- и зоопланктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. Изучение питания пелагического зоопланктона озера Дальнего на Камчатке // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.
- Павлютин А.П. Пищевая ценность детрита для водных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
- Салимовская-Родина А.Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera* // Докл. АН СССР. 1940. Т.29. № 3.
- Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966.
- Тодераш И.К., Владимиров М.З. Функциональное значение популяции *Dreissena polymorpha* Pallas в биологических процессах водоемов Молдавской ССР // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований: Автореф. докл. Восьмого Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л., 1987.
- Тодераш И.К., Владимиров М.З. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в процессах самоочищения водохранилищ-охладителей ТЭС // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, 1990.
- Шевцова Л.В., Жданова Г.А., Мовчан В.А., Примак А.Б. Взаимоотношения дрейссены с планктонными беспозвоночными в экспериментальных условиях // Гидробиол. журн. 1986. Т.22. № 6.
- Шевцова Л.В., Харченко Т.А. О роли дрейссены в переработке взвешенных органических веществ Северо-Крымского канала // Гидробиол. журн. 1981. Т.17. № 5.
- Яблонская Е.А. О питании каспийских моллюсков // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1968. № 1.
- Beeton A.M., Hageman J. Impact of *Dreissena polymorpha* on the zooplankton community of western

Lake Erie: Pap. Congr. Int. Assoc. Theor. and Appl. Limnol., Barcelona, 1992, Pt 4 // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1994, V.25, Pt 4.

Bern I. Food choice in some freshwater, crustacean zooplankters // Acta Univ.upsal. Uppsala Diss. Fac.Sci. 1990. № 245.

Brendelberger H. Filter mesh size of cladocerans predicts retention efficiency for bacteria // Limnol. and Oceanogr. 1991. V. 36. № 5.

Cooley J.M. Zebra mussels // J.Great. Lakes Res. 1991. V.17. № 1.

Cotner J.B., Gardner W.S., Johnson J.R. et al. Effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on bacterioplankton: Evidence for both size-selective consumption and growth stimulation // J.Great Lakes Res. 1995. V.21. № 4.

Fisher S., Stromberg P., Bruner R.A., Boulét L.D. Molluscicidal activity of potassium to the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. Toxicity and mode of action // Aquat.Toxicol. 1991. V.20. № 4.

Garton D.W., Haad W.R. Heterozigosity, shell length and metabolism in the European mussel, *Dreissena polymorpha*, from a recently established population in lake Eria // Comp.Biochem. and Physiol. 1991. V.99. № 1-2.

Griffiths R.W., Schloesser D.W., Leach J.H., Kovalak W.P. Distribution and disperse of the Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes region // Can.J.Fish. and Aquat.Sci. 1991. V.48. № 8.

Hancy J.F., Hall D.J. Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera // Limnol.and Oceanogr. 1973. V.18. № 2.

Haraughy L. Edesvizi Kagyloink es a Lithoglyphus naticoides Ferminta szabad vizek ontisztitasi Kepessegenek tenyezoi // Magy.tud.acad.Mat. es term.tud. Ert. 1936. V.54.

Hebert P.D.N., Wilson C.C., Muvdoch M., Lazar P. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha* // Can.J.Zool. 1991. V.69. № 2.

Johnson L.E., Carlton J.T. Dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: Natural vs. Human-mediated mechanisms: Abstr.ASZ Annu. Meet., (Chicago, Ill), 1994 // Amer.Zool. 1994. V.34. № 5.

Leach J. Zebra mussels in the Great Lakes: Was the fanfare justified? // AAS'92: 158 Nat.Meet.Amer.Assoc. Adv.Sci.: Programm & Abstr. Washington (D.C.), 1992.

Lei J., Payne B.S., Wang S.Y. Filtration dynamics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Can. J.Fish. and Aquat.Sci. 1996. V.53. № 1.

Lewandowski K. Racicznica zmienna, *Dreissena polymorpha* (Pall.) przekroczyła Atlantyck // Arz.Zool. 1990. T.34. № 1.

MacIsaac H.J., Lornee C.J., Leach J.H. Supression of microzooplankton by zebra mussels: Importance of mussel size // Freshwater Biol. 1995. V.34. № 2.

Mills E. Exotic species in the Great Lakes: A history of biotic crises & anthropogenic introduction // AAS' 92: 158 Nat.Meet.Amer.Assoc.Adv.Sci.: Programm & Abstr.Washington (D.C.), 1992.

Noordhuis R., Reeders H.H., Masteijn E.C.L. Inzet van Driehoeksmosselen bij biologisch waterbeheer; resultaten van vel dexperimenten // Tijdschr.watervoorz. en afvalwaterbehandel. 1994. V.27. № 6.

(Odum E.P.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.

Reeders H.H., Bij de Vaate A. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management // Hydrobiologia. 1990. V.200/201.

Sprung M. Field & laboratory observations of *Dreissena polymorpha* larvar: Abundance, growth, mortality & food demands // Arch.Hydrobiol. 1989. Bd 115. H.4.

Stayer D.L. Projected distribution of the Zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America // Can. J.Fish. and Aquat.Sci. 1991. V.48. № 8.

УДК 574.55 (282.247.33)

ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ОЗ. СТАРОГО ПОЙМЫ Р. ДОН

© 1998 В.Я. Пушкарь, Л.А. Конопля, О.В. Аверьянова,
В.Е. Чунин, В.В. Речинский, А.М. Шолохов

*Московский государственный университет,
118899, г. Москва, Воробьевы горы*

Исследованы биопродукционные процессы в оз. Старом, расположенном в пойме Среднего Дона. Озеро Старое – притеррасного типа, в отличие от исследованных ранее прирусловых пойменных озер Островное и Черное оно характеризуется относительной стабильностью гидрологического режима. В первично-продукционном процессе основную роль играет фитопланктон. По величине его валовой продукции и численности бактериопланктона озеро может быть отнесено к водоемам мезотрофно-эвтрофного типа. Продукция макрофитов и приток аллохтонного органического вещества с территории водосбора не настолько велики, чтобы вызвать эвтрофикацию водоема. Состав ихтиофауны типичен для пойменных озер бассейна Дона, однако представлен в основном тугорослыми видами и нуждается в реконструкции. Для стимуляции продукционных процессов в озере, повышения его рыбопродуктивности и эффективности использования кормовой базы рекомендуется вселение карпа, растительноядных рыб и быстрорастущих хищников – судака и сома.

Ключевые слова: пойма, озерные экосистемы, биологическая продуктивность.

The trophic status of Lake Staroe attached to the terrace of Middle Don's floodlands has been estimated. The main energy flow passes through phytoplankton. According to mean values of phytoplankton and bacterioplankton biomass and total primary production ($950 \text{ g O}_2/\text{m}^2$), this lake corresponds to an intermediate mesotrophic-eutrophic type of lakes. Zooplankton and bacterioplankton are developed moderately (biomass 13 g/m^3), and they ensure the sufficient utilization of organic matter. Macrophyte production and allochthonic organic matter influx are small and they don't promote the eutrophication. The low-valuable species dominate in the ichthyocenoses and the reconstruction of fish fauna is needed to increase the fish productivity and recreation the lake value.

Key words: floodlands, lake ecosystems, biological productivity.

Введение

Пойменные озера Среднего Дона ранее имели высокий продукционный потенциал, о чем свидетельствуют литературные данные по качественному составу биоценозов (Сент-Илер, Бухалова, 1937; Харин, 1957; Склярова, 1965), а также материалы о составе ихтиофауны и рыбных запасах этих водоемов (Федоров, 1962). Однако в настоящее время вследствие антропогенных воздействий экологическое состояние более 20% озер этого региона ухудшилось, что привело к снижению их рыбопродуктивности (Тюняков и др., 1987). Принятие каких-либо мер с целью предотвращения дальнейшей деградации озер невозможно без предварительных комплексных исследований.

Биопродукционные характеристики озер поймы р. Дон в большой степени зависят от их расположения в пойме. В литературе имеется ряд работ по оценке трофического статуса озер прирусловой и центральной поймы Среднего Дона (Федоров, 1962; Склярова, 1965). В то же время отсутствуют данные, позволяющие оценить экологическую ситуацию притеррасных озер этого участка поймы. В задачи данной работы входила общая оценка биологической продуктивности типичного притеррасного оз. Старого, которое в отличие от прирусловых озер характеризуется относительной стабильностью гидрологического режима.

Оз. Старое расположено в 35 км от станицы Вешенская в притеррасной части поймы Дона, имеет площадь около 0.2 км², глубину 0.5–8 м. Отложения ила незначительны. Связь озера с рекой бывает лишь в годы высоких паводков. Гидродинамический режим озера стабилен за счет поступления родниковых и грунтовых вод. В зимний период заморных ситуаций не отмечено.

Озеро исследовали с апреля по сентябрь 1990 г. и в июне-июле 1991 г. Исследования 1991 г. были проведены в связи с тем, что весной этого года озеро сообщалось с р. Дон.

Температуру воды и содержание в ней кислорода на различных глубинах измеряли с помощью портативного оксиметра (№ 5221), концентрацию NH_4^+ и NO_3^- – ионов, а также величину pH на ионометре И-120-м с использованием соответствующих ионоселективных датчиков. Содержание в воде минерального фосфора (P_2O_5) определяли лишь 1 раз в апреле 1990 г. химическим методом в фиксированных пробах воды (Строганов, Бузинова, 1969).

Численность и биомассу организмов планктона и бентоса и их пространственного распределения оценивали с использованием стандартных методов (Винберг, 1960; Гак, 1975). При определении биомассы зоопланктона использовали данные о средней массе водных беспозвоночных (Мордухай-Болтовской, 1954). Продукцию ракообразных определяли по приросту массы расчетным методом (Винберг и др., 1965); продукцию коловраток и простейших – по Р/В коэффициентам из литературных данных (Методы определения ..., 1968; Кузьмич, 1981). При этом биомассу простейших принимали равной 10% общей биомассы зоопланктона. Конечную продукцию зоопланктона рассчитывали с учетом выедания мирных форм хищными. К последним были отнесены взрослые формы циклопов и старшие копепоидиты, а также 50% биомассы коловраток вида *Asplanchna priodonta*. Калорийность зоопланктона принимали равной 2.34 кДж/г сырой массы, отношение рациона к ассимилированной части энергии у хищных и мирных форм – 0.8 и 0.6 соответственно. Коэффициент эффективности роста (K2) для циклопов и клadoцeр – 0.3 и 0.4 соответственно.

Определение величин валовой первичной продукции фитопланктона (А) и деструкции (R) производили кислородным методом (Винберг, 1960). Суммарную за вегетационный сезон валовую первичную продукцию рассчитывали графически как площадь под кривой, аппроксимирующей данные сезонной динамики величин (Винберг, 1960). Продукцию макрофитов оценивали на основании данных о биомассе растений на контрольных участках с различной степенью зарастания. Средний за сезон Р/В коэффициент для макрофитов 1.5.

Численность бактериопланктона определяли методом прямого счета на мембранных фильтрах "Синпор" № 7 (Романенко, Кузнецов, 1975), время удвоения численности бактерий – при экспонировании проб в течение 6 ч. Полученные данные (май, июнь, август) использовали для расчета продукции бактериопланктона за сезон.

Продукцию зообентосных организмов рассчитывали, используя литературные данные по Р/В коэффициентам для личинок хирономид и других насекомых и по удельной продукции для моллюсков (Заика, 1972).

Состав икhtiофауны определяли по данным периодических контрольных отловов рыб ставными сетями и сеткой Киналева (в местах скопления молоди). Рыбопродуктивность оценивали по сведениям контролируемого вылова рыб в течение года с поправкой на опросные данные по бесконтрольному лову. Для характеристики питания рыб кишечники фиксировали формалином, а затем анализировали с использованием стандартных методов (Методическое пособие..., 1974).

Данные о гидрохимическом режиме оз. Старого приведены в табл.1. В летний период, когда температура воды в поверхностных слоях достигала 25–27°C, содержание кислорода даже в утренние часы не опускалось ниже 7 мг/л. В это время наблюдалась отчетливая температурная стратификация слоев воды (рис.1). Однако при этом насыщение придонных слоев воды кислородом оставалось высоким: 90–100%, а в поверхностных слоях достигало 160–180%.

Активная реакция среды весной в течение суток сохраняла нейтральные значения, а в июне-июле была слабощелочной даже в утренние часы. Более высокие значения pH отмечены в июне-июле 1991 г. Содержание в воде минеральных форм азота было невысоким, однако проявлялась тенденция возрастания концентраций аммонийного и нитратного азота к концу сезона. Эти показатели в июне-июле 1991 г. были значительно выше, чем в тот же период 1990 г. Содержание в воде минерального фосфора (P_2O_5) в апреле 1990 г. в поверхностных слоях воды на различных участках озера было низким (0.05–0.08 мг P/л), а в придонных слоях на самых глубоких участках – до 0.12 мг P/л.

В фитопланктоне озера нами обнаружено 35 видов водорослей. Основу фитопланктонных сообществ в сезон 1990 г. составляли зеленые и диатомовые, а в 1991 г. – синезеленые водоросли (табл.2). Эвгленовые (в основном *Trachelomonas* sp.), криптофитовые (*Cryptomonas* sp.), пиропитовые (*Gymnodinium* sp.) и золотистые (*Dinobryon sociale*) водоросли были немногочисленны. Среди зеленых водорослей весной наибольшей численности достигал род *Kirchneriella* (17 млн. экз./л), летом его заменял при той же численности род *Tetraedron*. Среди диатомовых в начале и конце сезона преобладали представители родов *Synedra*, *Cyclotella* и, в сентябре, *Stephanodiscus*. Синезеленые водоросли в 1990 г. были немногочисленны и представлены в основном родом *Microcystis*, однако в 1991 г. эта группа по численности доминировала в фитопланктоне за счет родов *Oscillatoria* и *Anabaena*. В 1990 г. доля синезеленых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона составляла лишь 1–3%, однако в 1991 г. она увеличилась до 40–85% (рис.2). Значения биомассы фитопланктона в 1991 г. были несколько выше, чем в соответствующий период 1990 г.

В летний период 1990 г. интенсивность фотосинтеза в поверхностных слоях воды (до 1 м) возрастала до 3.5 мг O_2 /(л · сут) и резко падала с глубиной (рис.1). Различие в скорости поглощения кислорода на деструкцию в поверхностных и придонных слоях воды было незначительно в период весенней гомотермии, но возрастало в поверхностных слоях летом, когда устанавливался температурный градиент. Для озера характерно преобладание продукционных процессов над деструкционными в оба сезона. Более высокие значения валовой A и R отмечены в сезон 1991 г. (табл.1). Рассчитанная нами суммарная величина валовой A для оз. Старого за вегетационный сезон 1990 г. составила 590 г O_2 /м² (176 г C/м² или 8382 кДж/м²).

Численность и биомасса бактериопланктона в озере в течение сезона колебались в пределах 1.1–3.9 млн.кл./мл и 0.59–1.94 мг/л соответственно, а в летние месяцы при температурной стратификации численность бактериопланктона почти не изменялась с глубиной. Продукция бактериопланктона за вегетационный сезон (апрель-сентябрь), по нашим расчетам, составляла 907 г/м² или 2134 кДж/м².

Высшая водная растительность покрывала лишь 10–15% водной поверхности озера, что обусловлено преобладанием больших глубин. Так, осочники не формировали сплошного пояса, а были сосредоточены в углах водоема. Тип прикрепленных растений, возвышающихся над поверхностью воды, был представлен в основном ассоциациями тростника, камыша и рогоза, в которых преобладали *Phragmites communis* Tr., *Scirpus lacustris* L., *Typha angustifolia* L., но также встречались касатик *Iris pseudoacorus* L. и сусак *Butomus umbellatus* L. Этот тип ассоциаций занимал 4–6% площади озера при покрытии 75% поверхности, занятой этой ассоциацией. Группу прикрепленных растений с плавающими на поверхности листьями и цветками пред-

Таблица 1

Максимальные и минимальные значения температуры воды, паловой первичной продукции (А), деструкции (R), концентрации кислорода (O₂), pH и минеральных форм азота в оз. Старом

Год, месяц	A	R	Температура, °С *	pH	O ₂ , мг/л*	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
	г O ₂ (м ² · сут)						мг N/л
1990							
апрель	<u>2.1</u>	<u>2.2</u>	<u>19.0</u>	<u>7.8</u>	<u>12.0</u>	<u>0.07</u>	<u>0.35</u>
	0.8	1.0	14.5	6.4	10.0	0.03	0.15
май	<u>2.0</u>	<u>2.1</u>	<u>20.2</u>	<u>8.0</u>	<u>11.0</u>	-	-
	0.5	0.5	17.0	6.8	9.4		
июнь	<u>4.8</u>	<u>4.0</u>	<u>22.5</u>	-	-	-	-
	3.0	3.1	19.0				
июль	<u>5.5</u>	<u>4.5</u>	<u>26.5</u>	<u>8.2</u>	<u>10.0</u>	<u>0.06</u>	<u>0.15</u>
	3.5	3.2	22.0	7.6	8.7	0.02	0.05
август	<u>3.5</u>	<u>3.0</u>	<u>24.1</u>	<u>8.2</u>	<u>9.5</u>	-	-
	2.0	2.0	21.0	7.5	8.3		
сентябрь	<u>2.5</u>	<u>2.0</u>	<u>16.5</u>	<u>7.9</u>	<u>10.0</u>	<u>0.20</u>	<u>0.40</u>
	1.2	1.7	14.0	6.5	8.9	0.02	0.15
1991							
июнь	<u>7.0</u>	<u>4.5</u>	<u>26.0</u>	<u>8.8</u>	<u>10.9</u>	<u>0.20</u>	<u>0.40</u>
	5.5	3.0	23.0	7.8	7.8	0.08	0.10
июль	<u>10.7</u>	<u>6.8</u>	<u>27.0</u>	<u>9.2</u>	<u>9.2</u>	<u>0.20</u>	<u>0.30</u>
	7.0	5.2	24.8	8.0	7.0	0.08	0.08

* У поверхности.

Таблица 2

Число видов (N) и численность (п, млн. экз./л) организмов фитопланктона в озере

Год, месяц	Диатомовые		Синезеленые		Зеленые		Прочие*	
	N	п	N	п	N	п	N	п
1990, апрель	3	2.84	0	0	7	21.93	1	0.38
май	3	2.50	2	0.42	8	24.30	3	0.56
июль	2	0.78	2	0.78	11	11.49	3	0.78
август	2	0.80	3	0.45	10	28.50	3	0.80
сентябрь	4	2.47	2	5.46	6	26.06	4	1.06
1991, июнь	1	0.17	3	75.03	4	0.21	2	0.22
июль	4	4.54	4	33.05	4	1.53	3	0.72

* Криптофитовые, пироксифитовые, золотистые водоросли.

ставляли ассоциации кубышек, кувшинок и водяного ореха (в основном *Nuphar luteum* L., *Nimphaea alba* L. и *Typha latifolia* L.). Свободно плавающие растения, водокрас *Hydrocharis morsus-ranae* L. и ряска *Lemna* sp., занимали не более 1% площади (покрытие 56–70%). Погруженные растения, роголистники и рдесты, были немногочисленны и располагались вдоль притеррасного берега. Продукция макрофитов в сезон 1990 г. составляла 758 кДж/м².

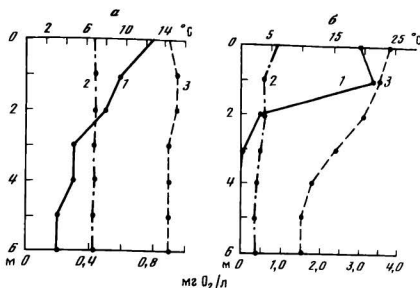
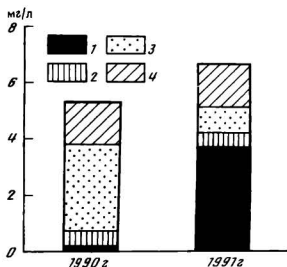


Рис.1. Валовая первичная продукция (1), деструкция (2) и температура воды (3) на различных глубинах оз. Старого в весенний (а) и летний (б) периоды

Рис.2. Средняя биомасса фитопланктона оз. Старого и значимость в ней отдельных групп водорослей в июне – июле 1990–1991 гг. 1 – диатомовые, 2 – зеленые, 3 – синезеленые, 4 – прочие



В озере нами обнаружено 19 видов зоопланктонных организмов. В основном это ракообразные (5 видов ветвистоусых и 5 – веслоногих) и коловратки (9 видов). В апреле 1990 г. наблюдалось массовое развитие коловраток (*Brachionus angularis* Gosse, *B. calyciflorus* Pallas, *Keratella cochlearis* Gosse, *K. quadrata* (O.F.Müll.), *Asplanchna priodonta* Gosse). В летние месяцы основу общей численности зоопланктона составляли веслоногие ракообразные (до 80%), среди которых преобладали *Mesocyclops crassus* (Fischer), *M. leuckarti* (Claus). На диатомусы приходилось 1–4% численности. Численность ветвистоусых рачков в 1990 и 1991 гг. равнялась 8–40% от общей численности зоопланктона. В этой группе преобладали *Daphnia cucullata* G.Sars, *Bosmina longirostris* (O.F.Müll.), *Simocephalus vetulus* (O.F.Müll.). Биомасса зоопланктона в среднем за сезон 1990 г. составляла 10.7 г/м². Согласно результатам расчетов, продукция зоопланктона за весь сезон по мирному зоопланктону была равна 298 кДж/м², а по хищному – 29.1 кДж/м² (табл.3). Учитывая, что хищный зоопланктон мог выедать мирный, конечную продукцию зоопланктона можно оценивать как разность суммарной продукции зоопланктона и рациона хищных форм: 210 кДж/м².

Донная макрофауна была представлена в зарослях макрофитов главным образом личинками хирономид, стрекоз, поленок, тогда как в глубоких местах – только хирономидами и двустворчатым моллюском *Anadonta*. В среднем за сезон биомасса бентосных организмов без моллюсков составляла 26 г/м², а биомасса моллюсков – 80 г/м².

Баланс энергии в зоопланктонном сообществе озера в 1990 г. за 180 сут (апрель-сентябрь),
кДж/м²

Зоопланктон	В	Р/В	Р	Р	А	С
Мирный						
простейшие	2.50	11	27.50	41.25	68.75	114.58
веслоногие	11.2	12	134.76	314.44	449.20	748.66
ветвистоусые	7.30	14	102.20	153.30	255.50	425.83
коловратки	3.36	10	33.60	50.40	84.00	140.00
Всего	24.39		298.06	559.39	857.45	1429.07
Хищный						
веслоногие	2.81	9	25.29	59.01	84.30	105.37
коловратки	0.42	9	3.78	5.67	9.45	11.81
Всего	3.23		29.07	64.68	93.75	117.18

Примечание: Здесь и в табл.4.5: В – биомасса, Р – продукция, Р – траты на обмен, А – ассимилированная пища, С – рацион.

Основная доля численности рыб в озере приходилась на верховку *Leucaspius delineatus*, плотву *Rutilus rutilus*, густеру *Blicca bjoerkna* и красноперку *Scardinius erythrophthalmus*. В уловах попадались лещ, линь, окунь, щука, судак, язь и белоглазка. Имеются сведения о вылове сома, подуста, жереха, налима, золотого и серебряного карася. Обследованные рыбы имели нормальную упитанность, высокое содержание жира, хорошее наполнение кишечника. Судя по составу содержимого кишечника рыб, растительность играла существенную роль в питании плотвы – 90% и язя – 40% массы содержимого кишечника. Зоопланктон служил пищей линя и плотвы (50 и 10% соответственно). Организмы зообентоса составляли 40–50% содержимого кишечника линя и леща. Спектр питания щуки и окуня включал на 60% молодь рыб (плотва и красноперка), верховку и перелинявших раков. Рыбопродуктивность озера, по нашим данным, составляла 7–8 т/км².

Обсуждение результатов и заключение

Согласно литературным данным и ранее проведенным нами исследованиям (Пушкар и др., 1997), озера прирусловой части поймы Среднего Дона, в частности, расположенные вблизи озер Островное и Черное, имеют большой приток аллохтонного органического вещества (ОВ) с площади водосбора, благодаря которому они характеризуются преобладанием скорости деструкционных процессов в толще воды над продукционными. В этих озерах уровень валовой А фитопланктона (до 13709 кДж/м²), высокая биомасса макрофитов (до 47 г С/м²) и низкая эффективность использования А в последующих звеньях трофической цепи (до 13%) указывают на тенденцию к их дальнейшему эвтрофированию. В исследуемом притеррасном оз. Старом скорость деструкции ОВ не превышает скорость его продукции. По-видимому, благодаря высокому расположению озера аллохтонное ОВ поступает в озеро лишь в годы высоких паводков. Таковым был 1991 г., когда оз. Старое сообщалось с р. Дон. Этим объясняется отмеченное нами в том же году повышенное содержание минеральных форм азота в воде и более интенсивное, чем в 1990 г., развитие сине-зеленых водорослей. Другой особенностью оз. Старого, отличающей его от прирусловых озер, является отсутствие тенденции к зарастанию. Структура сообщества макрофитов определяется морфологическими особенностями озера и относительной стабильностью гидрологического режима. Вклад продукции макрофитов в запасы ОВ оз. Старого незначителен, тогда как в озерах центральной поймы он достигал 14%.

Биотический баланс экосистемы озера за вегетационный сезон 1990 г.
(апрель-сентябрь), кДж/м²

Трофические уровни	B	P	P/B	K ₂	R	A	C
Фитопланктон	16.6	6705			1677	8382	
Макрофиты	505.30	758			189	947.5	
Бактериопланктон	18.25	2134	117	0.38	3474	561.5	
Зоопланктон мирный	24.40	298	12.2	0.35	559.4	857	1428
Зоопланктон хищный	3.20	29.10	9.1	0.30	64.7	94	117
Деструкция общая					5995		
Зообентос:							
хируномиды и др.	61.10	152.70	2.5	0.27	504	565.5	942
моллюски	336	38.10		0.27	94	141	235
Рыбы (по вылову)		33.60		0.24	106.4	140	175

Примечание. $K_2 = P/(P + R)$.

Таблица 5

Эффективность трансформации энергии по трофическим уровням экосистем двух озер (%)
и некоторые энергетические показатели (кДж/м²)

Показатель	Оз. Старое	Оз.Островное
P_3/P_ϕ	4.4	2.5
P_2/P_ϕ	13.9	15.5
P_6/P_ϕ	31.8	16.5
P_r/P_ϕ	0.5	0.3
C_r/P_ϕ	21.3	13.0
C_r/P_6	67.0	79.0
Ассимилировано автотрофами	7463	13236
Ассимилировано в последующих трофических звеньях	7412	6319
Общая деструкция в пелагиали озера	5995	14896
Траты на дыхание планктона пелагиали	5775	6096

Примечание. P_ϕ , P_3 , P_6 , P_r – продукция фитопланктона, зоопланктона, бактериопланктона, рыб.

На основании полученных результатов исследований и литературных данных рассчитан биотический баланс экосистемы озера (табл.4). В течение сезона (180 сут) в озеро поступает 7463 кДж/м² энергии, накопленной на автотрофном уровне (фитопланктон и макрофиты). Суммарная величина общей деструкции за этот период на пелагическом уровне (5995 кДж/м²) примерно равна сумме расчетных значений трат на обмен (R) фитопланктона, бактериопланктона и зоопланктона (5775 кДж/м²). Сумма энергии, ассимилированной в последующих звеньях пищевой цепи экосистемы озера (7412 кДж/м²), близка к значению энергии, поступившей в систему. Оценивая экологическую эффективность трансформации вещества и энергии по трофическим звеньям экосистемы, мы представили для сравнения такие же сведения элементов биотического баланса по эвтрофному оз.Островному, расположенному в прирусловой части поймы р. Дон.

Лучший эффект трансформации энергии по трофическим цепям получен в экосистеме оз. Старого (табл.5). Большая разница между общей деструкцией и тратами на дыхание планктонных организмов пелагиали в оз. Островном свидетельствует о значительном присутствии в воде органического вещества аллохтонного происхождения.

Полученные данные позволяют заключить, что оз. Старое по гидрохимическому режиму и уровню развития естественной кормовой базы благоприятно для рыбохозяйственного и рекреационного использования.

Значения валовой первичной продукции за сезон, численности бактериопланктона и его продукции, согласно классификации В.И. Романенко (1985), позволяют отнести оз. Старое к водоемам мезотрофно-эвтрофного типа.

Исследованные нами продукционные характеристики оз. Старого подтверждают, что вылов рыбы в нем действительно может составлять 7–8 т/км². Известно, что в озерах рыбопродуктивность может составлять 0.1–0.3% от величины первичной продукции (Бульон, Винберг, 1981). На наш взгляд, рыбопродуктивность оз. Старого может быть значительно увеличена путем реконструкции ихтиофауны – вселения растительноядных рыб (Пушкар, Кузнецов, 1977) и вытеснения тугорослых аборигенных видов рыб карпом и хищниками (судак и сом). Эти меры помогут эффективнее использовать А в последующих звеньях трофической цепи и замедлить процессы эвтрофирования. Наличие в ихтиоценозе ценных видов рыб сделает оз. Старое перспективным для использования в целях спортивного рыболовства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бульон В.В., Винберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
- Винберг Г.Г., Печень Г.А., Шушкина Э.А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа // Зоол. журн. 1965. Т.64. № 5.
- Гук Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975.
- Занка В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972.
- Кузьмич Н.В. Функционально-энергетическая характеристика зоопланктона разнотипных озер Московской области // Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974.
- Методы определения продукции водных животных. Минск, 1968. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона // Тр. пробл. и тематич. совещ. Пробл. гидробиол. внутр. вод-2. Л., 1954. Вып. 2.
- Пушкар В.Я., Конопля Л.А., Аверьянова О.В. и др. Биологическая продуктивность пойменных озер Островное и Черное (бассейн реки Дон) // Вод. ресурсы. 1997. № 2.
- Пушкар В.Я., Кузнецов Е.А. Природная продуктивность и мелиоративный эффект при выращивании толстолобиков // Матер. Всесоюз. совещ. по итогам и перспективам научно-исследовательских работ и дальнейшему внедрению растительноядных рыб в промышленное рыбоводство. Киев, 1977.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л., 1975.
- Сент-Илер К.К., Бухалова В.И. К изучению фауны Верхнего Дона // Тр. Воронеж. ун-та. 1937. Т. 9. Вып.2.
- Склярова Т.В. Биоценозы зоопланктона и зоопланктическая кормность Верхнего Дона и некоторых водоемов его поймы в сравнении с другими участками бассейна // Раб. н.-и. рыбохоз. лаб. Воронеж. ун-та. 1965. Т.3.
- Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Гидрохимия. Практическое руководство. М., 1969.
- Тюняков В.М., Рогачев В.П., Наумов Л.Ф. и др. Воздействие крупных водосборов на состояние запасов рыб в среднем течении р. Дон // Научн.тр. ГосНИОРХ. 1987. Вып. 270.
- Федоров А.В. Материалы по ихтиофауне и рыбохозяйственное значение южного участка Верхнего Дона // Раб. н.-и. рыбохоз. лаб. Воронеж. ун-та. 1962. Т. 2.
- Харин Н.Н. Состояние зоопланктона Нижнего Дона и водоемов его поймы до образования Цимлянского водохранилища // Тр. пробл. и тематич. совещ. Пробл. гидробиол. внутр. вод -3. Л., 1957. Вып. 7.

УДК 597-13+597-15

ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA L.* НА ЭТАПАХ И ПЕРЕХОДНЫХ ПЕРИОДАХ РАЗВИТИЯ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ЕГО РОСТА В ИВАНЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 1998 Т.С. Житенева

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

Проанализированы условия питания леща на этапах и переходных периодах раннего и позднего онтогенеза. Установлено, что низкий темп роста леща связан с длительным периодом неблагоприятных условий питания 2-4-летних рыб на этапах J_1 и J_2 в сублиторальной зоне. В результате рост и развитие не компенсируются и в последующий период онтогенеза при нагуле рыб на русловых участках и улучшении пищевой обеспеченности.

Высказывается предположение, что своеобразие структуры популяции леща определяется элиминацией рыб среднего возраста (4+, 5+) на переходном периоде J_2 - J_3 при миграции из сублиторальной зоны на русловые участки, чем и определяется низкая численность рыб старшего возраста.

Ключевые слова: онтогенез, этап, переходный период, питание, рост, популяция.

The conditions of bream feeding at stages and transitional periods of early and late ontogenesis have been analysed. The low rate of bream growth is caused by long-duration – (2–4 years) period unfavourable feeding conditions at J_1 and J_2 stages sublittoral zone. As a result the growth is not compensated in a later period of ontogenesis when fish feeds in channel parts and at better food supply.

It is suggested that peculiarity of population structure of bream in the Ivankovo reservoir is determined by elimination of middle age fish at transitional periods J_2 - J_3 during migration from sublittoral zone to mainstream part that causes low abundance of old age fish.

Key words: ontogenesis, stages, transitional periods, feeding, growth, population.

Введение

Иваньковское водохранилище по уровню продуктивности отнесено к мезотрофно-эвтрофным водоемам. Оно отличается высокими средними показателями, характеризующими развитие планктона и бентоса, превосходящими соответствующие величины в других водохранилищах Волги (Июффе, 1961; Иваньковское водохранилище, 1978; Романенко, 1984). К числу ценных промысловых видов рыб водохранилища относится лещ. Высокие показатели, характерные для второго трофического звена водохранилища, в слабой степени отражаются на темпе роста леща, который оценивается как низкий (Ефимова и др., 1989). Соответственно, созревание леща происходит в 8-летнем возрасте. С 1967 г. в водохранилище наблюдается прогрессирующее снижение темпа линейного и массового роста леща (Никаноров, 1984).

Анализируя причины низкого темпа роста леща в водохранилищах, А.С.Стрельников с соавт. (1984) пришел к выводу, что он связан с действием группы факторов и не может быть объяснен только увеличением численности популяций и снижением обеспеченности их пищей. Т.А.Ефимова с соавт. (1989) полагали, что низкий темп роста иваньковского леща характерен для водоемов с высоким коэффициентом развития береговой линии, хорошими условиями размножения, общей высокой численностью популяции и низкой кормовой базой. Последний фактор не согласуется с общей высокой оценкой продуктивности донной фауны водохранилища (Июффе, 1961; Поддубная, 1974).

Кроме низкого темпа роста, другой особенностью популяции леща Иваньковского водохранилища является высокая численность младших возрастных групп рыб – 2-4-

годовиков и шикая – рыб старшего возраста (Саппо, 1980; Никаноров, 1989). Согласно классификации Л.А.Кудерского (1992), популяция иваньковского леща относится к третьему типу, кульминация ихтиомассы которой приходится на неполовозрелых рыб, ихтиомасса старших возрастных групп резко убывает, вплоть до наступления половой зрелости и далее. Вопрос о причине несоответствия между численностью и ихтиомассой младших и старших возрастных групп леща неоднократно подвергался обсуждению, по единого мнения по нему до сих пор не сложилось (Иваньковское водохранилище и его жизнь ..., 1978; Саппо, 1980; Кудерский, Никаноров, 1983; Ефимова и др., 1989; Житенева, 1992; Кудерский, 1992). Л.А.Кудерский и Ю.И.Никаноров (1983) показали, что отмеченное несоответствие кроется в соотношении площадей размножения и пагула леща – первые в водохранилище весьма обширны, площадь вторых ограничена, а кормовые ресурсы не обеспечивают пищей старшие возрастные группы рыб. Позже Л.А.Кудерский (1992) отмечал, что популяции третьего типа остаются мало изученными, особенно слабо исследованы вопросы пищевой обеспеченности рыб.

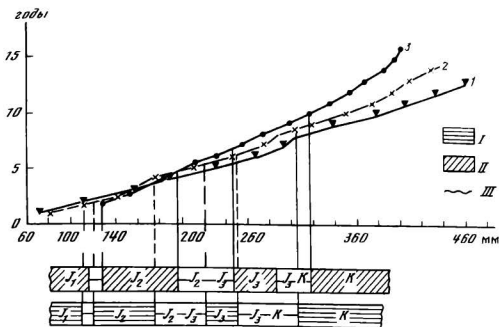
В данном сообщении сделана попытка оценить условия питания леща в водохранилище как один из факторов, влияющих на рост и численность рыб в водоеме. Поскольку в последнее десятилетие исследования по питанию леща не могли быть выполнены, было сочтено целесообразным проанализировать имеющиеся литературные данные (Житенева, 1971, 1972; Максимова, 1974; Задорожная, 1975 и др.) по питанию данного вида. Анализ питания леща проводили в связи с периодизацией его позднего онтогенеза (Житенева, 1985), исследования которого были выполнены в 1984 г. Материалом для выявления границ этапов и переходных периодов послужили промеры рыб (Правдин, 1966) от 1 до 10 лет, т.е. эти особи развивались в водохранилище в период с 1974 по 1984 гг., когда были осуществлены исследования по питанию. Предполагалось выяснить, на каких отрезках онтогенеза пищевая обеспеченность не соответствует строению и потребностям рыб, установить последствия этого несоответствия на рост и развитие леща, и кроме того, попытаться найти связь между пищевой обеспеченностью и структурой популяции иваньковского леща.

Материал и методика

Выявление границ и продолжительности этапов и переходных периодов в онтогенезе иваньковского леща проводили по методике (Житенева, 1985). Использовали данные по 19 морфометрическим признакам рыб, измеренным по стандартной схеме (Правдин, 1966) у 175 особей длиной от 80 до 370 мм из Средневожского и Нижневожского плесов. В качестве сравнительных использованы данные по периодизации онтогенеза леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища (Житенева, 1986). В границах отдельных отрезков онтогенеза вычисляли средние показатели по индексам морфометрических признаков, что дало возможность судить о росте частей и органов тела рыб на последовательных этапах и переходных периодах развития (Житенева, 1985).

Результаты

Ранний онтогенез леща состоит из десяти этапов развития, в том числе этапа J, наступающего в конце первого года жизни (Дмитриева, 1960; Саблина, 1960). Ранние этапы развития связаны с обитанием рыб в литоральной зоне водоемов. Питание иваньковского леща в этот период онтогенеза не изучали. Однако исследованиями (Дмитриева, 1960; Еремеева, 1960) установлено сходство в строении, поведении, составе и размерах кормовых организмов, потребляемых лещом в этот период развития в разных водоемах. О.И.Кудринская (1978) пришла к выводу, что спектр питания личинок леща включает все организмы, доступные по размерам, поэтому трофический фактор не является определяющим его численность. Д.А.Панов (1968) установил, что для личинок леща концентрация мелкого зоопланктона 1000 экз./л является оптимальная, 40 экз./л – пороговая. По нашим расчетам, выполненным по материалам В.Н.Столбуновой (1976), численность зоопланктона в летний период в литоральной зоне водохранилища не достигала пороговой величины для личинок леща. Изложенное



Темп роста (1,2,3) и продолжительность этапов J_1 , J_2 , J_3 , K и переходных периодов J_1 - J_2 , J_2 - J_3 , J_3 -K в позднем онтогенезе леща Иваньковского (I) и Рыбинского (II) водохранилищ. III — граница не выявлена; 1,2 — темп роста иваньковского леща в 1980 и 1967 гг., соответственно (по: Никаноров, 1984), 3 — темп роста рыбинского леща в 1974 г. (по: Иваньковское водохранилище 1978). По оси ординат — возраст рыб, по оси абсцисс — длина рыб

с определенной долей приближения позволяет заключить, что условия питания леща в ранний период онтогенеза в литоральной зоне были благоприятными.

Поздний онтогенез, отражающий рост и развитие младших, средних и старших возрастных групп рыб связан с последовательным освоением лещом сублиторальной и профундальной зон водоемов. Из литоральной зоны лещ постепенно мигрирует в сублиторальную зону, где достигает этапа J_1 , переходного периода J_1 - J_2 и этапа J_2 . В Иваньковском водохранилище — это 2–4-летние особи (см. рисунок). В строении рыб в этот период происходят изменения, свидетельствующие о возможности и необходимости перехода на потребление организмов бентоса: ускоренным темпом растет длина рыла, заглазничное расстояние, а также антедорсальное расстояние, облегчающее повороты рыбы при добывании бентоса, и высота анального плавника. Остальные части тела и органы растут пропорционально длине тела. Однако полного перехода на бентосное питание у иваньковского леща в данный период роста и развития не наблюдалось. Основное содержимое кишечника рыб в летне-осенний период 1970 г. составлял малоценный в пищевом отношении детрит и остатки высшей водной растительности, животные компоненты были представлены в ничтожном количестве — индексы по личинкам хирономид не превышали 9 ‰, по зоопланктону — 6 ‰. Подобный характер питания леща наблюдался в ряде районов сублиторальной зоны водохранилища (Житенева, 1971). По данным Г.Д.Максимовой (1974), в летний период 1971 г. в сублиторальной зоне для леща складывались неблагоприятные условия питания — в пище 2–6-летних рыб преобладал зоопланктон, и только осенью рыбы переходили на потребление личинок хирономид. Индексы наполнения кишечника колебались в широких пределах (от 24 до 142 ‰), что свидетельствует о значительной изменчивости в питании. Е.А.Задорожной (1975) отмечена значительная вариабельность в составе пищи и степени накормленности 2–4-летних рыб в сублиторальной зоне.

Специальные исследования, проведенные на Иваньковском, Угличском и Рыбинском водохранилищах показали, что богатый биоценоз фитофильных личинок хирономид и кладоцер фактически недоступен для 2–4-летнего леща — по строению в данный период развития — типичной бентосоядной рыбе (Житенева, 1972). Напряженные условия

питания леща в сублиторальной зоне определили медленный темп роста и значительную продолжительность этапов развития J_1 и J_2 (см. рисунок). Они отразились также на ряде морфологических признаков рыб: относительная длина головы (23.97 ± 0.31), ширина лба (10.24 ± 0.33) и длина хвостового стебля (17.18 ± 0.56) были достоверно больше, чем у рыббинского леща (21.66 ± 0.08 , 8.78 ± 0.15 , 14.36 ± 0.13 соответственно).

С наступлением переходного периода развития J_2 - J_3 при длине 176–220 мм (4+, 5+) происходит постепенная миграция леща из сублиторальной зоны на русловые участки водохранилища, где он достигает последующих этапов развития (см. рисунок). Условия питания леща на русловых участках существенно отличались от питания его в сублиторальной зоне. Летом и осенью 1956–1957 гг. основное содержимое кишечника 6–10-годовалых рыб составляли животные компоненты – личинки хирономид, олигохеты и моллюски. Детрит отсутствовал в содержимом кишечника, что характерно для благоприятных условий питания рыб. Степень накормленности составляла 42–69% (Житенева, 1958). О состоянии питания леща на русловых участках в последующие годы можно судить по уровню развития его кормовой базы. По данным Т.Л. Поддубной (1974), в период с 1956 по 1967 гг. резких изменений в фауне хирономид не наблюдалось – их биомасса сохранялась на одном уровне, в то время как биомасса олигохет возросла вчетверо. В 1969 г. на серых илах русла биомасса бентоса в среднем составляла 15.3 г/м², на серых песчанистых илах – 11.6 г/м². По данным Л.А. Гуровой с соавт. (1980), в неблагоприятном по гидрометеорологическим условиям 1976 г. биомасса бентоса на русловых участках Средневолжского плеса с марта по октябрь колебалась от 5.1 до 11.7 г/м², в Нижневолжском плесе – от 3.9 до 6.3 г/м². Полагая, что в 70–80-е годы, по сравнению с 60-ми, произошло значительное улучшение питания старших возрастных групп леща на русловых участках за счет значительного роста биомассы малощетинковых червей – излюбленного корма рыб, восполнившего недостаток в моллюсках, биомасса которых снизилась (Поддубная, 1974; Гурова и др., 1980).

Отмеченное Ю.И. Никаноровым (1984) снижение с 1967 г. темпа линейного и особенно массового роста леща у старших возрастных групп рыб, начиная с 7-годовалых, было выражено в меньшей степени, чем у средневозрастных групп. Это объясняется проявлением компенсационного роста (Wilson, Osbourn, 1960), связанного с лучшими условиями питания леща на русловых участках по сравнению с сублиторальной зоной. Тем не менее, темп роста и развития леща в период нагула на русловых участках не ускорился, а продолжительность переходного периода J_3 – K , предшествующего наступлению этапа половой зрелости K , была больше, чем у леща Рыбинского водохранилища, созревающего позже (см. рисунок).

Обсуждение

К.Б. Свечин (1977), обобщая исследования по скорости развития сельскохозяйственных животных, пришел к заключению, ставшему правилом: степень компенсации недоразвития организма, вызванного голоданием, прямо пропорциональна последующим условиям питания животного и обратно пропорциональна его возрасту, силе и продолжительности неблагоприятных условий кормления. Видимо, данное правило может быть распространено и на рыб. В таком случае можно полагать, что компенсация неблагоприятных условий питания леща на этапах J_1 и J_2 наступает слишком поздно, поскольку миграция рыб на русловые участки происходит в течение переходного периода J_2 – J_3 , который приходится на конец 4-го – 5-й год жизни. Фактически почти половина онтогенеза леща (до наступления этапа половой зрелости в 8-летнем возрасте) протекает при неблагоприятных условиях питания. Длительный период напряженных условий питания в сублиторальной зоне отрицательно сказывается на развитии рыб не только данного отрезка онтогенеза, но и последующего: при нагуле рыб на русле несмотря на определенное улучшение условий питания. В результате все этапы и переходные периоды в позднем онтогенезе леща имеют значительную продолжительность, т.е. рост и развитие осуществляется медленным темпом.

Полагаем, что основной причиной напряженных условий питания 2–4-летних лещей в мелководной (до 2-метровой изобаты) и сублиторальных зонах водохранилища является сложная экологическая обстановка. Мелководная зона, составляющая 49% площади водохранилища, наполовину зарастает высшей водной растительностью, что активизирует процессы заболачивания и спливинообразования и сопровождается ухудшением газового режима. Грунты многочисленных заливов водохранилища — это преимущественно отложения из макрофитов (Никаноров, Баранова, 1989; Экзернев и др., 1990). Сублитораль водохранилища представлена банками и отмелями с разной степенью заиления. Для мелководной и сублиторальной зон характерен низкий уровень развития донной фауны. Например, в 1974–1977 гг. в заливах биомасса бентоса не превышала 1 г/м² и соответствовала биомассе бентоса всей мелководной зоны. В период с 1974 по 1980 г. в мелководной зоне Средневожского плеса биомасса бентоса не превышала 2,3 г/м², фактически оставаясь на уровне 1 г/м² (Гурова и др., 1980). Низкая биомасса бентоса мелководной зоны водохранилища вынуждает леща-бентофага на этапах J₁ и J₂ переходить на потребление несвойственного ему корма — зоопланктона, а также использовать малоценный в пищевом отношении детрит.

Нельзя, несомненно, исключать отрицательное влияние на рост и развитие иваньковского леща таких мощных факторов антропогенного воздействия, как загрязнение, по ряду показателей превышающее ПДК в 10–20 раз, добычу песка и гравия, влияние судоходства и эксплуатации Конаковской ГРЭС (Никаноров, 1989).

Низкий темп развития и роста леща не соответствует высокой оценке продукционных процессов водохранилища (Иоффе, 1961; Иваньковское водохранилище ..., 1978). Общая оценка трофического уровня водохранилища не позволяет судить об условиях нагула рыбы в отдельных его зонах. В течение онтогенеза лещ последовательно осваивает литоральную, сублиторальную и профундальную зоны водоема, продукционные возможности которых неравнозначны.

Более быстрый рост и развитие иваньковского леща по сравнению с рыбинским (см. рисунок) нельзя расценивать как реакцию на лучшие условия питания и нагула его в водохранилище. Напротив, это реакция популяции на экстремальные условия питания 2–4-летних рыб, которые сказываются на росте и развитии популяции в целом, морфологических показателей особей, а также определяют большую продолжительность переходного периода J₃-K, предшествующего наступлению этапа половой зрелости — K. По-видимому, перестройка морфофизиологических показателей в течение переходного периода J₃-K осуществляется с трудом, поскольку продолжительность его почти вдвое больше, чем у рыбинского леща (см. рисунок). Возможно, что в рассматриваемые годы в популяции иваньковского леща начался процесс измелчивания особей, сопровождающийся замедлением роста и более ранним наступлением половой зрелости. Подобная реакция популяции на неблагоприятные условия питания отмечена у многих видов рыб, в частности, у синца. В условиях Верхней Волги при плохой обеспеченности пищей тугорослый синец созревал при небольшой длине — 180–190 мм. С образованием Рыбинского водохранилища и значительным улучшением кормовых условий синец стал быстрее расти и созревать при большей длине — 240–250 мм (Лапин, Юровицкий, 1959).

Как отмечалось, дискуссионным остается вопрос о причине значительной разницы в соотношении численности и ихтиомассы младших и старших возрастных групп иваньковского леща. По данным Г.Б.Саппо (1980), основные запасы леща сосредоточены в прибрежной зоне. Многочисленные особи в возрасте 1–4 лет. Начиная с 5-годовалого возраста, запасы леща резко снижаются. По данным Ю.И.Никанорова (1984), резкое снижение численности леща начинается с 5–6-годовалого возраста.

Согласно нашим данным, в течение переходного периода J₂-J₃ (4+, 5+) происходит постепенная миграция леща из сублиторальной зоны на русловые участки. Критические периоды развития характеризуются переходом от одного типа обмена веществ к другому. Это связано со сменой наследственно обусловленных требований организма к

питания леща в сублиторальной зоне определили медленный темп роста и значительную продолжительность этапов развития J_1 и J_2 (см. рисунок). Они отразились также на ряде морфологических признаков рыб: относительная длина головы (23.97 ± 0.31), ширина лба (10.24 ± 0.33) и длина хвостового стебля (17.18 ± 0.56) были достоверно больше, чем у рыббинского леща (21.66 ± 0.08 , 8.78 ± 0.15 , 14.36 ± 0.13 соответственно).

С наступлением переходного периода развития J_2 – J_3 при длине 176–220 мм (4+, 5+) происходит постепенная миграция леща из сублиторальной зоны на русловые участки водохранилища, где он достигает последующих этапов развития (см. рисунок). Условия питания леща на русловых участках существенно отличались от питания его в сублиторальной зоне. Летом и осенью 1956–1957 гг. основное содержимое кишечника 6–10 годовалых рыб составляли животные компоненты – личинки хирономид, олигохеты и моллюски. Детрит отсутствовал в содержимом кишечника, что характерно для благоприятных условий питания рыб. Степень накормленности составляла 42–69% (Житенева, 1958). О состоянии питания леща на русловых участках в последующие годы можно судить по уровню развития его кормовой базы. По данным Т.Л. Поддубной (1974), в период с 1956 по 1967 гг. резких изменений в фауне хирономид не наблюдалось – их биомасса сохранялась на одном уровне, в то время как биомасса олигохет возросла вчетверо. В 1969 г. на серых илах русла биомасса бентоса в среднем составляла 15.3 г/м², на серых песчаных илах – 11.6 г/м². По данным Л.А. Гуровой с соавт. (1980), в неблагоприятном по гидрометеорологическим условиям 1976 г. биомасса бентоса на русловых участках Средневолжского плеса с марта по октябрь колебалась от 5.1 до 11.7 г/м², в Нижневолжском плесе – от 3.9 до 6.3 г/м². Полагая, что в 70–80-е годы, по сравнению с 60-м, произошло значительное улучшение питания старших возрастных групп леща на русловых участках за счет значительного роста биомассы малощетиновых червей – излюбленного корма рыб, восполнившего недостаток в моллюсках, биомасса которых снизилась (Поддубная, 1974; Гурова и др., 1980).

Отмеченное Ю.И. Никаноровым (1984) снижение с 1967 г. темпа линейного и особенно массового роста леща у старших возрастных групп рыб, начиная с 7-годовалых, было выражено в меньшей степени, чем у средневозрастных групп. Это объясняется проявлением компенсационного роста (Wilson, Osbourn, 1960), связанного с лучшими условиями питания леща на русловых участках по сравнению с сублиторальной зоной. Тем не менее, темп роста и развития леща в период нагула на русловых участках не ускорился, а продолжительность переходного периода J_3 – K , предшествующего наступлению этапа половой зрелости K , была больше, чем у леща Рыбинского водохранилища, созревающего позже (см. рисунок).

Обсуждение

К.Б. Свечин (1977), обобщая исследования по скорости развития сельскохозяйственных животных, пришел к заключению, ставшему правилом: степень компенсации недоразвития организма, вызванного голоданием, прямо пропорциональна последующим условиям питания животного и обратно пропорциональна его возрасту, силе и продолжительности неблагоприятных условий кормления. Видимо, данное правило может быть распространено и на рыб. В таком случае можно полагать, что компенсация неблагоприятных условий питания леща на этапах J_1 и J_2 наступает слишком поздно, поскольку миграция рыб на русловые участки происходит в течение переходного периода J_2 – J_3 , который приходится на конец 4-го – 5-й год жизни. Фактически почти половина онтогенеза леща (до наступления этапа половой зрелости в 8-летнем возрасте) протекает при неблагоприятных условиях питания. Длительный период напряженных условий питания в сублиторальной зоне отрицательно сказывается на развитии рыб не только данного отрезка онтогенеза, но и последующего: при нагуле рыб на русле несмотря на определенное улучшение условий питания. В результате все этапы и переходные периоды в позднем онтогенезе леща имеют значительную продолжительность, т.е. рост и развитие осуществляется медленным темпом.

Полагаем, что основной причиной напряженных условий питания 2–4-летних лещей в мелководной (до 2-метровой изобаты) и сублиторальных зонах водохранилища является сложная экологическая обстановка. Мелководная зона, составляющая 49% площади водохранилища, наполовину зарастает высшей водной растительностью, что активизирует процессы заболачивания и сплянинообразования и сопровождается ухудшением газового режима. Грунты многочисленных заливов водохранилища – это преимущественно отложения из макрофитов (Никаноров, Баранова, 1989; Экзершев и др., 1990). Сублитораль водохранилища представлена банками и отмелями с разной степенью заиления. Для мелководной и сублиторальной зон характерен низкий уровень развития донной фауны. Например, в 1974–1977 гг. в заливах биомасса бентоса не превышала 1 г/м² и соответствовала биомассе бентоса всей мелководной зоны. В период с 1974 по 1980 г. в мелководной зоне Средневожского плеса биомасса бентоса не превышала 2,3 г/м², фактически оставаясь на уровне 1 г/м² (Гурова и др., 1980). Низкая биомасса бентоса мелководной зоны водохранилища вынуждает леща-бентофага на этапах J₁ и J₂ переходить на потребление несвойственного ему корма – зоопланктона, а также использовать малоценный в пищевом отношении детрит.

Нельзя, несомненно, исключать отрицательное влияние на рост и развитие иваньковского леща таких мощных факторов антропогенного воздействия, как загрязнение, по ряду показателей превышающее ПДК в 10–20 раз, добычу песка и гравия, влияние судоходства и эксплуатации Конаковской ГРЭС (Никаноров, 1989).

Низкий темп развития и роста леща не соответствует высокой оценке продукционных процессов водохранилища (Иоффе, 1961; Иваньковское водохранилище ..., 1978). Общая оценка трофического уровня водохранилища не позволяет судить об условиях нагула рыбы в отдельных его зонах. В течение онтогенеза лещ последовательно осваивает литоральную, сублиторальную и профундальную зоны водоема, продукционные возможности которых неравнозначны.

Более быстрый рост и развитие иваньковского леща по сравнению с рыбинским (см. рисунок) нельзя расценивать как реакцию на лучшие условия питания и нагула его в водохранилище. Напротив, это реакция популяции на экстремальные условия питания 2–4-летних рыб, которые сказываются на росте и развитии популяции в целом, морфологических показателей особей, а также определяют большую продолжительность переходного периода J₂-K, предшествующего наступлению этапа половой зрелости – K. По-видимому, перестройка морфофизиологических показателей в течение переходного периода J₂-K осуществляется с трудом, поскольку продолжительность его почти вдвое больше, чем у рыбинского леща (см. рисунок). Возможно, что в рассматриваемые годы в популяции иваньковского леща начался процесс измещения особей, сопровождающийся замедлением роста и более ранним наступлением половой зрелости. Подобная реакция популяции на неблагоприятные условия питания отмечена у многих видов рыб, в частности, у синца. В условиях Верхней Волги при плохой обеспеченности пищей тугорослый синец созревал при небольшой длине – 180–190 мм. С образованием Рыбинского водохранилища и значительным улучшением кормовых условий синец стал быстрее расти и созревать при большей длине – 240–250 мм (Лапин, Юровицкий, 1959).

Как отмечалось, дискуссионным остается вопрос о причине значительной разницы в соотношении численности и ихтиомассы младших и старших возрастных групп иваньковского леща. По данным Г.Б.Саппо (1980), основные запасы леща сосредоточены в прибрежной зоне. Многочисленные особи в возрасте 1–4 лет. Начиная с 5-го годовалого возраста, запасы леща резко снижаются. По данным Ю.И.Никанорова (1984), резкое снижение численности леща начинается с 5–6-го годовалого возраста.

Согласно нашим данным, в течение переходного периода J₂-J₃ (4+, 5+) происходит постепенная миграция леща из сублиторальной зоны на русловые участки. Критические периоды развития характеризуются переходом от одного типа обмена веществ к другому. Это связано со сменой наследственно обусловленных требований организма к

условиям среды, необходимым для роста и развития организма на следующем этапе. Для переходных периодов характерно снижение регуляторной деятельности, в связи с чем они характеризуются подъемом неспецифической чувствительности к действию повреждающих агентов (Аршавский, 1982). Поскольку условия питания молодого леща в сублиторальной зоне водохранилища напряженные, можно полагать, что адаптивные возможности рыб снижены. Существенная перестройка обменных процессов, морфологии и экологии леща, связанная с наступлением переходного периода J_2 - J_3 , сопряжена с дополнительными тратами энергии. По-видимому, в течение данного переходного периода развития и частично этапа J_3 (см. рисунок) происходит элиминация значительной части ослабленных особей. Следующего переходного периода развития и этапа половой зрелости К достигает относительно небольшая часть морфологически и физиологически полноценных рыб. Этим и определяется своеобразие структуры популяции иваньковского леща, кульминация ихтиомассы которой приходится на неполовозрелых рыб (Кудерский, Никаноров, 1983; Кудерский, 1992).

Заключение

Низкий темп роста леща в Иваньковском водохранилище связан с длительным периодом неблагоприятных условий питания 2–4-летних рыб на этапах J_1 и J_2 в сублиторальной зоне. В результате рост и развитие не компенсируются и в последующий период онтогенеза при нагуле рыб на русловых участках и улучшения пищевой обеспеченности.

Своеобразие структуры популяции иваньковского леща связано с элиминацией рыб среднего возраста (4+, 5+) на переходном периоде J_2 - J_3 при миграции из сублиторальной зоны на русловые участки, чем и определяется низкая численность рыб старшего возраста.

При анализе причин, определяющих состояние популяции того или иного вида рыб в водоеме – темпа роста и развития, созревания, численности, необходимо знание условий нагула (в том числе и питания) особей на всех последовательных этапах и переходных периодах онтогенеза – единого целостного процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аршавский И.А. Физиологические механизмы и закономерности индивидуального развития. М., 1982. 269 с.
- Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб. Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.: Л., 1953.
- Гурова Л.А., Величко А.Н., Кудинов М.Ю. Кормовая база рыб Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1976–1977 гг. // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб.хоз-ва. 1980. Вып.145.
- Дмитриева Е.Н. Этапы развития туводного леща // Тр.Ин-та морфол. животных. М., 1960. Вып.28.
- Еремеева Е.Ф. Сравнение этапов развития леща *Abramis brama* (Linne) Кубанских лиманов, Волги и Дона // Тр.Ин-та морфол.животных. 1960. Вып.25.
- Ефимова Т.А., Никаноров Ю.И., Савно Г.Б. О критериях роста леща (*Abramis brama* (L.)) // Сб.науч.тр. Гос.НИИ озер. и реч.рыб.хоз-ва. 1989. Вып. 294.
- Житенева Т.С. Питание леща в Угличском и Иваньковском водохранилищах // Бюл.Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1958. № 2.
- Житенева Т.С. О питании леща Иваньковского водохранилища в зоне сбросных вод Конаковской ГРЭС // Гидробиол.журн. 1971. Т.7. № 5.
- Житенева Т.С. О доступности фитофильной фауны для трех-четырёхлетнего леща Иваньковского водохранилища // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972. № 9.
- Житенева Т.С. О методе установления этапов развития в позднем онтогенезе леща *Abramis brama* (L.) Cyprinidae // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс. 1985. Ч.5.
- Житенева Т.С. Продолжительность этапов позднего онтогенеза леща *Abramis brama* (L.)

(Cyprinidae) в разные периоды формирования Рыбинского водохранилища // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1986. Вып. 242.

Житенева Т.С. О периодизации позднего онтогенеза, росте и численности леща в Ивановском водохранилище // ИБВВ РАН. 1992. 32 с. Деп. в ВИНТИ. 28.04.1992. № 1424-В92.

Задорожная Е.А. Некоторые особенности питания леща Ивановского водохранилища в зоне воздействия теплых вод Конаковской ГРЭС // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975. № 14.

Иваньковское водохранилище и его жизнь. М.; Л., 1978.

Иоффе Ц.И. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации // Изв. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1961. Т.50.

Кудерский Л.А. Экологические основы формирования и использования рыбных ресурсов водохранилищ: Дис.... докт.биол. наук. М., 1992. 84 с.

Кудерский Л.А., Никаноров Ю.И. Возраст кульминации ихтиомассы и наступления половой зрелости в популяциях промысловых рыб Ивановского и Угличского водохранилищ // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1983. Вып. 202.

Кудринская О.И. Степень обеспеченности пищей личинок разных видов рыб в зависимости от развития кормовой базы в водоеме // Вопр. ихтиологии. 1978. Т.18. Вып. 2.

Лапин Ю.Е., Юровицкий Ю.Г. О внутривидовых закономерностях созревания и динамики плодovitости рыб // Журн. общ. биологии. 1959. Т.20. № 6.

Максимова Г.Д. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Ивановского и Угличского водохранилищ // Рыбное хозяйство Калининской области. 1974.

Никаноров Ю.И. Ивановское и Угличское водохранилища // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1984. Вып. 210.

Никаноров Ю.И. Состояние запасов рыб и их использование в Ивановском и Угличском водохранилищах в условиях экспериментального режима рыболовства // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1989. Вып. 303.

Никаноров Ю.И., Баранова В.В. Рыбное хозяйство водоемов бассейна Верхней Волги и перспективы его развития // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1989. Вып. 294.

Панов Д.А. Значение обеспеченности пищей для выживания личинок рыб (на примере леща Рыбинского водохранилища) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.

Поддубная Т.Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища на 32-й год его существования // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966.

Романенко В.И. Биопродукционные возможности водохранилищ // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984.

Саблина Т.Б. Поздние этапы развития воблы *Rutilus rutilus heckeli* (N.), леща *Abramis brama* (L.) и сазана *Syrpinus carpio* (L.) в авандельте реки Волги и Северном Каспии // Тр. Ин-та морфологии животных. 1960. Вып. 25.

Сапо Г.Б. Численность леща Ивановского и Угличского водохранилищ // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1980. Вып. 145.

Сапо Г.Б. Основные закономерности динамики численности леща Ивановского и Угличского водохранилищ // Сб. науч. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1983. Вып. 202.

Свечин К.Б. Биологические и зоотехнические аспекты проблемы ускорения темпов индивидуального развития сельскохозяйственных животных // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., 1977.

Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.

Стрельников А.С., Володин В.М., Сметанин М.М. Формирование ихтиофауны и структура популяций рыб в водохранилищах // Биологические ресурсы водохранилищ. М., 1984.

Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Ивановского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.

Wilson P.N., Oshourn D.F. Compensatory growth after undernutrition in mammals and birds // Biol. Rev. 1960. V.35. № 3.

УДК 591.491: 597.553.2

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ ДАННЫМ

© 1998 А.Н. Тельпуховский, А.И. Карпенко

Тимнологический институт СО РАН, 664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
Институт биологии моря ДВЦ РАН, 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

На основе морфологических данных построена схема внутривидовой организации байкальского омуля. Она имеет ряд уровней дифференциации. Пелагический омуль р. Селенги значительно обособлен от омуля других популяций. Меньший уровень различий проявляет омуль Братского водохранилища и собственно байкальский. Прибрежные кичерская и баргузинская популяции оз. Байкал объединились в одну группу, а объединения придонно-глубоководных посольской и чивыркуйской популяций не произошло. Показано, что для правильного разделения омуля на группировки необходимо использовать большое число морфологических признаков.

Ключевые слова: сиговые рыбы, байкальский омуль (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)), многомерный анализ, морфологические признаки, популяционная структура, морфоэкологические группы.

The scheme of intraspecific organization of the baikalian arctic cisco has been suggested. Three main levels of differentiation among the populations examined can be revealed using cluster analysis. The pelagic arctic cisco from the Selenga River appeared to diverge most from the rest of populations. The next level corresponds to the cisco from Bratskoye reservoir standing apart from the group of the Lake Baikal populations. The group includes the offshore arctic cisco (Kichera and Barguzin populations) as well as Posolskaya and Chivyrkuy ones. The latter, although being both benthobathypelagic, do not form separate cluster.

Key words: whitefish, baikalian arctic cisco (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)), multivariate analysis, morphological characteristics, population structure, morpho-ecological groups.

Введение

Вопрос о таксономическом статусе байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) до сих пор остается дискуссионным (Березовский, 1927; Мухомедияров, 1942; Шапошникова, 1968; Решетников, 1979а, б, 1980; Никольский, Решетников, 1970). Вместе с тем анализ особенностей питания, ареала и биотопов в сочетании с изучением некоторых морфологических признаков позволил выделить из большого числа локальных стад три эколого-морфологические группы популяций байкальского омуля (Смирнов, Шумилов, 1974). К первой группе отнесен многотычинковый пелагический омуль, нерестящийся в р. Селенге, ко второй – омуль со средним числом жаберных тычинок (прибрежный) из рек Северного Байкала: Верхней Ангары и Кичеры, а также р. Баргузин, к третьей группе отнесен малотычинковый омуль чивыркуйской, посольской и других популяций, занимающий придонно-глубоководный биотопы, размножающийся в малых притоках оз. Байкал.

Цель работы – получить количественные оценки дифференциации популяций, входящих в перечисленные выше эколого-морфологические группы байкальского омуля.

Материал и методика

Материалом для работы послужил нерестовый омуль из шести популяций: посольской (пос), баргузинской (бар), кичерской (кич), чивыркуйской (чив), селенгинской (сел) и братской (брт), собранный в течение 1985–1987 гг. (рис. 1). Величина каждой выборки составляла 100 экз. при равном соотношении полов.

Анализ производили на свежем материале. Применявшаяся нами схема промеров описана ранее (Тельпуховский, 1996; Тельпуховский, Карпенко, 1996).

Рис.1. Места сбора проб на оз. Байкал и Братском водохранилище

Рис.2. Размещение особей выборок шести популяций байкальского омуля в пространстве двух канонических переменных. Жирные буквы – центры данных, X – наложение данных

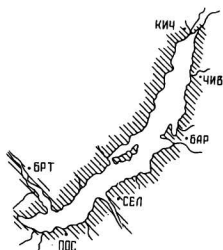


Рис.1

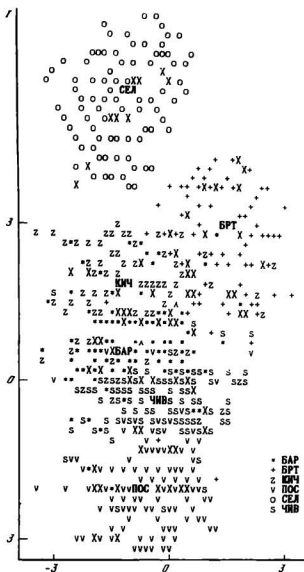


Рис.2

Исходные гомеры пластических признаков были преобразованы в индексы Хаксли (Huxley, 1932; Thompson, 1948): $M = M_0 (A/A_0)^B$, где M – значение индекса Хаксли, M_0 – значение исходного признака у особи, A – средняя длина тела по Смитту у особей в выборке, A_0 – длина тела по Смитту у данной особи, B – коэффициент аллометрии данного признака в выборке.

Для оценки сходства выборок провели кластерный анализ методом средней связи с использованием расстояния Махаланобиса, а также дискриминантный анализ (Blackitt, 1968; Afifi, Azen, 1982). Математический анализ данных проводили на персональном компьютере типа IBM/AT с использованием пакета прикладных программ (BMDP...., 1977), а также некоторых оригинальных алгоритмов, разработанных сотрудниками Института биологии моря ДВО РАН.

Результаты и обсуждение

Расположение рыб в пространстве двух канонических переменных по результатам дискриминантного анализа с использованием только меристических признаков показало, что границы выборок при этом размыты в той или иной степени. Расстояние Махаланобиса между выборками, вычисленное на основе этих признаков, невелико (табл.1). Исключение составляет лишь селенгинский омуль, заметно отделившийся от прочих популяций. Отдельные пары выборок демонстрируют разную степень близости по пластическим и меристическим признакам. Так, братская популяция весьма близка к

Расстояния Махаланобиса между шестью выборками байкальского омуля, вычисленные по разным группам признаков

	Пос	Бар	Кич	Чив	Сел
Бар	<u>1.45</u> 2.21 (14.15)				
Кич	<u>2.13</u> 17.84 (21.61)	<u>0.26</u> 8.76 (9.73)			
Чив	<u>1.46</u> 18.56 (21.55)	<u>2.66</u> 10.47 (13.26)	<u>4.27</u> 15.53 (21.06)		
Сел	<u>12.14</u> 53.95 (70.76)	<u>7.89</u> 25.63 (35.12)	<u>6.48</u> 20.73 (29.12)	<u>17.72</u> 40.09 (58.74)	
Брт	<u>3.03</u> 25.81 (32.51)	<u>4.52</u> 12.98 (20.29)	<u>6.53</u> 7.04 (17.08)	<u>1.44</u> 33.22 (37.53)	<u>17.09</u> 27.92 (50.03)

Примечание. Над чертой – расстояние, вычисленное по меристическим признакам, под чертой – по пластическим, в скобках – по всей сумме признаков.

Т а б л и ц а 2

Первые десять признаков по их значимости для разделения выборок омуля с помощью дискриминантного анализа

Для пяти популяций (без братской)		Для всех популяций	
номер признака	значимость	номер признака	значимость
41	85240.2	41	75712.2
39	223.7	31	201.2
52	99.6	52	126.9
49	58.8	39	73.0
2	42.7	1	73.0
38	37.4	49	42.8
19	21.9	38	34.3
5	20.3	5	26.9
16	15.5	19	19.3
31	14.2	2	18.2

Примечание. Признаки: 1 – длина тела по Смитту, 2 – длина тела до конца чешуйного покрова, 5 – диаметр глаза, горизонтально, 16 – ширина лба, 19 – максимальная высота тела, 31 – длина грудного плавника, 38 – длина средних лучей хвостового плавника, 39 – длина жаберной дуги, 41 – число чешуй в боковой линии, 49 – число ветвистых лучей в брюшном плавнике, 52 – число жаберных тычинок.

ивыркуйской и посольской по меристическим, но сильно отдалена от них по пластическим признакам (табл.1). При размещении исследованных особей в пространстве канонических переменных с использованием всей совокупности применявшихся нами признаков (рис.2) размытость границ выборок становится меньше, а их центроиды находятся друг от друга дальше. Однако по-прежнему для пяти выборок из шести наблюдается заметное перекрывание. Баргузинская выборка имеет наибольшую размытость границ, находясь в центре скопления, а селенгинская, напротив, отделяется от всех остальных очень четко.

Все имеющиеся в литературе описания различий популяций омуля оз. Байкал основаны на единичных морфологических признаках. Результаты проведенного нами

Точность дифференциации выборок омуля по разным группам признаков, %

Группа признаков	Пос	Бар	Кич	Чив	Сел	Брт	Суммарно
Все	98.0	75.4	86.4	91.1	100	94.5	90.4
Меристические							
все	43.0	21.6	37.9	50.5	88.7	64.3	49.8
наиболее значимые	43.9	19.8	33.0	51.5	87.6	56.1	47.6
Пластические							
все	96.0	71.9	78.6	87.9	100	88.4	86.5
наиболее значимые	90.2	64.1	76.7	83.2	100	88.4	83.1

Примечание. К "наиболее значимым" относили признаки, дающие общую характеристику выборки не менее 75%.

дискриминантного анализа показали, что морфологические признаки омуля, используемые нами в популяционных исследованиях, имеют неодинаковое значение для разграничения его популяций, а с привлечением в анализ, кроме собственно байкальских, еще и популяции Братского водохранилища значимость отдельных признаков для дифференциации может изменяться (табл.2).

Как показано нами ранее (Тельпуховский, Карпенко, 1996), даже по всем наиболее значимым признакам для данного анализа (табл.3) надежно разделять популяции не удается (за исключением селенгинской).

Возникает вопрос, а различаются ли они вообще? Если использовать весь комплекс признаков – 10 меристических и 40 пластических, то проверка нуль-гипотезы по критерию Хотеллинга дает достоверные отличия на 99%-ном уровне значимости практически, между всеми парами выборок. Таким образом, лишь использование всей совокупности морфологических признаков дает надежную основу для анализа отношений сходства популяций омуля.

Опираясь на такой комплекс признаков, мы можем построить общую схему внутривидовой организации байкальского омуля (рис.3). Как видно, тесную группу образуют баргузинская и кичерская популяции. Эта группа, а также посольская и чивыркуйская популяции примерно одинаково отстоят друг от друга. Все перечисленные выше популяции географически относятся к оз. Байкал, образуют относительно компактную группу по уровню морфологической близости. На большем уровне различий к ним присоединяется популяция Братского водохранилища и на еще более далеком – селенгинская популяция. Интересно положение братского омуля. Он является недавним интродуцентом в водохранилище, причем материнской популяцией

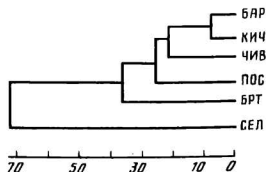


Рис.3

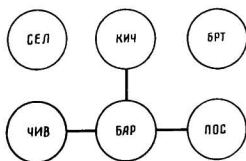


Рис. 4

Рис.3. Дендрограмма сходства шести популяций байкальского омуля на основе расстояний Махаланобиса

Рис. 4. Сетевой граф сходства шести популяций байкальского омуля на основе расстояний Махаланобиса. Порог объединения 15.0

для него была посольская. Однако он успел заметно обособиться фенотипически от этой популяции. По меристическим признакам он наиболее близок к чивыркуйской популяции, а по пластическим – к кичерской. По общему комплексу признаков он оказался далеким от всех байкальских популяций. Сетевидный граф, построенный для всех изученных популяций (рис.4), показывает, что выборки из озера объединяются в группу в первую очередь через баргузинского омуля. Географически последний занимает центральное положение в данной группе (рис.1), однако также географически близкие кичерская и чивыркуйская популяции не столь близки по морфологическим признакам. Видимо, баргузинский омуль наиболее генерализован по всей сумме и географических, и экологических факторов.

Заключение

Итак, структура отношений сходства изученных популяций байкальского омуля представляется нам следующим образом. Во-первых, особую группу составляет селенгинский многотычинковый пелагический омуль. На более низком уровне дифференциации подразделяется омуль братского водохранилища и оз. Байкал. Причем по всей сумме признаков братский омуль не проявляет особой близости ни к одной из озерных популяций, в том числе и к материнской – посольской. Причины этого неясны. Либо эта популяция успела сильно измениться за период, прошедший со времени интродукции, либо кроме посольского омуля в водохранилище вселялись и представители других популяций оз. Байкал. Наконец, собственно байкальский омуль четырех изученных популяций подразделился на три группы. Одну из них составил прибрежный омуль со средним числом жаберных тычинок (кичерская и баргузинская популяции). Что же касается посольской и чивыркуйской популяций малотычиночного придонно-глубоководного омуля, то их объединения не произошло. Отсюда следует, что, по-видимому, выделение данной эколого-морфологической группы неправомерно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Березовский А.И. К изучению байкальского омуля // Докл. АН СССР. Сер. А. 1927. № 21.
(Никольский Г.В., Решетников Ю.С.) Nikolsky G.V., Reshetnikov Yu.S. Systematics of coregonid fishes in the USSR, intraspecific variability and difficulties in taxonomy // Biology of coregonid fishes. Winnipeg. 1970.
- Мухомедияров Ф.Б. Расы байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)), их морфологические и биологические особенности и роль в промысле // Изв. Биол.-геогр. н.-п. ин-та при Вост. Сиб. гос. ун-те. 1942. Т. 9. Вып. 3-4.
- Решетников Ю.С. Омуль реки Пенжины // Систематика и экология рыб континентальных водоемов Дальнего Востока. Владивосток, 1979а.
- Решетников Ю.С. О связи сиговых рыб Сибири и Северной Америки // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979б.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П. Омули Байкала. Новосибирск, 1974.
- Тельпуховский А.И. Морфологическая дифференциация признаков байкальского омуля // Биология моря. 1996. Т. 22.
- Тельпуховский А.И., Карпенко А.И. Разграничение популяций байкальского омуля // Ихтиологические исследования озера Байкал и водоемов его бассейна в конце XX столетия. Иркутск. 1996.
- Шапошникова Г.Х. Сравнительно-морфологический анализ сигов Советского Союза // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1968. Т.46.
- (Afifi A., Azen S.) Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. М., 1982.
- (Blackit R.E.) Блэкит Р.Э. Морфометрический анализ. Теоретическая и математическая биология. М., 1968.
- BMDP: biomedical computer programs. Los Angeles, 1970.
- Huxley J.S. Problems of relative growth. N.Y., 1932.
- Thompson Darcy W. On growth and form. Cambridge, 1948.

УДК 576.895.122.1

**ТЕРАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПАРАЗИТОВ
ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА GYRODACTYLUS (MONOGENEA)
У СЕРЕБРЯНОГО КАРАСЯ (CARASSIUS AURATUS GIBELIO)**

© 1998 В.А. Ройтман, С.Г. Соколов

*Институт паразитологии РАН,
117071, г. Москва, Ленинский проспект, 33*

Приводится описание трех вариантов уродств *Gyrodactylus* sp. и одного – *G. shulmani*, от серебряного карася. Карась выловлен в одном из ручьев г. Твери, испытывающем влияние химического и термического загрязнения. Обнаруженные структурные изменения моногеней затрагивают либо всю организацию животного, либо отдельные элементы прикрепительного диска паразита.

Ключевые слова: тератология, моногеней, гиродактилюсы, серебряный карась, загрязнение.

A description of 3 types of deformity in *Gyrodactylus* sp. and of one in *G. shulmani* from the silver crucian (*Carassius auratus gibelio* (Bloch)) is presented. The fish was caught in a stream in the vicinity of Tver city undergoing chemical and thermal pollution. The observed structural changes relate either to the whole animal organization or to separate elements of the parasite haptor.

Key words: teratology, monogenesis, gyrodactyluses, silver crucian, pollution.

Проблеме аномальных форм у цестод, трематод и нематод посвящена большая литература (Скрябин, Шульц, 1940; Шульц, Гвоздев, 1972). Тератология моногеней изучена слабо, имеющиеся сведения немногочисленны и обрывочны (Куперман, 1992; Oliver, 1994). Настоящая работа посвящена описанию зарегистрированных случаев уродств моногеней рода *Gyrodactylus*, обнаруженных при паразитологическом обследовании серебряного карася из безымянного ручья г. Твери.

Ручей – место сброса отработанных вод технологического цикла хлебозавода “Волжский пекарь”. Исследования проводили в декабре 1996 г. Всего обследовано 7 экз. рыб (возраст 6+, длина тела 45-50 мм), с них собрано 10 экз. *Gyrodactylus* sp. и 2 экз. *G. shulmani* Ling, 1962. Были обнаружены 3 взрослых особи *Gyrodactylus* sp. и эмбрион в имаго *G. shulmani* с глубокими структурными изменениями, затрагивающими либо всю организацию животного, либо отдельные элементы прикрепительного диска. *Gyrodactylus* sp. паразитирует на поверхности тела и плавниках рыб. По морфологическим признакам наши экземпляры близки к *Gyrodactylus* sp., описанному И.В. Кулеминой (1977а) от карасей из прудов г. Петергофа (окрестности г. Санкт-Петербурга).

Собранных моногеней изучали на глицерин-желатиновых препаратах с использованием фазово-контрастного устройства. Наименования хитиноидных элементов прикрепительного диска и их составных частей приводятся по А.В. Гусеву (1983). Однако изменения слабokerатинизированного участка “основной части” срединного крючка при уродствах у *Gyrodactylus* sp. вынуждает нас при его описании использовать дополнительную терминологию (см. ниже). Все измерения крючков проводили в соответствии со схемой, предложенной Эргенсом (Ergens, 1985). Размеры хитиноидных образований прикрепительного диска и их частей для тератологических экземпляров *Gyrodactylus* sp. сведены в табл. 1. Для *G. shulmani*, ввиду специфики отмеченных аномалий, они не указываются. В связи с отсутствием спинной и брюшной соединительных пластинок у ряда особей параметры этих органов не включены в данные табл. 1, по той же причине

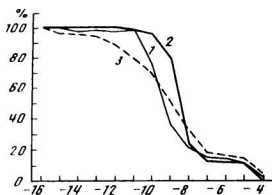


Рис.1

Рис.1. Динамика угнетения ДЦВФ активности ХЭ плазмы крови леща (1), синца (2), плотвы (3). По оси ординат – активность, % от контроля, по оси абсцисс – десятичный логарифм концентрации ДЦВФ

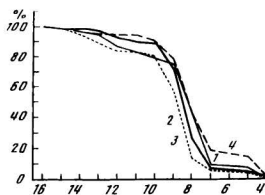


Рис.2

Рис.2. Динамика угнетения ДЦВФ активности ХЭ плазмы крови густеры (1), язя (2), уклеи (3), жереха (4). Остальные обозначения те же, что и на рис.1

активности ХЭ плазмы исследованных видов рыб примерно соответствует середине "плато" графиков (в диапазоне концентраций 10^{-7} – 10^{-5} М), а заингибированная часть общей активности ХЭ плазмы определяется БуХЭ. Произведен расчет соотношения доли этих ферментов в общей холинэстеразной активности плазмы крови данных видов рыб (табл.3).

Показано, что доля АХЭ в общей активности ХЭ плазмы крови исследованных видов рыб с высокой активностью ХЭ не превышает 17% и определяющую роль в ней играет БуХЭ. Исходя из полученных данных, можно предположить, что одной из причин большей скорости гидролиза АТХ, чем БУТХ, плазмой крови рыб, характеризующихся невысокой активностью ХЭ в этой ткани, является преобладание в ней доли АХЭ. Наименьшая общая активность ХЭ, и активность БуХЭ выявлена в плазме крови щуки, окуня, судака, берша, налима и жереха.

Выборки многих рассмотренных видов рыб неоднородны по общей активности ХЭ и активности БуХЭ плазмы крови. Среди особей синца, плотвы, густеры, язя, уклеи, карася, окуня, ерша и налима общая активность ХЭ и активность БуХЭ варьирует незначительно. Достаточно высокая ферментативная активность синца, уклеи, густеры, язя и плотвы дает возможность использовать ее в исследованиях по индикации загрязнения водной среды антихолинэстеразными веществами. Наиболее предпочтительным видом (из-за возможности отлова в любое время года) является плотва (*Rutilus rutilus* L.). Литературные данные свидетельствуют также, что чувствительность ХЭ плазмы крови плотвы к антихолинэстеразным веществам высока (Козловская и др., 1987а; Тонкопий и др., 1993).

Заключение

Максимальная общая активность ХЭ и активность БуХЭ в плазме крови наблюдается у карповых рыб. У представителей других исследованных семейств их величины намного ниже и практически имеют близкие значения. Несколько выше они у щуки. Большинство из рассмотренных видов с невысокой общей активностью ХЭ плазмы, включая некоторых представителей сем. карповых, неоднородны по этому показателю: у части их особей она либо отсутствует вообще, либо значительно ниже, чем у остальных. Результаты сравнительного анализа активности ферментов не зависят от того, в каких единицах данный показатель выражен (в пересчете на 1 мг белка или на 1 мл плазмы). У видов рыб с достаточно высокой общей активностью ХЭ в тканях (карповые) доля АХЭ в общей ферментативной активности плазмы крови не

превышает 17%, определяющую роль в ней играет БУХЭ. Максимальная общая активность ХЭ и активность БУХЭ плазмы и их незначительная вариабельность среди особей синца, уклей, плотвы, густеры и язя позволяют использовать уровень активности ХЭ плазмы этих видов рыб для индикации загрязнения воды антихолинэстеразными соединениями.

Работа проведена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 94-04-13447).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жуковский Ю.Г., Куценко С.А., Кузнецова Л.П. и др. Кинетическое исследование холинэстеразной активности сыворотки крови пресноводной рыбы *Abramis ballerus* // Журн. эвол. биохимии и физиологии. 1994. Т.30. № 2.
- Козловская В.И., Менаикова О.В., Чуйко Г.М., Майер Ф.Л. Холинэстеразы водных животных // Физиология, биохимия и токсикология пресноводных животных. Л., 1990.
- Козловская В.И., Чуйко Г.М., Менаикова О.В., Петухова В.А. Способ определения фосфорорганических пестицидов в воде. А.с. 1359741 (СССР). Заявл. 02.12.1985, № 3987188; Оpubл. 15.08.1987 // Открытия и изобретения. 1987а. Вып.46. С.193.
- Козловская В.И., Чуйко Г.М., Подгорная В.А. Определение активности ацетилхолинэстеразы мозга рыб при изучении токсичности фосфорорганических пестицидов // Методы ихтиотоксикологических исследований: Тез. докл. I Всесоюз. симп. Л., 1987б.
- Козловская В.И., Чуйко Г.М. Холинэстеразы сыворотки крови рыб сем. Cyprinidae с различной устойчивостью к хлорофосу // Физиология и паразитология пресноводных животных. Л., 1979.
- Мартиненко В.И., Промоненков В.К., Кукаленко С.С. и др. Пестициды: Справочник. М., 1992.
- Маслова М.Н., Резник Л.В. Угнетение холинэстеразной активности в мозге крыс фосфорорганическими ингибиторами с различной степенью гидрофобности // Укр. биохим. журн. 1976. Т. 48. № 4.
- Павлов Д.Ф. Динамика активности ацетилхолинэстеразы и содержания белка в мозге рыб при действии загрязняющих веществ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок. 1992.
- Тонкопий В.Д., Коркишко Н.Н., Струкова Р.Ю., Фельд В.Э. Идентификация антихолинэстеразных соединений в водной среде с использованием холинэстеразы плазмы крови рыб // Загрязнение окружающей среды: Проблемы токсикологии и эпидемиологии: Тез. докл. Междунар. конф. Пермь, 1993.
- Чуйко Г.М. Биохимические и физиологические механизмы различной устойчивости пресноводных костистых рыб к действию хлорофоса и дихлофоса: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1987.
- Чуйко Г.М., Козловская В.И., Степанова В.М. Эстеразы эфиров карбоновых кислот сыворотки крови некоторых видов пресноводных рыб // VI Всес. конф. по экол., физиологии и биохимии рыб: Тез. докл. Вильнюс, 1985.
- Шеремета Н.Г. Определение антихолинэстеразной активности пестицидов различных химических типов // V Всес. конф. по вод. токсикол.: Тез. докл. М., 1988.
- (Aldridge W.N.) Олдридж В.Н. Механизм взаимодействия фосфорорганических соединений и карбаматов с эстеразами // Биол. ВОЗ, 1972. Т.44. № 1-3.
- Augustinsson K.B. Electrophoresis study of the blood plasma esterases. II. Avies, reptilia, amphipoda and piscine plasmata // Acta. Chem. Scand. 1959. V.13. № 6.
- Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitative of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding // Anal.Biochem. 1976. V.72.
- Ellman G.L., Courtney K.D., Andres V. et al. A new and rapid colorimetric determination of acetylcholinesterase activity // Biochem.Pharmacol. 1961. V.7. № 2.
- Fairbrother A., Marden B.T., Bennet J.K., Hooper M.J. Methods used in determination of cholinesterase activity // Cholinesterase-inhibiting insecticides. Their Impact on Wildlife and the Environment. Chemicals in Agriculture. London, 1991. V.2.
- (O'Brien R.D.) О'Брайн Р. Токсические эфиры кислот фосфора. М., 1964.

УДК 597.14 + 574.64: 597

ВЛИЯНИЕ ДИХЛОФОСА, НАФТАЛИНА И КАДМИЯ НА МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ КИШЕЧНИКА ТИЛЯПИИ *Oreochromis mossambicus* PETERS

© 1998 И.Л. Голованова, В.В. Кузьмина

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

Исследовано влияние сублетальных концентраций фосфорорганического инсектицида дихлофоса (0.46 мг/л), полициклического ароматического углеводорода нафталина (1.5 мг/л) и тяжелого металла кадмия (5 мг/л) на морфофункциональные характеристики кишечника тилапии, *Oreochromis mossambicus* Peters, при хроническом 60-суточном воздействии. Дихлофос снижает массу кишечника, кадмий значительно уменьшает абсолютную и относительную длину кишки, нафталин увеличивает массу химуса. Общая амилолитическая активность кишечной стенки значительно уменьшается при воздействии кадмия и может изменяться в присутствии ДДВФ. Активность ферментов химуса увеличивается лишь в присутствии нафталина. Выявленные эффекты не являются специфическими для пищеварительной системы тилапий.

Ключевые слова: тилапия, кишечник, дихлофос, нафталин, кадмий, общая амилолитическая активность.

The structural and functional characteristics of the intestine in mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* Peters, under chronic (60 days) exposure to the organophosphorus insecticide dichlorvos (0.46 mg/l), polyaromatic hydrocarbon naphthalene (1.5 mg/l) and heavy metal cadmium (5 mg/l) have been investigated. Dichlorvos decreases an absolute mass of the intestine, cadmium significantly reduces an absolute and relative intestinal length, naphthalene increases the chyme mass. The total amylolytic activity of the intestinal wall is decreased under cadmium and is changed under DDVP. The enzyme activity of the chyme is significantly increased under naphthalene. These effects are non-specific for tilapia digestive system.

Key words: *Oreochromis mossambicus* Peters, intestine, dichlorvos, naphthalene, cadmium, total amylolytic activity.

Введение

Усиливающееся антропогенное загрязнение внутренних водоемов вызывает необходимость изучения основных закономерностей воздействия загрязняющих веществ на различные системы организма гидробионтов. В этом направлении достигнуты определенные успехи (Влияние стоков ..., 1990). Однако влияние приоритетных загрязняющих веществ (в частности, ДДВФ, нафталина и кадмия) на пищеварительную систему рыб изучено крайне слабо. Вместе с тем токсические вещества, находящиеся в воде, грунте и объектах питания рыб, могут влиять на разные этапы сложного процесса экзотрофии. При этом возможно как прямое, так и опосредованное воздействие токсических веществ на ферментные и транспортные системы пищеварительного тракта рыб.

Цель работы состояла в изучении хронического влияния сублетальных концентраций дихлофоса (ДДВФ), нафталина и кадмия (Cd) на некоторые морфометрические характеристики и уровень общей амилолитической активности кишечника тилапии. Данные, касающиеся характеристик контрольных рыб, подробно обсуждены в предыдущей публикации (Кузьмина, Голованова, 1992).

Объектом исследования служили 192 неполовозрелые особи мозамбикской тилпии *Oreochromis mossambicus* Peters в возрасте 4 мес (средняя масса 5,4 г, средняя длина 64 мм). Все рыбы были разделены на 4 равные группы и находились в 30-литровых аквариумах с проточной отстоянной артезианской водой (40 мг/л Ca^{2+} , 7 мг/л CO_3 , pH 7,8, температура 22-24°C) с плотностью посадки 1830 экз./м³. В течение 2 мес рыб 1-й группы содержали в воде с ДДВФ (0,0-диметил-(2,2-дихлорвинил) фосфат; содержание действующего вещества 80%) в концентрации 0,46 мг/л; рыб 2-й группы - в воде с нафталином (96% действующего вещества) в концентрации 1,5 мг/л; рыбы 3-й группы содержались в воде с сернокислым кадмием (концентрация 5 мг/л по общему кадмию). Искользованные концентрации составляют 1/15 часть концентрации, при которой за 24 ч погибает 50% особей этого вида рыб (Гантвиг, 1988; Фруммин и др., 1992). Затем поступление токсикантов в аквариумы прекращалось, и в течение последующих 2 мес рыбы находились в чистой проточной воде. Рыбы 4-й группы в течение 4 мес находились в чистой воде и служили контролем. Проточность и необходимые концентрации исследуемых соединений в аквариумах поддерживали при помощи дилуэторной установки (Виноградов, Тагунов, 1989). Всех рыб кормили 6 раз в неделю *ad libitum* пастообразной смесью (40% рыбного фарша, 55% манной крупы и 5% крапивы).

По шесть рыб каждой группы брали для исследования каждые 15 сут в течение 4 мес. Определяли длину и массу тела, длину и массу кишечника, массу химуса, а также рассчитывали относительную длину и относительную массу кишечника. Для определения общей амилалитической активности кишечника и химуса использовали гомогенаты этих тканей, приготовленные на охлажденном растворе Рингера для холодно-кровных животных. Гомогенаты инкубировали с раствором крахмала (18 г/л) в течение 60 мин при температуре 20°C и pH 7,4. Общую амилалитическую активность (преимущественно активность α -амилазы, Н.Ф. 3.2.1.1., γ -амилазы, Н.Ф. 3.2.1.3. и ферментов группы мальтаз, Н.Ф. 3.2.1.20) определяли по приросту количества гексоз за 1 мин инкубации в расчете на 1 г влажной массы ткани (мкмоль/(г · мин) методом Нельсона (Nelson, 1944) в модификации А.М.Уголева, Н.Н.Иезуитовой (1969). Рассчитывали суммарную активность ферментов, реально функционирующих во всем кишечнике тилпии (мкмоль/мин): общую амилалитическую активность в расчете на 1 г влажной массы кишки умножали на массу кишки; а также относительную суммарную активность: суммарная активность, деленная на массу тела рыбы (мкмоль/мин · г массы тела).

Результаты обработаны статистически с использованием метода ANOVA с последующей оценкой различий при помощи Tukey HSD теста. $P < 0.05$ (Steel, Torrie, 1980).

Результаты

Прекращение тилпий в течение 2 мес в токсической среде не приводило к значительным изменениям длины и массы тела экспериментальных рыб по сравнению с контрольными (табл.1). Экспозиция тилпий в течение 60 сут в воде, содержащей с дихлофос, вызывала достоверное снижение массы кишки на 50%. При действии на рыб кадмий, вызывала достоверное снижение массы кишки на 30%, а относительная длина кишки - на 21% ниже, чем в контроле (60 сут). В присутствии кадмия рыбы не питались, поэтому химус в кишечнике полностью отсутствовал. В течение всего периода пребывания тилпий в воде, содержащей нафталин, масса химуса, напротив, была достоверно выше на 250-300% по сравнению с контрольными рыбами. После прекращения поступления нафталина в среду указанные различия у экспериментальных и контрольных рыб исчезали в течение 2 мес. Однако в случае кадмия возвращение рыб в чистую воду не устраняло различий в абсолютной и относительной длине кишки. Кроме того, на 15-е сутки пребывания рыб в чистой воде масса тела была на 51% ниже, чем в контроле, а на 60-е сутки отмечена 100%-ная смертность экспериментальных рыб.

Влияние дихлофоса, нафталина и кадмия на морфометрические характеристики тилляпин, $n=6$

Показатель	Сроки экспозиции, сут			
	15	30	45	60
Контроль				
Длина тела, мм	66.2±3.2	64.7±3.0	74.0±2.4	72.5±3.7
Масса тела, г	8.7±1.2	8.5±1.2	11.8±1.1	11.8±1.5
Длина кишки, мм	36.8±2.0	35.3±2.2	41.2±3.8	40.0±1.3
<u>Длина кишки</u>	0.56±0.02	0.55±0.03	0.56±0.04	0.56±0.01
Длина тела				
Масса кишки, мг	145.5±18.2	196.3±24.8	248.3±40.1	252.7±40.8
<u>Масса кишки</u>	1.7±0.1	2.3±0.1	2.1±0.2	2.1±0.3
Масса тела				
Масса химуса, мг	98.2±20.2	60.2±9.5	88.0±30.6	57.7±36.5
ДДВФ				
Длина тела, мм	65.2±2.6	65.3±2.0	69.2±1.8	60.8±1.4
Масса тела, г	8.3±1.0	8.3±1.0	9.1±0.6	7.1±0.5
Длина кишки, мм	38.3±2.6	35.4±2.2	42.0±1.8	32.8±2.1
<u>Длина кишки</u>	0.59±0.03	0.54±0.03	0.61±0.02	0.54±0.03
Длина тела				
Масса кишки, мг	113.5±16.9	135.3±13.5	226.0±24.1	127.8±17.7*
<u>Масса кишки</u>	1.4±0.2	1.7±0.2	2.5±0.3	1.8±0.2
Масса тела				
Масса химуса, мг	174.3±34.7	86.0±35.2	75.3±56.3	80.5±31.1
Нафталин				
Длина тела, мм	70.7±2.1	69.2±0.7	72.5±3.0	72.5±4.0
Масса тела, г	10.5±0.4	10.6±0.5	11.4±1.3	11.7±1.9
Длина кишки, мм	45.5±1.9*	43.8±1.4	48.0±2.6	41.3±2.6
<u>Длина кишки</u>	0.65±0.03	0.64±0.02	0.66±0.02	0.57±0.03
Длина тела				
Масса кишки, мг	142.8±6.7	184.3±11.9	228.0±24.4	202.2±32.5
<u>Масса кишки</u>	1.4±0.1	1.7±0.1	2.1±0.2	1.8±0.2
Масса тела				
Масса химуса, мг	352.2±46.0*	240.3±36.1*	309.7±84.2*	224.2±37.5*
Кадмий				
Длина тела, мм	65.0±1.3	63.7±3.2	68.0±3.7	62.8±4.0
Масса тела, г	7.2±0.4	7.5±1.1	9.1±1.5	7.0±1.2
Длина кишки, мм	31.5±1.2	29.8±3.4	31.7±2.7	27.8±2.3*
<u>Длина кишки</u>	0.48±0.01	0.47±0.03	0.47±0.02	0.44±0.02*
Длина тела				
Масса кишки, мг	172.5±11.0	169.3±21.3	266.0±67.3	177.5±25.2
<u>Масса кишки</u>	2.4±0.1*	2.7±0.3	2.8±0.4	2.6±0.2
Масса тела				
Масса химуса, мг	0	0	0	0

Примечание. Здесь и в табл.2: * – значения показателей, достоверно отличающихся от контроля, ($P<0.05$). n – количество исследованных рыб.

**Изменение уровня общей амилолитической активности кишечника тиляпии при
хроническом воздействии ДДВФ, нафталина и кадмия, n=6**

Таблица 2

Показатель	Сроки экспозиции, сут			
	15	30	45	60
Контроль				
Общая амилолитическая активность, мкмоль/(г · мин):				
тканей кишки	86.6±2.2	69.3±4.8	82.8±8.0	84.1±4.0
химуса	77.7±4.8	89.5±4.1	66.8±14.7	45.7±1.9
тканей кишки и химуса	164.3±5.5	158.8±6.3	149.6±12.3	129.8±10.9
Суммарная активность, мкмоль/мин:				
тканей кишки	12.8±2.1	13.9±2.7	20.3±3.6	21.0±3.5
химуса	8.0±2.0	5.3±0.8	7.8±3.2	7.8±1.7
тканей кишки и химуса	20.8±3.1	19.2±2.3	28.1±4.6	28.8±2.0
Относительная суммарная активность, мкмоль/(мин · г массы тела):				
тканей кишки	1.5±0.1	1.6±0.1	1.7±0.2	1.8±0.2
химуса	0.9±0.2	0.7±0.1	1.3±0.6	0.9±0.2
тканей кишки и химуса	2.4±0.1	2.3±0.1	3.0±0.3	2.7±0.2
ДДВФ				
Общая амилолитическая активность, мкмоль/(г · мин):				
тканей кишки	89.4±6.6	84.1±1.4*	81.5±5.2	69.4±2.9*
химуса	82.3±7.0	64.3±8.5	30.1±19.1	70.8±24.0
тканей кишки и химуса	171.7±12.4	148.4±19.9	116.6±16.7	140.2±27.9
Суммарная активность, мкмоль/мин:				
тканей кишки	10.2±1.6	11.3±1.0	18.4±2.2	9.3±1.4
химуса	13.9±2.5	8.4±3.5	6.6±4.8	8.0±3.0
тканей кишки и химуса	24.1±2.6	19.7±3.3	25.0±3.2	17.3±2.7
Относительная суммарная активность, мкмоль/(мин · г массы тела):				
тканей кишки	1.3±0.2	0.9±0.4	2.1±0.3	1.3±0.1
химуса	1.8±0.3	0.9±0.3	0.7±0.5	1.2±0.5
тканей кишки и химуса	3.1±0.6	2.5±0.3	2.8±0.3	2.5±0.5
Нафталин				
Общая амилолитическая активность, мкмоль/(г · мин):				
тканей кишки	85.3±3.2	90.3±10.2	75.3±6.2	82.5±9.8
химуса	83.5±5.0	97.2±5.4	110.8±5.1	90.6±5.0*
тканей кишки и химуса	168.8±7.8	187.5±6.5	186.1±9.9	173.1±13.7
Суммарная активность, мкмоль/мин:				
тканей кишки	12.2±0.9	17.9±0.9	17.3±2.4	14.5±5.7
химуса	28.9±3.7*	23.6±3.7*	32.9±7.5*	18.6±2.3*
тканей кишки и химуса	41.1±4.3*	41.5±3.9*	50.2±6.4*	33.1±4.0
Относительная суммарная активность, мкмоль/(г · мин массы тела):				
тканей кишки	1.2±0.1	1.7±0.1	1.6±0.3	0.9±0.4
химуса	2.8±0.5*	2.2±0.3*	2.9±0.6	1.6±0.6
тканей кишки и химуса	4.0±0.6	3.9±0.3*	4.5±0.4*	2.7±0.8

Т а б л и ц а 2 (окончание)

Показатель	Сроки экспозиции, сут			
	15	30	45	60
Кадмий				
Общая амилалитическая активность, мкмоль/(г мин): тканей кишки **	59.6±5.6*	55.0±6.6	47.1±4.7*	29.5±4.6*
Суммарная активность, мкмоль/мин: тканей кишки	10.3±1.4	9.4±1.9	13.1±4.3	4.7±0.4*
Относительная суммарная активность, мкмоль/(мин г массы тела): тканей кишки	1.4±0.2	1.3±0.1	1.3±0.2	0.8±0.1

** В связи с отсутствием химуса активность тканей кишки и химуса равна активности тканей кишки.

Изменение общей амилалитической активности кишечника тилапий, экспонированных в дихлофосе, отмеченное на 30-е и 60-е сут, не превышало 20% от контроля (табл.2). При действии нафталина ферментативная активность химуса экспериментальных рыб была выше на 66 и 98% на 45-е и 60-е сут соответственно. Экспозиция рыб в воде, содержащей кадмий, вызвала достоверное снижение общей амилалитической активности кишечника на 31, 43 и 65% на 15-е, 45-е и 60-е сут. Общая ферментативная активность кишечника и химуса в этом случае снижалась в еще большей степени: на 64, 65, 69 и 77% от контроля на 15-е, 30-е, 45-е и 60-е сут эксперимента. После прекращения поступления дихлофоса и нафталина и последующего пребывания тилапий в чистой воде в течение 60 сут общая амилалитическая активность кишечника и химуса экспериментальных рыб не отличалась от контроля. Однако у тилапий, обработанных кадмием, уровень ферментативной активности оставался значительно более низким по отношению к контролю даже после перенесения рыб в чистую воду.

В течение всего периода пребывания рыб в воде, содержащей нафталин, суммарная активность химуса экспериментальных рыб была в 1.4–3.5 раза выше, чем у контрольных. Относительная суммарная активность химуса достоверно превышала контроль примерно в 2 раза лишь на 15-е и 30-е сутки эксперимента. Суммарная и относительная суммарная активность кишки и химуса была в 1.7–2.2 раза выше у рыб в присутствии нафталина. После 60-суточного воздействия на рыб кадмием суммарная ферментативная активность кишки снижалась на 78%, относительная суммарная активность ферментов кишки и химуса – на 70% от контроля.

Обсуждение

Данные, полученные в настоящей работе, свидетельствуют о неоднозначном влиянии сублетальных концентраций исследованных токсикантов на структурно-функциональные характеристики пищеварительного тракта тилапии. Действительно, фосфорорганический инсектицид ДДВФ при хроническом действии (60 сут) в концентрации 0.46 мг/л вызывает снижение массы кишки тилапии и разнонаправленные изменения уровня активности гидролаз, обеспечивающих деполимеризацию углеводных компонентов корма (повышение общей амилалитической активности кишечной стенки на 30-е сут и снижение – на 60-е сут эксперимента). Полициклический ароматический углеводород нафталин при хроническом действии в концентрации 1.5 мг/л вызывает увеличение массы химуса в кишечнике тилапии в 2.5–3.0 раза, а также повышение уровня общей амилалитической активности химуса в 1.5–2 раза, при этом

активность ферментов кишечной стенки не меняется. Важно подчеркнуть, что изменения исследованных характеристик, вызванные хронической экспозицией рыб в растворах токсикантов органической природы, обратимы. Полученные результаты них. Особенно слабо изучено влияние токсических веществ органической природы на морфофункциональные характеристики пищеварительного тракта рыб. Известно, что в опытах *in vitro* дихлофос в концентрации 0,2–100 мг/л и нафталин в концентрации 0,3–15 мг/л не вызывают значительного изменения уровня общей амилолитической активности слюистой кишечника у 12 видов пресноводных костистых рыб (Голованова и др., 1995). Сравнение имеющихся данных позволяет предположить, что выявленные *in vivo* изменения ферментативной активности в кишечнике тиляпии не являются специфическими для пищеварительной системы рыб.

Сведения о влиянии кадмия на активность карбогидраз в кишечнике рыб крайне малочисленны. Известно, что в условиях 30-суточного хронического эксперимента сублетальные концентрации хлористого кадмия (6,8 мг/л) не изменяют активности амилазы, мальтазы и лактазы в кишечнике мешкожаберного сома *Heteropneustes fossilis* (Sastri, Gupta, 1979). В опытах *in vitro* установлено, что карбогидразы кишечника тиляпии чувствительнее к воздействию сульфата кадмия (50 мг/л по общему кадмию) по сравнению с одноименными ферментами ряда видов пресноводных рыб – форель, судак, ерш, окунь, щука, налим, лещ, язь, синец, плотва, карп, карась (Голованова и др., 1994, 1995). В тех же экспериментах выявлена зависимость эффекта от концентрации кадмия (Голованова и др., 1995). В настоящей работе показано, что кадмий при 60-суточном хроническом воздействии в сублетальной концентрации 5 мг/л вызывает достоверное снижение абсолютной и относительной длины кишки, не изменяя при этом ее массу. На последнее обстоятельство необходимо обратить особое внимание, так как этот факт свидетельствует о том, что у тиляпии, как и у других видов рыб, масса, а следовательно, и структура кишки вследствие исключительно важных и многообразных функций слизистой оболочки при изменении функционального состояния организма изменяется в меньшей степени по сравнению с другими органами и тканями (Уголев, Кузьмина, 1993; Кузьмина, 1995). Значительное снижение уровня общей амилолитической активности при хроническом действии кадмия (до 35% от контроля на 60-е сут) в наших экспериментах может быть обусловлено как отсутствием пищи в кишечнике рыб, так и прямым влиянием кадмия на пищеварительные ферменты. Результаты экспериментов *in vitro* (Голованова и др., 1994) подтверждают возможность последнего, однако не позволяют говорить о специфичности воздействия кадмия на пищеварительные гидролазы кишечника рыб.

Ранее влияние токсикантов на ферментные системы кишечника рыб оценивалось по уровню активности в пересчете на 1 г влажной массы кишечной ткани (Голованова и др., 1994, 1995). Вместе с тем в связи с различием в длине и массе кишки, а также наличием проксимо-дистальных градиентов активности пищеварительных гидролаз в ряде случаев целесообразно учитывать активность ферментов в тканях всего кишечника, так называемую суммарную активность, а также относительную суммарную активность (в пересчете на единицу массы тела) – показатель, позволяющий судить об обеспеченности организма рыб пищеварительными гидролазами (Кузьмина, 1980; Уголев, Кузьмина, 1993). В настоящей работе показано, что сублетальные концентрации дихлофоса не изменяют суммарную активность кишечника тиляпии, в то время как нафталин способствует повышению суммарной и относительной суммарной активности хмуса, а кадмий вызывает снижение величин этих показателей в тканях кишки.

При анализе причин снижения уровня ферментативной активности *in vivo* нельзя исключать участие центральной и периферической нервной системы в регуляции синтеза панкреатических гидролаз. В частности, есть сведения о повреждающем действии ртути и кадмия на ультраструктуру вкусовых почек рыб (Borouyagen et al., 1989), препятствующем поступлению сигнала о наличии пищи в центры, прямо или

опосредованно влияющие на интенсивность синтеза пищеварительных гидролаз. Кроме того, возможно прямое влияние кадмия, попадающего в организм рыб через пищеварительный тракт (Brown et al., 1990) и жабры (Gony, 1989), на интенсивность синтеза ферментов. Известно, что кадмий при хроническом воздействии вызывает дегенеративные изменения кишечного эпителия, в том числе разрушение мембран эритроцитов и гиперсекрецию бокаловидных клеток (Sastri, Gupta, 1979; Crespo et al., 1986). Сопоставление приведенных в нашей работе и полученных ранее результатов свидетельствует о том, что кадмий в сублетальной концентрации 5 мг/л в хроническом эксперименте снижает уровень общей амилалитической активности в тканях кишечника тилапии на 65% (60 сут), в опытах *in vitro* – лишь на 17% (Голованова и др., 1994). Следовательно, 1/4 эффекта может быть обусловлена прямым воздействием кадмия на молекулы ферментов. Вместе с тем более значительное влияние кадмия в хроническом эксперименте может быть обусловлено его повреждающим воздействием на структуры кишечника тилапии. Кроме того, не исключено участие механизма “субстратной регуляции” активности ферментов, когда решающим является отсутствие в кишечнике пищевых субстратов (Уголев, 1972). Однако для выяснения конкретных механизмов структурно-функциональных перестроек пищеварительной системы тилапии необходимы специальные исследования.

Заключение

Сублетальные концентрации токсических веществ различной химической природы при хроническом 60-суточном воздействии вызывают изменения ряда морфофункциональных характеристик кишечника тилапии. Фосфорорганический инсектицид дихлофос вызывает снижение массы кишечника и изменения общей амилалитической активности кишечной стенки. Полициклический ароматический углеводород нафталин увеличивает массу химуса и активность карбогидраз химуса. Тяжелый металл кадмий снижает абсолютную и относительную длину кишки и общую амилалитическую активность кишечника тилапии. Последующее содержание рыб, подвергнутых действию токсических веществ органической природы, в течение 2 мес в чистой воде способствует восстановлению всех показателей до контрольного уровня, в случае кадмия изменения носят необратимый характер. Выявленные эффекты не являются специфическими для пищеварительной системы тилапии.

Авторы приносят глубокую благодарность Г.М.Чуйко и Д.Ф.Павлову за предоставление экспериментального материала.

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.
- Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
- Гантвиг А.Н. Острая токсичность фосфорорганических пестицидов для рыб // Влияние биологически активных веществ на гидробионтов. Л., 1988.
- Голованова И.Л., Гобжелян Т.Е., Кузьмина В.В. и др. Влияние кадмия и дихлофоса на активность карбогидраз и протеаз кишечника пресноводных костистых рыб // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера: Тез. докл. междунар. конф. Петрозаводск, 1995.
- (Голованова И.Л., Чуйко Г.М., Павлов Д.Ф.) *Golovanova I.L., Chuiko G.M., Pavlov D.F.* Effects of cadmium, naphthalene and DDVP on gut carbohydrases activity in bream (*Abramis brama* L.) and mozambique tilapia (*Oreochromis mossambicus* Peters) // Bull. Environ. Contam. and Toxicol. 1994. V. 52. № 3.
- Кузьмина В.В. Сезонные и возрастные изменения активности α -амилазы у леща *Abramis brama* (L.) // Вопр. ихтиологии. 1980. Т.20. Вып.1(120).

Кузьмина В.В. Защитная функция пищеварительного тракта рыб // *Вопр. ихтиологии*. 1995. Т.36. № 1.

Кузьмина В.В., Голованова И.Л. Гидролитические функции пищеварительного тракта тилляпии, *Oreochromis mossambicus* Peters // *Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.*, 1992. № 97.

Уголев А.М. Мембранное пищеварение. Полисубстратные процессы, организации и регуляция. Л., 1972.

Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // *Исследование пищеварительного аппарата у человека и животных*. Л., 1969.

Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб., 1993.

(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 concentrations of xenobiotics in hydrobionts // *Bull. Environ. Contam. and Toxicol.* 1992. V.49.

(Бэйли Н.Т.Д.) Бэйли Н. Статистические методы в биологии. М., 1962.

Borovyagen V., Hernadi L., Salanki J. Mercury and cadmium induced structural alterations in the taste buds of the fish *Alburnus alburnus* // *Acta biol. hung.* 1989. V.40. № 3.

Brown D.A., Bay S.M., Hershelman G.P. Exposure of scorpionfish (*Scorpaena guttata*) to cadmium: effects of acute and chronic exposures on the cytosolic distribution of cadmium, and zinc // *Aquat. Toxicol.* 1990. V.16.

Crespo S., Nonnotte G., Colin D.A. et al. Morphological and functional alterations induced in trout intestine by dietary cadmium and lead // *J. Fish Biol.* 1986. V.28. № 1.

Gony S. Etude preliminarire de la bioaccumulation du cadmium chez la civelle danguilla *Anguilla anguilla* // *Bull. Soc. zool. Fr.* 1989. V.14. № 3.

Nelson N.J. A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose // *J. Biol. Chem.* 1944. V.153.

Sastry K.V., Gupta P.K. The effect of cadmium on the digestive system of the teleost fish, *Heteropneustes fossilis* // *Environ. Res.* 1979. V.19.

Steel R.G.D., Torrie J.H. Principles and procedures of statistics: a biometrical approach. Toronto, 1980.

ЭДК 581.48

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН СУСАКА ЗОНТИЧНОГО (*BUTOMUS UMBELLATUS* L.) В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

© 1998 Е. Г. Крылова

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

Приводятся результаты опытов по выявлению сроков сбора, хранения, длительности и способов стратификации семян сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.) на их прорастание. Наиболее благоприятным для сбора является сентябрь. Семена лучше прораstают после непродолжительного лабораторного хранения и длительной водной стратификации.

Ключевые слова: *Butomus umbellatus* L., прорастание, стратификация.

The results of the experiments aimed at determination the germination responses of seeds of *Butomus umbellatus* L. in relation to sampling and storage period, duration and ways of stratification are presented. The most favourable sampling period is in September. The best conditions for germination are short laboratory storage and long period of water stratification.

Key words: *Butomus umbellatus* L., germination, stratification.

Введение

Один из распространенных видов в структуре растительного покрова естественных и искусственных водоемов – сусак зонтичный (*Butomus umbellatus* L.) с евразийским ареалом. Вспышки его развития отмечались в первые годы после заполнения водохранилищ. Для поддержания жизни вида большое значение имеют эколого-физиологические особенности прорастания семян. Сведений по генеративному размножению гелофитов крайне мало и они касаются лишь отдельных сторон, связанных с особенностями прорастания семян – с условиями хранения, влиянием стратификации (Альбенский, 1938; Крокер, Бартон, 1955; Мяло, 1960; Манохина, 1977; Николаева, 1982; Трусов, 1990). На особенности прорастания семян *B. umbellatus* L. указывается лишь в незначительном количестве работ (Альбенский, 1938; Крокер, Бартон, 1955; Манохина, 1977; Sameska – Gimerman, 1989; Трусов, 1990).

Цель настоящей работы – выявление особенностей прорастания семян *B. umbellatus* в лабораторных условиях. Для ее достижения были поставлены опыты, позволившие выяснить влияние сроков сбора и хранения семян, длительности и способов их стратификации на прорастание.

Материал и методика

Для выяснения особенностей прорастания семян использовали методику Ямамото (Yamatoto, 1964). Плоды *B. umbellatus* собирали из монодоминантных группировок на мелководье Рыбинского водохранилища в августе-сентябре 1990-1993 гг. Отбор образцов для сбора семян и их очистку проводили по методике Б.А. Трусова (1990). Собранный материал высушивали в лабораторных условиях при комнатной температуре до высыпания семян из листовок, калибровке не подвергали. Опыты проводили после сухого лабораторного хранения семян. Часть семян подвергали стратификации при температуре +4°C в течение 1–12 мес. Семена проращивали в люминистате в чашках Петри с отстоянной водопроводной водой между слоями фильтровальной бумаги при температуре 18–20°C (Мяло, 1960). В каждом варианте опыта было по 50 семян, повторность трехкратная. Освещенность 1200–1500 лк, фотопериод 9/15.

Основные показатели, по которым характеризовалось прорастание семян, следующие: 1) лаг время – время между началом эксперимента и началом прорастания

(1, сут), 2) конечное прорастание – количество проросших семян в конце эксперимента ($G_{fin}, \%$), 3) максимальная скорость прорастания – количество семян, способных к прорастанию в течение 1 сут ($G_{max}, \%$) (Shipley, Parent, 1991), 4) энергия прорастания – количество проросших семян в течение 7 сут ($E, \%$), 5) период прорастания – время, в течение которого семена прорастают (Р. сут) (Крокер, Бартон, 1955; Буч, 1960), 6) скорость прорастания – время, в течение которого семена прорастали ($V, \text{сут}$) определялась по формуле (Реймерс, Илли, 1978):

$$E = \frac{n_1 s_1 + n_2 s_2 + \dots + n_m s_m}{n_1 + n_2 + \dots + n_m},$$

где E – скорость прорастания, n_1, n_2 – количество проросших семян за сутки в дни подсчетов, s – сроки прорастания, сут, m – конечные сутки подсчетов.

Результаты и обсуждение

Семена *V. umbellatus* сохраняют свою всхожесть длительное время. Об этом свидетельствуют результаты опытов по различным показателям прорастания семян после хранения их сухими в бумажных пакетах при комнатной температуре. Было выявлено, что чем длиннее сроки хранения семян, тем больше времени требуется для начала прорастания, более растянут период прорастания, более высок процент конечного прорастания и меньше показатели скорости этого процесса (табл. 1).

Было показано, что семена светочувствительны, так как в темноте резко снижалась всхожесть (с 84 до 2.66 %). Известно, что для увеличения всхожести семян необходим период стратификации для дозревания покоящегося зародыша или осуществления перехода питательных веществ в усвояемую для зародыша форму (Крокер, Бартон, 1955). Семена *V. umbellatus* имеют промежуточный тип покоя В2, т.е. для прорастания им необходима довольно длительная (1–3 мес) холодная стратификация (Николаева, 1982). Крокер и Бартон (Crocke, Barton, 1955) указывают на благоприятное влияние стратификации на прорастание водных растений. В их опытах 24 вида водных растений дали хорошее прорастание после 5–7-месячного пребывания в воде при температуре 1–3°C. Эти авторы так же, как и А.В. Альбенский (1928), описывали влияние стратификации при температуре 1–3°C на успешное прорастание семян *V. umbellatus*. Результаты опытов по использованию стратификации отмечены и в работе Б.А. Трусова (1990), где он выявил существование рас *V. umbellatus* с разной глубиной покоя зародыша. В работе Мюншера (Muenscher, 1936) показано, что всхожесть свежесобранных семян *V. umbellatus* равна 9%, через 5 мес – 13%, через 7 мес – 64%. Аналогичные данные были получены им и для *Alisma plantago-aquatica*. Мы определяли все показатели прорастания применительно к стратифицированным семенам *V. umbellatus*. Наши эксперименты по проращиванию семян после воздействия холодной стратификацией (табл. 2) показали, что при увеличении сроков стратификации в воде с 1 до 2–3 мес лаг время уменьшается в 2 раза, при стратификации сухим способом в течение 1 и 3 мес – уменьшается по сравнению с контролем в 1.5 раза, а при двухмесячной сухой стратификации лаг время остается практически без изменений. Конечное прорастание в результате водной стратификации значительно увеличивается для всех сроков стратификации. После сухого воздействия зафиксированы сильные колебания этого показателя, при стратификации в течение 1 и 3 мес результат оказался выше, чем у нестратифицированных семян, при стратификации в течение 2 мес – значительно ниже. Максимальная скорость прорастания при стратификации в воде несколько увеличивается через 1 мес стратификации и значительно увеличивается через 2 мес, после сухой – почти в 2 раза понижается (1 и 3 мес) или остается на уровне контроля. Энергия прорастания выше при водном способе стратификации, при сухом же небольшой положительный эффект заметен лишь после 1 мес воздействия холодом, тогда как более длительное воздействие вызывает негативный эффект. Период прорастания резко уменьшается в результате действия водной стратификации (особенно на 2–3-й мес), после сухой он

Таблица 1

Влияние сроков хранения при комнатной температуре на прорастание семян

Год постановки опытов	L, сут	G _{ин} , %	G _{макс} , %	E, %	P, сут	V, сут
1990	2.33	84.7	31.0	23.3	25.0	13.0
1991	1.33	69.3	38.0	52.0	36.0	8.6
1992	2.0	78.0	53.6	64.6	25.6	7.1

Таблица 2

Влияние сроков стратификации на прорастание семян

Варианты стратификации семян	L, сут	G _{ин} , %	G _{макс} , %	E, %	P, сут	V, сут
Нестратифицированные	2.0	78.0	53.6	64.7	25.6	7.13
Сухая, 1 мес	1.33	89.8	37.2	71.3	26.0	8.5
Водная, 1 мес	2.0	92.0	57.9	88.6	17.7	3.83
Сухая, 2 мес	1.67	61.3	54.5	58.0	28.0	8.06
Водная, 2 мес	1.0	88.0	77.9	93.3	7.67	1.78
Сухая, 3 мес	1.33	82.6	31.4	50.6	24.0	7.04
Водная, 3 мес	1.0	94.0	46.8	88.0	7.67	3.56

Таблица 3

Влияние длительной стратификации на прорастание семян

Варианты стратификации семян	L, сут	G _{ин} , %	G _{макс} , %	E, %	P, сут	V, сут
Нестратифицированные	1.33	69.3	38.8	52.0	36.0	8.6
Сухая	1.67	77.3	45.6	60.0	26.0	8.1
Водная	2.0	92.0	68.1	88.0	10.1	4.9

остается без изменений. Скорость прорастания увеличивается под влиянием водной стратификации в 2–4 раза, в ходе сухой стратификации изменения незначительны. Холодная водная обработка семян более 3 мес показала, что часть семян (5–6%) может выходить из состояния покоя даже во время стратификации, о чем свидетельствует появление проростков прямо в холодильнике.

Непроросшие семена хранились в холодных условиях до 1 года. Оказалось, что те из них, которые прошли такую длительную стратификацию в воде, значительно отличались по всем показателям прорастания от контрольных нестратифицированных семян в позитивную сторону (табл. 3) и были очень близки по ним к семенам, стратифицированным в воде в течение 1 мес (табл. 2). Слабые отличия от контроля показала всхожесть семян, стратифицированных сухим способом. Причем по отношению к 1-месячной стратификации в воде сухая стратификация в течение года понизила показатели всхожести семян. В той же мере за год снизилась и всхожесть нестратифицированных контрольных семян (табл. 1, 2).

В 1993 г. сбор семян проводили с интервалом в 2 нед: середина августа, конец августа и середина сентября. Нестратифицированные семена сбора конца августа и середины сентября дали близкие величины лаг времени и конечного прорастания. Для семян сбора середины августа лаг время выше почти в 5 раз, а конечное прорастание ниже в 8 раз, чем у семян, собранных в середине сентября. Максимальная скорость прорастания наиболее высока у семян сбора середины сентября, наименьшая – у семян сбора середины августа. Та же закономерность наблюдается и для энергии прора-

стания. Период прорастания близок у семян сбора середины августа и середины сентября. Скорость прорастания увеличивается постепенно от срока сбора середины августа к сроку сбора середины сентября. При действии стратификации, как сухой, так и водной, значительно уменьшалось лаг время для семян сбора середины августа (в 4.5 раз). В 8 раз увеличивалось конечное прорастание для семян, прошедших 2–3-месячную водную стратификацию. Сухая стратификация оказала влияние на этот показатель только у семян сбора середины сентября – он увеличился в 3.5 раза. Такая же закономерность зафиксирована для максимальной скорости прорастания и энергии прорастания. После 3 мес водной обработки холодом период прорастания семян сбора середины августа сократился в 1.5 раза, а после сухой обработки – в 4 раза. Скорости прорастания увеличивалась у семян того же срока сбора после 3 мес водной и сухой стратификации в 4.5 раза.

Заключение

Семена сусака зонтичного с меньшим (1–2 мес) сроком хранения в лабораторных условиях имеют большую всхожесть и скорость прорастания по сравнению с длительно хранящимися. По мере хранения часть семян впадает в состояние покоя, прорастание приобретает растянутый характер.

Стратификация семян этого вида в течение 3 мес способствует их выходу из состояния покоя, о чем позволяют судить значительные изменения основных показателей прорастания. Сухая стратификация таких изменений не дает.

Содержание семян в холодной воде (+4°C) в течение 1 года позволяет сохранить их всхожесть на уровне свежесобранных стратифицированных семян. Длительная (1 год) стратификация семян 2–3 года хранящихся сухими оказывает заметное стимулирующее воздействие на прорастание семян.

Семена созревают к середине сентября.

На прорастание семян, собранных в разные сроки одного года, более сильное позитивное воздействие оказывает водная стратификация.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Альбенский А.В. Холодная вода и семена водных растений // Природа. 1938. № 9.
Буч Т.Г. Вопросы хранения семян ив и тополя // Тр. Гл. ботан. сада АН СССР. 1960. Т. 7.
Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981.
Манохина Р.П. Изучение влияния на прорастание семян холодостойких водных растений условий их содержания до посева в Таджикистане // Изв. АН Тадж. ССР. Отд. биол. наук. 1977. Т. 68. № 3.
Международные правила определения качества семян. М., 1969.
Мяло Е. Г. К экологии прибрежно-водных растений // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 1960. Т.65. Вып.6.
Николаева М.Г. Покой семян и факторы его контролирующие // Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М., 1982.
Реймерс Ф.Э., Илли И.Э. Прорастание семян и температура. Новосибирск.. 1978.
Трусов Б.А. К биологии *Butomus umbellatus* L. 1. Прорастание семян // Биология внутренних вод: Информ. бюл., 1990. № 89.
Фирсова М. К. Семенной контроль. М., 1969.
(Crocker W., Barton L.) Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. М., 1955.
Muenscher W.C. Storage and germination of seeds of aquatic plants // Bull. Cornell Univ. 1936. V. 652.
Sameska-Gimerman A. Chemiezna ekologia *Butomus umbellatus* L. Cz. I // Acta Univ. Bratisl. Pr. bot. 1989. № 39.
Shipley B., Parent M. Germination responses of 64 wetland species in relation to seed size, minimum time to reproduction and seedling relative growth rate // Functional Ecology. 1991. V.5. № 1.
Yamamoto M. Water absorption in strand plant seeds // Bot. Mag. Tokyo, 1964. V. 5. № 912.

УДК 582.26: 581. (4+5)

К ЭКОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ БАЙКАЛЬСКОЙ *SYNEDRA ACUS* SUBSP. *RADIANS* (KÜTZ.) SKABITSCH. (BACILLARIOPHYTA)

© 1998 Г.И. Поповская, С.И. Генкал

*Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН,
664033, г. Иркутск-33, ул. Фаворского, 1а,**Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н*

По результатам многолетнего изучения фитопланктона из оз. Байкал приводятся новые данные по экологии и морфологии диатомовой водоросли *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch.

Ключевые слова: фитопланктон, оз. Байкал, экология, морфология, *Synedra acus* subsp. *radians*.

New data on ecology and morphology of diatom algae *Synedra acus* subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch. are presented on results of long-term investigation of phytoplankton from Lake Baikal.

Key words: phytoplankton, Baikal, ecology, morphology, *Synedra acus* subsp. *radians*.

Введение

Synedra acus subsp. *radians* (Kütz.) Skabitsch. имеет широкое распространение и встречается в европейской и азиатской частях России (Скабичевский, 1960). Литературные сведения по экологии этого таксона весьма противоречивы, в частности, в отношении сроков вегетации и температуры воды (Скабичевский, 1960). Данные по электронно-микроскопическому изучению морфологии панциря этой водоросли отсутствуют.

Материал и методика

Материалом для изучения сезонной, межгодовой и пространственной динамики послужили многолетние исследования фитопланктона оз. Байкал, а также данные по экологии этого подвида за 1964-1990 гг. Для электронно-микроскопического изучения использовали образцы 1974-1983 гг. из пелагиали Южного, Среднего и Северного Байкала, а также крупных заливов озера. Подготовку водорослей для электронной микроскопии проводили по известной методике (Балонов, 1975). Изучение проб осуществляли с помощью трансмиссионного электронного микроскопа Н-300.

Результаты и обсуждение

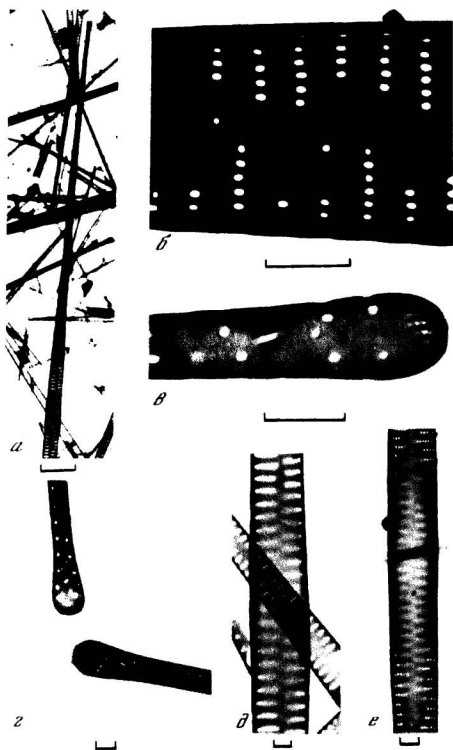
Synedra acus subsp. *radians* – один из доминирующих подвидов оз. Байкал. Как и у других доминантов из диатомовых водорослей, максимальное развитие наблюдается в подледный период в марте-апреле, а также сразу после вскрытия озера ото льда – в мае-июне при весьма низких температурах воды (0.1–3°C). П/Б-коэффициент подвида во время весеннего максимума составляет 0.4–0.6. Перед максимальным развитием водорослей в подледный период (январь-февраль) отмечаются наибольшие концентрации биогенных элементов в верхних слоях воды. Концентрация азота в период зимнего максимума составляет 60–70 мг/м³, фосфора – 10–11 мг/м³, кремния – 1–11 мг/л (Вотинцев и др., 1975). Примечательно, что в экспериментальных условиях синедра из

Статистические характеристики изученных выборок

Признак	Лимиты	M±m	σ	CV	n
Средний Байкал, май 1980 г.					
Длина створки, мкм	157-256	200.1±7.2	32.5	16.3	20
Ширина створки, мкм	2.8-5.0	3.7±0.1	0.8	22.8	20
Число штрихов в 10 мкм	12-17	14.6±0.4	2.0	14.3	20
Южный Байкал, июнь 1983 г.					
Длина створки, мкм	142-288	223.5±8.2	37.0	16.6	20
Ширина створки, мкм	3-5	4.3±0.1	0.5	12.9	20
Число штрихов в 10 мкм	11-18	13.0±0.3	1.6	12.5	20
Малое море, май 1979 г.					
Длина створки, мкм	171-245	211.8±4.2	19.7	9.3	22
Ширина створки, мкм	2.8-4.7	3.9±0.1	0.6	16.2	22
Число штрихов в 10 мкм	11-17	13.2±0.4	2.1	16.0	22

байкальских вод наиболее интенсивно развивалась при температуре 12–14°C и освещенности 6 тыс.лк (Бондаренко, Гусельникова, 1993). Однако в естественных условиях непосредственно в пелагиали озера для нее характерен только весенний пик. В летние месяцы при температуре поверхностных слоев 13–15°C численность этой водоросли на один-два порядка ниже. Ее малые концентрации отмечаются осенью. Следовательно, температура воды не является определяющим фактором массового развития диатомовых в озере. Наличие ясно выраженного весеннего максимума синедры в пелагиали обусловлено особенностями динамики водных масс глубоководного оз. Байкал. Для байкальского подвида характерен большой диапазон межгодовой изменчивости численности и биомассы. В 1950-1961 гг. количество этой водоросли в Южном Байкале было 25–59 тыс. кл./л и только в 1958 г. отмечено 180 тыс.кл./л (Антипова, 1963; Калюжная, Антипова, 1974). В 1964-1987 гг. ее численность повысилась значительно. Чаще стали появляться годы, высокоурожайные по синедре. Наряду с аулакозирными годами нами были выделены и синедровые годы. При массовой вегетации численность этой водоросли даже в среднем для котловины часто поднималась до 2 млн. кл./л (Поповская, 1987), составляя 75–85% от общей биомассы фитопланктона. Наибольшие концентрации синедры приурочены к Южному и Среднему Байкалу. В Северном Байкале на ее долю приходится не более 8–10% от среднесезонной численности и не более 2–5% от среднесезонной биомассы фитопланктона. Помимо пелагиали, массовое развитие синедры наблюдается в крупных заливах оз. Байкал. Особенно высокая численность и биомасса свойственны Малому морю и Баргузинскому заливу, где ее максимальная биомасса может достигать 4–5 г/м³ и более.

Для *Synedra acus* приводится три разновидности: *radians* (Kütz.) Hust., *angustissima* Grun. и *ostenfeldii* Krieg. (Huber-Pestalozzi, 1942). А.П.Скабичевский (1960) первые две объединил и расширил диагност подвид. По его данным, длина створок у *S.acus* subsp. *radians* составляет 200–500 мкм, ширина 2–5 мкм и на 10 мкм приходится 12–18 штрихов. Таким образом, А.П. Скабичевский расширил диапазоны изменчивости основных структурных элементов створки подвида за счет такого объединения, за исключением нижнего предела длины створки, так как у *var.radians* он равен всего 40 мкм (Huber-Pestalozzi, 1942). Байкальский подвид соответствует диагнозу и лишь минимальные значения длины створки и числа штрихов в 10 мкм отличаются от него (см.таблицу). Выборки из разных участков оз.Байкал несколько различаются по статистическим



Synedra acus subsp. *kadians* (Kütz.) Skabitsch. а – общий вид створки, б – штрихи близ среднего поля, в – штрихи и двугубый вырост на конце створки, г – вариации в ориентации двугубого выроста, д, е – вариации формы среднего поля. Масштаб соответствует 10 мкм (а) и 1 мкм (б–е)

характеристикам. Достоверно на уровне значимости 0.05 по всем трем признакам различаются между собой выборки из Среднего Байкала и Малого моря и по ширине створки – выборки из Южного Байкала и Малого моря. Вероятно, эти различия обусловлены условиями обитания, сезонной и многолетней изменчивостью. Последнее известно для центрических диатомовых водорослей (Генкал, 1990 и др.).

В доступной нам литературе мы не нашли данных по электронно-микроскопическому изучению *S. acus* и ее внутривидовых таксонов. Наше исследование байкаль-

ского подвиды в ТЭМ (см. рисунок) показало, что элементы ультраструктуры створки не отличаются от таковых пресноводных представителей рода, в частности, широко распространенной *S. ulna* (Nitzsch) Ehr. (Williams, 1986; Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Штрихи однорядные (рис. 6-е). Апикальные поровые поля имеются (рис. в.г). Двугубый вырост расположен на каждом конце створки, ориентация его шели варьирует от параллельной до почти перпендикулярной к продольной оси (рис. в.г). Среднее поде-чевский, 1960).

В настоящее время в зарубежной литературе идет дискуссия по объему двух близких родов *Synedra* и *Fragilaria* и принадлежности к ним ряда вида и разновидностей и о выделении новых родов (Williams, 1986; Williams, Round, 1986, 1987 и др.). В одном из последних определителей *Synedra acus* var. *radians* и *S. acus* var. *angustissima* переведены в род *Fragilaria* и относятся к *F. ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot (Krammer, Lange-Bertalot, 1991). Таким образом, пока нет единого взгляда по объему указанных родов и систематическому положению таксонов, относящихся ранее к *Synedra* и *Fragilaria*. Поэтому в данной работе мы придерживаемся общепринятой точки зрения.

Заключение

Изучение байкальского фитопланктона позволило расширить и уточнить представления по экологическим (отношение к температуре воды и содержанию биогенов, многолетняя динамика развития) и морфологическим (наличие, расположение и строение ультра- и микроструктурных элементов створки) особенностям одного из массовых представителей рода *Synedra* — *S. acus* subsp. *radians*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипова Н.Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в оз. Байкал // Тр. Лимнол. ин-та. 1963. Т.2 (22). Ч.2.
- Балонов И.М. Подготовка водорослей к электронной микроскопии // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
- Бондаренко Н.А., Гусельникова Н.Е., Воробьева С.С., Логачева Н.А. Видовой состав планктонных диатомовых водорослей Байкала и биология доминирующих видов // Диатомовые водоросли-индикаторы изменений окружающей среды и климата: Тез. докл. Иркутск, 1993.
- Вотинцев К.К., Мецержкова А.И., Поповская Г.И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск, 1975.
- Генкал С.И. Морфология панциря центрических диатомей: аспекты сезонной изменчивости // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
- Калужная Л.И., Антипова Н.Л. О роли синедры в фитопланктоне оз. Байкал // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974.
- Поповская Г.И. Фитопланктон глубочайшего озера мира // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987. Т.172.
- Скабицкий А.П. Планктонные диатомовые водоросли пресных вод СССР. М., 1960.
- Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Süßwassers. Systematik und Biologie // Thienemann's Binnengewasser. II. Diatomeen. 1942. Bd 16. H.2.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart; Jena. 1991. Bd 2/3.
- Williams D.M. Comparative morphology of some species of *Synedra* Ehrenb. with a new definition of the genus // Diatom Res. 1986. V.1. № 1.
- Williams D.V., Round F.E. Revision of the genus *Synedra* Ehrenb. // Diatom Res. 1986. V.1. № 2.
- Williams D.M., Round F.E. Revision of the genus *Fragilaria* // Diatom Res. 1987. V.1. № 2.

УДК 595.771

О ПАРТЕНОГЕНЕЗЕ *CORYNONEURA ARCTICA* KIEFF. (DIPTERA: CHIRONOMIDAE: ORTHOCLADIINAE)

© 1998 Я.С. Кузьмина

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
167000, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Впервые наблюдался факультативный партеногенез у *Corynoneura arctica* – третьего партеногенетического вида рода *Corynoneura*.

Ключевые слова: хирономиды, партеногенез, личинки.

Facultative parthenogenesis was observed among *Corynoneura arctica* – the third parthenogenetic species of genus *Corynoneura*.

Key words: chironomidae, parthenogenesis, larvae.

Партеногенез – редкое явление у хирономид. До сих пор оно наблюдалось лишь у некоторых видов Tanytarsini и Orthocladini. Из 20 известных видов рода *Corynoneura* факультативный партеногенез отмечен Геттебюром и Эдвардсом лишь у двух видов: *Corynoneura scutellata* (Winn.) и *Corynoneura celeripes* (Winn.) (по: Thienemann, 1954).

Corynoneura arctica Kieff. Описана Киффером в 1923 г. из материалов экспедиции на о. Новая Земля (Kieffer, 1923). Известны находки этого вида из Финляндии, где он обитает в реках, озерах и лужах (Hirvenoja, 1988).

В июле 1994 г. во временных водоемах бассейна р. Вымь (бассейн р. Вычегды, Коми, Россия, 62°17' с.ш., 50°40' в.д.) были собраны личинки *Corynoneura arctica* и выращены в индивидуальные садки. Через 5 сут они окуклились, и спустя 3 сут вылетели имаго. Было получено около десятка виргильных самок. Все они отложили кладки, из которых вылупились личинки. В тот же период самцы *Corynoneura arctica* обнаружены в большом количестве в энтомологических сборах близ тех же временных водоемов.

Таким образом, нами впервые наблюдался факультативный партеногенез у *Corynoneura arctica* – третьего партеногенетического вида рода *Corynoneura*, впервые обнаруженного на территории континентальной России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Kieffer J.J. Nouvelle contribution a l'etude des Chironomides de la Nouvelle-Zemble // Rep.scient. Results Norw.Exped. Nova Zemlya. 1923. V.9.

Hirvenoja M. und E. *Corynoneura brundini* spec.nov. Ein Beitrag zur Systematik der Gattung *Corynoneura* (Diptera: Chironomidae) // Spixiana. München, 1988. Suppl. 14.

Thienemann A. Chironomus // Die Binnengewasser. Stuttgart, 1954. Bd 20.

Технический редактор Е.Н. Ларкина

Сдано в набор 04.03.98

Подписано к печати 17.03.98

Формат бумаги 70 × 100 ¹/₁₆

Печать офсетная

Усл.-печ.л. 7,8

Усл.-кр.отт. 5,0 тыс.

Уч.-изд.л. 11,4

Бум.л. 3,0

Тираж 625 экз. Зак. 3311

ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ

1. Микроэволюция пресноводных организмов // Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып. 59(62). Цена 10 коп.

Сборник содержит статьи по изменчивости и популяционной структуре пресноводных рыб и моллюсков. Разбираются причины и пути формирования структуры фенотического разнообразия видов. Подробно описываются пути расселения видов в ледниковую эпоху, оценивается скорость микроэволюционных преобразований. Методическая статья посвящена оценке состояния популяций рыб по показателям стабильности морфогенеза.

2. Структура локальной популяции у пресноводных рыб // Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1990. Вып. 60 (63). Цена 5 коп.

Представлена обобщенная информация о полиморфизме локальных популяций рыб. факторах относительной изоляции особей локальных стад на репродуктивных, нагульных и зимовальных биотопах, дифференциация взрослых особей стада на характерные для каждого периода годового цикла функциональные территориальные обособления. Показан принцип подбора производителей в репродуктивные группировки и оценен их физиолого-биохимический статус.

3. Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование // Тр. ИБВВ РАН. СПб., 1993. Вып. 63 (66). Цена 1 руб. 50 коп.

В сборнике рассмотрены вопросы термической структуры водохранилищ Волжского каскада, количественные характеристики процессов осадконакопления и аккумуляции биогенных элементов в донных отложениях, сезонной динамики фосфатазной активности и скорости оборачиваемости фосфатов под воздействием абиотических факторов, закономерности трансформации органических веществ различного генезиса, приведены данные по распределению тяжелых металлов, а также статьи, посвященные вопросам моделирования стока и верификации гидродинамических моделей.

4. Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей // Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1991. Вып. 64(67). Цена 8 коп.

В сборник включены статьи, содержащие материалы эколого-фаунистических исследований пресноводных турбеллярий и гастротрих, функциональной морфологии и эволюции коловраток. Наибольшее внимание уделено свободноживущим нематодам: 11 статей, посвященных изучению фауны, систематики и экологии данной группы червей.

5. Современное состояние экосистемы оз. Неро // Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1991. Вып. 65(68). Ч.1. Цена 14 коп.

В сборнике рассматриваются структура, функционирование и особенности современного состояния составляющих экосистемы оз.Неро: фитопланктона и макрофитов, зоопланктонного, зообентического и зарослевого сообществ, а также ихтиоценоза и паразитов рыб. По многим показателям дана оценка сапробиологического состояния водоема и степени его эвтрофирования.

6. Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ // Тр. ИБВВ РАН. СПб., 1993. Вып. 66 (69). Цена 1 руб. 50 коп.

В сборник включены статьи сотрудников ИБВВ РАН, в которых рассматриваются различные аспекты формирования, трансформации и деструкции органического вещества донных отложений водохранилищ Волжского каскада в условиях возрастающего антропогенного воздействия.

Книги можно приобрести наложенным платежом, обратившись по адресу:
152742, пос. Борок Ярославской области Некоузского района
Институт биологии внутренних вод РАН, библиотека