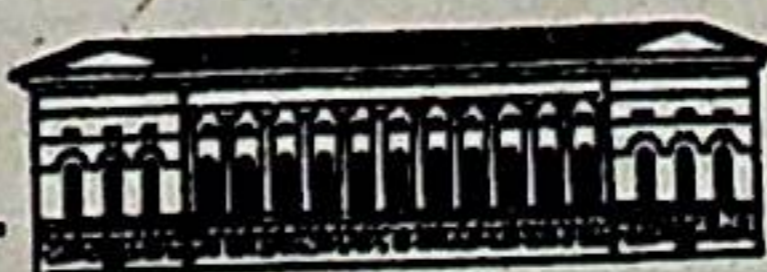


11-30
205

ISSN 0206-0477

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

И С С Л Е Д О В А Н И Я
В О Д Н Ы Х Э К О С И С Т Е М



3590

11-9-15
АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
ТОМ 205

ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Под редакцией Л. А. Кутиковой, Г. М. Лаврентьевой

ЛЕНИНГРАД
1989

THE INVESTIGATIONS OF THE WATER ECOSYSTEM

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. Скарлато

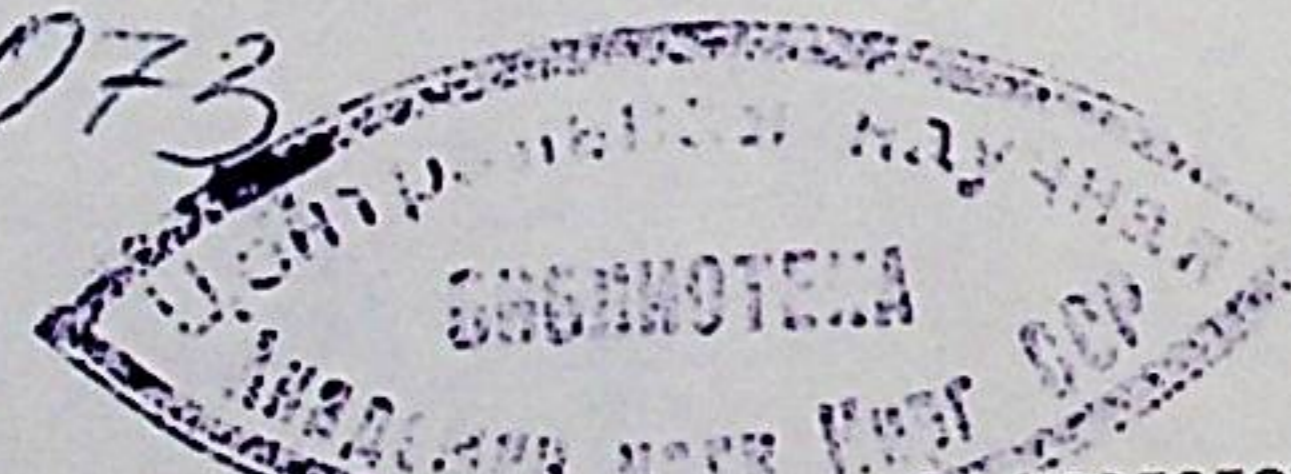
Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (редактор серии), Ю. С. Балашов, Л. Я. Боркин, И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, М. Г. Петрушевская, В. А. Тряпицын, И. М. Фокин, С. Я. Цалолыхин, В. В. Хлебович

Рецензенты:

Н. В. Вышкварцева, В. Г. Драбкова

17112073



В сборнике представлены статьи, посвященные исследованию бактерий, водорослей, инфузорий, коловраток, ракообразных, моллюсков, хирономид, фито-, зоопланктона и бентоса континентальных водоемов.

Книга может интересовать гидробиологов, зоологов, экологов и биологов широкого профиля.

УДК 574.5

Т. Г. Гуренович

РАСЧЕТ ПРОДУКЦИИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА С УЧЕТОМ ЕГО РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ

Согласно общепринятому методу М. В. Иванова (1955) скорость размножения бактерий в водоеме вычисляется на основании изменения общей численности бактерий в пробе, экспонируемой в течение определенного периода времени. Однако общеизвестно, что водное бактериальное сообщество неоднородно, состоит из разных видов, размножающихся с различной скоростью, на что неоднократно указывалось (Романенко, 1970; Гак, 1975; Кожова, Мамонтова, 1979).

Размерная структура бактериального сообщества может в значительной мере характеризовать особенности его функционирования, поскольку размеры бактерий строго определяют скорость их роста (Dopachie, 1968).

В настоящей работе предлагается модификация расчета скорости размножения бактерий с учетом изменения численности бактерий различных размерных групп.

Материал и методика

Опыты по определению скорости размножения бактерий проводили в течение вегетационного сезона 1982 г. в мезотрофном оз. Калищевском Ленинградской обл. Пробы воды отбирали еженедельно на стационарной станции (глубина 7,0 м) с 2 горизонтов: у поверхности и дна.

Скорость размножения бактерий и их общую численность определяли по общепринятым методикам. Бактерии подсчитывали и измеряли в микроскопе МББ-1А при увеличении $\times 1440$ в 20 полях зрения.

Биомассу бактерий вычисляли путем умножения численности бактерий на их средневзвешенный объем, который рассчитывали с учетом удельного веса клеток всех встречающихся в поле зрения размеров. Степень изменения объемов бактериальных клеток в результате фиксации и окрашивания фильтров учитывали по формуле Страшкрабовой и Комарковой (Straškrabova, Komarkova, 1979).

Для экологического анализа бактериальных сообществ использован индекс разнообразия Шеннона, где в качестве анализируемого показателя применен объем бактериальных клеток:

$$\bar{H} = - \sum \left(\frac{n_i}{N} \right) \log \left(\frac{n_i}{N} \right),$$

где n_i — численность особей с одинаковым объемом клеток (размерная группа) независимо от их видовой принадлежности; N — общая численность особей сообщества.

Скорость размножения бактерий рассчитывали с учетом изменения численности в различных размерных группах. Для вычисления скорости удвоения бактериальной биомассы размеры клеток измеряли в исходной и конечной пробах.

Бактериальную продукцию вычисляли по общепринятой формуле (Гак, 1971; Винберг, 1971). При этом ее расчеты проводили в 3 вариантах: 1) по скорости размножения, вычисленной по изменению общей численности; 2) по скорости размножения бактерий различных размерных групп — в этом случае продукцию бактериального сообщества вычисляли суммированием величин продукции бактерий отдельных размерных групп; 3) по скорости удвоения биомассы бактерий различных размеров с последующим суммированием полученных величин.

Величину элиминации, складывающуюся из величин выедания бактерий беспозвоночными (G) и естественной смертности бактерий (M), рассчитывали по формуле (Заика, 1967)

$$G + M = P - (B_t - B_0).$$

Результаты

Размерная структура бактериальных сообществ в течение вегетационного сезона претерпевала значительные изменения (рис. 1). Наибольшее размерное разнообразие и максимальные средневзвешенные объемы клеток совпадали с минимумом биомассы фитопланктона (Терешенкова, 1986), т. е. наблюдались в условиях истощения запасов биогенов в водоеме. Резкое снижение разнообразия размерных фракций и значительное уменьшение средневзвешенных объемов клеток отмечены в периоды понижения температуры, которое вызывало возникновение конвекционных токов и приводило к обогащению воды биогенами.

Удельная скорость размножения бактерий, определенная общепринятым способом — по изменению общей численности бактерий — в течение вегетационного сезона колебалась от 0 до 0.66 сут^{-1} . Общая численность бактерий в склянках с фильтрованной водой часто (более чем в 50% случаев) оставалась без изменений (рис. 2).

В то же время в течение всего периода наблюдений бактерии одной или нескольких размерных групп размножались с довольно высокой скоростью: $K = 0.6-0.8 \text{ сут}^{-1}$ (рис. 3). Функциональная

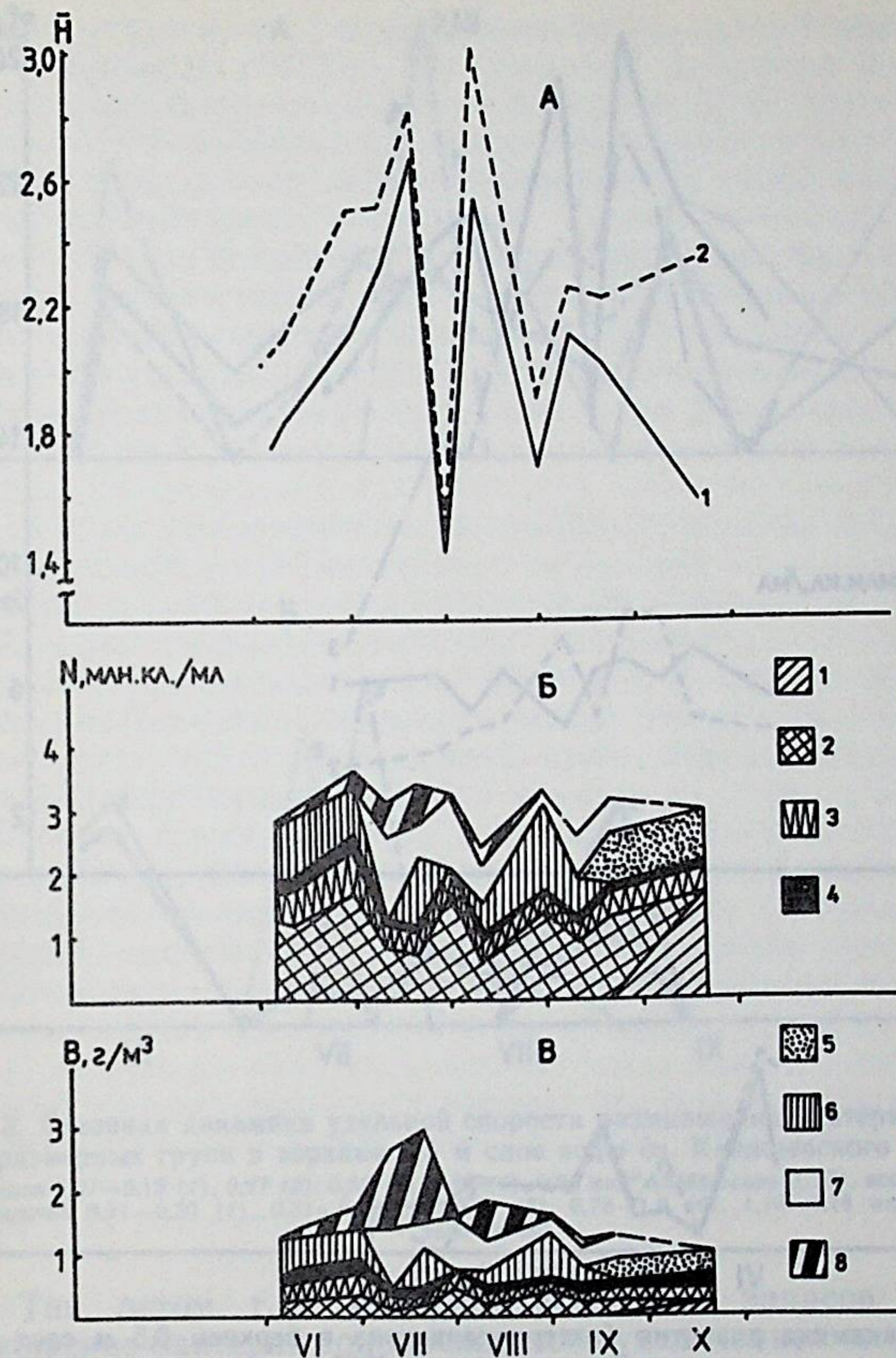


Рис. 1. Динамика размерной структуры бактериальных сообществ в верхнем 0,5 м слое воды оз. Калищевского в 1982 г.: А — индекс Шеннона (1 — по численности, 2 — по биомассе); Б — численность; В — биомасса с учетом доли бактерий различных размерных групп (в мкм^3): Кокки: 1 — 0,07, 2 — 0,11—0,15, 3 — 0,27, 4 — $>0,50$; Палочки: 5 — 0,14—0,20, 6 — 0,24—0,28, 7 — 0,31—0,65, 8 — $>0,70$

активность бактериального сообщества обеспечивалась постоянной сменой удельного веса в ней бактерий различных размерных групп. Таким образом, интегральная скорость размножения всего бактериального сообщества зависела как от доли в общей численности активно размножающихся бактерий, так и от их размеров.

Пики функциональной активности бактерий были сопряжены с низким размерным разнообразием бактериальных сообществ

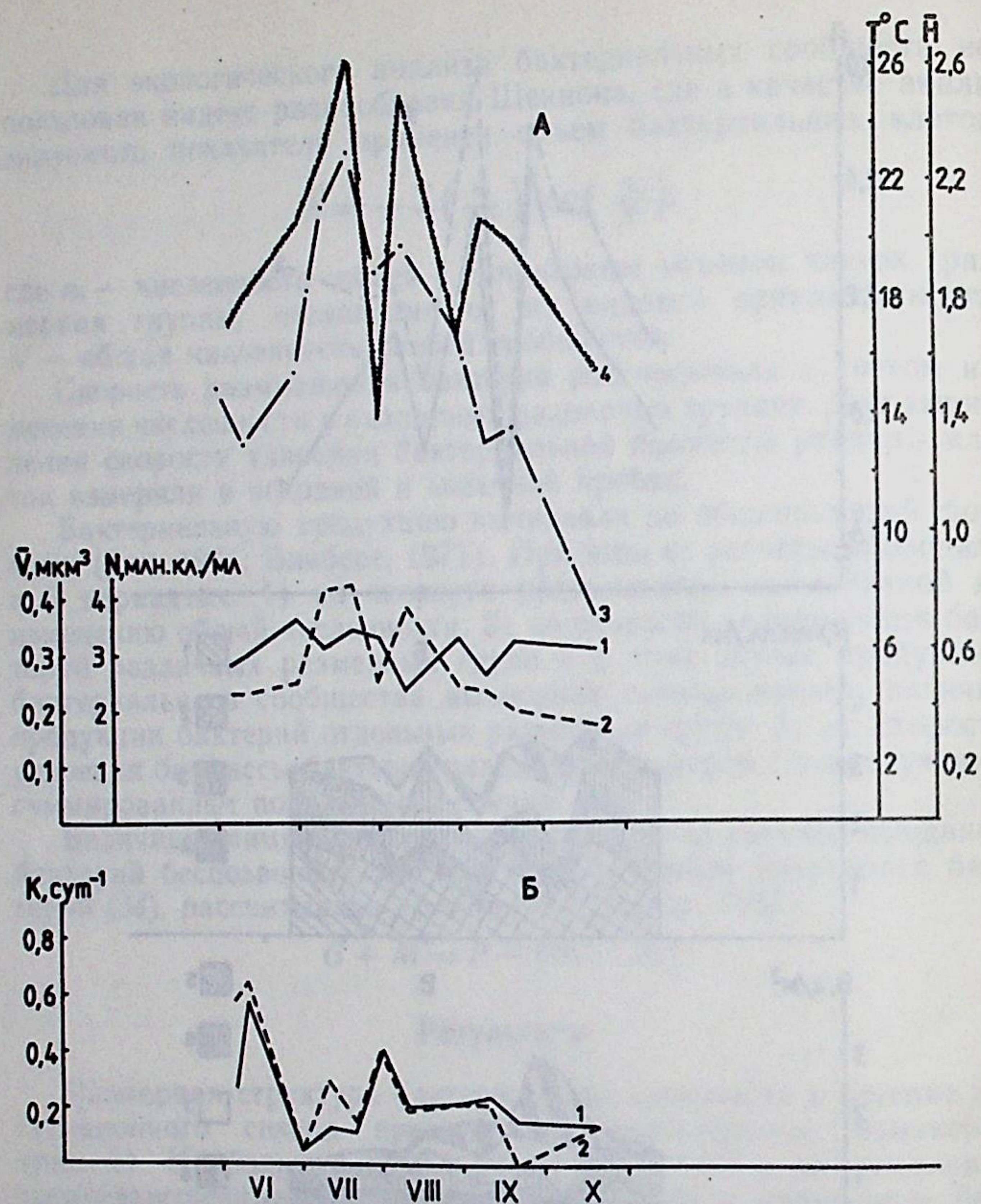


Рис. 2. Динамика развития бактериопланктона в верхнем 0,5 м слое воды оз. Калищевского в 1982 г.:
 А — 1 — численность бактерий; 2 — средневзвешенные объемы бактериальных клеток; 3 — температура; 4 — разнообразие размеров (индекс Шеннона)
 Б — соотношение скорости размножения (1) бактерий и скорости удвоения бактериальной биомассы (2)

при минимальном средневзвешенном объеме клеток. Они приходились на периоды резкого понижения температуры воды (см. рис. 2).

Похолодание может быть причиной, с одной стороны, гибели части популяции водорослей и, следовательно, образования РОУ при разложении мертвых клеток, с другой, — повышения концентрации биогенов за счет конвекционных токов.

В изученном водоеме в ряде случаев отмечено несоответствие между индивидуальным и популяционным ростом бактериопланк-

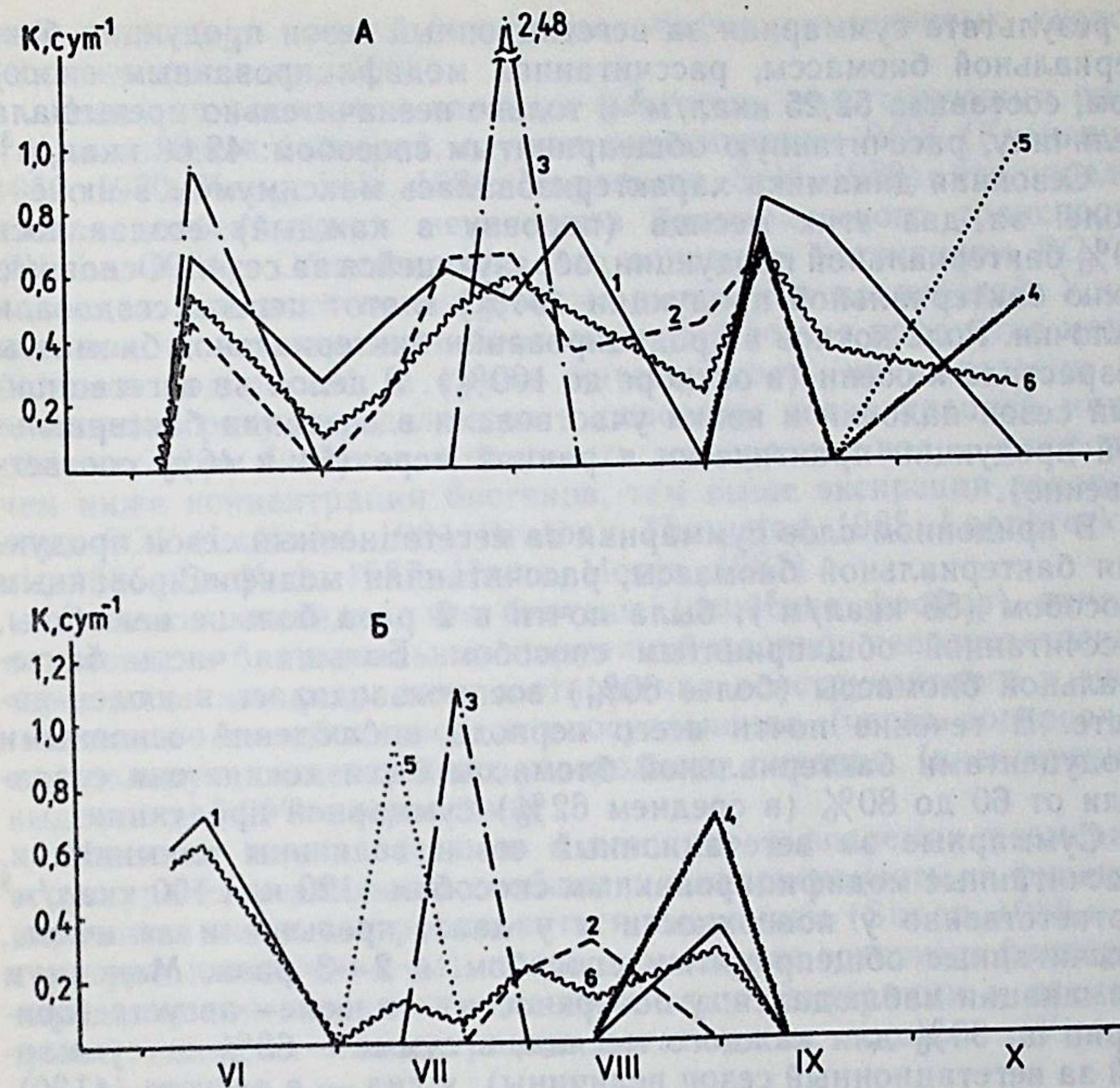


Рис. 3. Сезонная динамика удельной скорости размножения бактерий различных размерных групп в верхнем 0,5 м слое воды оз. Калищевского в 1982 г.:
 А — кокки 0,07—0,15 (1), 0,27 (2), 0,52 (3), 0,90 (4), 0,90 мкм³ (*Siderocapsa*) (5), всех кокков (6)
 Б — палочки 0,21—0,30 (1), 0,31—0,42 (2), 0,70 (3), 0,78—1,0 (4), 1,16—1,18 мкм³ (5), всех палочек (6)

тона. Так, летом, т. е. в период истощения запасов биогенов, размножение бактерий сопровождалось увеличением их размеров. Осенью, когда происходит обогащение водной толщи биогенами из донных отложений в результате перемешивания водных масс или вследствие поступления в водоем стоков с полей после выпадения осадков, размножение бактерий сопровождалось уменьшением их размеров (см. рис. 2).

Суточная продукция бактериальной биомассы, рассчитанная с учетом вклада в нее бактерий различных размерных групп, в верхнем 0,5 м слое воды колебалась от 0 до 0,86 г/м³. В отдельные даты показатели бактериальной продукции, рассчитанной модифицированным способом, во много раз превышали таковые, рассчитанные по изменению общей численности бактерий (например, 5,06—0,73 и 0,10, 0,07—0,79 и 0,31 г/м³ соответственно). Но в ряде случаев наблюдалась обратная картина,

в результате суммарная за вегетационный сезон продукция бактериальной биомассы, рассчитанная модифицированным способом, составила $52,25 \text{ ккал/м}^3$ и только незначительно превышала величину, рассчитанную общепринятым способом: $42,68 \text{ ккал/м}^3$.

Сезонная динамика характеризовалась максимумом в июне—июле: за два этих месяца (поровну в каждый) создавалось 60% бактериальной продукции, образующейся за сезон. Основную долю бактериальной продукции (64%) в этот период создавали палочки. Роль кокков в продуцировании бактериальной биомассы возрастала к осени (в октябре до 100%). В целом за вегетационный сезон палочки и кокки участвовали в создании бактериальной продукции практически в равной мере (54 и 46% соответственно).

В придонном слое суммарная за вегетационный сезон продукция бактериальной биомассы, рассчитанная модифицированным способом (56 ккал/м^3), была почти в 2 раза больше величины, рассчитанной общепринятым способом. Большая часть бактериальной биомассы (более 60%) воспроизводилась в июле—августе. В течение почти всего периода наблюдений основными продуцентами бактериальной биомассы были кокки: они создавали от 60 до 80% (в среднем 62%) суммарной продукции.

Суммарные за вегетационный сезон величины элиминации, рассчитанные модифицированным способом (120 или 190 ккал/м^3 соответственно у поверхности и у дна), превышали величины, рассчитанные общепринятым способом, в 2—3 раза. Максимум элиминации наблюдался: у поверхности — в июле—августе (примерно по 30% для каждого месяца, в сумме — 63% от суммарной за вегетационный сезон величины), у дна — в августе (41%). Основной элиминирующей группой были палочки, их биомасса составляла от 65 до 86% элиминированной за вегетационный сезон суммарной биомассы.

Обсуждение

Анализ полученных результатов с привлечением литературных данных показывает, что размеры бактерий и особенности их функционирования во многом определяются концентрацией биогенов в водоеме.

Объясняется это тем, что особое значение для жизнедеятельности бактерий имеют неорганические фосфаты, так как они являются необходимым компонентом для синтеза богатых энергией соединений — нуклеозидфосфатов: АДФ, АТФ (Шлегель, 1972). Не менее важную роль фосфор играет и в конструктивном метаболизме, в целом определяя цитологическую структуру и размеры бактериальных клеток (Трутко и др., 1985; De la Rubia et al., 1986; Литвиненко, Петрикевич, 1986; Конова и др., 1987; Петрикевич, Литвиненко, 1988). Неорганические фосфаты также оказывают значительное влияние на скорость размножения бакте-

рий, регулируя синтез ферментов обмена нуклеиновых кислот (Знаменская и др., 1982).

Известно также, что главным фактором, лимитирующим рост и размножение бактерий, служит концентрация PO_4 (Кузнецов, 1952, 1970; Kang, Seki, 1984; Naganuma, Seki, 1988), что определяется особенностями механизмов биохимического транспорта (Wiebe, 1984). Общеизвестно, что основным источником PO_4 в водоемах являются прижизненные выделения водорослей. Установлено, что количество и биохимический состав продуктов метаболизма водорослей, а также интенсивность их выделения во внешнюю среду определяются в основном концентрацией минеральных форм биогенов, в частности для пресных вод — фосфора: чем ниже концентрация биогенов, тем выше экскреция водорослями PO_4 (Lancelot, 1984; Bratbak, Thingstad, 1985; Laanbreck et al., 1985; Bratbak, 1987; Nana, Nonjo, 1987).

В целом очевидно, что биогены (особенно фосфор) влияют на развитие бактериальных популяций двояко: непосредственно, через механизм регуляции соотношения конструктивного и энергетического метаболизма, и опосредованно (через водоросли), контролируя концентрацию углеродного питания (внеклеточные выделения PO_4 водорослями).

Имеются также сведения о том, что в водоемах размерная структура бактериальных сообществ и интенсивность их функционирования могут контролироваться выеданием (Simon, 1988 и литература, цитируемая им), но и в этом случае основным фактором, определяющим взаимоотношения между бактериями и простейшими, является концентрация питательных веществ (Уморин, 1987).

К настоящему времени установлено, что скорость роста бактерий (как индивидуального роста клетки, так и всего сообщества) полностью определяется концентрацией питательных веществ и их химической природой (Shechata, Magg, 1971; Torella, Morita, 1981). Более того, оказалось, что в процессе клеточного деления бактерий возможно изменение размеров клеток отдельных видов бактерий вследствие специфики их экологического поведения в ответ на изменение условий окружающей среды, в частности концентрации субстрата (Аминов, Головлев, 1987; Паников и др., 1987). Выявлено, что у ряда микроорганизмов (в основном олиготрофных видов, приуроченных к зрелым сообществам) скорость роста и отмирания популяции регулируется популяционной плотностью, поэтому при улучшении условий обитания накопление биомассы опережает размножение. Аналогичный характер развития бактериального сообщества наблюдался в изученном озере летом. У микроорганизмов, характеризующихся взрывным типом роста (например, псевдомонад), скорость роста и отмирания популяции регулируется концентрацией питательного субстрата, поэтому при поступлении извне его высоких концентраций размножение значительно опережает накопление

биомассы. Аналогичный характер развития бактериального сообщества наблюдался в изученном озере осенью при обогащении водной толщи биогенами. Здесь следует отметить, что подобная реакция бактерий на поступление в водоем биогенов, выражающаяся в интенсивном размножении бактерий при значительном уменьшении их размеров, еще более выражена в удобряемых озерах (Гуренович, 1988).

Продукция бактериальной биомассы, рассчитанная модифицированным способом (с учетом размножения и элиминации, а также изменения размеров бактерий отдельных размерных групп), как правило, значительно превышала величины, полученные общепринятым способом, но в ряде случаев отмечена обратная картина. Можно выделить две причины, объясняющие это явление: во-первых, величина выборки, так как если для какой-либо одной размерной группы различие между показателями численности в исходной и конечной пробах не достоверно, то для общей численности бактерий (при наличии в бактериальном сообществе нескольких таких групп) увеличивается выборка, и это различие становится достоверным; во-вторых, размножение бактерий, сопровождающееся уменьшением размеров клеток, как это наблюдалось осенью, приводит к уменьшению бактериальной биомассы к концу суточной экспозиции, что не учитывается при расчете бактериальной продукции общепринятым способом.

На неправомочность определения продукции бактериальной биомассы по изменению численности бактерий впервые указано А. П. Романовой (Романова, Фурсенко, 1982), однако бактериальная продукция ею оценивается по изменению бактериальной биомассы без учета динамики размерной структуры бактериального сообщества, что в ряде случаев может оказывать существенное влияние на конечный результат.

В еще большей степени, чем в случае расчета бактериальной продукции, способ расчета оказывал влияние на величины элиминации бактерий. Суммарные за вегетационный сезон величины элиминации, рассчитанные модифицированным способом, т. е. с учетом элиминации бактерий различных размерных групп, превышали величины, рассчитанные общепринятым способом, в 2—4 раза. Объясняется это тем, что в отдельных размерных группах бактерий может наблюдаться как элиминация, так и размножение, что, в конечном счете, сказывается на степени изменения общей численности бактерий. При этом интересно отметить, что в пробах с фильтрованной водой, где отсутствует зоопланктон, но возможно присутствие простейших (Fuhgman, McManus, 1984; Сунар et al., 1985), часто наблюдается элиминация мелких и размножение крупных бактерий. В пробах с нефилтрованной водой, наоборот, наблюдается элиминация крупных бактериальных клеток и размножение мелких, что может быть объяснено потреблением зоопланктонными организмами как простейших, так и крупных бактерий.

Выводы

1. Размерная структура бактериальных сообществ и их функциональная активность в водоеме в значительной мере определяется концентрацией биогенов и в течение вегетационного сезона претерпевает значительные изменения.

2. Следует различать скорость роста бактериальной популяции (скорость размножения) и скорость роста отдельных бактериальных клеток (скорость удвоения бактериальной биомассы). Соотношение этих процессов является хорошим показателем экологической ситуации в водоеме. Преобладание процессов размножения бактерий ($K_N/K_B > 1$) может свидетельствовать о нарушении экосистемы, так как в этом случае развиваются микроорганизмы, соответствующие ранним стадиям экологических сукцессий, у которых скорость роста и отмирания популяции регулируется концентрацией питательных веществ.

Пропорциональность показателей популяционного и индивидуального роста бактерий или преобладание процессов роста над процессами размножения ($K_N/K_B \leq 1$) характеризует зрелую экологическую систему. В этом случае развиваются микроорганизмы, приспособленные к условиям острой конкуренции, у которых скорость роста и отмирания их популяций регулируется популяционной плотностью, поэтому при улучшении условий обитания накопление биомассы опережает размножение.

3. Модифицированный способ расчета продукции и элиминации бактериальной биомассы (с учетом размножения и элиминации, а также изменения размеров бактерий отдельных размерных групп) позволяет учитывать участие бактерий различных размерных групп в трофических цепях, что дает более реальное представление о направленности этих процессов и о возможном трофическом значении бактерий различных размеров.

ЛИТЕРАТУРА

- Аминов Р. И., Головлев Е. Л. Кинетика роста *Pseudomonas fluorescens* при различных условиях культивирования // Микробиология, 1987.— Т. 56.— Вып. 4.— С. 635—641.
- Винберг Г. Г. Сравнительная оценка некоторых распространенных методов расчета продукции водных бактерий // Гидробиол. журн., 1971.— Т. 7.— № 4.— С. 86—97.
- Гак Д. З. Микробиологические исследования Каховского водохранилища // Проблемы микробиологии внутренних вод.— М., 1971.— С. 35—45.
- Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ.— М., 1975.— 208 с.
- Заика В. Е. О методах расчета продукции бактерий // Океанология, 1967.— Т. 7.— № 3.— С. 527—533.
- Знаменская Л. В., Капранова М. Н., Клейнер Г. И., Лещинская И. Б. Влияние неорганического фосфата на рост и биосинтез щелочной клеточной РНКазы *Bacillus intermedius* // Микробиология, 1982.— Т. 51.— Вып. 5.— С. 776—779.

- Иванов М. В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме // Микробиология, 1955.— Т. 24.— Вып. 1.— С. 79—89.
- Кожова О. М., Мамонтова Л. М. Бактериопланктон ангарских водохранилищ и статистические методы его анализа.— Л., 1979.— 118 с.
- Конова И. В., Гончарова О. В., Бирюзова В. И. Влияние концентрации фосфора на процессы цитодифференциации гриба *Blakeslea trispora* // Микробиология, 1987.— Т. 56.— Вып. 6.— С. 1006—1009.
- Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах.— М., 1952.— 298 с.
- Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность.— Л., 1970.— 440 с.
- Литвиненко Л. А., Петрикевич С. Б. Влияние лимита по фосфату на рост, потребление азота и магния нестационарной проточной культурой дрожжей *Candida utilis* // Управление культивированием микроорганизмов: Тез. докл. 4 Всесоюз. конфер., Пушкино, 21—23 окт. 1986 г.— Пушкино, 1986.— С. 126—127.
- Паников Н. С., Дорофеев А. Г., Бондаренко Т. Ф., Звягинцев Д. Г. Влияние концентрации субстрата на рост и дыхание микроорганизмов, реализующих разные экологические стратегии // Микробиология, 1987.— Т. 56.— Вып. 6.— С. 963—972.
- Петрикевич С. Б., Литвиненко Л. А. Морфоцитологические изменения дрожжей *Candida utilis* при нестационарном непрерывном культивировании с лимитом по фосфору // Микробиология, 1988.— Т. 57.— Вып. 3.— С. 415—419.
- Романенко В. И. Экспериментальное исследование продукции бактерий в воде и выедания их дафниями // Микробиология, 1970.— Т. 39.— Вып. 4.— С. 711—715.
- Романова А. П., Фурсенко М. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях. Бактериопланктон и его продукция.— Л., 1982.— 20 с.
- Терешенкова Т. В. Особенности развития фитопланктона малого стратифицированного озера Калищевского // Структуры и трофические связи сообществ экосистем малых рыбохозяйственных озер.— Л., 1986.— С. 23—34. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 245).
- Трутко С. М., Меденцев А. Г., Акименко В. К. Влияние лимитирования роста бактерий фосфатом на развитие циандрезистентного дыхания и процессы образования метаболитов // Микробиология, 1985.— Т. 54.— Вып. 5.— С. 782—788.
- Уморин П. П. Взаимоотношения водорослей, бактерий и простейших в процессах самоочищения и формирования качества воды // Фауна и биология пресноводных организмов, 1987.— С. 132—148. /Тр. Ин-та биол. внутр. вод, вып. 54 (57)/.
- Шлегель Г. Общая микробиология.— М., 1972.— 476 с.
- Bratbak G. Carbon flow in an experimental microbial ecosystem // Mar. Biol., 1987.— Vol. 36.— N 3.— P. 267—276.
- Bratbak G., Thingstad T. F. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1985.— Vol. 25.— N 1.— P. 23—30.
- Cynar F. J., Estep K. W., Sieburth J. McN. The detection and characterization of bacteria sized protists in «Protist-free» filtrates and their potential impact on experimental marine ecology // Microbial Ecol., 1985.— Vol. 11.— N 4.— P. 281—288.
- De la Rubia T., Gonzalez-Lopez J., Ballesteros F., Ramos-Cornenzana A. Growth of *Bacillus megaterium* in phosphate-limited medium // Folia microbiol. (CSSR), 1986.— Vol. 31.— N 2.— P. 98—105.
- Donachie W. D. Relationship between cell size and the time of initiation of DNA replication // Nature (London), 1968.— Vol. 219.— N 5158.— P. 1077—1079.
- Fuhrman J. A., McManus J. Do bacteria-sized marine eukaryotes consume significant bacterial production? // Science, 1984.— Vol. 224.— N 4654.— P. 1257—1260.

- Hama T., Honjo T. Photosynthetic products and nutrient availability in phytoplankton population from Gokasho Bay, Japan // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1987.— Vol. 112.— N 3.— P. 251—266.
- Kang H., Seki H. Effect of non-limiting factors on the growth velocity of a gram-negative bacterioplankton community in a mesotrophic irrigation pond // Arch. Hydrobiol., 1984.— Vol. 102.— N 2.— P. 229—238.
- Laanbroek H. J., Verplanke J. C., de Visscher P. R. M., de Vuyst R. Distribution of phyto- and bacterioplankton growth and biomass parameters, dissolved inorganic nutrients and free amino acids during a spring bloom in the Oosterschelde basin. The Netherlands // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1985.— Vol. 25.— N 1.— P. 1—11.
- Lancelot C. Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the southern bight of the North Sea // Estuarine, Coast. and Shelf Sci., 1984.— Vol. 18.— N 1.— P. 65—77.
- Naganuma T., Seki H. Population growth rate of bacterioplankton community in a bog, Doh-Hoh-Numa Bog, Japan // Arch. Hydrobiol., 1988.— Vol. 111.— N 4.— P. 519—531.
- Shehata T. E., Marr A. G. Effect of nutrient concentration on the growth of *E. coli* // J. Bacteriol., 1971.— Vol. 107.— N 1.— P. 210—216.
- Simon M. Growth characteristics of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance // Microbial Ecol., 1988.— Vol. 15.— N 2.— P. 151—163.
- Straškrabova V., Komarkova J. Seasonal changes of bacterioplankton in a reservoir related to algae. I. Numbers and biomass // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1979.— Vol. 64.— N 3.— P. 285—302.
- Torella F., Morita R. Y. Microcultural study of bacterial size changes and microcolony and ultramicrocolony formation by heterotrophic bacteria in sea-water // Appl. Environ. Microbiol., 1981.— Vol. 41.— N 2.— P. 518—527.
- Wiebe W. J. Physiological and biochemical aspects of marine bacteria // Heterotroph. Activ. Sea. Proc. NATO Adv. Res. Inst. Microb. Metab. and Cycl. Org. Matter Sea: Cascais, Nov., 1981.— New York; London, 1984.— P. 55—82.

УДК 577.472

В. В. Бульон, Л. Е. Анохина, Е. С. Аракелова

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ГИПЕРГАЛИННЫХ ОЗЕР КРЫМА

Гипергалинные озера, расположенные на побережье Крыма, произошли в результате отделения морских лиманов. Протекавшие в них на протяжении многих столетий процессы илонакопления образовали большие запасы лечебной грязи. Состав и генезис илов в Сакском озере, на базе которого функционирует грязелечебница, изучались в 20-х и 30-х годах с позиции микрозональной теории Б. В. Перфильевым (1925, 1926) и его последователем Ю. В. Первольфом (1953). Оба автора подчеркивали особую роль в илообразовании биологических процессов, но из-за слабой разработанности в те годы методов биолимонологических исследований не было возможности дать количественную оценку этим процессам.

То, что илы почти на 95% состоят из минеральных соединений, а их органическая фракция не превышает 4%, отражает лишь внешнюю сторону явления. Очевидно, малая доля органического вещества в илах — результат интенсивной скорости его круговорота. Органическое вещество, создаваемое автотрофными организмами (фитопланктоном и фитобентосом), служит основным источником энергии для сульфатредуцирующих бактерий, которые, в свою очередь, активно участвуют в формировании лечебных свойств грязи. Однако продукция автотрофных организмов в гипергалинных озерах Крыма исследована слабо. Первые и до настоящего времени единственные определения первичной продукции планктона были выполнены в 1974 г. Э. Г. Добрыниным (1974, 1978а, 1978б, 1979а, 1979б, 1981) на озерах Сакском, Сасык, Западном Сиваше и Чокракском. В период с мая по октябрь включительно этим автором проведены измерения скорости фотосинтеза планктона и скорости деструкции органического вещества в воде и в илах.

Общая характеристика исследованных озер

Общим объектом наблюдений, выполненных Э. Г. Добрыниным в 1974 г. и нашей группой в 1987 г., является оз. Сакское, поэтому

остановимся на нем подробнее. Озеро расположено на западном берегу Крыма и входит в Евпаторийскую группу водоемов. Оно отделено от моря перемычкой шириной около 400 м. Еще в 1894 г. Сакское озеро было разделено на 2 части: восточную (лечебную) и западную (источник соледобывания). В дальнейшие годы число перегородок на озере возросло, в результате чего образовалось 5 бассейнов. Восточная часть Сакского озера по-прежнему служит источником грязи, западная часть — сырьевой базой для химического завода. По соседству с этими двумя бассейнами расположен приемник сточных вод химического завода. Со времени сооружения перемычек создались условия, резко затормозившие образование грязи и активизировавшие образование гипсовой корки. Ухудшилось качество грязи.

В настоящее время восточный бассейн Сакского озера имеет длину 1,5 км, ширину 1,4 км при средней глубине в период наших наблюдений 77 см (с 14 апреля по 14 августа 1987 г.). В разных точках акватории глубины составляли от 62 см до 110 см. Прозрачность воды по белому диску была в границах 70—90 см, т. е. фактически до дна. Плотность воды, измеренная в августе ареометром, свидетельствует о большом содержании солей — 1,075—1,077.

В западном бассейне при его длине 3,1 км и ширине 1,4 км средняя глубина в период с 23 мая по 14 августа составила 86 см с разбросом от 77 до 95 см. Прозрачность воды существенно ниже, чем в восточном бассейне (от 5 до 30 см), и определялась как развитием планктона, так и ветровым взмучиванием осадков. Плотность воды ниже, чем в восточном бассейне — 1,053—1,055.

Для выявления особенностей Сакского озера нами были проведены сравнительные наблюдения и на некоторых других гиперсоленых озерах Крыма. По две съемки первичной продукции планктона сделаны на озерах Ярылгач и Джарылгач (1 июня и 29 июля) так же, как и Сакское озеро, относящихся к Евпаторийской группе. Площадь акваторий этих двух озер приблизительно та же, что и Сакского озера. Общая характеристика оз. Ярылгач: средняя глубина 67 см, прозрачность воды по белому диску около 40 см, плотность воды 1,038. Общие сведения об оз. Джарылгач: средняя глубина 97 см, прозрачность воды до дна, плотность воды 1,079.

Одна съемка первичной продукции планктона выполнена на оз. Узунлар (13 августа), расположенном на южном побережье Керченского полуострова. По площади данное озеро существенно превышает Сакское, однако в период наших наблюдений оз. Узунлар практически не содержало воду и было покрыто коркой поваренной соли. Встреченные нами отдельные лужи в котловине озера были глубиной не более 10 см. Плотность рапы в этих лужах достигала 1,195.

Методы исследования

Первичную продукцию и скорость деструкции органического вещества в планктоне измеряли кислородно-скляночным методом. Склянки с озерной водой экспонировали в течение суток в плексигласовом аквариуме с соблюдением температурных условий исследуемого озера. Световой режим для фотосинтеза в столбе воды озера имитировали в экспериментах следующим образом. Опытные склянки с пробами воды помещали в пластиковые мешочки, имеющие разную светопропускаемость: 100% (открытая для дневного света склянка), 50, 25 и 12,5% проникающей радиации. Глубины озера, которым соответствовали имитируемые в опытах интенсивности света, определяли с помощью погруженного термоэлектрического пиранометра, измеряющего интенсивность света в области ФАР. Типичные кривые погашения ФАР водой показаны на рис. 1. Световые кривые фотосинтеза, полученные в экспериментальных условиях, продемонстрированы на рис. 2.

Зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света (см. рис. 2) с учетом данных пиранометрических измерений непосредственно в озере (см. рис. 1) преобразовывали в кривые, передающие зависимость продукции фитопланктона от глубины. Восстановленные таким образом вертикальные профили фотосинтеза позволили рассчитать первичную продукцию планктона под единицей площади озера. Скорость деструкции органического вещества в столбе воды оценивали умножением скорости дыхания планктона в интегральных пробах воды на среднюю глубину водоема.

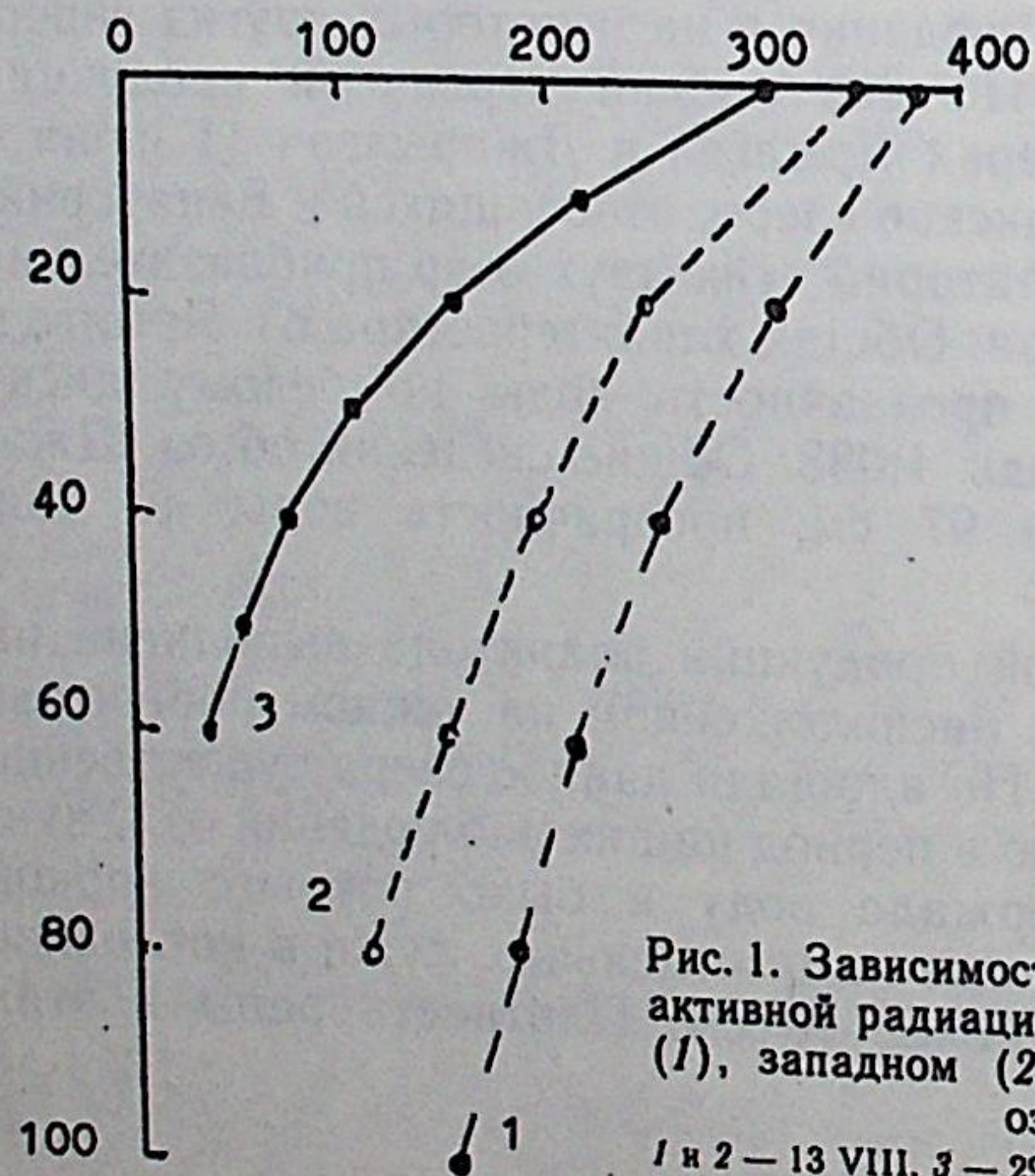


Рис. 1. Зависимость интенсивности фотосинтетически активной радиации (I) от глубины (Z) в восточном (1), западном (2) бассейнах Сакского озера и в оз. Джарылгач (3)
1 и 2 — 13 VIII, 3 — 29 VII. По оси абсцисс — Z , см; по оси ординат — I , Вт/м².

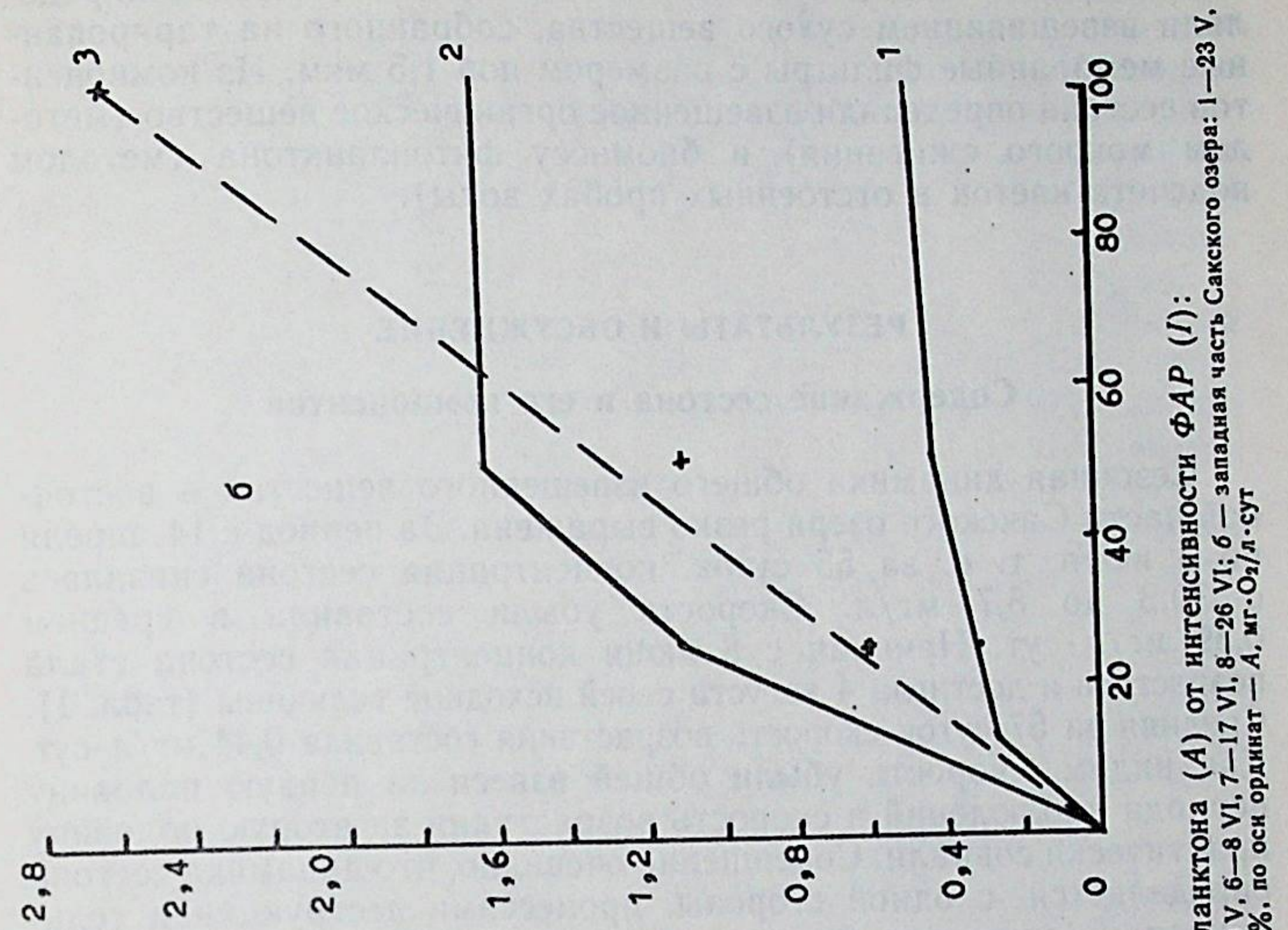
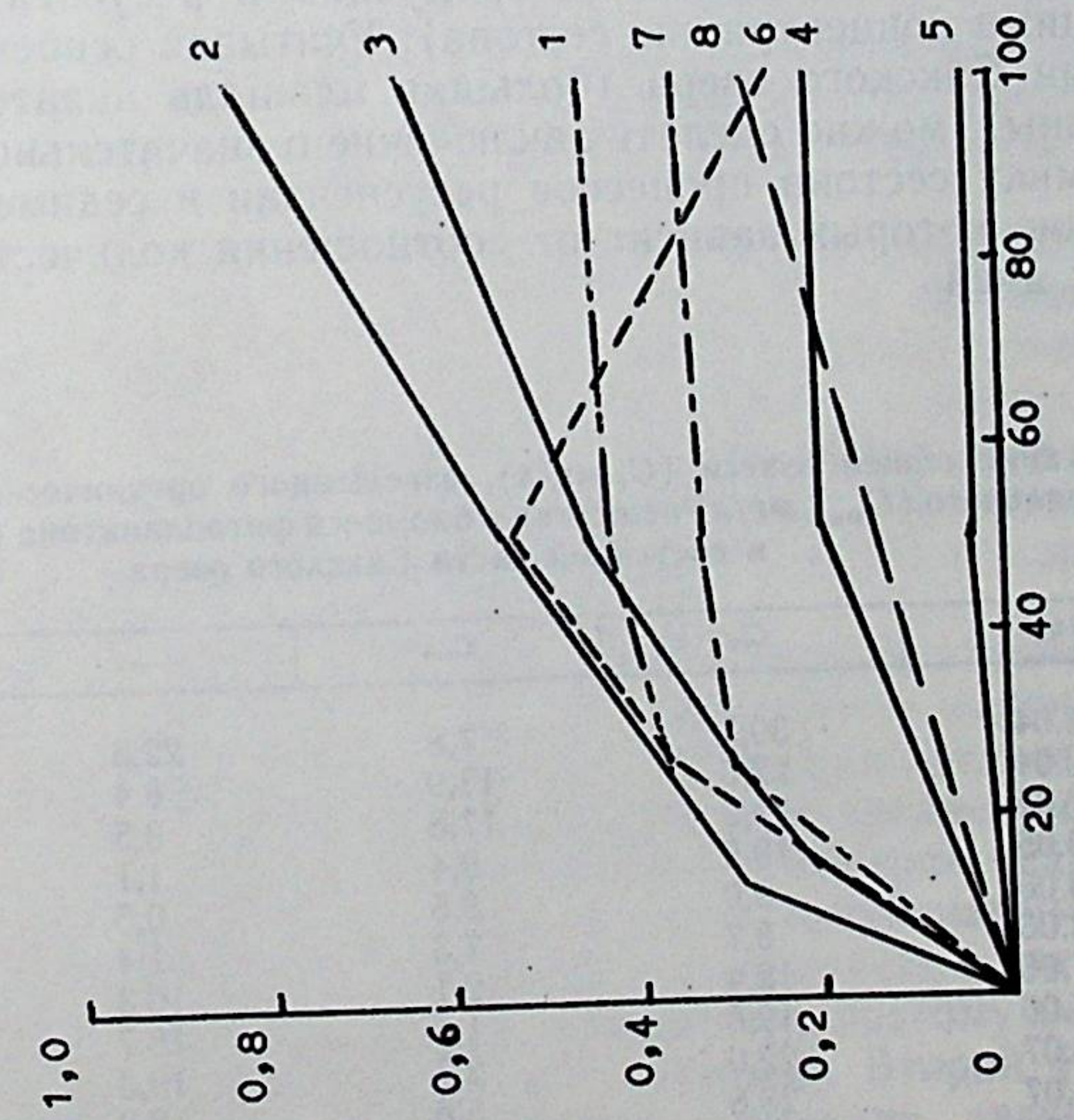
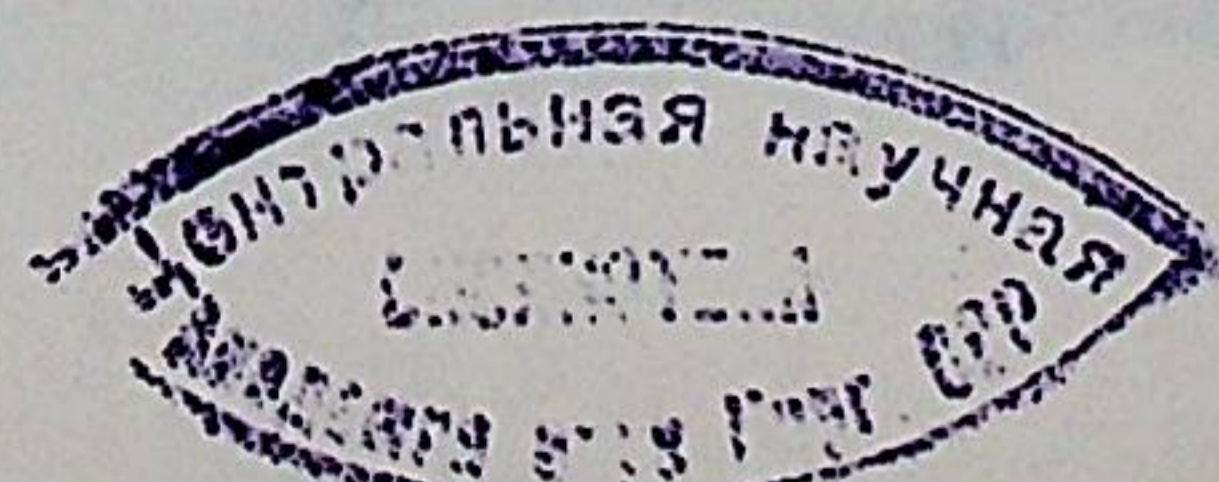


Рис. 2. Зависимость скорости фотосинтеза планктона (A) от интенсивности ФАР (I):
а — восточная часть Сакского озера: 1—14 IV, 2—20 IV, 3—27 IV, 4—20 V, 5—28 V, 6—8 VI, 7—17 VI, 8—26 VI; б — западная часть Сакского озера: 1—23 V, 2—5 VI, 3—15 VI. По оси абсцисс — I , %, по оси ординат — A , мг-О₂/л·сут



П112073



Содержание общего взвешенного вещества (сестона) определяли взвешиванием сухого вещества, собранного на тарированные мембранные фильтры с размером пор 1,5 мкм. Из компонентов сестона определяли взвешенное органическое вещество (методом мокрого сжигания) и биомассу фитопланктона (методом подсчета клеток в отстоянных пробах воды).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Содержание сестона и его компонентов

Сезонная динамика общего взвешенного вещества в восточной части Сакского озера резко выражена. За период с 14 апреля по 8 июня, т. е. за 55 суток, концентрация сестона снизилась с 30,3 до 8,7 мг/л. Скорость убыли составила в среднем 0,39 мг/л·сут. Начиная с 8 июня концентрация сестона стала возрастать и достигла 4 августа своей исходной величины (табл. 1). Средняя за 57 суток скорость возрастания составила 0,44 мг/л·сут. Как видим, скорость убыли общей взвеси за первую половину периода наблюдений и скорость возрастания за вторую половину практически совпали. Совершенно очевидно, что динамика сестона определяется, с одной стороны, процессами деструкции и седиментации (снижающими концентрацию сестона), с другой стороны, процессами первичной продукции и ресуспензии (увеличивающими концентрацию сестона). Учитывая особенности морфометрии Сакского озера (большая площадь акватории и малые глубины), можно сделать заключение о значительном влиянии на динамику сестона процессов ресуспензии и седиментации, чередование которых зависит от соотношения количеств ветреных и тихих дней.

Таблица 1

Содержание общей взвеси ($C_{ст}$, мг/л), взвешенного органического ($C_{орг}$, мг/л) и минерального ($C_{мин}$, мг/л) вещества и биомасса фитопланктона ($B_{ф}$, мг/л сыр. в.) в восточной части Сакского озера

Дата	$C_{ст}$	$C_{орг}$	$C_{мин}$	$B_{ф}$
14.04	30,3	7,8	22,5	3,6
20.04	22,3	13,9	8,4	0,9
27.04	21,3	17,8	3,5	1,2
20.05	10,5	9,4	1,1	0,11
28.05	9,0	8,5	0,5	0,08
8.06	8,7	7,3	1,4	0,006
17.06	12,4	2,1	10,3	0,02
26.06	19,8	1,1	18,7	—
16.07	22,0	2,7	19,3	0,47
27.07	23,8	5,6	18,2	1,54
4.08	34,0	3,5	30,5	0,96
14.08	19,7	2,6	17,1	1,15

Динамика взвешенного органического вещества по сравнению с общей взвесью имеет еще более выраженный характер. Летний минимум органической взвеси сдвинут на более поздний срок (см. табл. 1). Во второй половине апреля наблюдалось возрастание концентрации органической взвеси до максимальной за весь период наблюдений величины — 17,8 мг/л. Затем наступил длительный этап снижения, в результате чего количество взвешенного органического вещества достигло своего минимума — 1,1 мг/л (26 июня). Среднесуточная скорость убыли составила 0,27 мг/л. С конца июня до середины августа возрастание органической фракции сестона чередовалось с ее убылью, причем абсолютные скорости этих двух противоположно направленных процессов оказались сходными — 0,15—0,16 мг/л·сут.

Концентрация минеральной фракции взвешенного вещества рассчитывалась как разница между концентрациями общей и органической взвеси. Доля минеральных веществ, или зольности, претерпевала на протяжении весенне-летнего периода сильные колебания. Наименьшая зольность сестона регистрировалась с конца апреля и до начала июня — около 12%. В дальнейшем зольность возрастала до 90%, причем фитопланктона было особенно мало в даты очень низкой зольности сестона. По-видимому, в этот период большую роль в накоплении органической фракции сестона играл фитобентос. Прозрачность воды, превосходящая среднюю глубину озера, способствовала развитию донной флоры. Возрастание зольности во второй половине лета связано, очевидно, с тем, что органическое вещество постепенно минерализовалось в процессе многократного его ресуспензирования, в то время как минеральная фракция сестона сохраняла свою биологическую инертность.

Если сравнивать концентрации органической и минеральной фракций взвеси в целом за период наблюдений, то несомненно преобладание минеральных веществ в сестоне, поэтому сезонный ход содержания зольности в общих чертах совпадает с динамикой общего взвешенного вещества (см. табл. 1). Сходными оказались также среднесуточные скорости возрастания их концентраций в первую половину периода наблюдений (0,4—0,5 мг/л) и скорости убыли во вторую половину лета (0,45 мг/л).

Экстремально высоким содержанием общей взвеси отличается западная часть Сакского озера. После абсолютного максимума (540 мг/л), зарегистрированного 23 мая, произошло резкое снижение концентрации сестона, характеризующееся среднесуточной скоростью 14,9 мг/л. Очевидно, это связано с быстрой седиментацией взвеси, последовавшей вслед за очень интенсивным ветровым взмучиванием донных отложений. К сожалению, в эти даты не проводились наблюдения за фитопланктоном, поэтому остается неизвестной роль автотрофов в этом явлении. Второй (меньший по высоте) максимум прослежен в начале августа — 150 мг/л, за которым последовало снижение количества сестона

Таблица 2

Содержание общей взвеси, взвешенного органического и минерального вещества и биомасса фитопланктона в западной части Сакского озера и в озерах Ярылгач, Джарылгач и Узунлар

Озеро	Дата	$C_{\text{ст}}$	$C_{\text{орг}}$	$C_{\text{мин}}$	B_{ϕ}
Западная часть Сакского озера	23.05	540	158	382	—
	5.06	92	11,5	80	—
	15.06	47	4,8	42	—
	27.07	89	13	76	14,3
	4.08	150	11,6	138	6,2
	14.08	38	6,5	31	3,5
Ярылгач	1.06	24	9,1	14,9	—
	27.07	29	9,5	19,5	7,4
Джарылгач	1.06	26	15	11	—
	27.07	29	1,6	27	0,48
Узунлар	13.08	71	10,3	61	0,28

со скоростью 11,2 мг/л·сут. Надо сказать, что содержание взвеси, если даже не принимать во внимание максимальные значения, относятся к разряду очень высоких, ранее не встречаемых нами величин (табл. 2).

В отличие от восточной части Сакского озера в западном его бассейне изменения концентраций общей и органической взвеси протекали синхронно, поэтому зольность сестона колебалась в относительно узких границах — от 70 до 90%. По сравнению с восточной частью озера в западном бассейне фитобентос как поставщик органического вещества играет незначительную роль, так как прозрачность воды здесь низкая, и дна достигает мало света. Фитопланктон в западном бассейне более развит, и его биомасса в среднем на порядок выше, чем в восточном бассейне — 8 против 0,9 мг/л сыр. в. (см. табл. 1 и 2). Предполагая, что масса органического вещества относительно сырой у фитопланктона близка к 20%, получаем, что на долю фитопланктона приходится соответственно 4,7 и 2,5% взвешенного органического вещества. Следовательно, если даже принять во внимание, что еще некоторая доля взвешенного органического вещества представлена зоо- и бактериопланктоном (как показывает практика, эта доля невелика), подавляющая часть органической взвеси состоит из детрита.

Надо сказать, что озера Ярылгач и Джарылгач, в которых по результатам двух наблюдений концентрация общей взвеси составляет 24—29 мг/л, а органической взвеси — 2—15 мг/л, обнаруживают некоторое сходство с восточным бассейном Сакского озера, однако по биомассе фитопланктона (по данным одного наблюдения) оз. Ярылгач ближе к западной части Сакского озера (см. табл. 2). В практически высохшем оз. Узунлар концентрации

общей взвеси и ее органической фракции в одной из мелких салин были высокими благодаря большому количеству яиц артемии. Примечательно, что по результатам микроразонального анализа илов гипергалинных озер Крыма (Первольф, 1953), яйца артемии являются обязательным структурным элементом грязи.

Первичная продукция планктона

В восточной части Сакского озера скорость фотосинтеза планктона в условиях светового насыщения (A_{opt}) фактически повторяла сезонный ход общей взвеси и биомассы фитопланктона. Скорость фотосинтеза хуже согласовалась с динамикой взвешенного органического вещества. По-видимому, запас органической взвеси пополнялся в какой-то мере за счет фитобентоса, о чем свидетельствует наличие значительного числа клеток диатомовых водорослей, в основном видов рода *Nitzschia*, являющихся, как правило, обитателями дна, в фитопланктоне водоема. Эпизодически измеряемая продукция микрофитобентоса в конце июля составила от продукции фитопланктона 45%. Значения A_{opt} для фитопланктона колебались в широких пределах, от 10 до 250 при средней 130 мкгС/л·сут. Напротив, скорость дыхания планктона (R) после максимума, отмеченного в самом начале наблюдений, слабо варьировала, в основном в границах 250—500 мкгС/л·сут. Соотношение между A_{opt} и R всегда было ниже 1 (табл. 3).

Характер сезонного изменения скорости фотосинтеза планктона в западной части Сакского озера сильно отличался от динамики сестона и его органической составляющей. В начале наблюдений, когда концентрация взвеси была максимальна, скорость фотосинтеза имела минимальное значение — 140 мкгС/л·сут. Максимум продукции фитопланктона (1500 мкгС/л·сут.) наблюдался в конце июля — начале августа. Деструкция органи-

Таблица 3

Скорость фотосинтеза на оптимальной глубине и дыхание планктона (A_{opt} и R , мкгС/л·сут), интегральные величины первичной продукции и деструкции (ΣA и ΣR , мгС/м²·сут) в восточной части Сакского озера

Дата	A_{opt}	R	ΣA	ΣR
14.04	136	1100	97	847
20.04	253	267	145	206
27.04	195	510	120	393
20.05	69	375	45	289
28.05	9	335	6,9	258
8.06	159	312	75	240
17.06	105	290	77	224
26.06	81	324	52	249
16.07	105	337	72	259
27.07	210	351	142	270
4.08	156	300	99	231
14.08	147	153	102	118

Таблица 4

Скорость фотосинтеза на оптимальной глубине, дыхание планктона, интегральные величины первичной продукции и деструкции в западной части Сакского озера и в озерах Ярылгач, Джарылгач и Узунлар

Озеро	Дата	A_{opt}	R	ΣA	ΣR
Западная часть Сакского озера	23.05	140	552	10	475
	5.06	507	576	213	495
	15.06	790	715	261	614
	27.07	1530	865	658	743
	4.08	1520	627	395	539
14.08	912	417	619	359	
Ярылгач	1.06	918	924	550	619
	29.07	1750	680	1030	456
Джарылгач	1.06	48	400	39	388
	29.07	90	30	71	29
Узунлар	13.08	54	162	3,6	16,2

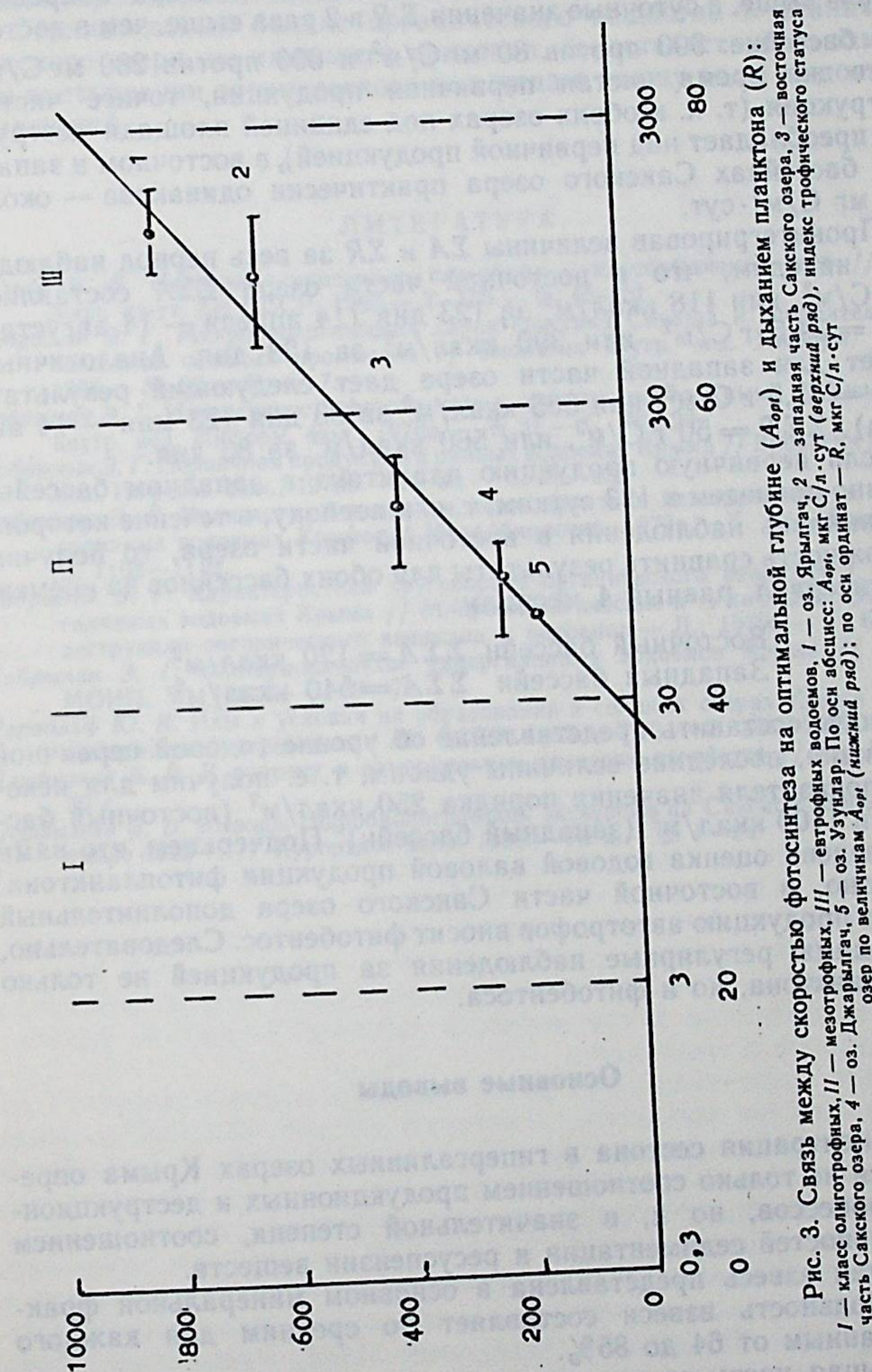
ческого вещества планктоном протекала с мало изменяющейся скоростью (415—715, в среднем 625 мкг С/л·сут) и, как правило, уступала скорости фотосинтеза на оптимальной глубине (табл. 4).

Как показали результаты маршрутных поездок по другим озерам Крыма, оз. Джарылгач по уровню первичной продукции и деструкции органического вещества сходно с восточным бассейном Сакского озера, оз. Ярылгач — с западным бассейном. Заслуживает внимания тот факт, что в оз. Узунлар (точнее, в оставшихся от него лужах) при экстремально высокой солености наблюдались весьма ощутимые скорости фотосинтеза и дыхания планктона (см. табл. 4).

На рис. 3 сопоставлены значения A_{opt} и R для всех 5 исследованных нами озер. На графике выделены 3 области, соответствующие 3 типам озер: олиготрофным, мезотрофным и евтрофным. Критерием трофности здесь служат величины A_{opt} , на основании которых каждое озеро может быть охарактеризовано индексом трофического статуса по уравнению (Бульон, 1987):

$$ИТС = 10,4 + 20 \lg A_{opt}.$$

Как видно из рисунка, западный бассейн Сакского озера и оз. Ярылгач по величинам A_{opt} относятся к группе евтрофных водоемов. Их трофический статус оценивается величинами соответственно 70 ± 5 и 73 ± 3 . Восточная часть Сакского озера и оз. Джарылгач входят в группу мезотрофных водоемов с трофическим статусом соответственно 48 ± 3 и 53 ± 4 . К группе мезотрофных водоемов может быть отнесено с большой осторожностью также и оз. Узунлар, для которого в дату наших наблюдений индекс трофического статуса составил 36.



Сопоставление величин валовой первичной продукции и дыхания планктона в расчете на 1 м^2 позволяет сказать, что суточные значения ΣA в западном бассейне Сакского озера в среднем в 5 раз выше, а суточные значения ΣR в 2 раза выше, чем в восточном бассейне: 390 против 80 мг С/м^2 и 600 против 280 мг С/м^2 . В то же время чистая первичная продукция, точнее чистая деструкция (т. к. в обоих озерах под единицей площади деструкция преобладает над первичной продукцией), в восточном и западном бассейнах Сакского озера практически одинакова — около $200 \text{ мг С/м}^2 \cdot \text{сут.}$

Проинтегрировав величины ΣA и ΣR за весь период наблюдений, находим, что в восточной части озера $\Sigma \Sigma A$ составляет 10 г С/м^2 , или 118 ккал/м^2 за 123 дня (14 апреля — 14 августа), $\Sigma \Sigma R = 34,5 \text{ г С/м}^2$, или 390 ккал/м^2 за 123 дня. Аналогичный расчет для западной части озера дает следующий результат: $\Sigma \Sigma A = 32,5 \text{ г С/м}^2$, или 365 ккал/м^2 за 83 дня (23 мая — 14 августа), $\Sigma \Sigma R = 50 \text{ г С/м}^2$, или 560 ккал/м^2 за 83 дня.

Если первичную продукцию планктона в западном бассейне условно приведем к 123 суткам, т. е. к периоду, в течение которого выполнялись наблюдения в восточной части озера, то получим возможность сравнить результаты для обоих бассейнов за временной интервал, равный 4 месяцам:

Восточный бассейн $\Sigma \Sigma A = 120 \text{ ккал/м}^2$

Западный бассейн $\Sigma \Sigma A = 540 \text{ ккал/м}^2$

Чтобы составить представление об уровне годовой первичной продукции, последние величины удвоим, т. е. получим для искомого показателя значения порядка 250 ккал/м^2 (восточный бассейн) и 1100 ккал/м^2 (западный бассейн). Подчеркнем, что нами произведена оценка годовой валовой продукции фитопланктона. Очевидно, в восточной части Сакского озера дополнительный вклад в продукцию автотрофов вносит фитобентос. Следовательно, необходимы регулярные наблюдения за продукцией не только фитопланктона, но и фитобентоса.

Основные выводы

Концентрация сестона в гипергалинных озерах Крыма определяется не только соотношением продукционных и деструкционных процессов, но и, в значительной степени, соотношением интенсивностей седиментации и ресуспензии веществ.

Общая взвесь представлена в основном минеральной фракцией. Зольность взвеси составляет по средним для каждого озера данным от 64 до 85%.

Большая часть органической взвеси состоит из детрита, на долю фитопланктона приходится в основном 2,5—6% взвешенного органического вещества.

По величинам валовой первичной продукции восточная часть Сакского озера может быть отнесена к классу мезотрофных водоемов, западная часть — к классу евтрофных водоемов.

Отрицательный баланс органического вещества в планктоне Сакского озера, не имеющего притоков, свидетельствует о заметном поступлении органического вещества в толщу воды из донных отложений.

ЛИТЕРАТУРА

- Бульон В. В. Первичная продукция планктона и классификация озер // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987.— Т. 165.— С. 45—51.
- Добрынин Э. Г. Микробиологическая характеристика Сиваша и испарительных бассейнов соляных промыслов // Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1974.— № 22.— С. 4—7.
- Добрынин Э. Г. Интенсивность фотосинтеза в соленых озерах Крыма // Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1978а.— № 37.— С. 26—29.
- Добрынин Э. Г. Первичная продукция в рапных водоемах Крыма // Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1978б.— № 38.— С. 20—23.
- Добрынин Э. Г. Количество бактерий и характеристика их активности в гипергалинных водоемах Крыма // Микробиология, 1979а.— Т. 48.— Вып. 6.— С. 1108—1112.
- Добрынин Э. Г. Характеристика круговорота органического вещества в гипергалинных водоемах Крыма // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах.— Л., 1979б.— С. 60—74.
- Добрынин Э. Г. Бактериопланктон гипергалинных водоемов Крыма // Докл. МОИП. М., 1981.— С. 69—71.
- Первольф Ю. В. Илы и условия их образования в соляных озерах Крыма // Тр. лаборатории озероведения АН СССР, 1953.— Т. 2.— С. 154—228.
- Перфильев Б. В. К вопросу о рациональном грязевом хозяйстве // М., 1925.— 30 с.
- Перфильев Б. В. Выводы гидробиологической экскурсии на Сакском озере в сентябре 1925 г. // Курортное дело, 1926.— № 2.— С. 1—24.

УДК 582.526:581

В. Н. Никулина

ПЛАНКТОННЫЕ СИНЕ-ЗЕЛЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА

Комплекс защиты Ленинграда от наводнений — одно из крупных гидротехнических сооружений нашего времени. Результаты возможных последствий строительства, которые могут привести к нарушению существующих гидрологических и гидробиологических характеристик, привлекают широкие круги общественности. Особенно большое внимание уделяется вопросам «цветения» воды сине-зелеными водорослями. Несмотря на микроскопические размеры, сине-зеленые способны в поверхностном слое формировать большие популяции, что приводит к резкому ухудшению качества воды и непригодности ее использования человеком. Из-за «цветения» воды тяжелая ситуация создалась на водохранилищах Днепра, где в 60—70-е годы оно приняло огромные масштабы. Массовое развитие сине-зеленых поставило под угрозу водообеспечение, использование водохранилищ в целях рекреации, стало опасным из-за продуцирования отдельными видами токсических веществ (Сиренко, 1972; Кирпенко и др., 1977; Сиренко, Гавриленко, 1978; Приймаченко, 1981 и др.).

Задачей наших исследований явилось определение видового состава сине-зеленых, распределение их на акватории Невской губы и восточной части Финского залива, влияние факторов среды, обуславливающих закономерности развития в течение сезона и межгодовую изменчивость.

Факт «цветения» воды различными группами водорослей известен еще по летописям, и история данного явления довольно широко описана в литературе (Киселев, 1969, 1987). В Балтийском море и его заливах «цветение» воды сине-зелеными водорослями впервые отмечено в отчетах об экспедиции профессора Петербургского университета Х. Гоби в 1878 г. В дальнейшем «цветение» в летне-осенний период фиксируется практически во всех работах, касающихся исследований фитопланктона в данном регионе (Николаев, 1954; Янкавичюте, Янкевичюс, 1978; Ринне и др., 1981; Симм и др., 1982 и мн. др.).

Наши наблюдения за фитопланктоном Невской губы и восточной части Финского залива, ограниченной на западе меридианом

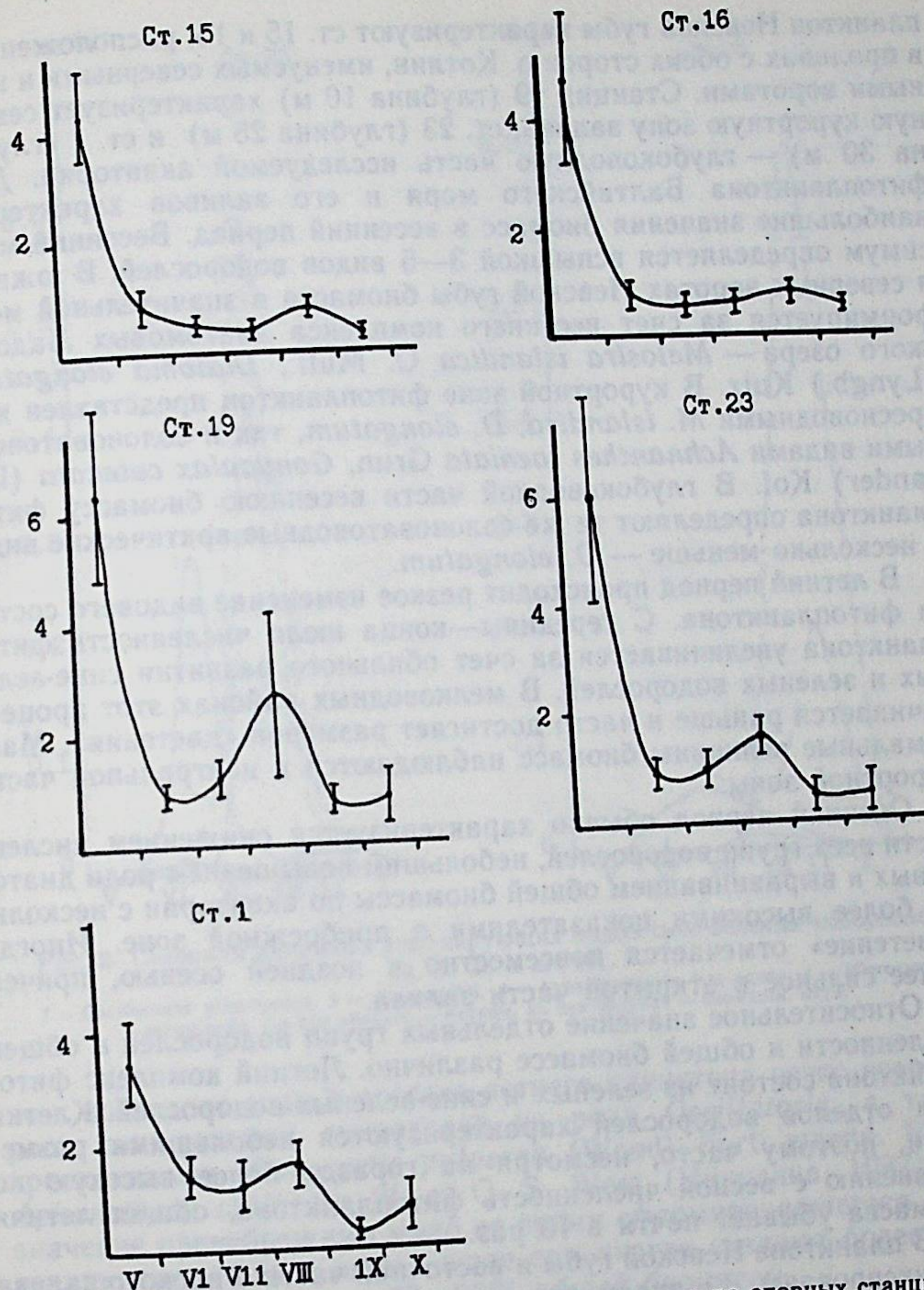


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы фитопланктона на опорных станциях в среднем за 1982—1988 гг.
Вертикальные линии — среднеквадратическое отклонение. На оси абсцисс — месяцы, на оси ординат — биомасса, мг/л

мыс Шепелево — мыс Флотский, проводятся с 1982 г. Пробы отбирали в течение вегетационного сезона (май—октябрь) по сетке станций. На опорных точках (ст. 15, 16, 19, 23, 1) каждые 20 дней, на остальных — 3—4 раза в сезон (см. рис. 3). Сезонная динамика общей биомассы фитопланктона на опорных станциях в среднем за 1982—1988 гг. приведена на рис. 1. Фито-

планктон Невской губы характеризуют ст. 15 и 16, расположенные в проливах с обеих сторон о. Котлин, именуемых северными и южными воротами. Станция 19 (глубина 10 м) характеризует северную курортную зону залива, ст. 23 (глубина 25 м) и ст. 1 (глубина 30 м) — глубоководную часть исследуемой акватории. Для фитопланктона Балтийского моря и его заливов характерны наибольшие значения биомасс в весенний период. Весенний максимум определяется вспышкой 3—5 видов водорослей. В южных и северных воротах Невской губы биомасса в значительной мере формируется за счет весеннего комплекса диатомовых Ладожского озера — *Melosira islandica* O. Müll., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Kutz. В курортной зоне фитопланктон представлен как пресноводными *M. islandica*, *D. elongatum*, так и солоноватоводными видами *Achnanthes taeniata* Grun, *Gonyaulax catenata* (Levander) Kof. В глубоководной части весеннюю биомассу фитопланктона определяют те же солоноватоводные арктические виды и несколько меньше — *D. elongatum*.

В летний период происходит резкое изменение видового состава фитопланктона. С середины—конца июля численность фитопланктона увеличивается за счет обильного развития сине-зеленых и зеленых водорослей. В мелководных районах этот процесс начинается раньше и часто достигает размеров «цветения». Максимальные величины биомасс наблюдаются в центральной части курортной зоны.

Осенний период обычно характеризуется снижением численности всех групп водорослей, небольшим повышением роли диатомовых и выравниванием общей биомассы по акватории с несколько более высокими показателями в прибрежной зоне. Иногда «цветение» отмечается повсеместно и поздней осенью, причем более сильное в открытой части залива.

Относительное значение отдельных групп водорослей в общей численности и общей биомассе различно. Летний комплекс фитопланктона состоит из зеленых и сине-зеленых водорослей. Клетки этих отделов водорослей характеризуются небольшими размерами, поэтому часто, несмотря на гораздо более высокую по сравнению с весной численность фитопланктона, общая летняя биомасса убывает почти в 10 раз.

В планктоне Невской губы и восточной части Финского залива зафиксированы 39 видов сине-зеленых водорослей (Никулина, Анохина, 1987). Из них наибольшее значение, как и для открытой Балтики, имеют виды, способные формировать «цветение» — *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, *Microcystis aeruginosa* (Kutz.) Elenk., *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Vreb., *Nodularia spumigena* Mert. Эти виды на определенной стадии развития способны держаться на поверхности, тогда как планктонные представители других групп обычно тяжелее воды и постепенно погружаются на дно. Такой способностью обладают виды, регулирующие свою плавучесть за счет образования газовых вакуолей,

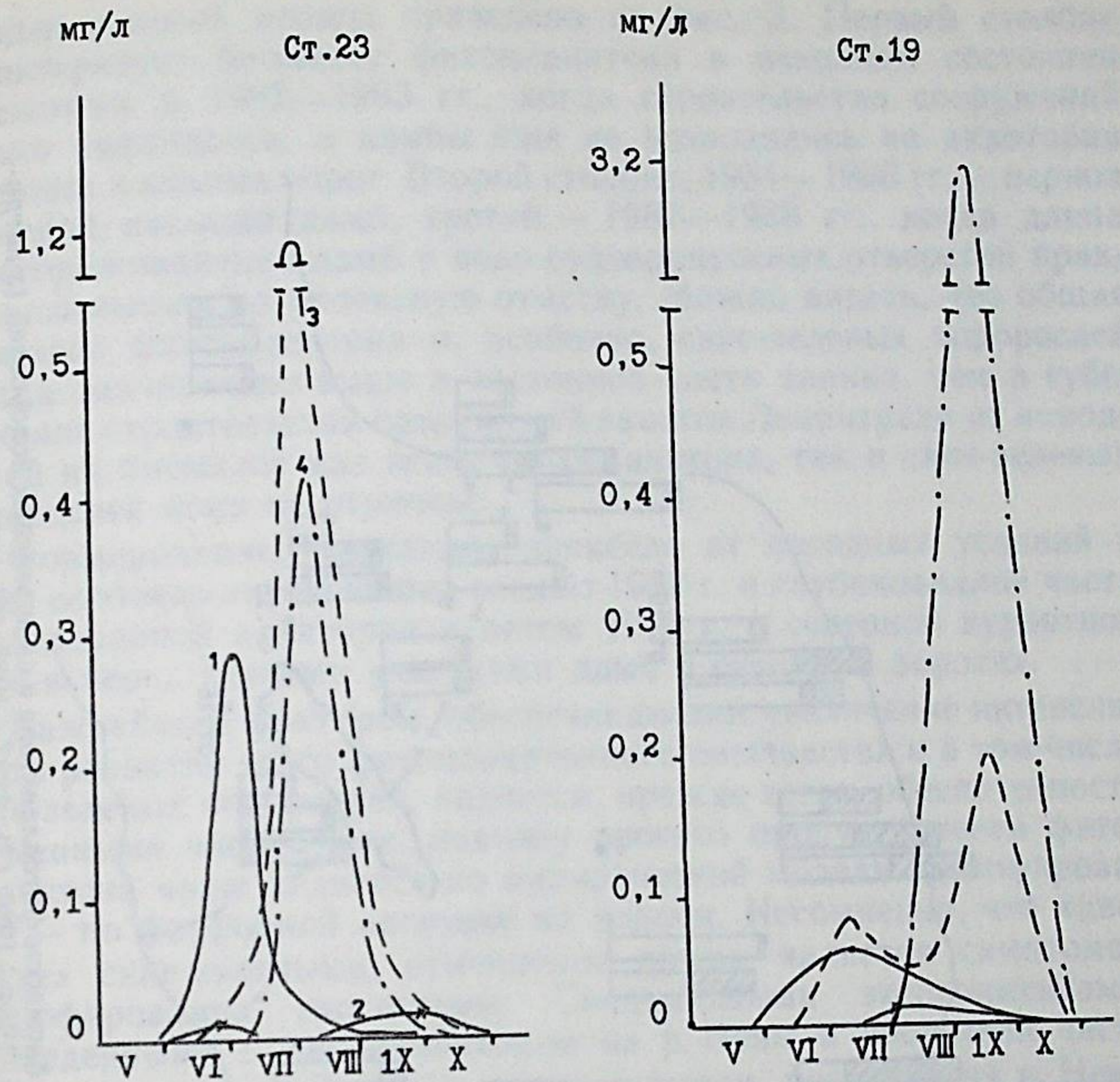


Рис. 2. Сезонная динамика доминирующих видов сине-зеленых водорослей на ст. 23 и ст. 19:
1 — *Oscillatoria planctonica*, 2 — *O. agardhii*, 3 — *Aphanizomenon flos-aquae*, 4 — *Microcystis aeruginosa*. На оси абсцисс — месяцы, на оси ординат — биомасса, мг/л.

но в последние годы в составе летнего планктона резко возросла роль сине-зеленых водорослей из рода *Oscillatoria*, а также хроококковых *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *Aphanothese clathrata* W. et G. S. West (Никулина, 1987). Их значение пренебрежимо мало во время сформировавшегося «цветения», тогда как в июне—июле они иногда создают более 90% численности и даже до 80—90% общей биомассы.

Сезонная динамика основных видов сине-зеленых водорослей в эвфотной зоне глубоководной (ст. 23) и курортной (ст. 19) частях залива представлена на рис. 2. Первыми в планктоне появляются виды *Oscillatoria*, затем нитчатые формы видов, образующих «цветение» *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* (конец июня—июль), достигая максимума в августе, а в начале августа появляются колониальные *Microcystis aeruginosa*.

Распределение сине-зеленых водорослей (заштриховано) и общей биомассы фитопланктона на исследованной акватории

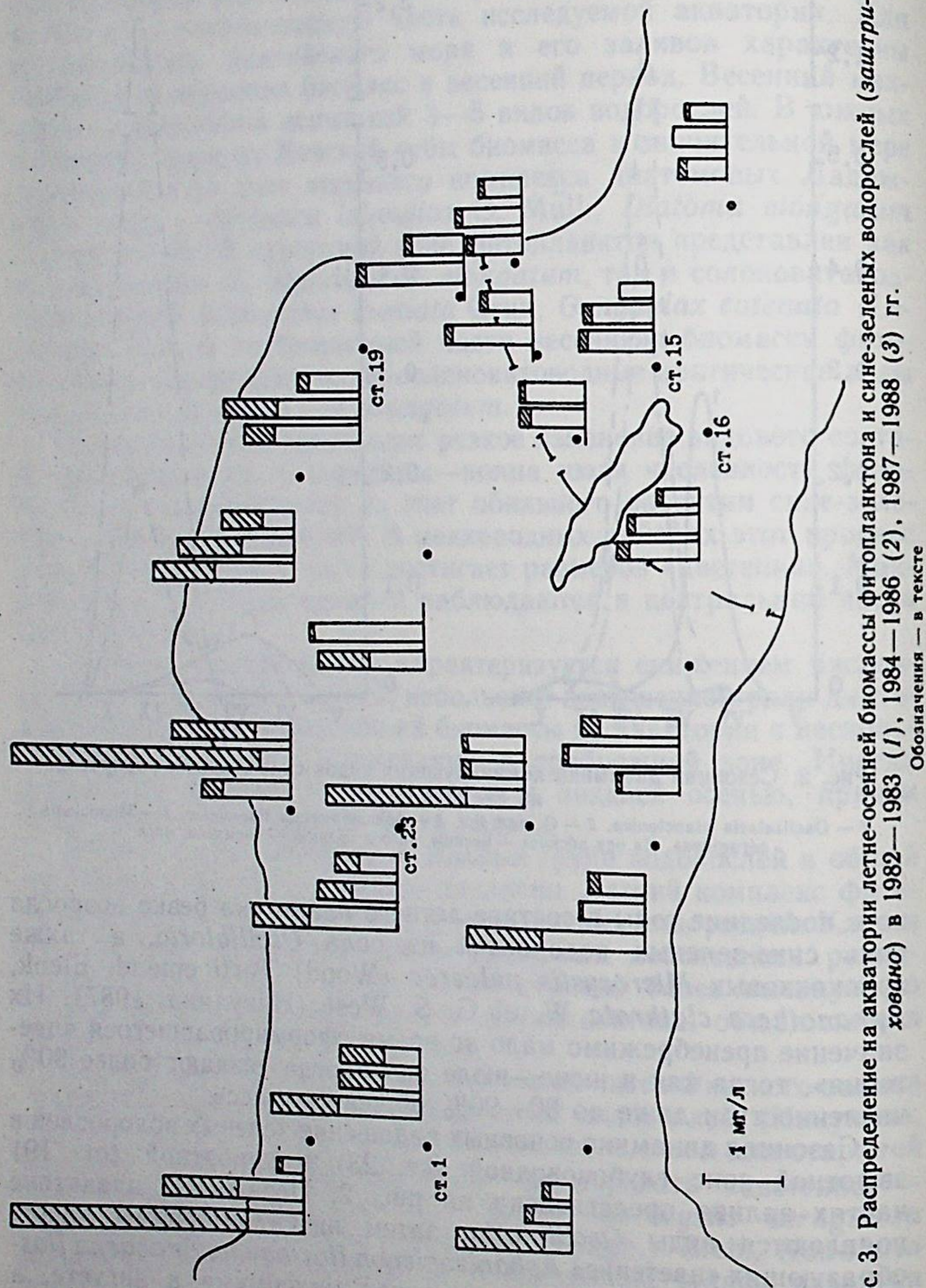


Рис. 3. Распределение на акватории летне-осенней биомассы фитопланктона и сине-зеленых водорослей (заштриховано) в 1982—1983 (1), 1984—1986 (2), 1987—1988 (3) гг.
Обозначения — в тексте

в летне-осенний период приведено на рис. 3. Первый столбик характеризует биомассу фитопланктона в исходном состоянии экосистемы в 1982—1983 гг., когда строительство сооружений только начиналось, и дамбы еще не возводились на акватории северных и южных ворот. Второй столбик, 1984—1986 гг.— период активной насыпки дамб, третий — 1987—1988 гг., когда длина перегораживающих дамб и водо-судопропускных отверстий практически вышли на проектную отметку. Можно видеть, что общая биомасса фитопланктона и, особенно, сине-зеленых водорослей всегда значительно выше в восточной части залива, чем в губе. Влияние строительства сооружений защиты Ленинграда от наводнений на биомассу как всего фитопланктона, так и сине-зеленых водорослей пока не отмечено.

Формирование «цветения» зависело от погодных условий и было особенно интенсивным осенью 1982 г. в глубоководной части исследованной акватории и летом 1986 г. в северной курортной зоне и перед глухими участками дамб в северных воротах.

Важнейшим фактором, обеспечивающим увеличение интенсивности развития всего фитопланктонного сообщества и в том числе сине-зеленых водорослей, является, прежде всего, обеспеченность биогенными элементами, поэтому прогноз продуктивности фитопланктона чаще делается по эмпирической модели эвтрофирования — по фосфорной нагрузке на водоем. Несомненно, что «цветение» сине-зелеными, отмечаемое летом, является симптомом эвтрофирования экосистемы. Специальными экспериментами, проведенными с фитопланктоном из р. Невы и восточной части Финского залива, показано, что водоросли, поступаая из р. Невы в Невскую губу, обладают большой потенциальной возможностью роста. Все биогенные элементы как в форме минеральных соединений, так и в составе сточных вод могут полностью утилизироваться фитопланктоном. Основным стимулирующим эффектом обладает фосфор. На популяционном уровне дополнительные добавки фосфора и азота приводят к доминированию сине-зеленых водорослей осцилляторно-хроококкового комплекса (Никулина, 1988). В восточной и центральной частях губы водоросли планктона ассимилируют фосфор не только пропорционально синтезу органического вещества, но и запасают его впрок. В западной части Невской губы скорость потребления фосфора понижается, а скорость продуцирования органического вещества возрастает (Гутельмахер, Умнов, 1987). Тот же эффект, без сомнения, наблюдается и в восточной части Финского залива. Постоянно поступающие в Невскую губу азот, фосфор, другие минеральные элементы, растворенные органические вещества с промышленными и бытовыми стоками приводят к непрерывному увеличению питательных веществ, которые обязательно включатся в круговорот через биологическое звено в основном за пределами губы. Однако по величине общей антропогенной нагрузки на водоем нельзя пред-

сказать, какие группы водорослей будут преобладать и будет ли наблюдаться неприятное развитие сине-зеленых на поверхности.

Многие авторы основным фактором, определяющим «цветение», считают отношение общего азота и общего фосфора. Низкое отношение благоприятно для развития сине-зеленых. На ряде водоемов показано, что они доминируют при отношении N/P меньше 29 (Niemi, 1979; Smith, 1986). В открытой Балтике массовое развитие сине-зеленых водорослей, приходящееся на июль—сентябрь, происходит в условиях практически полного истощения питательных соединений в поверхностном слое моря и крайне низких значений отношения N/P . Возможность их развития связывается со способностью сине-зеленых, обладающих гетероцистами, фиксировать молекулярный азот (Савчук, Балодэ, 1983; Melvasalo a. al., 1985). Как уже отмечалось, Невская губа и восточная часть Финского залива достаточно загружены биогенными элементами и органическим веществом. Связи между отношением N/P и биомассой сине-зеленых в районе северных и южных ворот (ст. 15, 16) нет вообще, так как доля сине-зеленых в общей биомассе фитопланктона в этом районе ничтожна и в среднем за 7 лет наблюдений в летне-осенний период составляла около 6%. В курортной и глубоководной зонах залива такая связь наблюдалась не всегда, хотя максимальным биомассам сине-зеленых водорослей соответствовали, как правило, отношения N/P меньше 20. Но при этих же значениях отношения часто отмечались и наиболее низкие концентрации сине-зеленых, т. е. гипотеза доминирования сине-зеленых по отношению общего азота и общего фосфора в воде в данных условиях недостаточна.

Большое значение для развития «цветения» на поверхности имеет соотношение прозрачности эвфотной зоны и глубины перемешиваемого слоя. «Цветение» воды, которое подчас формируется в течение нескольких часов, совершенно нельзя объяснить максимально возможной скоростью роста водорослей. Например, *Anabaena flos-aquae* удваивается в культуре за 21 час, *Oscillatoria rubescens* — за 3 дня. По многочисленным литературным данным скорости роста видов, формирующих «цветение», в природе могут эффективно удваиваться при оптимальных условиях каждые 2 дня или реже (Reynolds, Walsby, 1975), поэтому совершенно очевидно, что возникновение «цветения» связано со способностью сине-зеленых подниматься к поверхности, регулируя свою плавучесть за счет формирования или разрушения газовых вакуолей. При пониженной освещенности в клетках образуются газовые вакуоли со скоростью, превышающей скорость роста остальных частей клетки, и водоросли всплывают либо на поверхность, либо удерживаются в эвфотической зоне. Обратный механизм — в условиях повышенной освещенности усиливается процесс фотосинтеза, который приводит к повышению тургорного давления в клетке и разрушению газовых вакуолей, что лишает клетку плавучести. На культуре *Anabaena circinalis* обнаружена обратная корреляция

между скоростью образования вакуолей и скоростью роста популяции. В культурах, находящихся в экспоненциальной фазе роста, скорость образования вакуолей очень мала и гораздо выше в стационарной фазе роста (Reynolds, 1972), поэтому сверхплавучестью обладают, как правило, старые колонии, и именно они скапливаются на поверхности.

Вертикальное перемещение сине-зеленых объясняется не только всплытием и погружением, связанным с освещенностью, но и с турбулентным движением водных масс. Рейнолдс и Уэлсби (1975) представили варианты соотношения глубины эпилимнической турбулентности и эвфотической зоны. Наступившие после турбулизации штилевые условия приводят к определенному распределению сине-зеленых в столбе воды.

1. В случае, когда эвфотная зона превышает зону турбулентности, водоросли могут стратифицироваться ниже поверхности перемешанного слоя, образуя металимническое распределение.

2. Когда эвфотная зона и перемешиваемый слой равны, достаточное количество света позволяет водорослям в период штиля поддерживать свою плавучесть по вертикальному световому градиенту.

3. Когда эвфотная зона меньше зоны турбулентного перемешивания, при штиле, водоросли на высокую пропорцию «темной» воды внутри изотермальной зоны отвечают образованием вакуолей и всплытием на поверхность.

На поверхности водоросли могут утратить механизм, регулирующий плавучесть, из-за слишком сильной освещенности, ингибирующей процессы фотосинтеза. Фотосинтез же необходим для повышения тургорного давления и уменьшения числа газовых вакуолей. Водоросли также гибнут от ультрафиолетового излучения; если популяция очень плотная, то в нижних слоях поверхностной пленки происходит гибель водорослей от самозатенения. Таким образом, большая часть популяции во время «цветения» гибнет, и чем чаще будут создаваться условия для проявления «цветения» сине-зелеными, тем больше истощится популяция для обеспечения посевным материалом на следующий год. В восточной части Финского залива соотношение глубины эвфотной зоны и верхнего перемешанного слоя воды значительно меняется в течение сезона. Принято, что толщина эвфотного слоя составляет 2,4 относительно прозрачности по белому диску. Глубина изотермального слоя определена по вертикальному градиенту температуры и солености. Наименьшие значения отношений (0,1—0,15) приходятся на август—сентябрь, когда наиболее часто наблюдается поверхностное «цветение» сине-зелеными.

В начале сентября 1988 г. на севере курортной зоны восточной части Финского залива мы наблюдали развитие поверхностного «цветения», состоящего из *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*. С 17 августа по 15 сентября пробы отбирались через 1—2 дня в 500 м от берега вдоль побе-

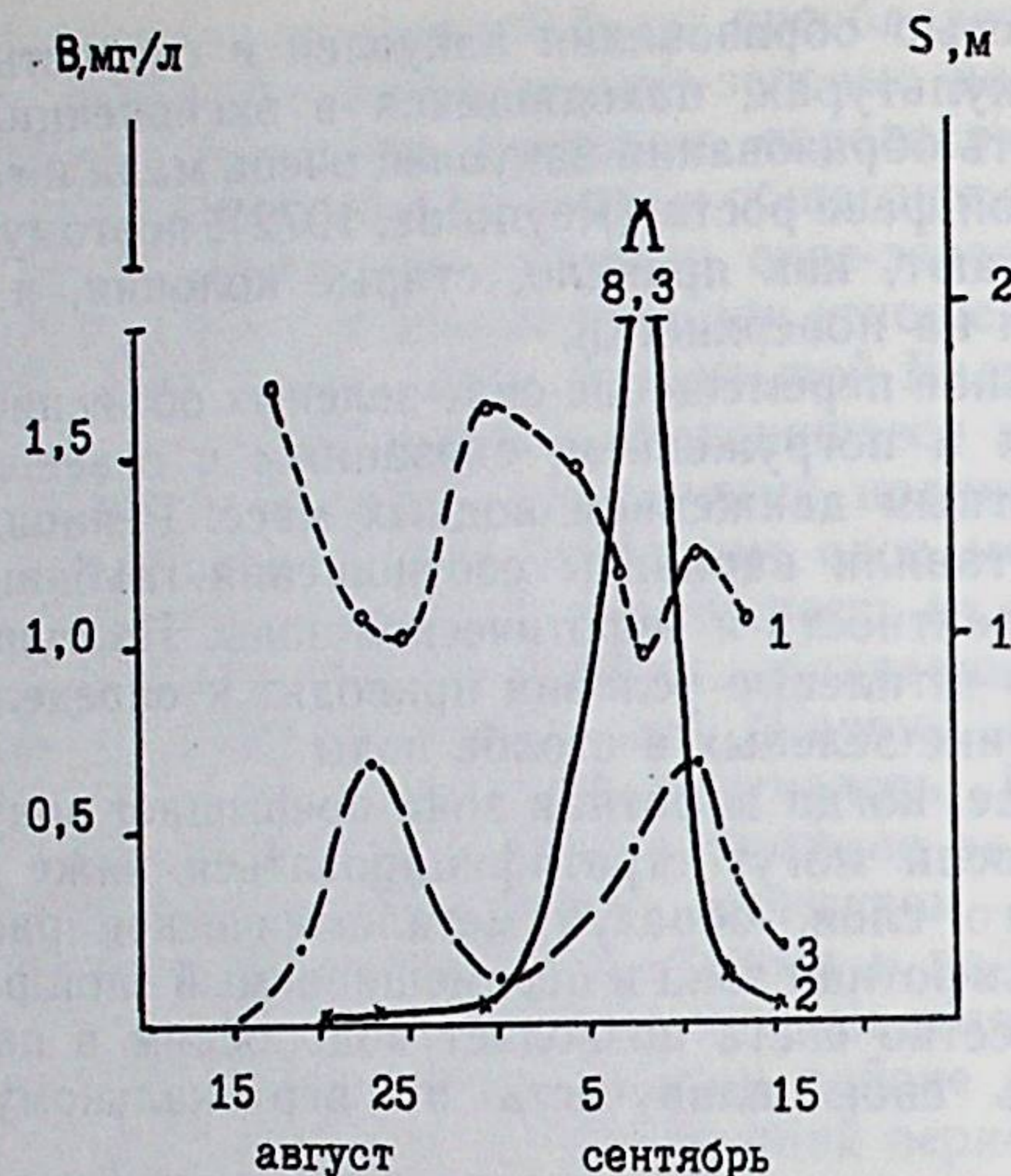


Рис. 4. Динамика биомассы сине-зеленых водорослей и прозрачности воды на севере курортной зоны в 1988 г.: 1 — прозрачность, м; 2 — биомасса сине-зеленых, образующих «цветение»; 3 — биомасса прочих сине-зеленых. На оси абсцисс — дата наблюдений; на оси ординат слева — биомасса, мг/л; справа — прозрачность, м

режья Зеленогорска, пос. Ушково, Черной реки. 6—7 сентября преобладали слабые (3—4 м/с) северные ветры, при которых вдоль северного побережья устанавливается тихая вода. Фитопланктон был равномерно распределен на глубине до 5 м, концентрация хлорофилла составляла 12—17 мкг/л. 9 сентября в условиях штиля (северный ветер 1 м/с) визуально «цветение» сформировалось за 3—4 часа, когда в поверхностном горизонте концентрация хлорофилла достигла 81 мкг/л, а в прибрежье у уреза воды — более 1000 мкг/л. Биомасса водорослей, образующих «цветение», составила около 90% всего фитопланктонного сообщества. 10—12 сентября еще наблюдалось слабое «цветение», концентрация хлорофилла снизилась до 20—25 мкг/л, и усилившийся затем ветер западных и юго-западных направлений разрушил остатки «цветения». На рис. 4 представлена динамика биомассы сине-зеленых водорослей и прозрачности воды в этот период. Перед «цветением» в поверхностном слое воды из сине-зеленых преобладали *Oscillatoria planctonica*, *O. agardhii*; цветообразующие виды, имеющие вакуоли, составляли всего 1—10% от биомассы всех сине-зеленых. Во время «цветения» их биомасса в поверхности возросла до 8,3 мг/л, т. е. почти в 100 раз, тогда как значение видов *Oscillatoria* оставалось практически на том же уровне. Изменение при этом прозрачности воды сви-

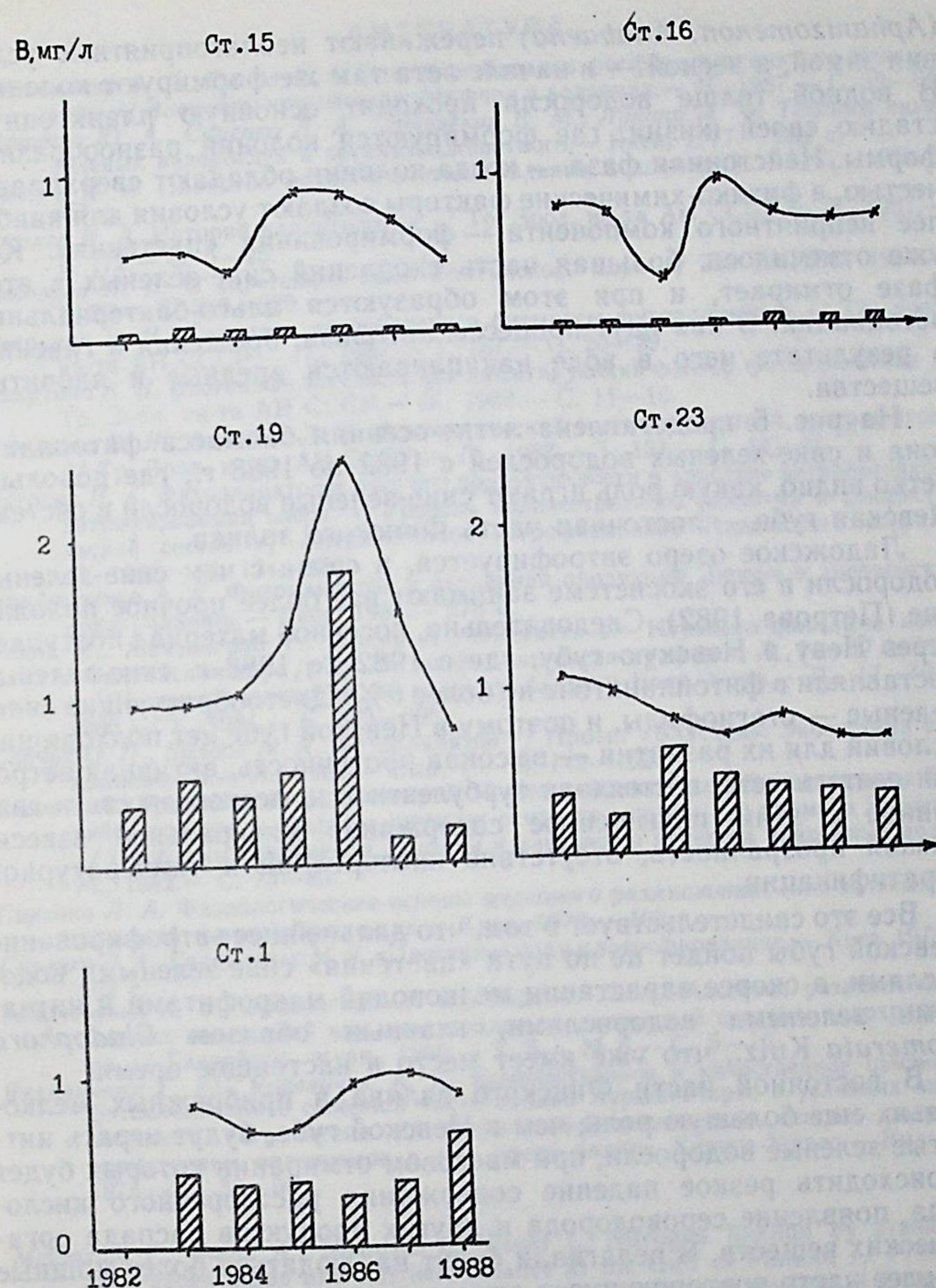


Рис. 5. Биомасса фитопланктона и сине-зеленых водорослей на опорных станциях с 1982 по 1988 г. На оси абсцисс — годы наблюдений, на оси ординат — биомасса, мг/л

детельствует, что в данных условиях она зависит от концентрации фитопланктона.

Сине-зеленые водоросли, способные формировать поверхностное «цветение», имеют в своем жизненном цикле донную, планктонную и нейстонную фазы (Топачевский и др., 1969). На дне сине-зеленые в виде вегетативных клеток (*Microcystis*) или спор

(*Arhanizomenon*, *Anabaena*) переживают неблагоприятные условия зимой, а весной — в начале лета там же формируют колонии. В водной толще водоросли проходят основную планктонную стадию своей жизни, где формируются колонии разнообразной формы. Нейстонная фаза — когда колонии обладают сверхплавучестью, а физико-химические факторы создают условия для наиболее неприятного компонента — формирования «цветения». Как уже отмечалось, большая часть скоплений сине-зеленых в этой фазе отмирает, и при этом образуются альго-бактериальные ассоциации. В них идут процессы автолиза, брожения и гниения, в результате чего в воде накапливаются вредные и ядовитые вещества.

На рис. 5 представлена летне-осенняя биомасса фитопланктона и сине-зеленых водорослей с 1982 по 1988 г., где довольно четко видно, какую роль играют сине-зеленые водоросли в системе Невская губа — восточная часть Финского залива.

Ладожское озеро эвтрофируется, в связи с чем сине-зеленые водоросли в его экосистеме занимают все более прочное положение (Петрова, 1982). Следовательно, посевной материал поступает через Неву и Невскую губу, где с 1982 по 1988 г. сине-зеленые составляли в фитопланктоне не более 6%. Цветообразующие сине-зеленые — стагнофилы, и поэтому в Невской губе нет подходящих условий для их развития — высокая проточность, активная ветровая деятельность, постоянная турбулентность, мелководность и связанное с этим повышенное содержание минеральной взвеси, низкая прозрачность, отсутствие кислородной и температурной стратификации.

Все это свидетельствует о том, что дальнейшее эвтрофирование Невской губы пойдет не по пути «цветения» сине-зелеными водорослями, а скорее зарастания мелководий макрофитами и нитчатыми зелеными водорослями, главным образом *Cladophora glomerata* Kutz., что уже имеет место в настоящее время.

В восточной части Финского залива в прибрежных мелководьях еще большую роль, чем в Невской губе, будут играть нитчатые зеленые водоросли, при массовом отмирании которых будет происходить резкое падение содержания растворенного кислорода, появление сероводорода и других продуктов распада органических веществ. В пелагиали будут наблюдаться более мощные и более часто повторяющиеся случаи поверхностного «цветения». Сине-зеленые водоросли наиболее приспособлены к росту в условиях непрерывно действующего фактора антропогенного эвтрофирования — постоянно пополняющегося избытка питательных веществ, накопления органических веществ в донных отложениях, снижения насыщенности воды кислородом, дефицита кислорода у дна, нарастания восстановительных свойств у дна и др. Эти процессы все больше становятся присущи экосистеме восточной части Финского залива.

ЛИТЕРАТУРА

- Гутельмахер Б. Л., Умнов А. А. Элементы баланса фосфора в планктоне Невской губы // Элементы круговорота фосфора в водоемах. — Л., 1987. — С. 59—66.
- Кирпенко Ю. А., Сиренко Л. А., Орловский В. М., Лукина Л. Ф. Токсины сине-зеленых водорослей и организм животного. — Киев, 1977. — 252 с.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. I. — Л., 1969. — 657 с.
- Киселев И. А. История планктологии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1987. — Т. 172. — С. 5—25.
- Николаев И. И. О «цветении» воды Балтийского моря // Тр. ВНИРО, 1954. — Т. 26. — С. 210—220.
- Никулина В. Н. Динамика численности и биомассы фитопланктона // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1987. — Т. 151. — С. 20—29.
- Никулина В. Н. Биогенные элементы как лимитирующий фактор фитопланктона // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1988. — С. 11—19.
- Никулина В. Н., Анохина Л. Е. Флористический состав планктона и перифитона // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — Л., 1987. — Т. 151. — С. 14—21.
- Петрова Н. А. Фитопланктон и рост его продуктивности в процессе антропогенного эвтрофирования озера: I. Уровень количественного развития и флористический состав // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. — Л., 1982. — С. 124—130.
- Приймаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. — Киев, 1981. — 278 с.
- Ринне И., Мельвасало Т., Ниemi А., Ниемисто Л. Изучение фиксации азота в Балтийском море // Тр. XII конф. балт. океанографов. — Л., 14—17.04 1980 и VII совещ. экспертов по водному балансу Балт. моря. — Л., 17—19.04 1980. — Л., 1981. — С. 389—396.
- Савчук О. П., Балодэ М. Я. Фитопланктон // Проект «Балтика». Экосистема и ее компоненты. — Л., 1983. — Вып. 1. — С. 142—152.
- Симм Х. А., Ярвекюльг А. А., Вельнер Х. А. Антропогенное воздействие на воды Балтийского моря и создание научных основ их защиты (на примере Эстонии) // Проблемы сохранения, защиты и улучшения качества природных вод. — М., 1982. — С. 73—83.
- Сиренко Л. А. Физиологические основы массового размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах. — Киев, 1972. — 403 с.
- Сиренко Л. А., Гавриленко М. Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. — Киев, 1978. — 232 с.
- Топачевский А. В., Брагинский Л. П., Сиренко Л. А. Массовое развитие сине-зеленых водорослей как производное экологической системы водохранилища // Гидробиол. журн., 1969. — Т. 5. — № 6. — С. 5—16.
- Янкавичюте Г. Ю., Янкевичюс К. К. Количественное и качественное изменение фитопланктона в северной части залива Куршю-Марес в условиях антропогенного загрязнения // Физиолого-биохимические основы развития планктонных организмов в сев. части залива Куршю-Марес. — Вильнюс, 1978. — С. 33—60.
- Melvasalo T., Niemi A., Niemisto L., Rinne L. Nitrogen fixation by planktonic blue-green algae and nutrient balance in the Gulf of Finland // Problems Concerning Bioindication of the Ecological Condition of the Gulf of Finland. — Tallin, 1985. — P. 68—75.
- Niemi A. Blue-green algae bloom and N:P ratio in the Baltic Sea // Acta Bot. Fennica, 1979. — Vol. 110. — P. 57—61.
- Reynolds C. S. Growth, gas-vacuolation and buoyancy in a natural population of blue-green algae // Freshwater Biology, 1972. — Vol. 2. — P. 87—106.
- Reynolds C. S., Walsby A. E. Water-blooms // Biol. Rev., 1975. — Vol. 50. — N 4. — P. 437—481.
- Smith V. H. Light and nutrient effects on the relative biomass of blue-green algae in lake phytoplankton // Can. J. Fish. and Aquat. Sci., 1986. — Vol. 43. — N 1. — P. 148—153.

УДК 556.55:581.526.325

Г. М. Лаврентьева

ВИДЫ ФИТОПЛАНКТОНА, ВЫЗЫВАЮЩИЕ «ЦВЕТЕНИЕ» В МАЛЫХ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ОЗЕРАХ

Термин «цветение воды» очень широко употребляется не только в научных публикациях, но даже в газетных статьях и очерках, посвященных экологическим вопросам, получившим в наше время столь острое звучание. Подавляющее большинство авторов, включая даже альгологов, не вкладывает в это понятие сколько-нибудь определенные количественные критерии. Когда говорят «наблюдается „цветение воды“», имеется в виду, что планктонных водорослей очень много — так много, что даже глазу видно. Ведь сам термин именно это и подразумевает: видимые изменения воды — ее цвета, или появление различимых глазом водорослевых конкреций — макроколоний.

Вопрос изучения феномена «цветения» воды при современном состоянии большинства водоемов очень актуален и, конечно, включает массу аспектов. В настоящей публикации предпринят анализ конкретных материалов по фитопланктону озер Северо-Запада, собранных автором на протяжении свыше 20 лет, имеющий целью определение особенностей «цветения» воды в удобряемых озерах.

Сборы материала проводились по общепринятой методике, подтвержденной в последние годы («Методические рекомендации...», 1981), лимническое описание озер (всего обследовано около 20) приведено в более ранней публикации (Лаврентьева, 1986).

Для выяснения состояния изученности проблемы — анализ литературных источников занял бы очень много места. Он заслуживает отдельной публикации. Сейчас следует только упомянуть, что один из первых списков видов фитопланктона, вызывающих «цветение» пресной воды, был опубликован в конце 30-х годов (Huber-Pestalozzi, 1938) и содержал 34 наименования видов, форм и варитетов фитопланктона, относящихся к отделу сине-зеленых (табл. 1). То, что был дан список исключительно сине-зеленых, очень показательно. Дело в том, что на водоемах с естественным режимом* заметить визуально наличие вегетации

* Под термином «естественный режим» подразумевается, что в водоеме относительно стабильная экологическая ситуация, и если и есть антропогенное

Список сине-зеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды по Huber-Pestalozzi (1938)

- Microcystis aeruginosa* Kg. (*M. aeruginosa* f. *aeruginosa* Kütz. emend Elenk.)
M. elabens Kg. (*Aphanothece elabens* f. *elabens* (Bréb.) Elenk.)
M. ichthyoblabe Kg. (*M. ichthyoblabe* Kütz.)
M. pulvereae (Wood) Forti (*M. pulvereae* f. *pulvereae* (Wood) Forti emend Elenk.)
M. viridis (A. Br.) Lemm. (*M. aeruginosa* f. *viridis* (A. Br.) Elenk.)
Coelosphaerium dubium Grun.
C. kuetzingianum Nag.
C. naegelianum Ung. (*Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk.)
Anabaena elenkini V. Miller
Aphanizomenon flos-aquae (L. Ralfs.)
Nostoc carneum Ag. (*Stratonostoc linckia* f. *carneum* (Ag.) Elenk.)
N. linckia (Roth). Born. et Flach. (*Stratonostoc linckia* f. *linckia* (Roth) Elenk.)
Nodularia spumigena Mert.
Anabaena catenula (Kg.) Born et Flach.
A. catenula var. *affinis* (Lemm.) Geitl
A. circinalis Rbh.
A. circinalis var. *macrospora* (Wittr.) Forti
A. levanderi Lemm.
A. utermoehlii (Uterm.) Geitl
A. macrospora Kleb.
A. macrospora var. *robusta* Lemm. (*A. macrospora* f. *robusta* (Lemm.) Elenk.)
A. spiroides Kleb.
A. flos-aquae (Lyngb.) Bréb.
Gloeotrichia echinulata (J. S. Smith) P. Richt.
G. natans (Hedw.) Rabenh.
Spirulina gomontiana (Setch.) Geitl.
Sp. platensis (Nordst.) Geitl.
Oscillatoria agardhii Gom.
O. prolifica (Grev.) Gom.
O. rubescens (D. C.) Gom.
O. planctonica Wolocz.
O. redekei van Goor
Lyngbya limnetica Lemm.
L. hieronymisii Lemm.

Примечание. В скобках даны названия по современной номенклатуре (Голлербах, Косинская, Полянский, 1963).

фитопланктона (даже массовое) можно в подавляющем большинстве случаев только, если развиваются представители сине-зеленых. Последнее определяется особенностями их морфологии и физиологии, позволяющей им всплывать на поверхность. Летнее «цветение» водоема с естественным режимом сине-зеленых говорит о высокой степени его трофии. При этом вегетируют виды с высокой степенью агрегированности колоний (структура четвертой степени по Lewis, 1976), такие, например, как *Gloeotrichia echinulata*, или виды рода *Anabaena*. «Цветение» именно крупными формами имеет большой смысл с точки зрения возможности

воздействия, что в наше время распространено повсеместно, то оно носит умеренный и хронический характер, причем направлено на водосбор, а не непосредственно на водоем.

нормального функционирования экосистемы водоемов даже с высоким уровнем трофии. Массовое развитие видов, образующих крупные макроколонии при большой их биомассе в соответствии с законами дисперсии, не вызывает сильного ухудшения световых условий. Так, в евтрофном оз. Чернявском при высокой биомассе *G. echinulata* прозрачность воды оставалась достаточно высокой (табл. 2).

Здесь мы подходим уже к количественному аспекту термина «цветение» водоема: если мы видим макроколонии фитопланктона, то всегда ли его биомасса действительно высока? * На оз. Лесном на поверхности воды были видны колонии сине-зеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*) при довольно низкой биомассе (см. табл. 2). Минимальная биомасса вида сине-зеленых (*Lyngbya limnetica*) — 0,05 г/м³, при которой наблюдалось уже видимое «цветение», была отмечена нами на оз. Белом. Таким образом, даже если использовать только приведенные данные, «цветение» сине-зелеными отмечается при диапазоне их биомасс, различающихся на три порядка величин (0,5—7,0 г/м³). В то же время мы совсем не видим, когда имеет место массовая вегетация золотистых (см. табл. 2). Это объясняется, во-первых, тем, что их основная масса концентрируется обычно у дна (в оз. Островито на этом горизонте биомасса *Dinobryon pediforme*, например, доходила до 16 г/м³), а, во-вторых, тем, что даже при относительно высокой биомассе вида и у поверхности (около 2 г/м³) их колонии остаются невидимы, а изменение цвета воды можно уловить только инструментально. То же самое мы должны сказать и о массовой вегетации диатомовых, отмеченных в исследованных озерах (см. табл. 2). Характерно, что при упоминании в литературе о зимнем «цветении» диатомовыми говорится не об изменении цвета воды, а о том, что водоросли забивают сети (Кузьмин, Балонов, 1974). Массовое развитие перидиней как в зимнее время, так и в летнее оставалось незаметным для наблюдателя (см. табл. 2).

В целом можно сказать, что в озерах с естественным режимом массовыми формами, достигающими высоких показателей развития (биомасса одного вида свыше 1 г/м³), являются представители разных отделов водорослей. Их пики приурочены к разным сезонам и разным слоям воды. Из них только вегетация сине-зеленых может быть отмечена достаточно определенно визуально. Однако необходимо подчеркнуть общее для них всех — все представители массовых форм независимо от своей таксономической принадлежности являются или колониальными, или крупноклеточными и не относятся к формам, служащим в качестве пищи

* Кстати, попытки градации «цветения» сине-зеленых по количественным признакам (биомассе, г/м³) были предприняты только для случая «цветения» водоемов — водохранилищ Днепровского каскада *Microcystis aeruginosa* (Пидвапшкун, 1969). Указанный вид — типичный депрессивный эдификатор (т. е. дающий вспышку развития в результате антропогенной деформации среды). В шкалу вошли биомассы свыше 100 г/м³, т. е. показатели в зоне «нагона».

Таблица 2

Биомасса массовых видов фитопланктона в высокопродуктивных озерах Северо-Запада, характеризующихся естественным режимом

Вид водорослей	Наблюдаемые изменения в воде	\bar{B}	S	Дата наблюдений	Озеро
Цианопхита <i>Anabaena lemmermanii</i> P. Richt	Точечные микроскопические колонии до дна	1,07	1,3	06.1964	Чернявское
<i>A. lemmermanii</i>	—→—	2,40	1,0	06.1966.	—→—
<i>Gloeothechia echinulata</i> (V. S. Smith)	Очень крупные (около 5 мм) колонии до дна	6,98	1,2	07.1964	—→—
<i>P. Richt</i>	Нитевидные колонии у поверхности	0,30	2,0	08.1964	Лесное
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Lemm.	Слабое равномерное помутнение	0,50	2,0	05.1965	Чернявское
Хризофита <i>Dinobryon bavaricum</i> Imh.	Не обнаружено	3,0	1,2	05.1964	Двойное
<i>D. sociale</i> Ehr.	—→—	2,0	4,0	05.1970	Островито
<i>D. pediforme</i> (Lemm.) Steinecke	—→—	5,34	4,0	06.1971	—→—
Бацилларифита <i>Aulacosira islandica</i> O. Müll.	—→—	2,23	2,0	03.1964	Лесное
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	—→—	1,54	3,0	09.1966	Чернявское
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	—→—	4,84	2,0	03.1964	Солодовское
Динофита <i>Sphaerodinium cinctum</i> (Ehr.) Wolosz.	Не обнаружено	3,52	2,0	03.1967	Красненькое
<i>Peridinium cinctum</i> (O. F. M.) Bergh.	—→—	4,88	2,0	03.1964	Ольшанское
<i>P. wierzejskii</i> Wolosz.	—→—	5,59	2,0	06.1966	Линевец
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh.	Были видны только колонии <i>G. echinulata</i> (см. 3-ю строку таблицы)	32,07	1,2	07.1964	Чернявское

Примечание. \bar{B} — средневзвешенная биомасса, г/м³; S — прозрачность, м.

для зоопланктона (Никулина, Гутельмахер, 1979). Указанные морфологические особенности упомянутых массовых форм, выработанные в процессе эволюции, позволяют им при развитии в условиях обильного питания максимально использовать свет.

В рыбохозяйственной практике имеет место удобрение озер минеральными солями азота и фосфора. Это мероприятие проводится только на озерах-питомниках площадью до 100 га, которые заменяют прудовые площади, так как строительство последних очень дорого.

Изучение процессов, происходящих в таких озерах, имеет более широкий интерес по сравнению с чисто прикладными задачами, так как они протекают аналогично на всех водоемах и водотоках, входящих в зону действия смылов с удобряемых сельхозугодий. Озера, предназначенные под удобрения, обычно низкопродуктивны в исходном состоянии (потому, что таких в гумидной зоне большинство).

В предыдущих публикациях были показаны основные и принципиально важные особенности реагирования фитопланктона на введение дополнительных биогенов. Они сводятся к следующему: 1) непосредственная реакция наблюдается в зоне ввода биогенов; 2) для возникновения реакции необходимо некоторое «стартовое» количество фитопланктона (не меньше $0,1 \text{ г/м}^3$); 3) через 1—2 суток резко возрастает продукция (в 2—3 раза) фитопланктона, через 3—5 — биомасса (для очень бедных озер в 100 раз, среднекормных в 5 раз, в среднем в 10 раз); 4) непосредственная реакция удобрений сказывается не больше 2 недель; 5) на введение дополнительных биогенов реагируют мелкоклеточные формы фитопланктона различной таксономической принадлежности; 6) если удобрения вводятся раз в сезон, то всегда начинают доминировать сине-зеленые, которые в данном случае в наибольшей степени реагируют на факт подщелачивания среды.

Следует отметить, что реакция фитопланктона в первый и последующие годы удобрения озер несколько различается, так как накладывается эффект постепенного насыщения среды.

Примеров «цветения» удобряемых озер накопилось за десятилетия наблюдений много. Рассмотрим самые типичные из них.

«Цветение» удобряемых озер крупными колониями из отдела зеленых семейства вольвоксовых (*Volvox aureus*, *V. echinulata*) наблюдалось только в тех озерах, где, помимо солей азота и фосфора, вносились и калийные соли. В этом случае наблюдалась самая высокая средневзвешенная биомасса фитопланктона (табл. 3). В слое 0—2 м она достигала максимальной величины (около 100 г/м^3). «Цветение» воды было ясно видно, вблизи хорошо различались отдельные колонии.

В большинстве случаев в ответ на введение биогенов наблюдалась вспышка развития одного из видов хлорококковых водорослей. Объясняется это тем, что озера удобряются в июне—июле — периоде максимального роста молоди рыб, а в это время

обычно вода прогревается до температуры $19\text{—}22^\circ$, т. е. до оптимальных величин, необходимых для интенсивного развития указанных видов.

Список видов хлорококковых, дававших вспышку развития в ответ на внесение дополнительных биогенов, за все годы исследований включает свыше 20 видов. Обычно виды хлорококковых присутствуют в летнем планктоне озера в рубрике «редкие» или, в лучшем случае, «сопровождающие». Это объясняется тем, что они все входят в состав размерной фракции пищевой для зоопланктона.

В удобряемых озерах хлорококковые водоросли в период 5—10 дней доминируют, а их биомасса достигает 5 г/м^3 . Обычно они сосредоточиваются в слое 0—2,5 м. Про воду удобряемых озер можно говорить, что она «цветет», так как имеет ярко выраженный зеленый цвет от оливково-зеленого до светло-салатного (см. табл. 3). Такой же цвет имеет вода удобренных озер при массовой вспышке развития тех или иных криптоноад, хламидомонад и мелкоклеточных евгленовых (виды рода *Fucus*).

Один раз наблюдался случай массового развития мелкоклеточной формы *Cyclotella* в удобренном заливе мезотрофного озера, в этом случае вид воды не менялся. После более (1 год) или менее (1 месяц) длительного периода прекращения удобрения озера в нем начинали массово вегетировать сине-зеленые (формы, несъедобные для зоопланктона). При небольшом перерыве в удобрении начинали вегетировать сине-зеленые нитчатые, обычно не вызывающие «цветения» воды (виды родов *Phormidium* и *Oscillatoria*). Они вызывали значительное помутнение воды (см. табл. 3). При больших разрывах между удобрением воды вегетировали сине-зеленые, которые входят в список водорослей «цветения». Они в силу сложной морфологической структуры колоний (третья ступень по Lewis, 1976) при большой биомассе меньше замутняли воду (см. табл. 3).

Наблюдения в природе и лаборатории позволяют сделать заключение, что при определенных условиях очень многие виды (можно только предполагать, что все) могут получить массовое развитие.

Виды, достигающие большой численности под воздействием удобрений, относятся к организмам с коротким жизненным циклом и очень высокой потенцией к размножению. Обычно они обитают в прибрежной зоне, где условия достаточно быстро меняются. Благоприятным фактором летом являются температура, постоянный приток биогенов (с берега и со дна), неблагоприятными — травмирование механическими частицами при волнениях, что компенсируется их малыми размерами, и выедание зоопланктоном, что ими же определяется.

В силу этих обстоятельств при необычно высокой для литоральных видов численности у них очень быстро наступает подавление развития за счет самозатемнения.

Биомасса массовых видов фитопланктона в малых удобряемых озерах северо-запада, низкопродуктивных в исходном состоянии

Вид водорослей	Наблюдаемые изменения в воде	\bar{B}	S	Дата	Озеро	Время после удобрения озера
Суапорфита						
<i>Anabaena spiroides</i> Kleb.	Макроколонии во всей толще воды	4,20	1,0	08.1965	Глушак	Через месяц
<i>A. lemmermannii</i> P. Richt.	Макроколонии в слое 0—2 м	0,65	1,5	07.1968	Мостище	Через 2 недели
<i>A. scheremetievi</i> Elenk.	—>—	5,48	1,3	06.1966	Окунец	Через 2 недели
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> L. Ralfs	Макроколонии в слое 0—3 м	4,95	0,9	06.1966	Глушак	Не удобрялось
<i>Phormidium tenue</i> (Menegh.) Gom.	Вода позеленела (с оттенком голубизны)	3,52	0,7	07.1965	Глушак	Через 3 недели
—>—	—>—	4,98	0,6	06.1966	—>—	Не удобрялось
Скруптофита						
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.	Ярко-салатный цвет	7,77	0,7	06.1970	Кривое	10 суток
<i>C. obovata</i> Skuja	—>—	6,80	0,7	06.1965	Сухлец	5 суток
Хлорофита						
<i>Chlamydomonas reinhardii</i> Dang.	Ярко-зеленый цвет	1,80	0,9	08.1964	Двойное	5 суток
<i>Volvox aureus</i> Ehr.	Макроколонии	35,0	1,5	07.1965	Окунец	1 месяц
<i>Pseudosphaerocystis planctonica</i> Woronich.	Микроколонии; зеленый цвет	5,0	0,6	09.1963	Жемчужное	1 месяц
<i>Sphaerocystis Schroeteri</i> Chod.	—>—	2,02	1,0	08.1970	Кривое	3 недели
<i>Dictyococcus mucosus</i> Korsch.	—>—	2,73	1,2	08.1970	—>—	10 дней
<i>Oocystis solitaria</i> Witt.	Интенсивно зеленый цвет	3,99	0,8	06.1970	—>—	10 дней
<i>O. borgei</i> Snow.	—>—	1,79	0,8	06.1970	—>—	10 дней
<i>Ankistrodesmus longissimus</i> (Lemm.) Wille	—>—	3,23	0,6	08.1966	Глушак	7 дней

Примечание. Обозначения те же, что в табл. 2.

В целом на примере массовых видов, вызывающих «цветение» воды в озерах с естественным режимом и удобряемых, хорошо видна адаптация видов к экологическим условиям обычных мест их обитания.

ЛИТЕРАТУРА

- Кузьмин Г. В., Балонов И. И. О подледном «цветении» воды Рыбинского водохранилища // Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974.— № 21.— С. 21—25.
- Лаврентьева Г. М. Фитопланктон малых удобряемых озер.— М., 1986.— 103 с. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция.— Л., 1981.— 22 с.
- Никулина В. Н., Гутельмахер Б. Л. Взаимоотношения фито- и зоопланктона // Общие основы изучения водных экосистем.— Л., 1979.— С. 223—236.
- Пидгайко М. Л. Прибрежный зоопланктон в условиях «цветения» воды в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн., 1969.— Т. 5.— № 3.— С. 26—33.
- Huber-Pestolozzi G. Das Phytoplankton des Süßwasser // Binnengewässer, 1938.— Bd. 16.— 342 S.
- Lewis W. M. Ir. Surface/volume ratio: implications for phytoplankton morphology // Science, 1976.— Vol. 192.— S. 885—887.

УДК 639.312:631.82

Е. В. Авинская

**СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА «А» И СООТНОШЕНИЕ
 МЕЖДУ ХЛОРОФИЛЛОМ И ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИЕЙ
 В ПЛАНКТОНЕ
 ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УДОБРЯЕМЫХ ОЗЕР**

Основными количественными параметрами, характеризующими любое сообщество фитопланктона, являются численность, размеры клеток, продукция и содержание хлорофилла «а». Эти показатели тесно связаны между собой и зависят друг от друга. Интенсивность фотосинтеза в водоеме зависит от размеров и количества фотосинтезирующих организмов, а также от содержания в них активного пигмента — хлорофилла. Рассмотрение этих показателей в отрыве друг от друга может дать неполную, не-объективную характеристику о состоянии фитопланктонного сообщества, и поэтому зачастую нецелесообразно.

Динамика и соотношение данных величин неоднократно отмечались вниманием исследователей. Во многих работах отмечается наличие устойчивой корреляции между отдельными характеристиками фитопланктона (Бульон, 1983, Трифонова, Десортова, 1983, Aglgrén, 1970, Vollenweider et al., 1974, El-Shaagawi and Munawar, 1978 и др.). Большая часть работ, посвященных данным вопросам, выполнена на водоемах с естественным режимом. Нами предпринята попытка проведения подобного анализа на рыбохозяйственных водоемах, где в целях повышения рыбопродуктивности широко используются минеральные удобрения. Использование удобрений в качестве агента, стимулирующего развитие фитопланктона, создает специфические условия в водоеме. В озеро поступают дополнительные количества биогенов, стимулирующие развитие первичного звена пищевой цепи, функционирование которого таким образом отчасти обособляется от остальных звеньев. Отмечается значительное (на порядок) превышение величины первичной продукции над потребностями зоопланктона (Алексеев, 1986). Все это снижает рентабельность производства, ведет к усугублению процессов, способствующих разрушению естественной экосистемы. При этом снижается эффективность перехода первичной продукции в рыбопродукцию (Лаврентьева, 1986).

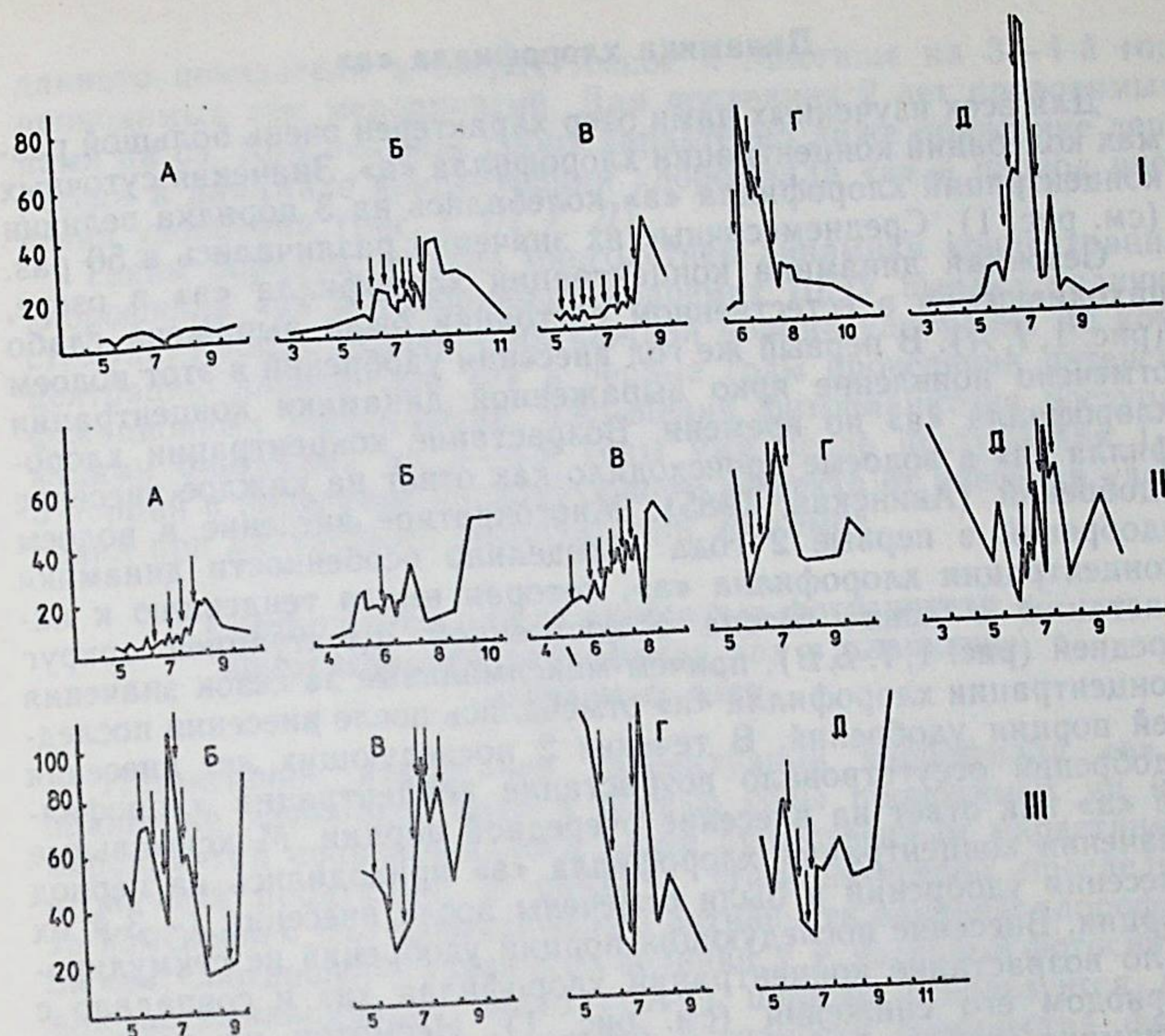


Рис. 1. Динамика концентрации хлорофилла «а» в экспериментальных водоемах: I — оз. Ямное, II — оз. Мостище, III — оз. Красненькое. А — 1983, Б — 1984, В — 1985 г., Г — 1986 г., Д — 1987 г. Стрелками указаны моменты внесения удобрений. По оси ординат — концентрация хлорофилла «а», мкг/л; по оси абсцисс — время, месяцы

Наша работа проводилась на двух озерах-питомниках и одном выростном водоеме Шаталовского экспериментального участка (ШЭУ) Псковской области в течение 5 лет. Это небольшие лесные водоемы, близко расположенные друг от друга и имеющие единый водосбор. Среди исследованных водоемов только оз. Ямное никогда не подвергалось интенсификационным мероприятиям. Оно было изучено в течение года в естественном состоянии. Со второго года наших работ на нем начато проведение интенсификационных мероприятий. Ближайшее к нему оз. Мостище не подвергалось интенсификационным мероприятиям с течение последних 10 лет. На оз. Красненьком длительных перерывов в проведении интенсификационных мероприятий не было.

Целью нашей работы было испытание режима внесения удобрений. Вносились суперфосфат и аммиачная селитра. Общая доза вносимых удобрений рассчитывалась по И. В. Баранову (1981). При многократном внесении удобрений их общее количество делилось на число порций, количество которых год от года варьировало (рис. 1).

Динамика хлорофилла «а»

Для всех изученных нами озер характерен очень большой размах колебаний концентрации хлорофилла «а». Значения суточных концентраций хлорофилла «а» колебались на 3 порядка величины (см. рис. 1). Среднемесячные их значения различались в 50 раз.

Сезонная динамика концентрации хлорофилла «а» в озере, находившемся в естественном состоянии, была выражена слабо (рис. 1, I, А). В первый же год внесения удобрений в этот водоем отмечено появление ярко выраженной динамики концентрации хлорофилла «а» во времени. Возрастание концентрации хлорофилла «а» в водоеме происходило как ответ на каждое внесение удобрений (Авинская, 1985). Многократное внесение в водоем удобрений в первые 2 года определило особенности динамики концентрации хлорофилла «а», которая имела тенденцию к нарастанию в конце сезона с постоянной флуктуацией вокруг средней (рис. 1, I, Б, В), причем максимальные за сезон значения концентрации хлорофилла «а» отмечались после внесения последней порции удобрений. В течение 2 последующих лет внесения удобрений отсутствовало возрастание концентрации хлорофилла «а» как ответ на внесение очередной порции. Максимальные значения концентрации хлорофилла «а» приходились на период внесения удобрений и были отмечены после внесения 1—3-й их порции. Внесение последующих порций удобрений не стимулировало возрастание концентрации хлорофилла «а» и совпадало с периодом его снижения (см. рис. 1). Несмотря на различие динамики концентрации хлорофилла «а» в течение сезона в отдельные годы внесения удобрений необходимо отметить последовательное возрастание максимальных за сезон значений концентраций хлорофилла «а» год от года.

Динамика концентрации хлорофилла «а», подобная описанной нами для оз. Ямное, характерна также и для оз. Мостище, сходного с ним по ряду гидрологических и гидрохимических показателей (рис. 1, II). Это нарастание концентрации хлорофилла «а» с флуктуацией вокруг средней под влиянием многократного внесения удобрений с максимальными его значениями после внесения последней порции удобрений в первые 3 года и изменение характера динамики концентрации хлорофилла «а» в последние 2 года проводимых работ. Необходимо отметить последовательное год от года возрастание максимальных за сезон значений концентрации хлорофилла «а» (рис. 1, II).

Несколько отличается от описанной нами для оз. Ямное и Мостище динамика концентрации хлорофилла «а» в оз. Красненьком. В соответствии с многолетним периодом внесения удобрений в этот водоем, концентрации хлорофилла там оказались в 3 раза выше данного показателя для двух других водоемов. Динамика концентрации хлорофилла «а» в оз. Красненьком уже в первый год проводимых нами работ оказались ближе к динамике

данного показателя в озерах Ямное и Мостище на 3—4-й год проводимых там мероприятий. Для последних 2 лет проводимых нами на оз. Красненьком работ характерно даже появление депрессии в динамике концентрации хлорофилла «а» в период внесения удобрений (рис. 1, III, Г, Д).

Таким образом, анализ многолетней динамики концентрации хлорофилла «а» в удобряемых водоемах ШЭУ выявил наличие стимулирующего воздействия каждой порции удобрений на концентрацию хлорофилла «а» в первые годы проведения интенсификационных мероприятий, насыщения фитопланктона поступающими биогенами на 3—5-й годы уже после поступления 1—3 порций и появление ингибирующего эффекта от внесения удобрений при дальнейшей эксплуатации водоемов.

Соотношение между скоростью фотосинтеза и концентрацией хлорофилла «а» в планктоне изучаемых озер

Интенсивное нарастание концентрации хлорофилла «а» в планктоне изучаемых озер в первые годы проводимых на них мероприятий сопровождалось менее существенным нарастанием первичной продукции. В связи с этим интересно проследить за изменением фотосинтетической активности единицы хлорофилла «а». Соотношение указанных величин, т. е. удельный фотосинтез или ассимиляционное число (САЧ), широко используется для характеристики физиологической активности сообщества фитопланктона.

Нами отмечена значительная вариабельность величины САЧ в изученных озерах за период исследований. Эти величины изменялись от очень низких (1—3 мг С/мг хл «а» сут), находящихся на уровне величин ассимиляционной активности единицы хлорофилла «а» в час, до совершенно обычных значений для водоемов данного региона (40—60 мг С/мг хл «а» сут).

Максимальные среднесезонные величины САЧ на изученных водоемах отмечены в первый год проводимых нами работ на оз. Ямное и оз. Мостище, находящихся соответственно в естественном состоянии (контроль) и под воздействием многократного внесения удобрений (опыт) (Лаврентьева и др., 1984). Они составили 24 мг С/мг хл «а» сут и были близки к величинам, указанным для водоемов зоны смешанных лесов (Китаев, 1984). Различия фотосинтетической активности единицы хлорофилла «а» в опытном и контрольном водоемах обнаруживались только в динамике рассматриваемого показателя в течение месяца — периода внесения удобрений в опытный водоем. Так, в контрольном водоеме в период проведения эксперимента величина САЧ постоянно снижалась и составила в среднем за месяц 24,5 мг С/мг хл «а» сут, т. е. практически была равна его среднесезонному показателю. В опытном водоеме на этот период прихо-

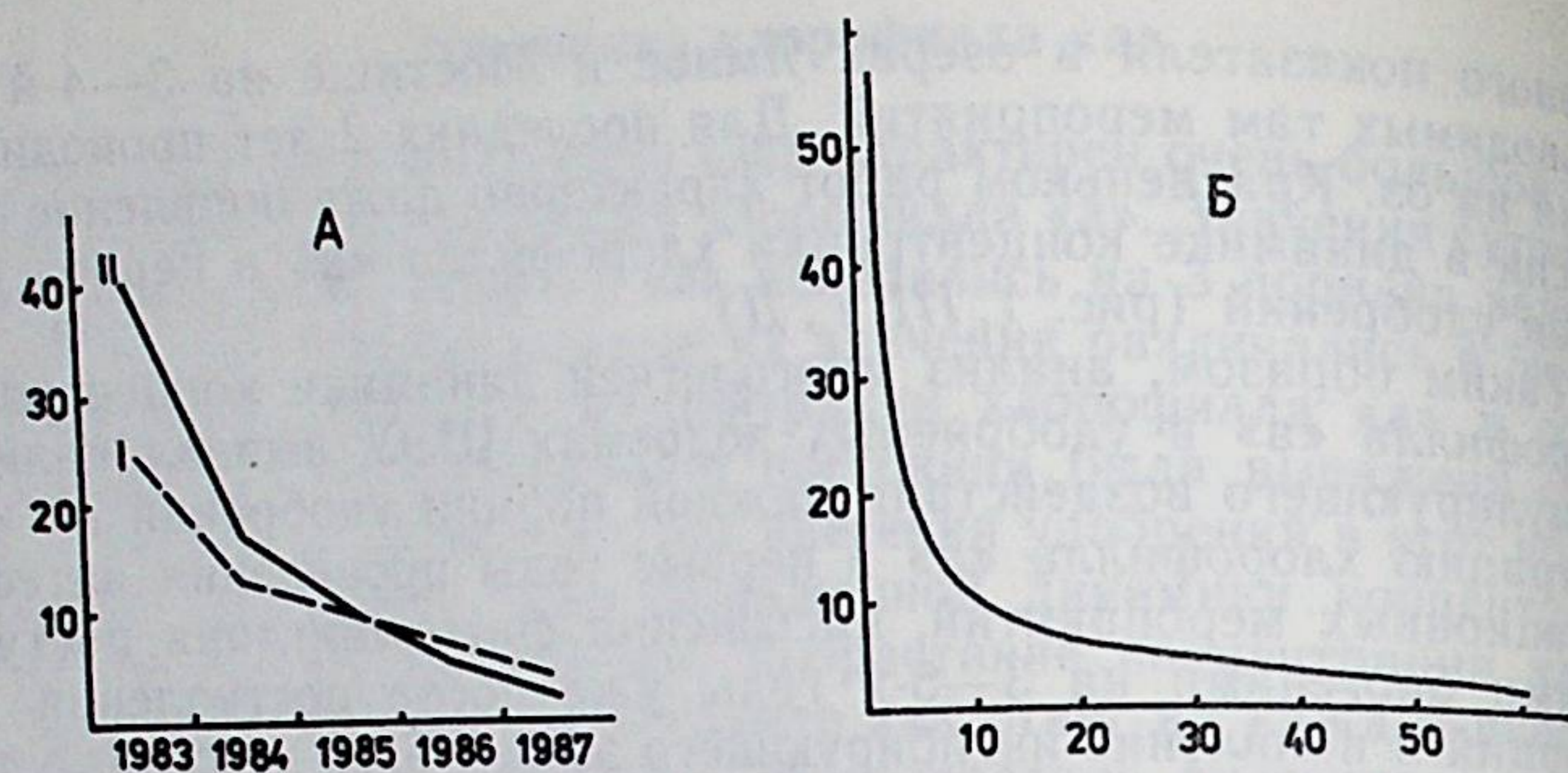


Рис. 2. Изменение значений САЧ:

А — среднесезонных (I) и среднеопытных (II), Б — единичных значений САЧ. $y = 58,7x^{-0,745}$, $r = 0,67^{+++}$. По оси ординат — величина САЧ, мг·С/мг хл «а»·сут; по оси абсцисс — А — время, годы, Б — концентрация хлорофилла «а», мкг/л

дились максимальные за вегетационный сезон значения САЧ. Отмечено возрастание значения САЧ в ответ на каждое внесение удобрений (Лаврентьева и др., 1984). В соответствии с этим средняя за период постановки эксперимента величина САЧ (40,4) составила 165% от его среднесезонной величины в обоих водоемах, что явно свидетельствует об активизирующей роли удобрений на фотосинтетическую активность фитопланктона.

В дальнейшем по мере эксплуатации обоих водоемов отмечается постепенное снижение значений величин САЧ (рис. 2, А, Б). Характерно также, что если в первые годы удобрения водоемов средние за период их внесения величины САЧ превышали среднесезонные значения, то на четвертый год проводимых работ картина была противоположная: величины САЧ в период внесения удобрений оказывались ниже их среднесезонного значения (рис. 2, А). Так, средние за период внесения удобрений величины САЧ составили в оз. Ямное в 1984 г. — 105%, 1985 г. — 112%, 1986 г. — 49%, 1987 г. — 55%, а в оз. Мостище — в 1984 г. — 154%, 1985 г. — 105%, 1986 г. — 84% от их среднесезонных значений. Подобное изменение ответной реакции фитопланктона на внесение удобрений может свидетельствовать о насыщении водоема азотом и фосфором на четвертый год проводимых работ и об ингибирующем действии вносимых удобрений на фитопланктон водоема в последующие годы.

Изменение характера соотношения первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» в изученных водоемах просматривается и при анализе линий регрессии (рис. 4). Установлена невысокая положительная достоверная зависимость между концентрацией хлорофилла «а» и продукцией фитопланктона в изученных водоемах за весь период исследований, выражающаяся формулой $y = 6,98 + 0,07x$ (рис. 3). Согласно данному уравнению при возрастании концентрации хлорофилла «а» в изученных водоемах от 1 до 50 мкг/л первичная продукция возрастает

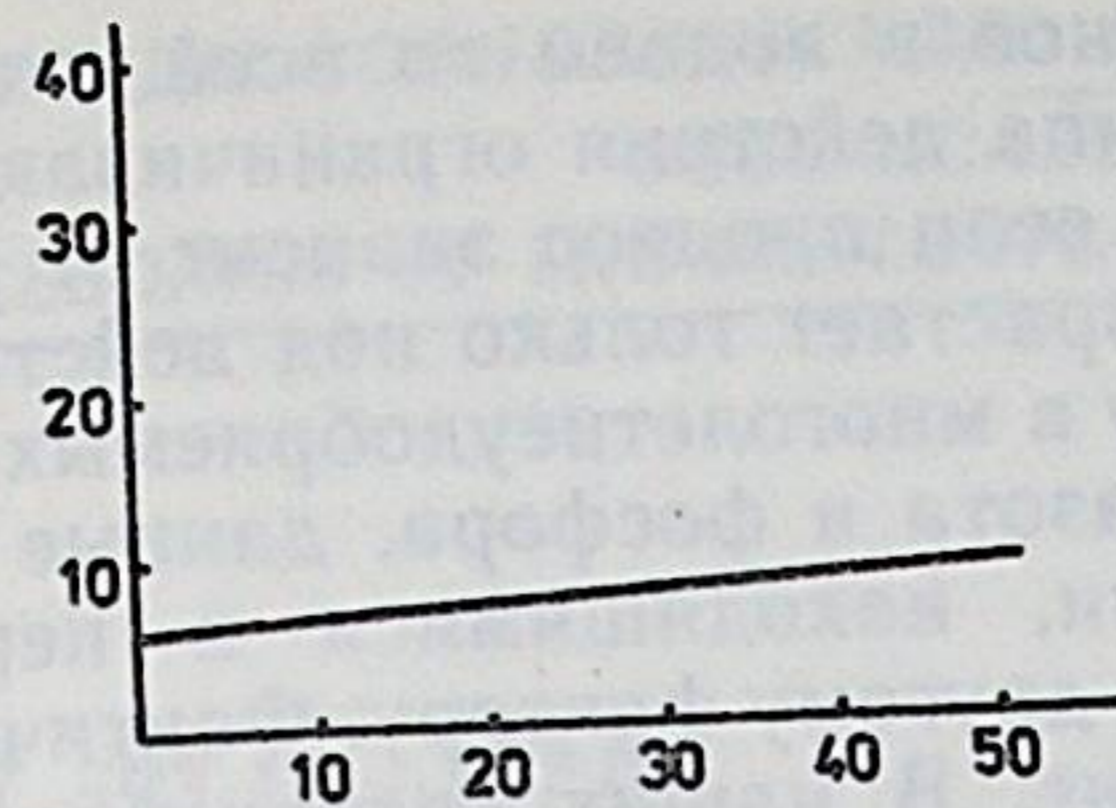


Рис. 3. Соотношение первичной продукции и концентрации хлорофилла «а» во всех изученных водоемах за 5 лет работы, $y = 6,98 + 0,07x$; $N = 248$, $r = 0,26^{+++}$

всего в 1,3 раза. Проведение более детального сопоставления концентрации хлорофилла «а» и продукции фитопланктона обнаруживает менее достоверную корреляцию рассматриваемых величин для каждого изученного водоема. Линии регрессии для отдельных озер параллельны и не выходят за пределы доверительных границ друг друга и практически сводятся к одной линии на рис. 3. Нами проведен также анализ коррелятивной связи концентрации хлорофилла «а» и продукции фитопланктона для каждого отдельного года проводимых работ. Установлена достоверная связь рассматриваемых величин по каждому году исследований на оз. Ямное (см. рис. 4), причем отмечается заметное улучшение угла наклона линии регрессии по отношению к оси абсцисс в течение всех 5 лет проводимых работ. В последние 3 года угол наклона прямой по отношению к оси абсцисс уменьшался в год на 5°.

Связь между первичной продукцией и концентрацией хлорофилла «а» по отдельным годам для оз. Мостище не является достоверной из-за большого разброса точек, хотя можно говорить об изменении направленности облаков точек в разные годы исследований, аналогичной оз. Ямное. Очевидно, это объясняется различной направленностью рыбоводных работ.

Резюмируя изложенные материалы, следует отметить, что изменение ответной реакции фитопланктона на внесение удобрений свидетельствует о насыщении водоемов азотом и фосфором на 3—4-й год проводимых работ и об ингибирующем действии их добавочных поступлений на фитопланктон водоема в последующие годы. Изменение стратегии действия фитопланктона на

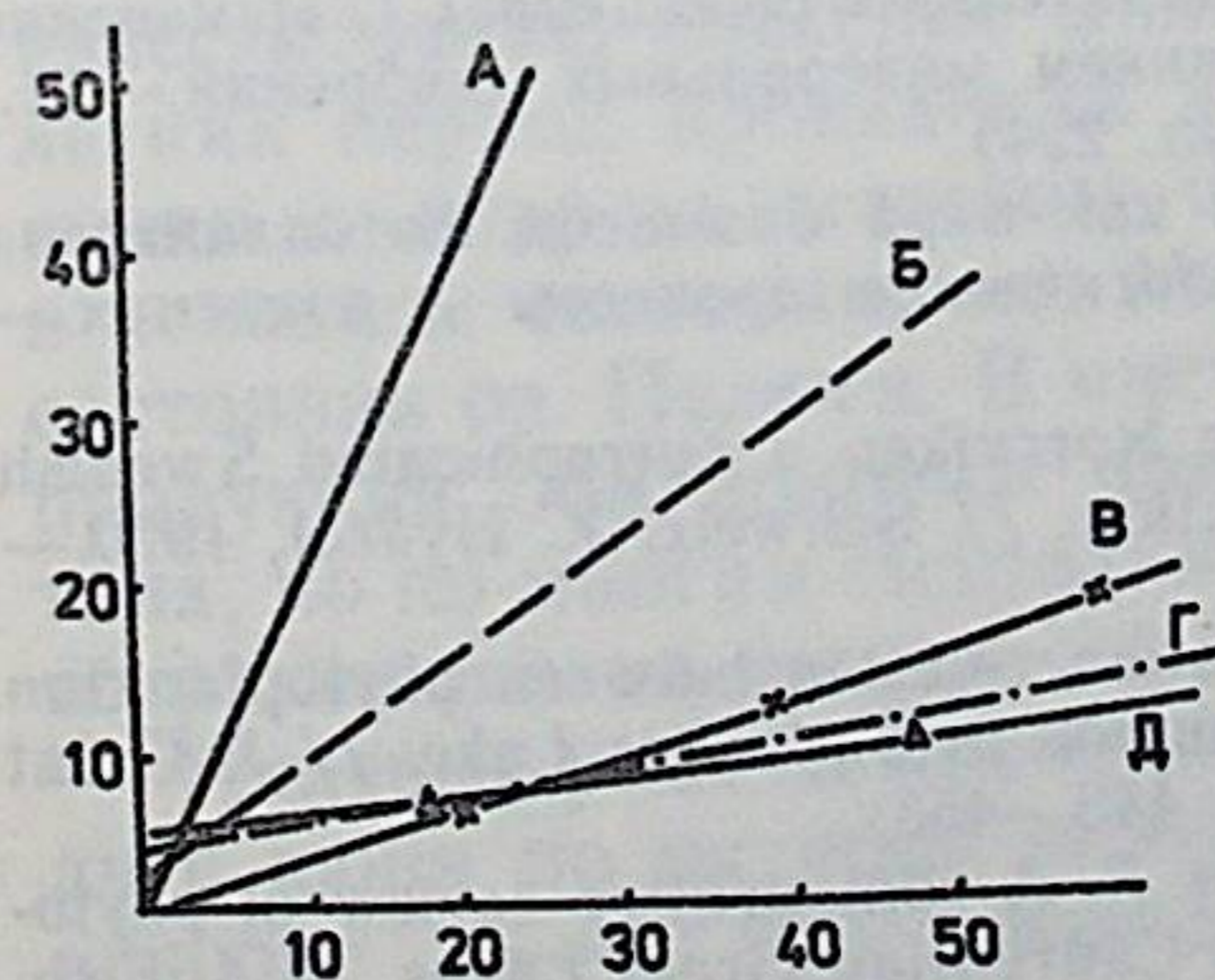


Рис. 4. Изменение фотосинтетической активности фитопланктона оз. Ямное: А — в 1983 г., $y = 0,15 + 1,97x$; $r = 0,68^{++}$, $N = 13$. Б — в 1984 г., $y = 3,26 + 0,62x$; $r = 0,64^{+++}$; $N = 28$. В — в 1985 г., $y = -0,25 + 0,3x$; $r = 0,70^{+++}$; $N = 20$. Г — в 1986 г., $y = 2,09 + 0,21x$; $r = 0,65^{+++}$; $N = 15$. Д — в 1987 г., $y = 3,8 + 0,16x$; $r = 0,58^{++}$; $N = 24$. По оси ординат — первичная продукция, ккал/м², по оси абсцисс — концентрация хлорофилла «а», мкг/л

дополнительное поступление биогенов в водоем со всей очевидностью вытекает из общего принципа действия ограничивающих факторов (принципа Ю. Либиха): если процесс зависит от ряда факторов, то интенсивность его возрастает только под действием ограничивающего фактора, поэтому в многолетнеудобряемых озерах, при постоянном поступлении азота и фосфора, данные элементы перестают быть факторами, находящимися в первом минимуме. Эта функция переходит к другому фактору. Фактически им может оказаться любой элемент. В наших озерах это, по видимому, было железо, стимулирующее действие которого (в отсутствие добавок азота и фосфора) на фотосинтетическую активность фитопланктона отмечалось в опытах, проведенных на озерах Ямное и Мостище летом 1986 и 1987 гг. аспирантом Ю. Журавлевым. Так, добавление в опытные склянки железа в количестве 0,1 мг/л стимулировало возрастание фотосинтетической активности фитопланктона в 1,2—2,1 раза, причем более существенная стимуляция отмечена на фитопланктон оз. Ямного. Таким образом, очередное поступление в водоем азота и фосфора только усиливало дефицит лимитирующего фактора, что, в свою очередь, выражалось в ингибировании развития водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

- Авинская Е. В. Концентрация хлорофилла и его содержание в единице биомассы фитопланктона удобряемых озер. // Особенности экосистем интенсивно эксплуатируемых малых озер.— Л., 1985.— С. 11—22. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 231).
- Алексеев В. Р. Влияние минеральных удобрений на зоопланктон озер. // Структура и трофические связи сообществ экосистем малых рыбохозяйственных озер.— Л., 1986.— С. 60—69. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 245).
- Баранов И. В. Методические рекомендации по минеральному удобрению малых озер.— Л., 1981.— С. 21.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1983.— Т. 98.— С. 148.
- Китаев С. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон.— М., 1984.— С. 207.
- Лаврентьева Г. М. Соотношение азота и фосфора, вводимых с минеральными удобрениями, продукции фитопланктона и рыб в малых озерах. // Структура и трофические связи сообществ экосистем малых рыбохозяйственных озер.— Л., 1986.— С. 4—12. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 245).
- Лаврентьева Г. М., Авинская Е. В., Алексеева О. Н., Тесля А. Я. Влияние режима удобрения на продукционные характеристики фитопланктона и выход рыбопродукции в озерах-питомниках (предварительное сообщение) // Изменение продуктивности малых озер под влиянием минеральных удобрений.— Л., 1984.— С. 3—12. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 224).
- Трифонов И. С., Десортова Б. Хлорофилл как мера биомассы фитопланктона в водоемах разного типа. // Гидрологические процессы в водоемах.— Л., 1983.— С. 58—81.
- Aglgren G. Limnological studies of the Lake Norrviken a eutrophicated Swedish Lake. // Phytoplankton and its production. // Schweiz. Z. Hydrol, 1970.— Bd. 32.— N 1.— S. 354—396.
- El-Shaarawi A., Munawar M. Statistic estimation relation between phytoplankton biomass, chlorophyll and primary production in Superior Lake. // J. Great Lakes Res., 1978.— Vol. 4 (3—4).— P. 443—455.
- Vollenweider R. A., Munawar M., Stadelmann P. A comparative review of phytoplankton and primary production in the Laurentian Great Lakes. // J. Fish. Res. Board Canada, 1974.— Vol. 31.— N 5.— P. 739—762.

УДК 593.17—152.6

И. И. Некрасова

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОННЫХ ИНFUЗОРИЙ И ИХ РОЛЬ В БИОПРОДУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССАХ ИСКУССТВЕННО ЕВТРОФИРОВАННЫХ ОЗЕР

Исследования последних лет убедительно свидетельствуют о существенной роли простейших и, главным образом, инфузорий в биопродукционных процессах водоемов, однако имеющиеся в литературе данные получены на озерах с естественным режимом, прудах и водохранилищах. При исследованиях на рыбохозяйственных озерах изучению планктонных инфузорий до последнего времени внимания не уделялось, поэтому выявление особенностей развития планктонных инфузорий и определение их роли в биопродукционных процессах рыбохозяйственных озер актуально.

Работа выполнена в 1982 г. на озерах Мужа и Пелюга, расположенных в Лужском районе Ленинградской области. Оз. Мужа непроточное, площадь 14 га, наибольшая глубина 6, средняя 2,3 м; оз. Пелюга — слабопроточное, площадь 104 га, наибольшая глубина 4,6, средняя — 3,4 м. В исходном состоянии (до 1963 г.) озера значительно различались между собой по гидрохимическим показателям и относились к водоемам разного трофического типа: оз. Мужа — к олиготрофным с чертами дистрофии, оз. Пелюга — к мезотрофным с элементами евтрофии. С 1964 г. на озерах проводятся рыбохозяйственные мероприятия (известкование, внесение минеральных удобрений). За двадцатилетний период проведения этих работ наиболее глубокие изменения в гидрохимическом составе произошли в олиготрофном в исходном состоянии оз. Мужа, чем в мезотрофном в исходном состоянии оз. Пелюга. В настоящее время по величине первичной продукции оба водоема приближаются к водоемам евтрофного типа, но по многим гидрохимическим показателям они существенно различаются между собой (Терёшин, 1984).

Полевые работы проводились в течение вегетационного периода с июня по октябрь включительно. Низкие температуры воды в июне (6—11 °С) позволяют считать этот месяц весенним.

Методика сбора и обработки инфузорий, а также режим удобрения озер в 1982 г. приведены нами ранее (Потина, 1984а, 1984б).

Исследованные озера существенно отличались от озер с естественным режимом характером сезонной динамики численности и биомассы инфузорий, количеством видов и обилием доминирующего комплекса. По литературным данным в озерах с естественным режимом сезонная динамика численности и биомассы характеризуется одним (весенним или летним) или двумя (весенним и осенним или летним и зимним) пиками (Щербаков, 1967, 1969; Корниенко, 1972; Лукьянович, 1973; Мажейкайте, 1973; Андроникова, 1981). В оз. Мужа весной и особенно летом отмечены чрезвычайно низкие величины численности и биомассы инфузорий (до $0,011 \text{ г/м}^3$) и очень резкий подъем их осенью ($1,26 \text{ г/м}^3$) (рис. 1), средняя их биомасса за вегетационный период составила $0,55 \text{ г/м}^3$. Сезонные изменения численности и продукции инфузорий в озере повторяли ход динамики их биомассы. Максимальная продукция за месяц отмечена в сентябре—октябре ($16,38 \text{ г/м}^3$), минимальная — в июле ($0,36 \text{ г/м}^3$). За вегетационный период продукция инфузорий составила $39,67 \text{ г/м}^3$, P/B -коэффициент — 72,1. В оз. Пелюга абсолютные показатели численности и биомассы инфузорий были близки к таковым в оз. Мужа, однако характер их динамики был иной. В развитии инфузорий наблюдались два пика — весной ($0,96 \text{ г/м}^3$) и летом ($0,50 \text{ г/м}^3$), минимальные значения отмечены осенью ($0,14 \text{ г/м}^3$) (см. рис. 1). Средняя биомасса инфузорий за вегетационный период составила $0,44 \text{ г/м}^3$. Наиболее высокие величины продукции также наблюдались весной ($26,88 \text{ г/м}^3$) и летом ($18,30 \text{ г/м}^3$). За вегетационный период ее величина составила $64,05 \text{ г/м}^3$, P/B -коэффициент — 145,6. Многие авторы (Корниенко, 1972; Мажейкайте, 1973; Лукьянович, 1977; Арсланова, 1980; Wownik-Dylinska, 1975) указывают на смену доминирующего состава инфузорий по сезонам и отмечают, что в доминирующий комплекс в течение вегетационного периода входят от 3 до 10 видов, т. е. структура ценоза имеет полидоминантный характер. Необходимо отметить, что почти всегда в числе доминирующих видов есть *Coleps hirtus*, особенно в водоемах повышенной трофности. В озерах Мужа и Пелюга в течение вегетационного периода наблюдалось массовое развитие только 1 вида — *C. hirtus*, его удельный вес в общей численности, биомассе и продукции составлял в среднем за вегетационный период 50%. Данные по частоте встречаемости и индексу плотности также свидетельствуют о резком доминировании *C. hirtus* среди инфузорий, что позволяет охарактеризовать ценоз инфузорий исследованных водоемов как монодоминантный, причем в оз. Мужа субдоминантных видов по существу не было, в оз. Пелюга относительная роль последних (*Strombidium viride* и *Tintinnopsis cratera*) была значительно выше. Массовое развитие *C. hirtus* объясняется, главным образом, характером его питания (эврифаг), а также

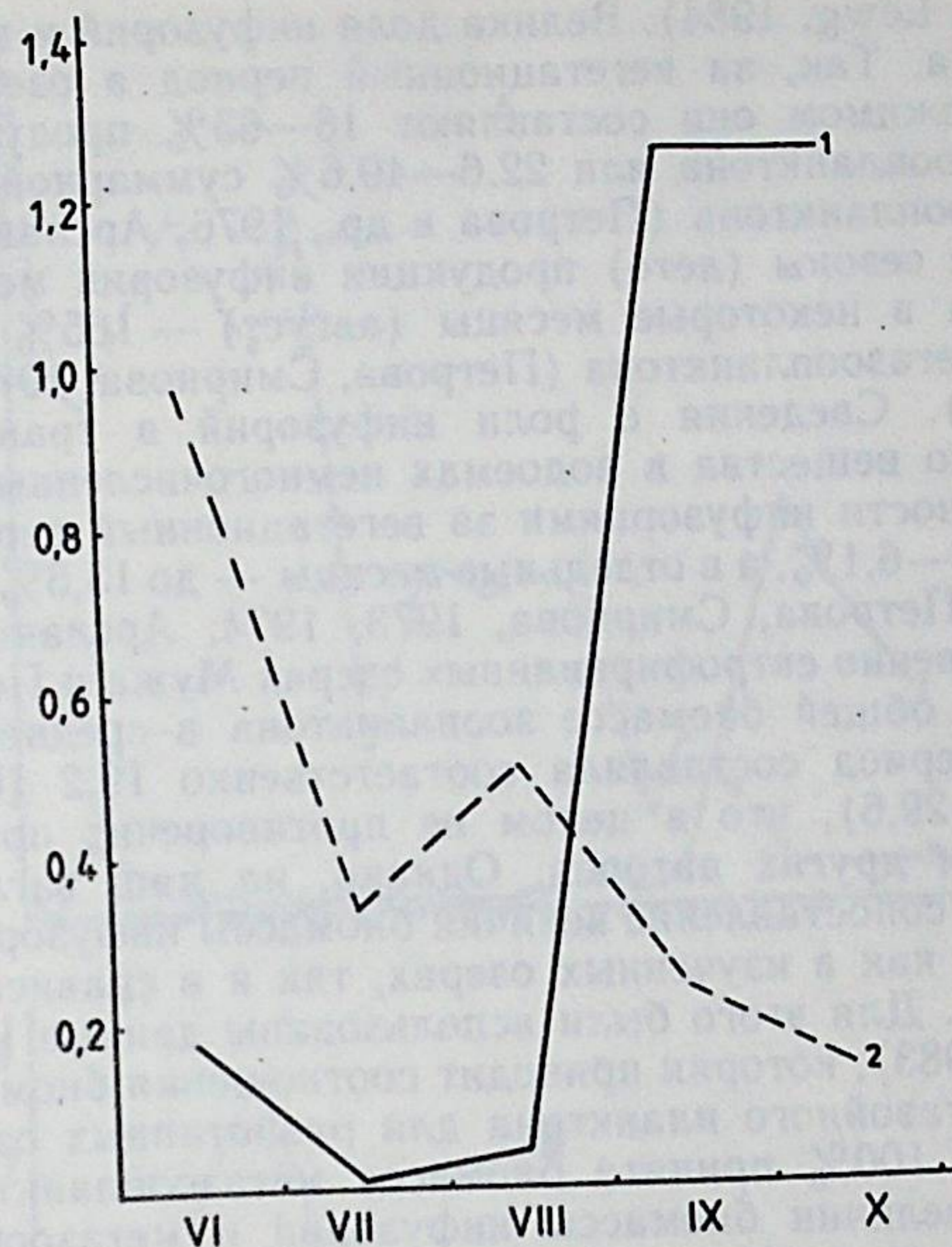


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы инфузорий в оз. Мужа (1) и оз. Пелюга (2)
На оси абсцисс — время, месяцы; на оси ординат — биомасса, г/м^3

отношением к температуре (эвритермный) и к биотопам (эврибионт). Перечисленные особенности, характеризующие ценоз инфузорий, связаны, по-видимому, с особенностями режима искусственно евтрофируемых озер Мужа и Пелюга. В условиях евтрофирования водоемов через водосбор также отмечено обеднение видового состава, массовое развитие немногих форм и резкая смена максимумов и минимумов численности (Лиёпа, 1981). Исследования последних лет убедительно свидетельствуют о существенной роли инфузорий в биопродукционных процессах водоемов. Так, в разнотипных озерах доля инфузорий в общей биомассе зоопланктона составляет за вегетационный период 4,3—34, за год 17—58, а в отдельные месяцы 48—87% (Щербаков, 1963; Корниенко, 1972; Петрова и др., 1976; Лукьянович, 1977; Арсланова, 1980, 1981, 1983; Арсланова, Тюрина, 1983; Wownik-Dylinska, 1975; Раче, Orcutt, 1981). Для некоторых озер приводятся данные по удельному весу инфузорий в биомассе всего планктона (фито- и зоопланктон): в оз. Карасун Краснодарского края — в среднем за год 13,76% (Корниенко, 1972), в отдельных олиготрофных озерах Канады за безледный период — 5% (Gates,

1984; Gates, Lewg, 1984). Велика доля инфузорий и в продукции зоопланктона. Так, за вегетационный период в озерах с естественным режимом они составляют 18—63% продукции «мирного» метазоопланктона или 22.6—49.6% суммарной продукции всего метазоопланктона (Петрова и др., 1976; Арсланова, 1983). В отдельные сезоны (лето) продукция инфузорий может достигать 80%, а в некоторые месяцы (август) — 165% продукции «мирного» метазоопланктона (Петрова, Смирнова, 1974; Петрова и др., 1977). Сведения о роли инфузорий в трансформации органического вещества в водоемах немногочисленны. В озерах разной трофности инфузориями за вегетационный период утилизируется 0,06—6,1%, а в отдельные месяцы — до 13,6% первичной продукции (Петрова, Смирнова, 1973, 1974; Арсланова, 1983).

В искусственно евтрофированных озерах Мужа и Пелюга доля инфузорий в общей биомассе зоопланктона в среднем за вегетационный период составляла соответственно 19,2 (0,3—87) и 17,9% (6,8—29,6), что в целом не противоречит приведенным выше данным других авторов. Однако, на наш взгляд, более показательным сопоставлением величин биомассы инфузорий и метазоопланктона как в изученных озерах, так и в сравнении с другими озерами. Для этого были использованы данные И. Н. Андрониковой (1983), которая приводит соотношения биомасс протозойного и метазойного планктона для разнотипных озер гумидной зоны (за 100% принята биомасса метазоопланктона). Сопоставление величин биомассы инфузорий и метазоопланктона показало, что в оз. Мужа роль инфузорий по сезонам очень различалась. Летом при минимальном своем развитии они составляли в отдельные даты 0,02% от биомассы метазоопланктона, при максимальном развитии, осенью — 960% (рис. 2, А). В оз. Пелюга биомасса инфузорий распределялась в течение вегетационного периода относительно равномерно и не превышала биомассу метазоопланктона, составляя при максимальном своем развитии 33% (рис. 2, В). В сравнении с данными И. Н. Андрониковой (1983) по соотношению биомасс протозойного и метазойного зоопланктона за вегетационный период в целом исследованные озера близки к озерам евтрофного типа — биомасса инфузорий составляла 22—24% биомассы метазоопланктона, однако в оз. Мужа почти вся биомасса инфузорий приходилась на осень — 252% от биомассы метазоопланктона, в то время как в оз. Пелюга биомасса инфузорий была распределена относительно равномерно на протяжении вегетационного периода и соответствовала таковому в естественно евтрофных озерах (таблица). Оз. Мужа по сезонной динамике удельного веса инфузорий и их доли в биомассе метазоопланктона не подходит ни под один тип озер. Сезонное перераспределение биомассы инфузорий в оз. Мужа связано, на наш взгляд, с косвенным влиянием удобрений через накопление органического вещества. По-видимому, многолетнее удобрение в большей степени повлияло на перестройку сооб-

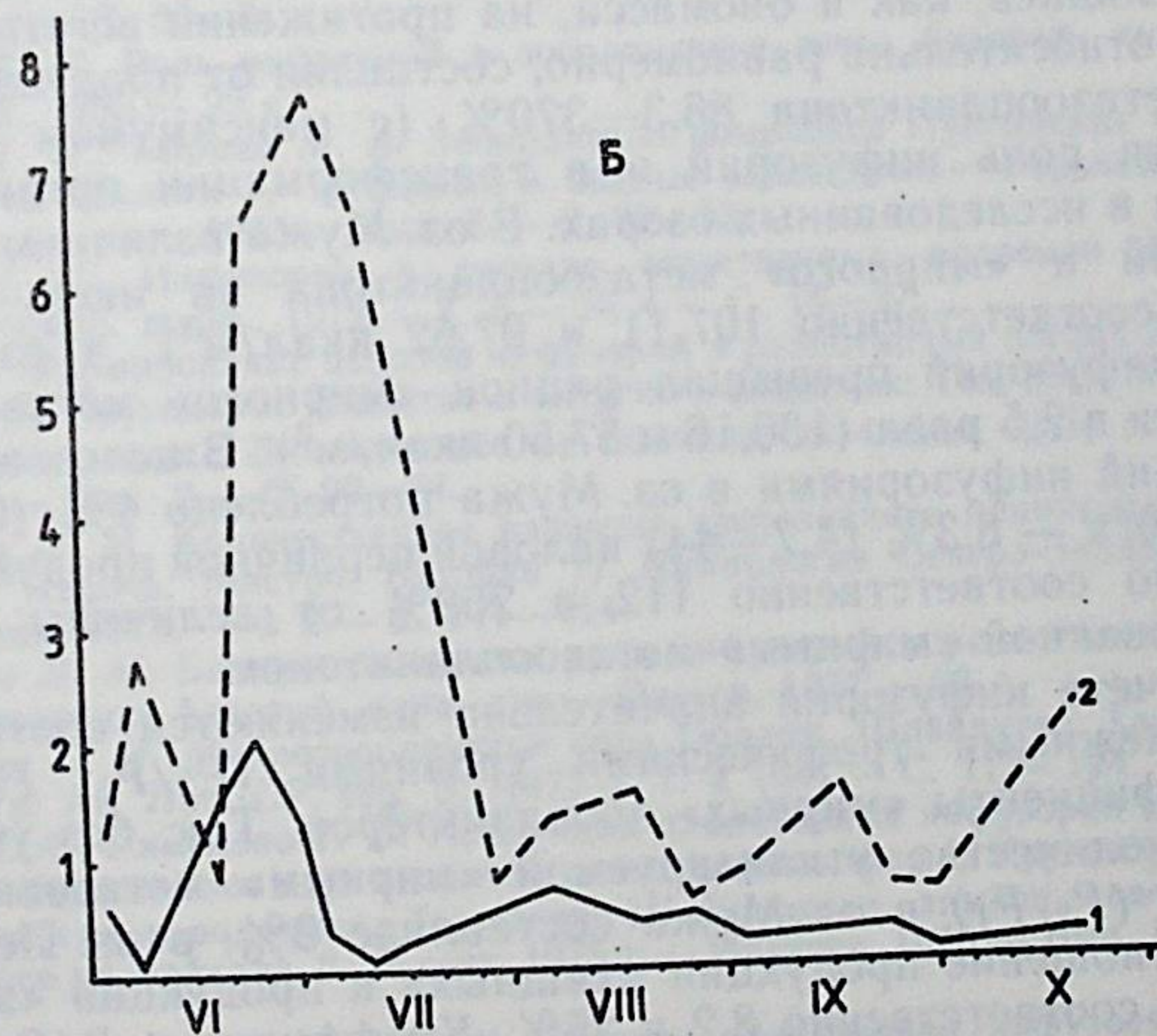
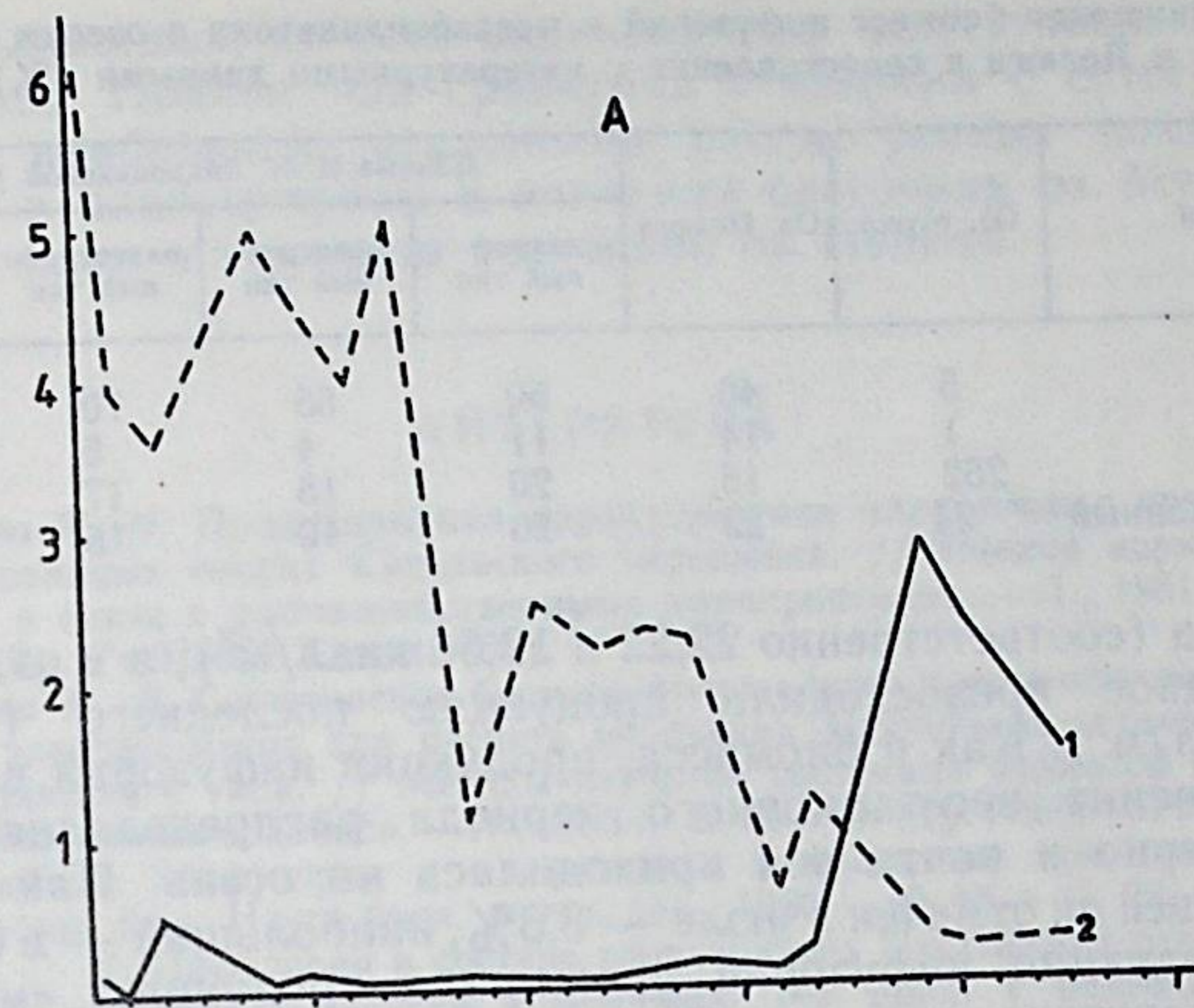


Рис. 2. Динамика биомассы планктонных инфузорий (1) и метазоопланктона (2) в оз. Мужа (А) и оз. Пелюга (Б)

щества инфузорий олиготрофного в исходном состоянии оз. Мужа, чем изначально мезотрофного оз. Пелюга, где искусственное евтрофирование проявилось в меньшей степени. Инфузории играют значительную роль в продукционных процессах исследованных озер. Их продукция в оз. Мужа за июнь—октябрь незначительно превышала продукцию «мирного» метазоо-

Соотношение биомасс инфузорий и метазоопланктона в озерах Мужа и Пелюга в сопоставлении с литературными данными (%)

Сезон	Оз. Мужа	Оз. Пелюга	Данные И. Н. Андрониковой (1983)			
			евтроф- ный тип	мезотроф- ный тип	олиготроф- ный тип	среднее по разным озерам
Весна	5	46	50	55	70	60
Лето	1	14	11	4	5	5
Осень	252	18	20	15	17	15
За вегетационный период	24	22	20	10	15	15

планктона (соответственно 22,22 и 19,56 ккал/м³), а в оз. Пелюга почти вдвое превосходила продукцию последнего (35,87 и 17,01 ккал/м³). Как и биомасса, продукция инфузорий в оз. Мужа в течение вегетационного периода распределялась очень неравномерно и почти вся приходилась на осень. Наименьший удельный вес их отмечен в июле — 3,3%, наибольший — в октябре, когда продукция инфузорий превышала продукцию «мирного» метазоопланктона в 26 раз. В оз. Пелюга продукция инфузорий распределялась, как и биомасса, на протяжении вегетационного периода относительно равномерно, составляя от продукции «мирного» метазоопланктона 88,3—370% (с максимумом в июле).

Велика роль инфузорий и в трансформации органического вещества в исследованных озерах. В оз. Мужа величины рациона инфузорий и «мирного» метазоопланктона за июнь—октябрь близки (соответственно 107,11 и 97,62 ккал/м³), в оз. Пелюга рацион инфузорий превышал рацион «мирного» метазоопланктона почти в 2,5 раза (136,16 и 57,50 ккал/м³). В целом за период наблюдений инфузориями в оз. Мужа потреблено 4% (0,2—24), в оз. Пелюга — 8,3% (4,7—44) валовой первичной продукции, что составляло соответственно 112 и 208% от величины энергии, утилизированной «мирным» метазоопланктоном.

При учете инфузорий значительно изменяются соотношения между смежными трофическими уровнями (P_2/P_1 , P_3/P_2) и P/V -коэффициенты «мирных» зоопланктёров. Так, без учета инфузорий количество утилизируемой «мирным» метазоопланктоном пищи (P_2/P_1) в оз. Мужа составляло 3%, в оз. Пелюга — 3,7%, а отношение продукции «хищных» к продукции «мирных» (P_3/P_2) — соответственно 8,2 и 25%. Коэффициент P/V у «мирного» метазоопланктона за вегетационный период в оз. Мужа равнялся 20,8, в оз. Пелюга — 27,3. С учетом инфузорий количество утилизируемой всем «мирным» зоопланктоном пищи увеличивается в 2—3 раза (6,1% в оз. Мужа и 11,2% в оз. Пелюга). Соотношение P_3/P_2 с учетом инфузорий в первом озере составило 4,1%, во втором — 8,5%, а P/V -коэффициент всех «мирных» зоопланктёров за вегетационный период — соответственно 32,5 и 51,7. Таким образом, полученные результаты свидетельствуют об особенностях развития планктонных инфузорий в исследованных

озерах, вызванных, по всей видимости, их искусственным евтрофированием. Причем при сравнении с озерами с естественным режимом наибольшие отклонения рассмотренных показателей отмечены в олиготрофном в исходном состоянии оз. Мужа, чем в мезотрофном в исходном состоянии оз. Пелюга.

ЛИТЕРАТУРА

- Андроникова И. Н. Продукционная характеристика планктонных простейших в разнотипных озерах Карельского перешейка. // Оценка кормовой базы озер в связи с рыбохозяйственными мероприятиями.— Л., 1981.— С. 91—96. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 161).
- Андроникова И. Н. Соотношение биомасс протозойного и метазойного планктона как экспресс-метод для расчета продукции простейших в озерах разного трофического типа. // Методы изучения состояния кормовой базы рыбохозяйственных водоемов.— Л., 1983.— С. 50—60. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 196).
- Арсланова Т. П. Инфузории и их развитие в планктоне некоторых озер // Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод., 1980.— № 45.— С. 22—23.
- Арсланова Т. П. Инфузории в составе зоопланктона Пустыньских озер // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. V Всесоюз. лимнол. совещ., Листвничное на Байкале, 2—4 сент. 1981 г.— Иркутск, 1981.— Вып. 2.— С. 60—61.
- Арсланова Т. П. Роль инфузорий в зоопланктоне озер: Автореф. канд. дис.— Минск, 1983.— 22 с.
- Арсланова Т. П., Тюрина М. А. Зоопланктон комплекса Пустыньских озер Горьковской области // Наземные и водные экосистемы.— Горький: Горьковский гос. ун-т, 1983.— Вып. 6.— С. 92—93.
- Корниенко Г. С. Инфузории в составе естественных водоемов Кубани // Гидробиол. журн., 1972.— Т. 8.— № 4.— С. 16—27.
- Лиена Р. А. Формирование ценозов инфузорий в разнотипных озерах Латвийской ССР // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. V Всесоюз. лимнол. совещ., Листвничное на Байкале, 2—4 сент. 1981 г.— Иркутск, 1981.— Вып. 2.— С. 92—94.
- Лукьянович Л. М. Количественное развитие протозойного планктона пелагиали озер Нарочь, Мясстро, Баторин // Лимнология Северо-Запада СССР.— Таллин, 1973.— № 2.— С. 111—114.
- Лукьянович Л. М. Биопродукционная роль инфузорий в разнотипных водоемах Белоруссии: Автореф. канд. дис.— Одесса, 1977.— 28 с.
- Мажейкайте С. И. Микрозоопланктон озер Обялия, Шлавантас, Галстас, Дуся // Тр. АН ЛитССР, сер. В., 1973.— Т. 4 (64)— С. 113—124.
- Петрова М. А., Смирнова Т. П. Продукция планктонных инфузорий пелагической и прибрежной зон двух вторично-олиготрофных озер // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. III Всесоюз. лимнол. совещ., Листвничное на Байкале, 2—8 сент. 1973 г.— Иркутск, 1973.— Вып. 1.— С. 119—120.
- Петрова М. А., Смирнова Т. П. К экологии планктонных инфузорий вторично-олиготрофного озера // Гидробиол. журн., 1974.— Т. 10.— № 3.— С. 25—30.
- Петрова М. А., Смирнова Т. П., Агеева Т. А., Халтурина Г. В. Планктонные инфузории в двух озерах Горьковской области // Гидробиол. журн., 1976.— Т. 12.— № 2.— С. 31—36.
- Петрова М. А., Смирнова Т. П., Пшеницына В. Н. К оценке роли планктонных инфузорий в продукционных процессах двух разнотипных озер // Наземные и водные экосистемы. Межвуз. сб.— Горький, 1977.— Вып. 1.— С. 118—127.
- Потина И. И. Количественная характеристика планктонных инфузорий в удобряемых озерах Северо-Запада. // Изменение продуктивности малых озер под влиянием минеральных удобрений.— Л., 1984а.— С. 54—59. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 224).

- Потина И. И. Роль планктонных инфузорий в биопродукционных процессах интенсивно эксплуатируемых рыбохозяйственных озер. // Изменение продуктивности малых озер под влиянием минеральных удобрений.— Л., 1984.— С. 38—43. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 224).
- Терешин А. Б. Влияние удобрений на биопродуктивность олигоацидотрофного и мезотрофного озера. // Изменение продуктивности малых озер под влиянием минеральных удобрений.— Л., 1984.— С. 19—26. (Тр. ГосНИОРХ)
- Щербаков А. П. Продуктивность планктона Глубокого озера. Сообщение III. Планктонные простейшие // Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза: Тр. ВГБО.— М., 1963.— Вып. 13.— С. 13—24.
- Щербаков А. П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк.— М., 1967.— 379 с.
- Щербаков А. П. Численность и биомасса простейших в планктоне эвтрофного озера // Гидробиол. журн., 1969.— Т. 5.— № 2.— С. 14—32.
- Bownik-Dylinska L. Ecosystem of the Mikolajskie Lake. Dynamic and biomass of free living planktonic protozoans // Pol. Arch. Hydrobiol., 1975.— Т. 22.— N 1.— P. 65—72.
- Gates M. A. Quantitative importance of ciliates in the planktonic biomass of lake ecosystems // Hydrobiologia, 1984.— Vol. 108.— N 3.— P. 233—238.
- Gates M. A., Lewg U. T. Contribution of ciliated protozoa to the planktonic biomass in a series of Ontario lakes: quantitative estimates and dynamical relationships // J. Plankton. Res., 1984.— Vol. 6.— N 3.— P. 443—456.
- Pace M. L., Orcutt J. D. The relative importance of protozoan, rotifers and crustaceans in a freshwater zooplankton community // Limnol. and Oceanogr., 1981.— Vol. 26.— N 5—6.— P. 822—830.

УДК 595.1.18; 551.481.19 (23.03)

Л. А. Кутикова, Л. А. Фолиян

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОЛОВРАТОК ОЗЕРА ИССЫК-КУЛЬ

Исследования флоры и фауны оз. Иссык-Куль, их инвентаризации и определение роли отдельных групп организмов в общем энергетическом балансе озера еще далеки от завершения. Вместе с тем лишь точные сведения о взаимодействиях отдельных компонентов сложной озерной экосистемы могут помочь решать вопросы санитарной охраны озера и его побережья, организации и ведения рационального рыбного хозяйства, а также мониторинга окружающей среды.

Физико-географическая характеристика этого уникального солонатоводного высокогорного озера довольно полно представлена в трудах Тянь-Шанской физико-географической станции АН Киргизской ССР (1978).

Самые первые сведения по фауне коловраток этого озера были получены Дадаем (Daday, 1909) на основании обработки немногих летних проб, собранных Д. Д. Педашенко в 1904—1906 гг. Преимущественно в прибрежных районах озера. Дадай привел 11 видов коловраток, описав новый вид *Pedalion micronatum*, впоследствии сведенный к *Hexarthra oxyuris* (Zernov). Закономерности развития планктона оз. Иссык-Куль, хотя и в общих чертах, были вскрыты В. М. Рыловым (1930, 1935), который обработал сборы двухлетних экспедиций в 1928 и 1930 гг. Были обнаружены 22 формы коловраток, из которых 15 ранее не были указаны Дадаем. Естественно, что ограниченные материалы летних сборов не могли дать сколько-нибудь полную картину сезонной динамики зоопланктона озера: из видового состава выпала развивающаяся в зимнее время *Hexarthra fennica*. Не удалось этот вид обнаружить и С. Д. Муравейскому (1937), которому было передано 160 проб планктона из озера и его затонов, собранных в июле—августе 1925 г. экспедицией под руководством Н. А. Кейзера, и 30 проб из Монастырского затола сбора В. Ф. Гурвича летом 1927 г. С. Д. Муравейский нашел 39 форм коловраток (15 новых для озерной фауны), дал описание нового вида *Lecane (Monostyla) brodskii*; и так же, как и В. М. Рылов, пришел к выводу о присутствии в пелагиали озера лишь 2 видов коловраток — *Synchaeta* sp. и *Keratella quadrata*.

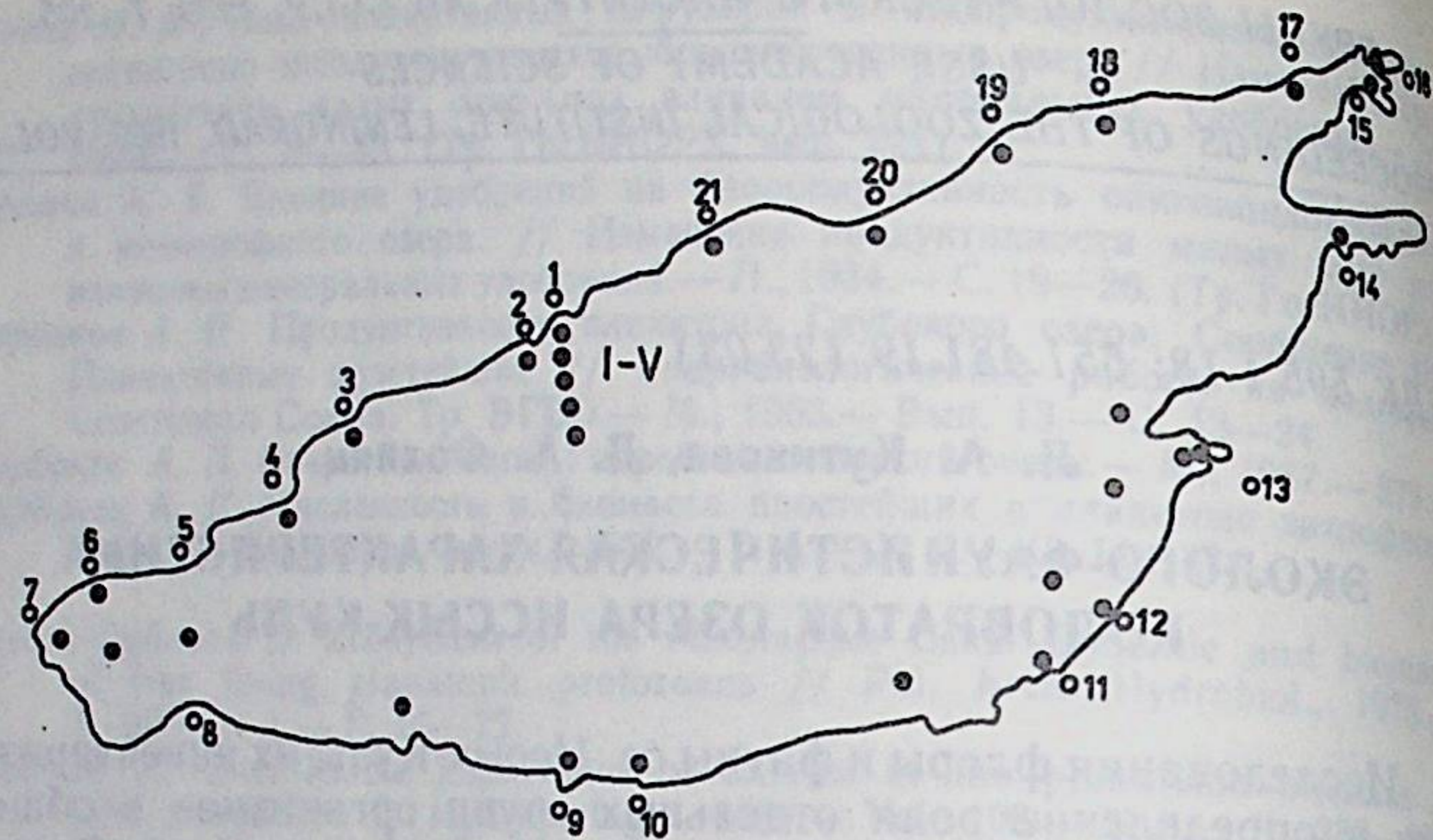


Рис. 1. Схема оз. Иссык-Куль и места сбора проб:
 1 — Чолпон-Ата (Санаторный залив); 2 — Долинкин мыс; 3 — Чоктал; 4 — Чирпыкты; 5 — Торугайгыр; 6 — Сары-Камыш; 7 — Рыбачье; 8 — Улахол; 9 — Тон; 10 — Кольцовка; 11 — Чонг-Джаргылчак; 12 — Ак-Терек; 13 — Покровка; 14 — Койсара; 15 — затоны Тюпского залива; 16 — Тюпский залив; 17 — Кутурга; 18 — Чон-Урюкты; 19 — Анапьево; 20 — Григорьевка; 21 — Корумду

Организация на северном берегу оз. Иссык-Куль биологической станции Института биологии АН Киргизской ССР в районе г. Чолпон-Ата позволила с 60-х годов проводить круглогодичные стационарные исследования. По многолетним данным Л. А. Фолияна (1973) в оз. Иссык-Куль найдено свыше 50 видов коловраток, куда вошли 6 новых для фауны озер форм, однако состав доминирующего пелагического комплекса коловраток оказался неточным, так как в него вошла *Nexarthra mira*. Сезонные исследования зарослей тростника залива в районе г. Чолпон-Ата, проведенные В. Н. Левитским (1968), дополнили фауну коловраток озера еще 4 видами. Экспедиционные исследования в июле—августе 1976 г., предпринятые сотрудниками Зоологического института АН СССР и Института физиологии и патологии высокогорья АН Киргизской ССР в районе Тюпского залива, позволили обнаружить еще 25 видов, новых в озерной фауне. В итоге этих исследований для озера стал известен 81 таксон коловраток (Кутикова, 1977). Эти исследования показали, что коловратки — один из основных компонентов зоопланктона оз. Иссык-Куль — нуждаются в более глубоком изучении; ряд видов требует таксономического уточнения, а также сведений по распределению, численности и продукции. Настоящая публикация преследует цель дать в основном эколого-таксономическую характеристику фауны коловраток оз. Иссык-Куль.

Результаты нашего исследования фауны коловраток оз. Иссык-Куль базируются на материале, собранном в 1977—79 гг. ежемесячными рейсами катера «Л. С. Берг» на 5 станциях на глубинах 5—100 м (стандартные горизонты 5—0, 15—5, 25—15, 50—25, 100—50 м) в районе Санаторного залива в направлении

к Тону, рейсами катера на разрезе Чолпон-Ата — Тон (август—октябрь 1978), а также по периметру озера, ежемесячными сборами проб в прибрежной зоне среди зарослей тростника в районе биологической станции, экскурсионными поездками для сбора коловраток в прибрежных районах различных участков озера. В итоге были обработаны 700 проб, из них 450 количественных и 250 качественных, собранных по всей акватории озера и в 19 прибрежных районах (рис. 1). Количественные сборы планктонных коловраток проводили замыкающей сетью Джели (газ № 76), а мелких форм — батометром БМ-48 с последующим использованием для концентрации их предварительного мембранного фильтра (№ 6). При подсчете просматривали весь объем пробы под микроскопом обычно при увеличении $\times 34$. В прибрежных районах использовали сеть (газ № 76) В. М. Рылова, а для количественного анализа через нее процеживали 10—20 л воды. В сборе материала, помимо авторов, принимали участие члены команды катера «Л. С. Берг», а также лаборанты Л. В. Букина и И. П. Николаева, активно содействующая не только сбору и обработке материала, но и подготовке рукописи к печати.

В оз. Иссык-Куль более 20% видов фауны, известной в настоящее время для этого водоема, приходится на коловраток. Фауну коловраток озера составляют 88 видов, представленных 94 таксонами (таблица). Из этого числа 85 форм удалось обнаружить в наших сборах, из них 55 оказались новыми для фауны озера.

Коловратки озера Иссык-Куль

Виды	Месяцы	Пелагиаль	Прибрежье, заливы, затоны		
			планктон	среди растительн.	псаммон
<i>Aspelta reibischi</i> (Rem.)	8—10		Л		1, 2, 16
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse					16
<i>Brachionus calyciflorus amphicerus</i> Ehrb.	7				1, 3, 4, 7, 13, 15—17
<i>B. quadridentatus brevispinus</i> Ehrb.	7—9				Л, 15
<i>B. plicatilis</i> Müll.	7				13, 15
<i>B. urceus</i> (Linn.)	7, 8				1—3, 7, 14—17
<i>Cephalodella catellina</i> (Müll.)	1, 6—10				1, 15
<i>C. forficula</i> (Ehrb.)	8, 10				1, 2, 4, 8, 11, 13—16, 20
<i>C. gibba</i> (Ehrb.)	5—10, 12				2, 14, 16, 17
<i>C. gracilis</i> (Ehrb.)	6, 7, 10				1, 2, 14, 16, 17
<i>C. megalocephala</i> (Glass.)	6—8, 10				15
<i>C. misgurnis</i> Wulf.	8				16
<i>C. obvia</i> Donn.	6				

Виды	Месяцы	Пелагналь	Прибрежье, заливы, затоны		
			планктон	среди расти- тельн.	псаммон
<i>C. sterea</i> (Gosse)	7			7	
<i>C. ventripes</i> (Dix.-Nut.)	6, 8			1, 8	
<i>Chromogaster ovalis</i> (Berg.)			Л		
<i>Colurella adriatica</i> Ehrb.	6—8				1, 7, 8, 15, 16
<i>C. colurus</i> (Ehrb.)	5—7, 10				1, 4, 16, 17, 21
<i>C. geophila</i> Donn.	6, 10				1
<i>C. sp.</i>	7, 8, 10				1, 7
<i>Dicranophorus epicharis</i> Har. et. Myers	5, 6, 9, 10				1, 4, 14
<i>D. hercules</i> Wiszn.	6				1
<i>Encentrum diglandula</i> (Zaw.)	6, 7			16	7, 14, 17
<i>E. marinum</i> (Dujar.)	6—8, 10, 12				1, 2, 8, 12, 14, 15
<i>Eosphora ehrenbergi</i> Web.	7—10				1—3, 7, 15, 16
<i>Euchlanis dilatata</i> <i>unisetata</i> Leyd.	6, 9, 10				3, 8, 14, 20
<i>E. incisa</i> Carl.					Л
<i>E. lucksiana</i> Hauer	8				Л
<i>E. oropha</i> Gosse	1—12		15		1—4, 15— 17, 20
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrb.)			Л		
<i>F. longiseta limnetica</i> (Zach.)			Л		
<i>F. terminalis</i> (Plate)			Л		
<i>Hexarthra fennica</i> (Lev.)	1—12	+			
<i>H. oxyuris</i> (Zer.)	8				15
<i>Itura aurita</i> (Ehrb.)	8, 10		15		
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	7				15
<i>K. quadrata dispersa</i> Carl.	1—12	+			15
<i>K. q. longispina</i> (Thieb.)	7				15
<i>K. ticinensis</i> (Call.)					1
<i>Lecane (L.) clara</i> (Bryce)	8		Л		Л
<i>L. (L.) curvicornis</i> (Murr.)					Л
<i>L. (L.) ichthyoura</i> (And. et Sh.)	7				15
<i>L. (L.) luna</i> (Müll.)	6—10				1, 3, 4, 8, 15—17

Виды	Месяцы	Пелагналь	Прибрежье, заливы, затоны		
			планктон	среди расти- тельн.	псаммон
<i>L. (L.) nana</i> (Murr.)	9				1
<i>L. (L.) plesia</i> Myers	7			15	
<i>L. (M.) brodskii</i> (Murr.)	5, 9, 10				1, 3, 20
<i>L. (M.) bulla</i> (Gosse)	7—10			1, 3, 15, 16, 20	
<i>L. (M.) closteroerca</i> (Schm.)	6, 10				2
<i>L. (M.) cornuta</i> (Müll.)				Л	
<i>L. (M.) lamellata</i> (Dad.)				Л	
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrb.)	6, 8, 10			8, 14 Л	
<i>L. (M.) quadridentata</i> (Ehrb.)				Л	
<i>Lepadella acuminata</i> (Ehrb.)	6				16
<i>L. ovalis</i> (Müll.)	8, 9				1, 3
<i>L. patella</i> (Müll.)	6, 7, 10				1, 15, 16
<i>L. triptera</i> Ehrb.				Л	
<i>Lindia janickii</i> Wisz.	5—7, 10				1, 16
<i>Lophacharis ambiden- tata</i> Rid.	7—9				1, 3, 15— 17
<i>L. salpina</i> (Ehrb.)				Л	
<i>Mytilina mucronata</i> (Müll.)	6			16	
<i>M. ventralis</i> (Ehrb.)				Л	
<i>M. v. brevispina</i> (Ehrb.)	6—9			3, 14—16	
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrb.)	5, 7—10			1, 3, 4, 7, 15—17, 20	
<i>N. bipalium</i> (Müll.)				15	
<i>N. labis limnetica</i> Lev.	3			1 Л	
<i>N. squamula</i> (Müll.)	3, 12			1	
<i>Polyarthra dissimulans</i> Nip.	7			15	
<i>P. luminosa</i> Kut.	7			15	
<i>P. vulgaris</i> Carl.	7			15, 17	
<i>Pompholyx sulcata</i> Hud.	7			13	
<i>Proales theodora</i> (Gosse) *	1, 5, 10, 12				1, 7, 20, 21
<i>Rotaria neptunoida</i> Harr. *	8				15
<i>R. rotatoria</i> (Pall.) *	8, 9				1
<i>Squatinella rostrum</i> (Schm.)	8				1
<i>Synchaeta cecilia</i> Rouss.	5—10	+			1, 5—9, 13, 15
<i>S. gyrina</i> Hood.	6—9				1, 7, 8, 15, 17

Виды	Месяцы	Пелагиаль	Прибрежье, заливы, затоны		
			планктон	среди растительн.	псаммон
<i>S. tremula</i> (Müll.)	10			1	
<i>Trichotria pocillum</i> (Müll.)	5—7			8, 14—16, 20 Л	
<i>T. tetractis</i> (Ehrb.)	7			1 Л	
<i>T. truncata</i> (Whit.)	8			1, 15	
<i>Tripleuchlanis plicata</i> (Lev.)	6—9			1, 8, 15, 17	
<i>Testudinella bidentata</i> (Tern.)				Л	
<i>T. clypeata</i> (Müll.)	7			7	
<i>T. mucronata</i> (Gosse)				Л	
<i>T. patina</i> (Herm.)	7—9			1, 3, 10	
<i>T. p. trilobata</i> (And. et Sh.)				Л	
<i>T. pseudoelliptica</i> Bart.				Л	
<i>Trichocerca</i> (D.) <i>dixon-nuttalli</i> (Jen.)				Л	
<i>T. (D.) ruttneri</i> Don.	10	1, 15 Л			
<i>T. (D.) taurocephala</i> (Hauer)	1, 5—12			1—4, 8, 15, 16, 21	
<i>T. (s. str.) elongata</i> (Gosse)				Л	
<i>T. (s. str.) rattus</i> (Müll.)				Л	
<i>T. (s. str.) r. carinata</i> (Ehrb.)	7, 8			15 Л	
<i>T. (s. str.) r. minor</i> (Fad.)				15 Л	
<i>Wierzejskiella sabulosa</i> (Wisz.)	10				21

* В обрастаниях на коряжнике, Л — литературные данные. Цифрами обозначены месяцы и номера станций

Подобно всей фауне оз. Иссык-Куль, коловратки четко подразделяются на 2 комплекса: пелагический и прибрежный. В прибрежном комплексе можно выделить 2 группы видов, обитающих в солоноватых водах открытой прибрежной части озера и в более опресненных заливах, бухтах и затомах.

Пелагический комплекс коловраток представлен в основном 3 видами: *Keratella quadrata dispersa*, *Hexarthra fennica* и *Synchaeta cecilia*.

Keratella quadrata dispersa — типичный представитель пелагиали оз. Иссык-Куль, уступающий в своем развитии зоопланктонному доминанту озера — *Arctodiaptomus salinus* (рис. 2). Эта коловратка в пелагиали также присутствует в

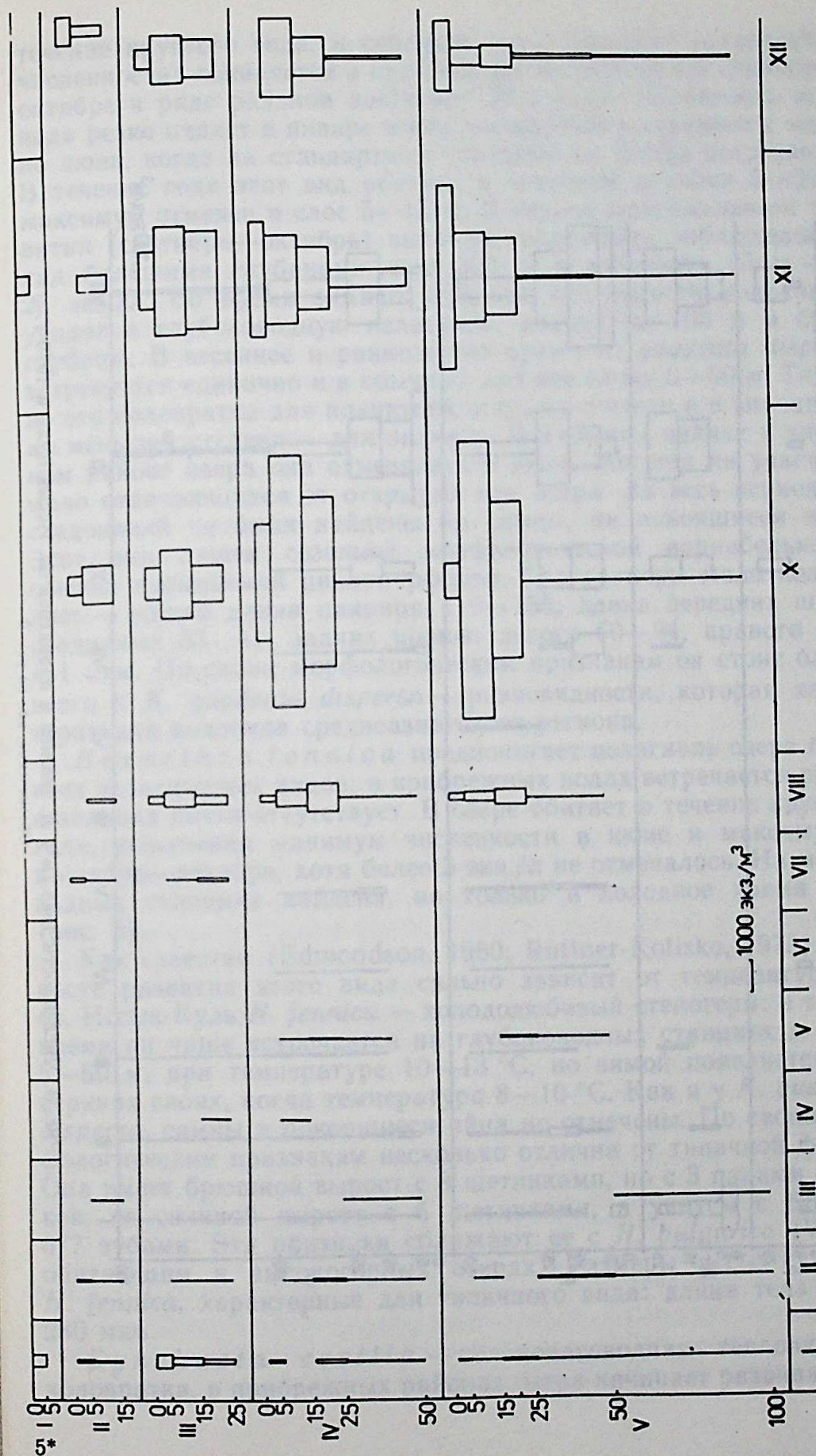


Рис. 2. Численность (экз./м³) *K. quadrata* в планктоне оз. Иссык-Куль в 1979 г. По оси абсцисс — месяцы; по оси ординат — станции (I—V) и глубины, м

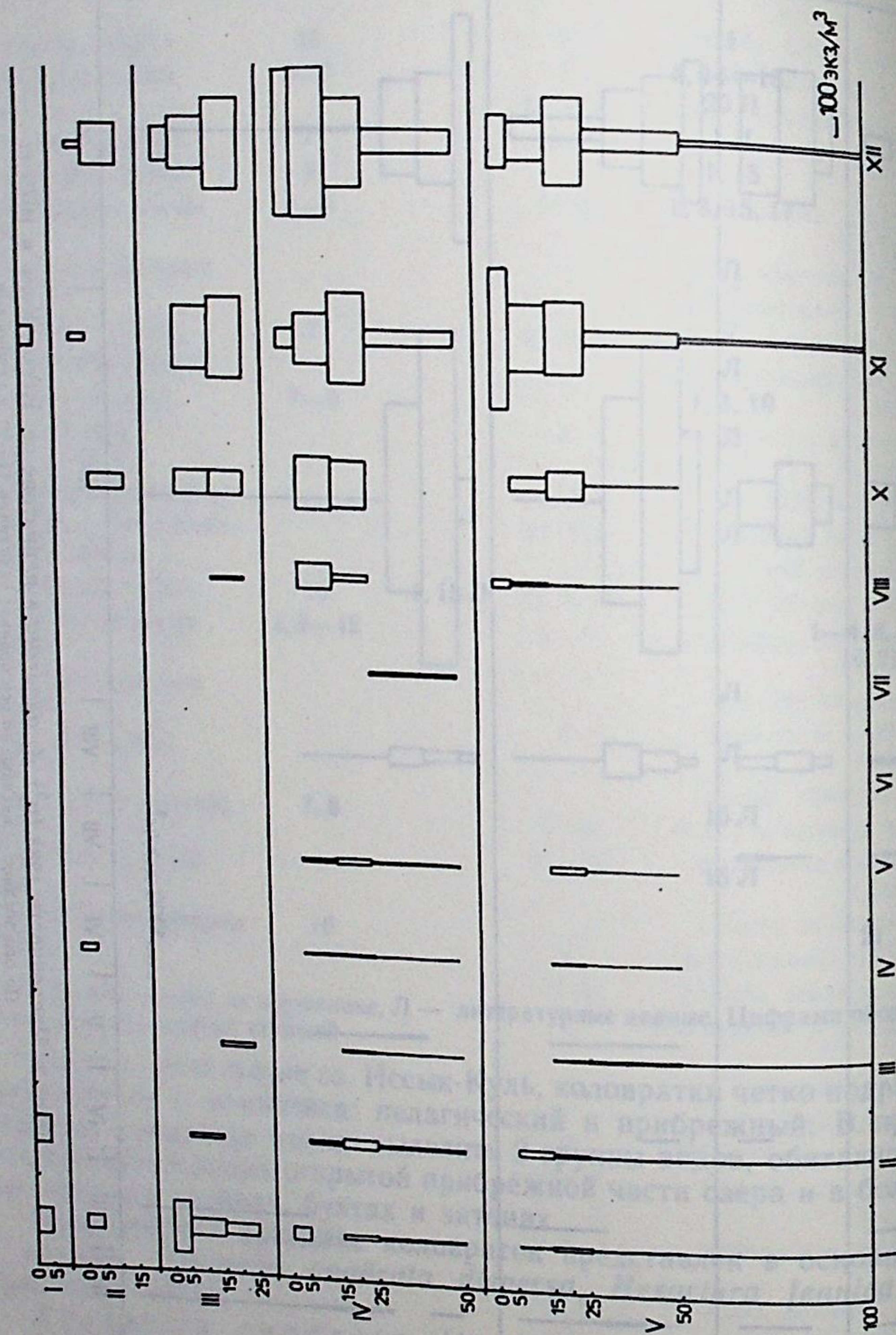


Рис. 3. Численность (экз./м³) *N. fennica* в планктоне оз. Иссык-Куль в 1979 г.

течение круглого года, в середине лета (начиная возрастать в численности) появляется в прибрежном планктоне и в сентябре—октябре в ряде районов достигает 38 экз./л. Численность этого вида резко падает в январе и как минимальная отмечена с марта по июнь, когда на стандартных станциях не всегда встречается. В течение года этот вид обитает в основном в слоях 5—25 м, максимум отмечен в слое 5—15 м. В период максимального развития (сентябрь—октябрь) высокая численность наблюдалась и над большими глубинами: над 300 м в горизонте 25 м — до 26 экз./л. Во время зимнего падения численности коловратки уходят в глубоководную пелагиаль, доходя до 100 м и более глубины. В весеннее и раннелетнее время *K. quadrata dispersa* встречается единично и в обычных для нее слоях 5—50 м. Типична эта коловратка для планктона открытого озера и в значительно меньшей степени — для заливов. В Тюпском заливе и западном районе озера она отмечалась в июле—августе на участках, мало отличающихся от открытых вод озера. За весь период исследований не были найдены ни самцы, ни покоящиеся яйца. Этот вид лишен сезонной морфологической variability, обычно называемой цикломорфозом. Его размеры мало колебались — общая длина панциря 119—135; длина передних шипов срединных 33—41; задних шипов: левого 60—94, правого 82—111 мкм. По своим морфологическим признакам он стоит ближе всего к *K. quadrata dispersa* — разновидности, которая характерна для водоемов среднеазиатского региона.

Hexarthra fennica предпочитает пелагиаль озера более всех пелагических видов: в прибрежных водах встречается редко, в заливах почти отсутствует. В озере обитает в течение круглого года, испытывая минимум численности в июне и максимум — в ноябре—декабре, хотя более 3 экз./л не отмечалось. На мелководных станциях найдена, но только в холодное время года (рис. 3).

Как известно (Edmondson, 1960; Ruttner-Kolisko, 1975), скорость развития этого вида сильно зависит от температуры. В оз. Иссык-Куль *H. fennica* — холодолюбивый стенотерм: в теплое время он чаще встречается на глубоководных станциях в слоях 5—50 м, при температуре 10—13 °С, но зимой появляется и в верхних слоях, когда температура 8—10 °С. Как и у *K. quadrata dispersa*, самцы и покоящиеся яйца не отмечены. По своим морфологическим признакам несколько отлична от типичной формы. Она имеет брюшной вырост с 8 щетинками, но с 3 парами шипиков; ее спинной вырост с 6 щетинками, а ункусы с 6/6 или 6/7 зубами. Эти признаки сближают ее с *H. bulgarica* (Wisz.), обитающим в высокогорных озерах. Размеры иссык-кульской *H. fennica*, характерные для типичного вида: длина тела 216—280 мкм.

Synchaeta cecilia — солоноватоводная теплолюбивая коловратка, в прибрежных районах озера начинает развиваться в

начале мая, максимума численности достигает в теплые месяцы и исчезает из планктона к ноябрю. Температура, при которой этот вид был найден, колебалась от 15 до 24 °С.

В. М. Рылов (1935) предположил, что коловратки рода *Synchaeta*, подобно *A. salinus*, наибольшего развития достигают в открытой пелагиали. Наши данные не подтвердили это предположение, поскольку эта коловратка в массе концентрировалась в прибрежной зоне и наибольшее скопление имела в утренние часы (до 9—10 часов) у самого берега. В прибрежной пелагиали, примерно в 100 м от берега, утром *S. cecilia* распределяется довольно равномерно по всей толще воды до глубины 15 м, и ее численность не столь велика, как у берега. В дневное время коловратки сосредоточиваются в поверхностных водах прибрежной пелагиали, а к вечеру уходят в более глубокие слои. Наибольшая численность *S. cecilia* отмечена у берега в 1978 г.: 16.VIII она достигла 3720 экз./л при 23 °С и 25.IX — 3312 экз./л при 17,5 °С. В обоих случаях максимуму предшествовало появление самцов двумя днями ранее. По всей вероятности, эти два пика численности принадлежат различным разновидностям *S. cecilia*: типичной и *fusipes*, появившейся позднее.

S. cecilia развивается по всей акватории оз. Иссык-Куль, предпочитая заливы. Однако в более евтрофированных участках, особенно у пристани Рыбачинского залива и в глубине Чистого затона (Тюпский залив), она уступает первенство *S. gyrina*.

S. cecilia обычен в эстуариях и прибрежных водах морей (Egloff, 1988). Подобно многим пелагическим видам крупных озер (Stemberger, 1974), этот вид предпочитает прибрежные воды оз. Иссык-Куль, что согласуется с его экологией. Лишь полгода он находит условия для активной жизни, другую половину он проводит в латентном состоянии в стадии покоящегося яйца. Половое размножение происходит в прибрежной зоне, где и откладываются покоящиеся яйца. От береговой зоны идет амиктическое размножение самок, которые в зависимости от условий в водоеме могут в различные годы испытывать колебания в развитии. В более теплые годы, когда поверхностные слои озера прогреваются до 20 °С и выше даже над большими глубинами, *S. cecilia* интенсивно развивается и в открытой глубоководной пелагиали, что и отметил В. М. Рылов (1935).

Несомненно, что сезонные сукцессии пелагических коловраток, в том числе имеющих круглогодичное развитие в озере, связаны с трофическими особенностями пелагиали озера. Как показано работами А. Кулумбаевой (1982), для фитопланктона оз. Иссык-Куль характерно доминирование в видовом составе наннопланктонных форм водорослей, вероятно, основной кормовой базы для коловраток пелагиали. Максимумы развития *K. quadrata dispersa* и *H. jennica* наблюдаются в осеннее и позднеосеннее время, когда отмечается второй пик развития фитопланктона, причем его

концентрация отмечается на глубине 25 м, т. е. на тех же глубинах, что и у коловраток.

Прибрежный комплекс коловраток составляют виды, обитающие в береговых зонах озера и в заливах.

Прибрежная полоса оз. Иссык-Куль занимает около 37% (Павлова, 1964), если ее ширину ограничивать глубинами приблизительно до 50 м. Нами исследовались лишь самые прибрежные зоны с глубинами до 1 м. В сборах, проведенных в августе 1976 г. аквалангистами в придонных слоях на глубинах 3—10 м в Санаторном заливе, коловраток обнаружено не было.

Коловратки обитают преимущественно в тех местах, где произрастают хотя бы редкие заросли харовых водорослей, урути, рдеста, тростника или кладофоры. Число доминирующих видов коловраток прибрежной зоны, как по численности, так и по частоте встречаемости, невелико (всего 13—14% от всех прибрежных коловраток). Выделение экологических групп прибрежной фауны имеет в значительной степени условный характер, поскольку среди этих коловраток мало видов со строгой приуроченностью к определенному биотопу.

Наиболее определенную экологическую группу представляют псаммонные коловратки (21 вид), обитающие в береговом песке выше уреза воды или несколько ниже, иногда в придонном слое мелководного побережья. К типичным псаммоннтам принадлежат *Wierzejskiella sabulosa*, *Lindia janickii*, *Trichocerca taurocephala*, *Encentrum marinum*, *E. diglandula*, *Aspelta reibischi*, *Lecane closterocerca*, *L. nana*, *Cephalodella megaloccephala*, *C. obvia*, *C. gracilis*, *C. catellina*, *Dicranophorus hercules*, *D. epicharis*. В псаммоне, а также в обрастаниях на камнях найдены *Colurella adriatica*, *Lepadella ovalis*, *L. patella*, в зимнее время — *Cephalodella catellina*, а в более опресненных заросших участках *Lecane brodskii*. К самой распространенной среди этой группы коловраток, обычной для псаммона, но часто встречающейся среди зарослей хары и в обрастаниях на камнях, относится *Cephalodella gibba*.

Псаммонные коловратки, как правило, населяют лишь верхние 1—2 см слоя песка, где более всего сосредоточено зеленых водорослей. Нижние слои берегового песка озера часто подстилаются черными и черно-серыми илами с запахом сероводорода. К обитателям ила можно отнести лишь *Rotaria neptunoida*, однажды встреченный в побережье Чистого затона.

Большинство псаммонных коловраток развивается в теплое время с мая по октябрь, однако наиболее распространенные в псаммоне *Cephalodella catellina*, *Trichocerca taurocephala*, *C. gibba* и *Encentrum marinum* встречены и в зимнее время (декабрь—январь), когда температура воды у берега понижалась до 6—8 °С. Этих коловраток связывают трофические взаимоотношения категории жертва—хищник: *Cephalodella gibba* и *Encentrum marinum* нападают на *Cephalodella catellina* и *Tri-*

chocerca taurocephala. Последнюю также поедает *Aspelta rethischi*.

Ротаторная фауна перифитона оз. Иссык-Куль в теплое время малочисленна, и большинство ее представителей (виды *Colurella*, *Lepadella*, *Lecane*, *Cephalodella*) обитает также и в псаммоне. Лишь *Proales theodora* бесспорно можно отнести к истинно перифитонной фауне. В зимнее время при температуре воды 8—10 °С в обрастаниях на камнях *Cladophora fracta* Kutz. этот вид достигает огромной численности (110 тыс. экз./м² при биомассе 74 мг/м²). В летнее время он обычен в реофильной фауне горных рек (р. Тюп и др.) при температуре воды 12—16 °С. Этот эвригалинный холодолюбивый стенотерм столь же часто встречается и в прибрежье оз. Байкал при температуре воды 5—7 °С. В береговых «ваннах» коряжника Змеиного залива в теплое время (август—сентябрь) была найдена *Rotaria rotatoria*, которая, как и другие представители сапробионтной фауны, не характерна для чистых олиготрофных вод оз. Иссык-Куль. Сессильных коловраток в нем не удалось обнаружить, хотя специальных круглогодичных сборов на стеблях водной растительности не проводилось.

Самую многочисленную группу иссык-кульских коловраток прибрежья составляют фитофильные планктонобентосные формы (47 форм). Однако лишь примерно треть их (13 видов или 23%) можно отнести к доминантным формам этой группы. Остальные коловратки встречены 1—2 раза и обычно в единичном числе. К самым распространенным фитофилам следует отнести *Euchlanis oropha*, *Brachionus quadridentatus brevispinus*, *Eosphora ehrenbergi*, затем *Lecane luna*, *Notholca acuminata*, *Lophocharis ambidentata*, еще более редко встречались *Testudinella patina*, *Tripleuchlanis plicata*, *Notholca squamula*, а в более опресненных участках *Lecane bulla*, *Euchlanis dilatata unisetata*, *Trichotria pocillum*, *Mytilina ventralis brevispina*. За исключением *Lophocharis ambidentata*, который найден до сих пор только в солоноватых водах, остальные коловратки эвригалинны. Почти все они теплолюбивы и развиваются в теплое время (май—октябрь). Наиболее эвритермна круглогодично встречающаяся *Euchlanis oropha*, хотя максимум развития ее отмечен в мае и июле. Только в холодное время в марте и зимой (декабрь—январь) обнаружена *Notholca squamula*.

Из этих наиболее широко распространенных коловраток, обитающих среди водной растительности прибрежья как открытой части озера, так и его заливов и затонов, самые плотные популяции были отмечены у *Euchlanis oropha* (185 экз./л), *Cephalodella gibba* (80 экз./л), *Brachionus quadridentatus*, *Lecane luna*, *Testudinella patina* (десятки экземпляров в литре). Почти все они детрито-, бактерио- и альгофаги. Исключение составляют *Cephalodella gibba* и *Eosphora ehrenbergi*. К обычной жертве последней принадлежит *Euchlanis oropha*, которой она преимущественно питается, однако в силу большой своей агрессивности, она

нападает на личинок трематод, чем может приносить заметную пользу в борьбе с паразитарными заболеваниями рыб и птиц (Кутикова, 1978; Токобаев, Кутикова, Чибиченко, 1979).

Сезонная сукцессия фитофильной прибрежной фауны, в том числе и коловраток, впервые была исследована В. Н. Левитским (1968). Им показано, что в летнее время из-за развития коловраток (преимущественно *Synchaeta*) в зарослях тростника достигается самая высокая численность прибрежного планктона (52,6 мг/м³), которая значительно выше, чем в открытом прибрежье и пелагиали. Это согласуется с нашими данными о максимуме летнего планктона в прибрежной зоне, вызываемом концентрацией *S. cecilia* в утренние часы.

Нами исследовались сезонные изменения фауны коловраток зарослей тростника в более открытой части Чолпон-Атинского залива. Здесь обнаружены 12 видов и несколько иного качественного состава: доминирующим оказался круглогодичный *Euchlanis oropha*, а в зимнее время — *Proales theodora*.

Группа планктических коловраток (18 форм) прибрежья оз. Иссык-Куль включает как виды, обитающие в толще воды заливов и затонов (15 форм), так и выносящиеся стоками из близлежащих водоемов (*Asplanchna priodonta*, *Brachionus calyciflorus*, *Pompholyx sulcata*). К наиболее распространенным коловраткам следует отнести *Hexarthra oxyuris* и *Synchaeta gyrina*, заметно развивающиеся в летнее время в планктоне Рыбачинского и Тюпского заливов, а также его затонов. *S. gyrina* нередко встречалась совместно с *S. cecilia*, хотя явно предпочитала более евтрофированные воды. Она несколько крупнее *S. cecilia*, и по размеру может быть отличима даже в фиксированных пробах. Его развитие происходит в теплое время (июль—сентябрь), половое размножение отмечено в Чистом затоне Тюпского залива в июле, а наибольшая численность — в Рыбачинском заливе в июле (50 экз./л). В открытых водах оз. Иссык-Куль еще В. М. Рылов (1930) отмечал *Diurella* sp., которая, по нашим данным, вероятно, принадлежит к *Trichocerca ruttneri*.

Более изолированную группу видов составляют коловратки, обитающие в глубине заливов и затонов (*Brachionus urceus*, *Polyarthra vulgaris*, *P. luminosa*, *Keratella cochlearis*, *Euchlanis lucksiana*, *Filinia longiseta*, *F. terminalis*). Большинство представителей этой группы теплолюбивы, за исключением последнего вида, наибольшее развитие которого Левитский отметил в весеннее время. Они принадлежат к числу пресноводных эвригалинных видов. Исключением являются галобионтные *Hexarthra oxyuris* и *Synchaeta gyrina*, обитающие в несколько опресненных участках озера, и *Brachionus plicatilis*, неоднократно отмеченные в затомах В. М. Рыловым и С. Д. Муравейским, а нами встреченные лишь однажды. Характерным представителем фауны оз. Иссык-Куль этот вид назван быть не может.

Таким образом, из 94 таксонов, найденных в фауне оз. Иссык-Куль, лишь 10% принадлежат к галобионтным видам. Многие из них переносят колебания солености среды в широких пределах (*Hexarthra fennica*, *H. oxyuris*, *Brachionus quadridentatus brevispinus*, *S. cecilia*).

В прибрежной фауне встречаются галофилы: *Encentrum marinum* и *Aspelta reibischi* в псаммоне, *Lophocharis ambidentata*, *B. quadridentatus brevispinus* и *Notholca bipalium* среди водной растительности. Большинство коловраток оз. Иссык-Куль принадлежит к эвригалинным видам.

Качественный состав фауны коловраток не отражает особенностей термического режима озера, названного «горячим». В озере не найдены обычные для южных широт и распространенные в среднеазиатском регионе такие виды, как *Keratella tropica*, *B. falcatus* и др. Препятствием к обитанию в озере этих видов, вероятно, служат его олиготрофные воды. Фауна оз. Иссык-Куль также лишена, даже в зимнее время, представителей северного озерного планктического комплекса (Герд, 1946; Кутикова, 1975), чему причиной может быть минерализация вод. Уникальность этого высокогорного водоема, его физико-географических и биологических особенностей, проявляется и в специфике качественного и количественного развития коловраток (Кутикова, Фолиян, 1978).

ЛИТЕРАТУРА

- Герд С. В. Планктические комплексы больших озер Карелии и летние миграции ряпушки. // Учен. зап. Карело-фин. ун-та, 1946.— Т. 1.— С. 305—340.
- Кулумбаева А. А. Фитопланктон озера Иссык-Куль.— Фрунзе, 1982.— 107 с.
- Кутикова Л. А. Планктонные коловратки. // Биол. продуктивность северных озер. I., 1975.— С. 67—76 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 56).
- Кутикова Л. А. Коловратки (Rotatoria) реки Тюп и Тюпского залива в летние месяцы. // Гидробиол. исслед. на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль.— Л., 1977.— С. 95—99.
- Кутикова Л. А. Хищные коловратки (Rotatoria) в прибрежных биоценозах озера Иссык-Куль. // Морфология, систематика и эволюция животных.— Л., 1978.— С. 68—70.
- Кутикова Л. А., Фолиян Л. А. Генезис фауны коловраток озера Иссык-Куль. // Биол. основы рыбного хозяйства водоемов Ср. Азии и Казахстана, 1978.— С. 92—93.
- Левитский В. Н. Сезонные изменения фауны зарослей тростника на озере Иссык-Куль. // Ихтиол. и гидробиол. исслед. в Киргизии.— Фрунзе, 1968.— С. 70—82.
- Муравейский С. Д. Rotatoria озера Иссык-Куль. // Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Серия VIII—а, зоология, 1937.— Вып. 36.— С. 3—19.
- Озеро Иссык-Куль (очерк по физической географии).— Фрунзе, 1978.— 210 с.
- Павлова М. В. Зообентос заливов озера Иссык-Куль и его использование рыбами.— Фрунзе, 1964.— 85 с.
- Рылов В. М. Данные о зоопланктоне озера Иссык-Куль. // Иссык-Кульская экспед. 1928 г. АН СССР.— Л., 1930.— Вып. 1.— С. 111—136.
- Рылов В. М. Некоторые качественные и количественные данные о планктоне озера Иссык-Куль. // Тр. Киргиз. компл. экспед. АН СССР, 1935.— Т. 3.— Вып. 2.— С. 87—96.

Токобаев М. М., Кутикова Л. А., Чибиченко Н. Т. Хищная коловратка *Eosphora ehrenbergi* — биоэлиминатор церкарий в озере Иссык-Куль. // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 1979.— Т. 29.— С. 146—149.

Фолиян Л. А. Зоопланктон озера Иссык-Куль (качественный состав). // Ихтиол. и гидробиол. исслед. в Киргизии.— Фрунзе, 1973.— С. 3—11.

- Daday E. (Дадай Э.) Остракода и планктон озер Иссык-Куль и Чатыр-Куль. // Тр. СПб о-ва естеств., 1909.— Т. 39.— Вып. 2 (1).— С. 33—58.
- Edmondson W. T. Reproductive rates of rotifers in natural populations. // Mem. Inst. Ital. Idrobiol., 1960.— Vol. 12.— P. 21—77.
- Egloff D. A. Food and growth relations of the marine microzooplankton, *Synchaeta cecilia* (Rotifera) // Hydrobiologia, 1988.— Vol. 157.— P. 129—141.
- Ruttner-Kolisko A. The influence of fluctuating temperature on plankton rotifers. // Symp. Biol. Hung., 1975.— Т. 15.— P. 197—204.
- Stemberger R. S. Temporal and spatial distributions of planktonic rotifers in Milwaukee harbor and adjacent Lake Michigan. // Proc. 17 th. Conf. Great Lakes Res., 1974.— P. 120—134.

УДК 574.583.471.2

Т. С. Смирнова

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЗООПЛАНКТОНА В РАЗНЫХ РАЙОНАХ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

Совершенно очевидно, что характер сезонных изменений планктона определяется особенностями условий в озере, которые зависят в первую очередь от географического положения водоема и его морфометрии.

В таком крупном озере, как Ладожское, на его огромной акватории разнообразие условий существования очень велико, поэтому и различия в зоопланктоне разных участков весьма значительны и выражаются как в различии видового состава, так и в соотношении основных групп зоопланктона. Особенно велики различия в характере сезонных изменений общей численности и биомассы зоопланктона. Так, например, сравнение сезонных изменений биомассы зоопланктона на мелководной станции 1 на юге озера и глубоководной (около 70 м) станции 55 в центральном районе озера показывает, что первый максимум биомассы на южной станции отмечался в 1981 г. в июне, а на центральной станции был сдвинут на август (Смирнова, 1987 а).

Каковы же различия условий существования зоопланктона в мелководном прибрежье и в центральном глубоководном районе? Эти различия объясняются особенностями термического режима крупного глубокого озера, расположенного в умеренной зоне. Термический режим крупных озер подробно изучен А. И. Тихомировым (1982). Дело в том, что огромная водная масса озера (908 км³) не может прогреться быстро, вся сразу. Весеннее нагревание в озере, начинаясь от берегов, прежде всего распространяется на мелководные прибрежья. Сначала прогреваются мелководные южные губы, здесь температура воды в мае может достигать значений, характерных для начала летнего сезона (10—12°), и уже устанавливается прямая температурная стратификация. В это же время в центральных глубоководных участках температуры воды очень низки и не превышают 3°, могут быть даже ниже 2°. Поскольку вода имеет наибольшую плотность при 4°, то на границе между прогретой выше 4° прибрежной областью, названной А. И. Тихомировым теплоактивной, и холод-

ной теплоинертной областью образуется зона смешений — полоса, названная фронтом термического бара, где температура воды от дна до поверхности равна 4°. Этот фронт термобара, в зависимости от погодных условий выраженный лучше или хуже, разделяет прибрежные водные массы, образующиеся за счет трансформации поступивших в озеро первичных вод притоков, и основную озерную водную массу (Тихомиров, 1982; Богословский и Кириллова, 1973). 30 мая фронт термобара располагается в среднем по изобате 30 м, и затем происходит постепенное его продвижение к центральным глубоководным районам. Весеннее нагревание заканчивается в среднем к середине июля, и только тогда в центральных районах озера образуется прямая термическая стратификация и начинает развиваться летний планктон. Только после исчезновения термобара в центральные районы озера проникают прибрежные водные массы, обогащенные биогенными и органическими веществами, которые вносят в озеро притоки, и здесь наблюдается трансформация вод. Трансформация вод происходит при участии всех групп планктонных организмов, которые интенсивно развиваются в местах смешения, поэтому обычно смешение вод сопровождается увеличением численности планктонных организмов и, наоборот, каждому подъему численности планктонных организмов, как правило, предшествует смешение вод в этом участке (Смирнова, 1972, 1986).

В период весеннего нагревания в озере развивается плотностная циркуляция циклонального характера — против часовой стрелки (Охлопкова, 1966). После исчезновения термобара менее плотная теплая вода прибрежной зоны натекает на более плотную холодную воду основной озерной водной массы и отклоняется вправо: образуется циклональная циркуляция, охватывающая все озеро. Эта циркуляция сохраняется и после исчезновения термобара, так как над глубоководной частью озера и летом сохраняется купол холодных вод с температурой около 6°, и остается различия в плотности воды. Соответственно остаются и течения, только скорости их летом в южной части озера уменьшаются, на юге даже наблюдается обратное смешение вод. Наибольшие скорости течения наблюдаются вдоль западного и восточного берегов озера. В южной части северной части озера отмечается образование вращающихся циркуляций, обусловленных ветром. В южной части озера банок в этом районе озера в южной части озера ветре направления плывущих вод. В южной части озера методом, совпадающим с методом, совпадающим с методом, сравнительно с... падение измен... ветер наруш... образую...

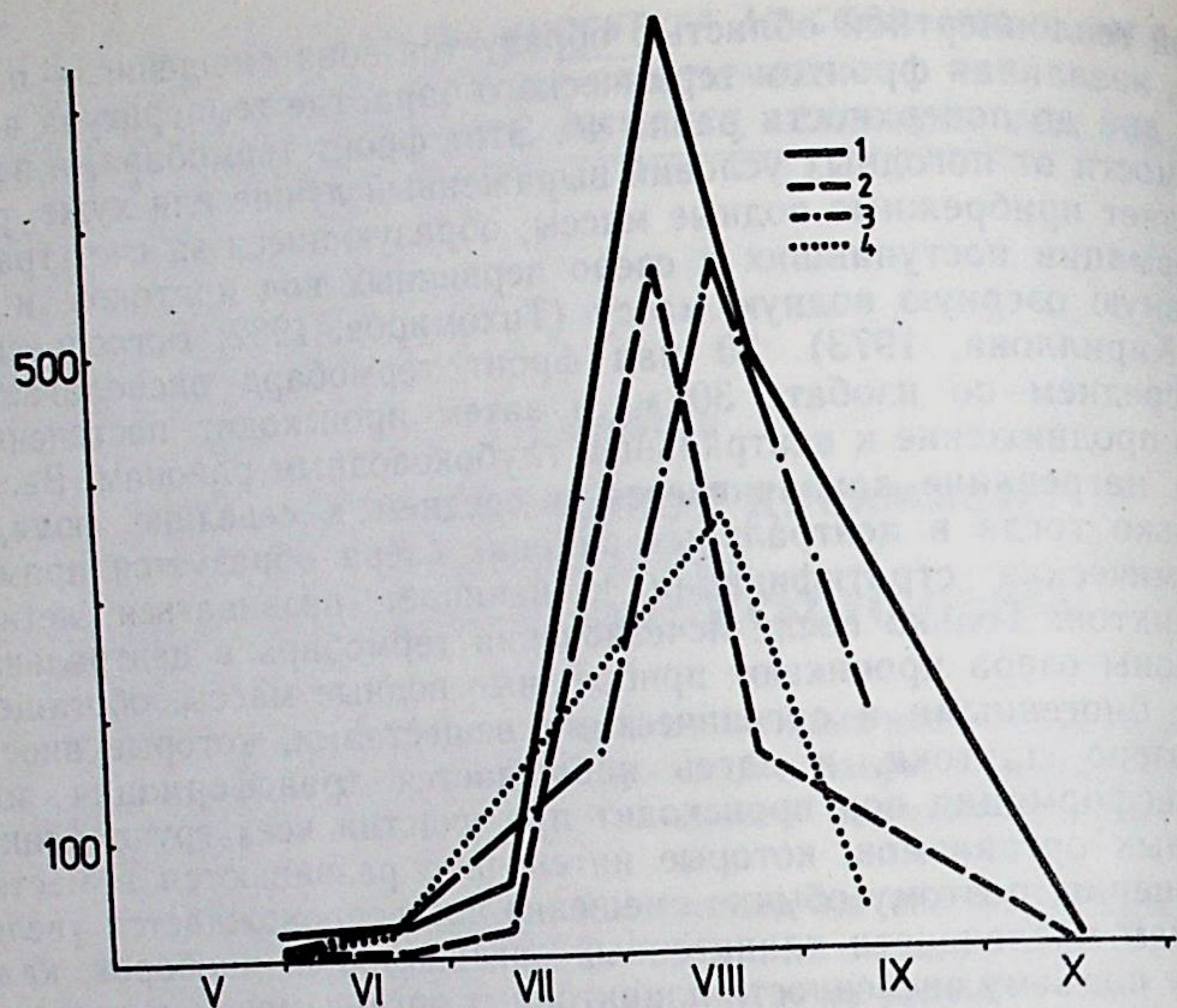


Рис. 1. Сезонные изменения продукции зоопланктона на ст. 82:
 1 — фильтраторы, 1981 г., 2 — хищники, 1981 г., 3 — фильтраторы, 1983 г., 4 — хищники, 1983 г.
 По оси ординат — продукция, мг/м²; по оси абсцисс — время, месяцы

по акватории озера. Если паводочные воды р. Волхова, обогащенные, в частности, фосфором, попадают непосредственно в Волховскую губу в мае—июне, то эти же воды, в значительной степени трансформированные, достигают центральных глубоководных частей озера лишь в июле—августе, и интенсивное развитие зоопланктона здесь начинается лишь со времени проникновения сюда прибрежных вод, т. е. подъему численности зоопланктона предшествует смешение различных водных масс. В связи с этим легко понять, почему в отдельных частях озера сроки появления в планктоне и пребывания в нем, продолжительности развития, а также уровень обилия и величины численности различных видов и групп зоопланктона отличаются весьма существенно.

Рассмотрение характера сезонных изменений продукции зоопланктона на отдельных станциях озера в 1981 г. показывает, что эти величины по всему озеру, его основному плесу, в мае—июне были очень низкие, не превышая 50 мг/м². В середине июля продукция зоопланктона в центральном районе (станции 55 и 82) существенно не изменилась (рис. 1). В то же время продукция зоопланктона возросла как в южном (ст. 10), так и в северном озерном (ст. 105) районах, достигая соответственно 700 мг/м² и 350 мг/м² — фильтраторы и 525 мг/м² и 125 мг/м² — хищники (рис. 2 и 3). Дальнейшее повышение до максимума наблюдалось

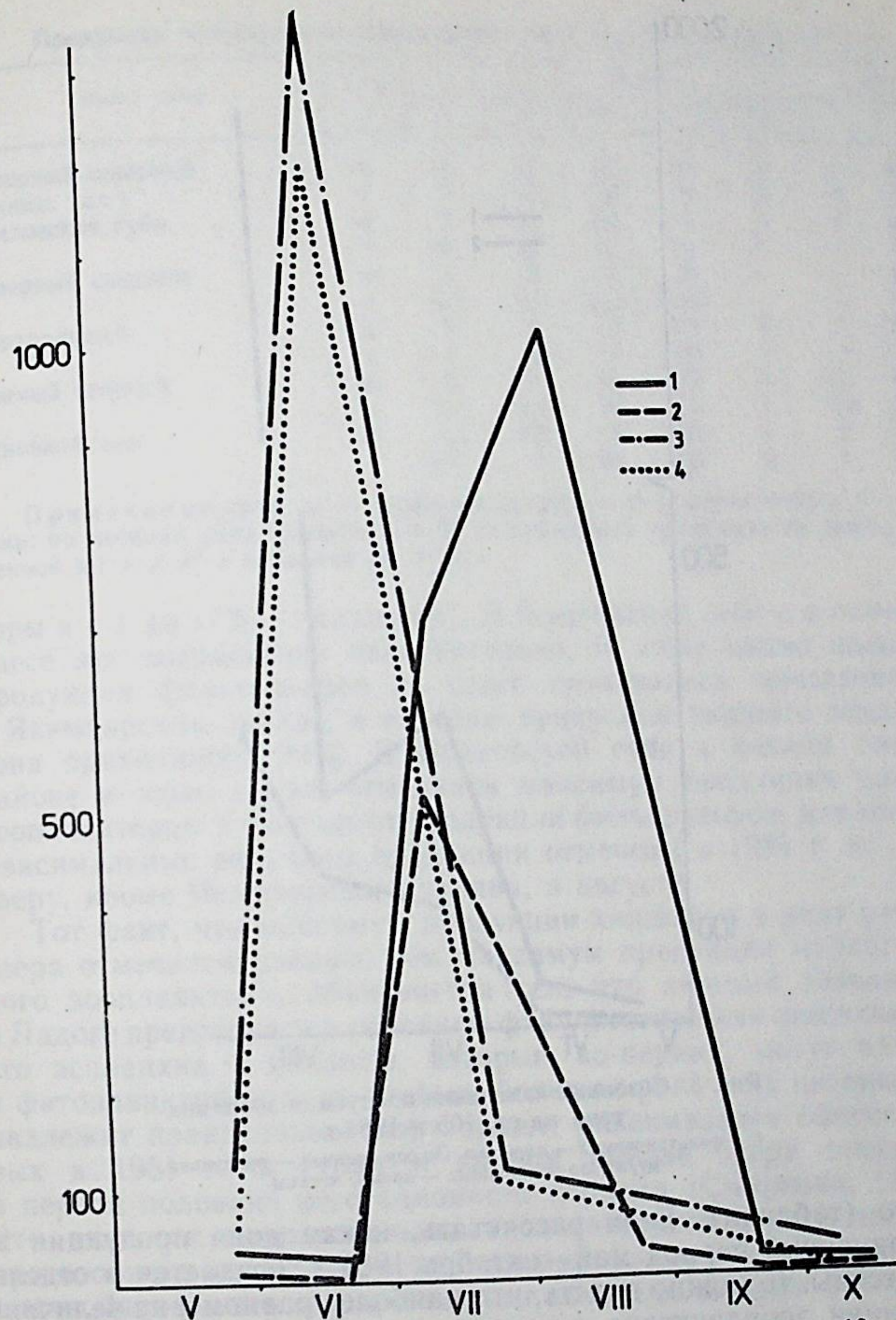


Рис. 2. Сезонные изменения продукции зоопланктона на ст. 10:
 1 — фильтраторы, 1981 г., 2 — хищники, 1981 г., 3 — фильтраторы, 1983 г., 4 — хищники, 1983 г.
 По оси ординат — продукция, мг/м²; по оси абсцисс — время, месяцы

к началу августа на всем озере, кроме северного озерного района, в котором после некоторого спада в первых числах августа отмечено резкое повышение продукции зоопланктона в последней декаде этого месяца.

Поэтому и распределение величин продукции зоопланктона в течение вегетационного периода в разных районах озера неодн-

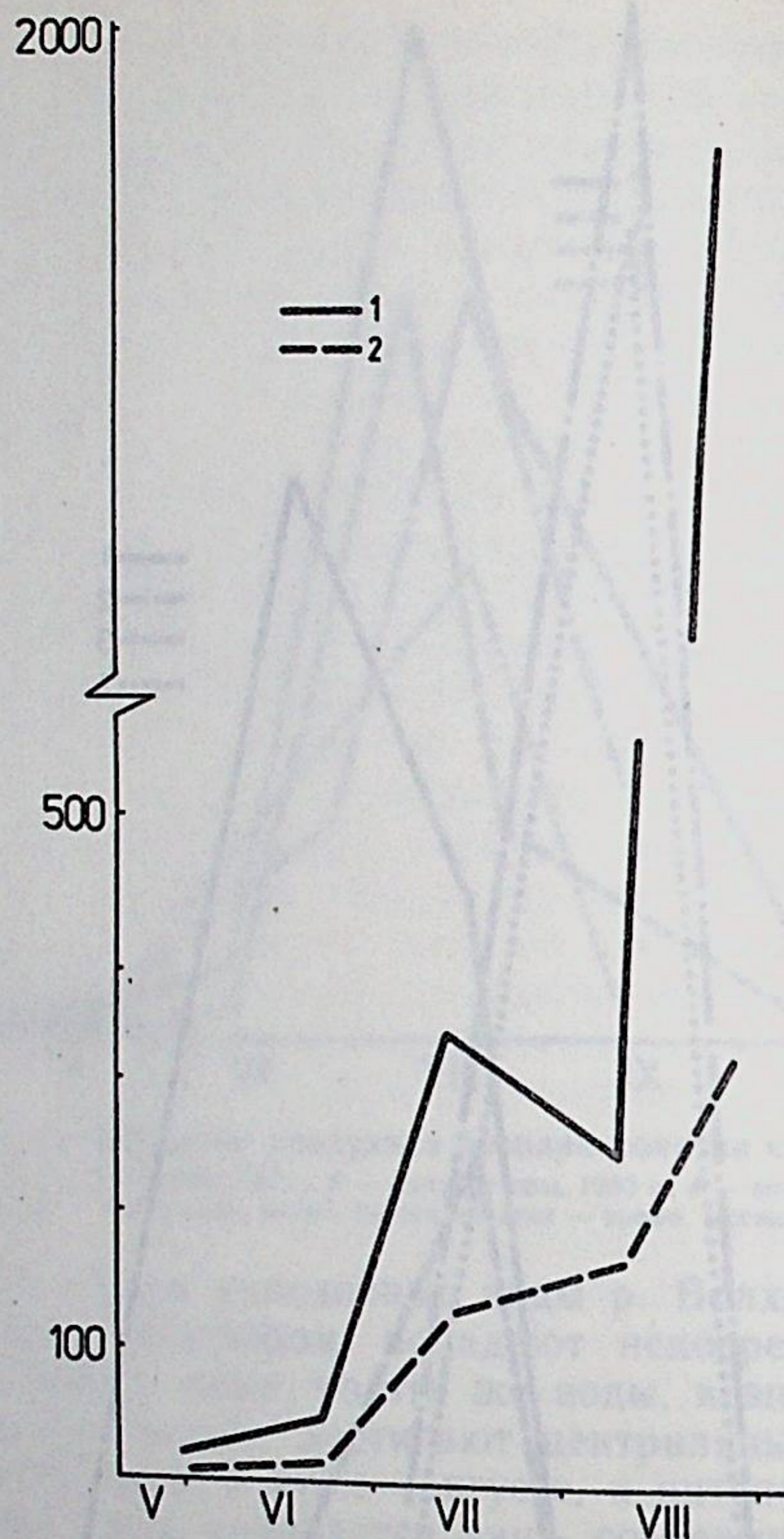


Рис. 3. Сезонные изменения продукции зоопланктона на ст. 105 в 1981 г.:
1 — фильтраторы, 2 — хищники. По оси ординат — продукция, мг/м²; по оси абсцисс — время, месяцы

наково (таблица). Если рассчитать, какая доля продукции за вегетационный период май—октябрь 1981 г. создается в отдельные месяцы, то можно видеть, что наиболее равномерно величины продукции зоопланктона распределены между этими месяцами в мелководной Волховской губе, расположенной на юге озера. Уже в мае здесь создавалось 7% продукции фильтраторов и 10% продукции хищников, в то время как в Якимварском заливе на севере озера в мае создавалось всего 3% продукции фильтраторов и всего 1% продукции хищников, а по основному плесу в среднем продукция фильтраторов составляла 1,5%, а хищников была менее 1%.

В июне эти величины, естественно, возрастают во всех районах, особенно резко в Якимварском заливе (с 3 до 11% — фильтра-

Продукция зоопланктона Ладожского озера за май—октябрь 1981 г.

Район озера	Троф. гр.	Месяцы						Сезон, V—X
		V	VI	VII	VIII	IX	X	
Северный шхерный (Якимв. зал.)	ф	3	11	46	35	2	3	53,43
	х	1	17	59	18	2	3	30,96
Волховская губа	ф	7	8	36	41	5	2	35,13
	х	10	13	42	30	4	1	19,21
Северный озерный	ф	1	3	23	73	—	—	44,04
	х	0,1	2,6	32,7	64,6	—	—	11,14
Центральный	ф	2	4	7	74	9	4	20,37
	х	<1	2	4	82	9	3	12,25
Южный озерный	ф	2	1	43	52	2	<1	48,80
	х	0,1	0,5	79	19	1	0,4	20,02
Основной плес	ф	1,5	2,5	25	65	4	2	33,76
	х	<1	2	36	56	5	1	13,97

Примечание. троф. гр. — трофические группы; ф — фильтраторы, х — хищники; по месяцам дана продукция в % от суммарной продукции за сезон, выраженной в г под м² и принятой за 100%.

торы и с 1 до 17% — хищники). В Волховской губе и в основном плесе это возрастание незначительно. В июле около половины продукции фильтраторов за сезон создавалось зоопланктоном в Якимварском заливе, а на долю продукции хищного зоопланктона приходилось 59%. В Волховской губе и южном озерном районе в июле также отмечался максимум продукции хищных зоопланктеров, в отличие от продукции фильтраторов, для которых максимальные величины продукции отмечены в 1981 г. по всему озеру, кроме Якимварского залива, в августе.

Тот факт, что максимум продукции хищников в ряде районов озера отмечался раньше, чем максимум продукции мирного сетного зоопланктона, объясняется тем, что хищный зоопланктон в Ладоге представлен в основном факультативными хищниками — это аспланхна и циклопы, которые, во-первых, могут питаться и фитопланктоном и, во-вторых, большая роль в их питании принадлежит планктонным инфузориям, максимальное обилие которых в 1981 г. в губах и южном районе озера отмечалось в первой половине вегетационного периода (Смирнова, 1987 б). Это является дополнительным доказательством большой роли протозойного планктона в функционировании пелагических сообществ Ладожского озера, о чем уже сообщалось ранее (Смирнова, 1988).

В глубоководных районах озера максимальная продукция сетного зоопланктона (коловраток и ракообразных) отмечалась в августе. В северном озерном районе в это время создавалось 73% продукции фильтраторов и 65% продукции хищников, в центральном — 74% и 82% соответственно. В сентябре 1981 г. по всему озеру наблюдалось уменьшение продуцирования зоопланктона, особенно сильное в Якимварском заливе и южном районе озера — до 1—2%; менее резкое (до 9%, как фильтраторы, так и хищники) — в центральном районе озера.

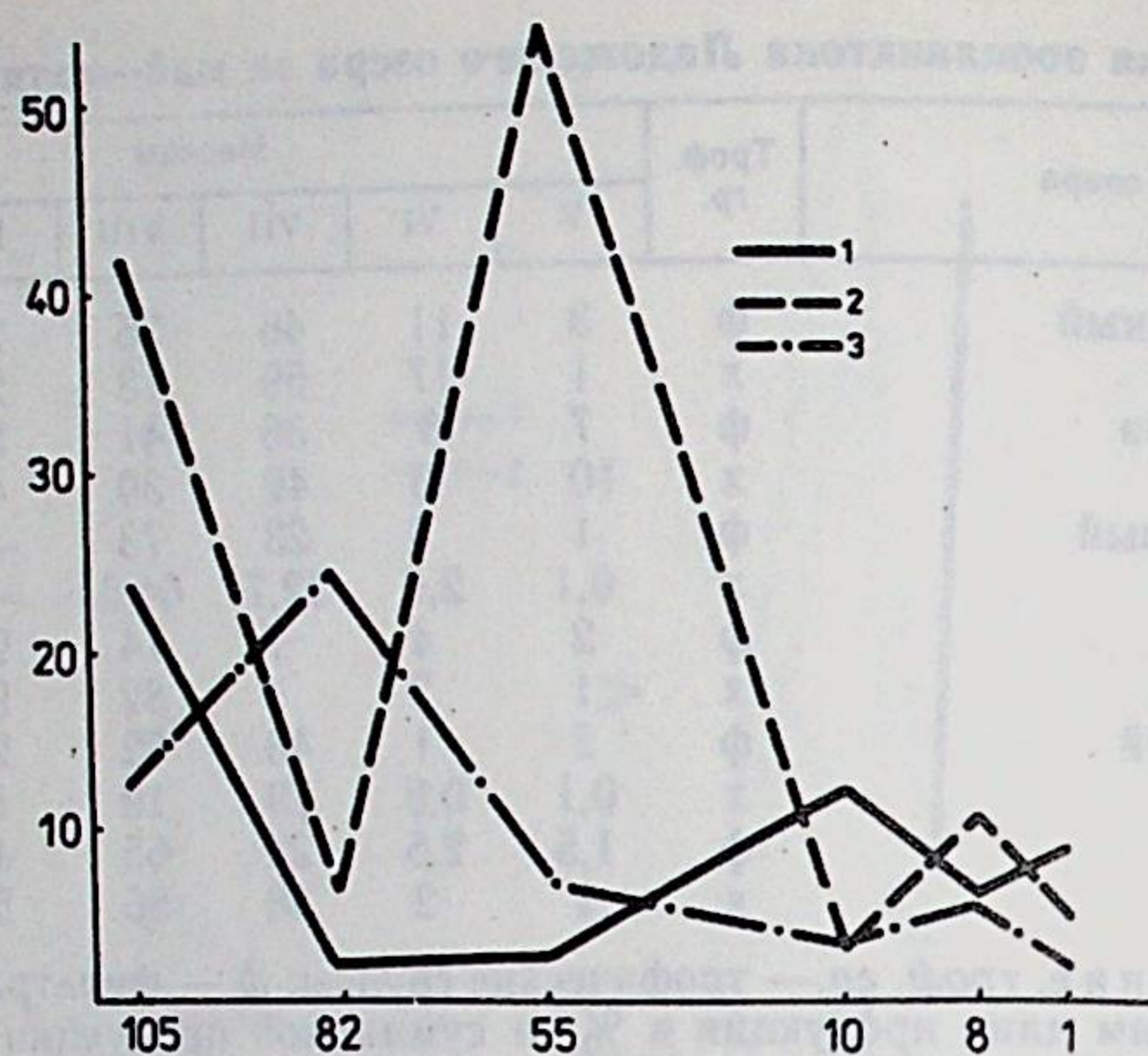


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона на станциях продольного разреза:

1 — 11 июля 1981 г., 2 — 27 июля 1983 г., 3 — 30 июля 1987 г.
По оси ординат — продукция, г/м²; по оси абсцисс — номера станций

В октябре в основном по озеру наблюдалось дальнейшее снижение продукции зоопланктона, за исключением незначительного увеличения этого показателя в Якимварском заливе.

Таково было распределение продукции зоопланктона в разных районах озера по отдельным месяцам в 1981 г. Это был год, средний по уровню развития зоопланктона, и он характеризовался холодной затяжной весной, когда фронт термического бара сформировался в сравнительно поздние сроки. Период весеннего нагревания в этот год проходил в сравнительно маловетренную погоду, и основной объем паводочных вод южных притоков плотностным течением, проходящим вдоль восточного берега с юга на север, был перенесен в северные районы озера (Гусаков и др., 1987). Продвижение этих вод к центру озера происходило медленно и постепенно. В другие годы, при других термических и гидродинамических условиях, в озере картина может сильно отличаться. Так, например, в 1983 г. при более раннем нагревании озера, сопровождавшемся сильным ветровым перемешиванием весной, максимум продукции фильтраторов, так же, как и хищников, в южном районе озера, на ст. 10, расположенной у о. Сухо, отмечен в середине июня, т. е. значительно раньше, чем в 1981 г., когда при сравнительно маловетренной погоде происходило постепенное продвижение прибрежных вод и зоны трансформации, в которой интенсивно развивается планктон, от берегов к центру озера (см. рис. 2).

В связи с различиями гидродинамических и термических условий в озере в разные годы может быть и различное соотношение обилия зоопланктона на разных станциях. Так, на станциях продольного разреза соотношение биомасс зоопланктона в 1981,

1983 и 1987 гг. было совершенно различным. В 1981 г. в июле максимальная биомасса наблюдалась на самой глубокой станции 105 в северном озерном районе (рис. 4). В 1983 г. в этом же месяце максимум биомассы был в центре озера, на станции 55, а в конце июля 1987 г. — также в центральном районе, но на станции 82, причем абсолютные значения биомасс зоопланктона в 1983 г. были выше, чем в другие годы, что объясняется тем, что 1983 г. был вообще более теплым.

Эти особенности сезонной динамики зоопланктона в разных участках озера, отражающиеся и в распределении зоопланктона по акватории, необходимо учитывать при анализе межгодовых различий обилия и продуктивности его. Очевидно, что, подобно продукции зоопланктона, рассчитанной в нашей работе физиологическим методом по тратам на обмен (Методические рекомендации..., 1982), изменяются в разных районах озера и другие функциональные показатели зоопланктона, расчет которых ведется аналогичным способом — рационы обоих трофических уровней, экскреция азота и фосфора.

Понимание связи распределения зоопланктона с характером динамики вод и условиями трансформации различных водных масс, использование представлений о распределении количественных показателей зоопланктона в разных районах озера в течение вегетационного периода (см. таблицу), позволит по непродолжительным наблюдениям оценить уровень обилия и продуцирования зоопланктона в тот или иной год. Необходимо только, намечая станции отбора проб, учитывать закономерности и своеобразные особенности существующих в озере течений.

ЛИТЕРАТУРА

- Богословский Б. Б., Кириллова В. А. Водные массы озер с различным водообменом (на примере озер Онежского, Ладожского и Ильмень). // Вопросы современной лимнологии. — Л., 1973. — С. 102—113.
- Гусаков Б. Л., Мурашева Е. Б., Расплетина Г. Ф., Тержевик А. Ю. Распределение общего фосфора и общего азота по акватории озера. // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. — Л., 1987. — С. 68—75.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. — Л., 1982. — 33 с.
- Охлопкова А. Н. Течения Ладожского озера. // Гидрологический режим и водный баланс Ладожского озера. — Л., 1966. — С. 265—279.
- Смирнова Т. С. Планктонные коловратки и ракообразные. // Зоопланктон Онежского озера. — Л., 1972. — С. 126—240.
- Смирнова Т. С. Локализация продуктивных зон пелагиали больших озер в связи с неоднородностью вод. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1986. — Т. 152. — С. 172—182.
- Смирнова Т. С. Зоопланктон. // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. — Л., 1987 а. — С. 119—126.
- Смирнова Т. С. К характеристике планктонных инфузорий Ладожского озера. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987 б. — Т. 172. — С. 126—133.
- Смирнова Т. С. Соотношение количественных показателей протозойного и метазойного планктона Ладожского озера. // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. — Л., 1988. — С. 35—40.
- Тихомиров А. И. Термика крупных озер. — Л., 1982. — 232 с.

УДК 591.524.12

Б. Л. Гутельмахер, К. С. Арбачяускас, П. И. Крылов,
Л. Е. Анохина, Е. Б. Павельева

ВЛИЯНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ПИТАНИЕ, ПЛОДОВИТОСТЬ И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ ПЛАНКТОННЫХ ВЕТВИСТОУСЫХ

К важнейшим факторам, определяющим динамику численности развития планктонных фильтраторов, относится их обеспеченность пищей. Трофические условия водоемов обычно оценивают по количеству и размерному составу взвешенного вещества, однако сами по себе данные о доступном фильтраторам корме не всегда отражают степень удовлетворения пищевых потребностей зоопланктона. При проведении лабораторных экспериментальных исследований питания фито- и бактериопланктоном остается проблема приложимости полученных результатов к природным условиям. Более реалистичная оценка обеспеченности пищей планктонных фильтраторов возможна при одновременном использовании обоих подходов.

В данной работе сделана попытка сопоставить результаты опытов по питанию ветвистоусых ракообразных с оценками их обеспеченности пищей в естественных условиях (по плодовитости и скорости роста) и с содержанием в воде потенциально возможных пищевых частиц. Сопоставление результатов проведено для ветвистоусых ракообразных, поскольку они, благодаря более коротким жизненным циклам, быстрее реагируют на изменение трофических условий в водоеме, чем веслоногие. Цель работы: 1) изучение питания рачков природным фито- и бактериопланктоном, 2) оценка влияния размерного состава взвеси на плодовитость ветвистоусых, 3) сопоставление состава и количественного развития фито- и бактериопланктона со скоростью роста и плодовитостью рачков в водоеме.

Исследования выполняли в течение вегетационных сезонов (май—октябрь) 1986—1988 гг. на озерах Большой Окуненок и Малый Окуненок, расположенных на территории Сяберского комплексного заказника (Лужский район Ленинградской области). Площадь озер, соответственно, 6 и 3 га, максимальная глубина 3 и 2 м.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Отбор всех проб проводили в центральной части озер раз в 3—10 дней. Для определения видового состава и количества водорослей пробы собирали батометром с 4—6 горизонтов, сливали в одну емкость, из которой 0,5 л фиксировали формалином и отстаивали. Учет бактерий проводили методом прямого счета в интегральных пробах, а их биомассу — по среднему размеру палочек и кокков. Пробы рачкового зоопланктона отбирали с помощью планктончерпателя объемом 8 л с 3 горизонтов в 3 случайно выбранных точках озера. Собранную планктончерпателем воду фильтровали через планктонную сеть с размером ячеек 110 мкм.

Скорость потребления естественного фитопланктона изучали по разности его содержания в экспериментальных и контрольных сосудах, которыми служили склянки с притертыми пробками объемом 100 мл. В 3 склянки добавляли по 20—100 особей *Daphnia longispina* O. F. Müller (средняя длина тела 1,4 мм), 3 склянки служили контролем. Склянки устанавливали на барабане, вращавшемся со скоростью 10—12 оборотов в час. После суточной экспозиции сразу же подсчитывали количество водорослей в неконцентрированных фиксированных формалином пробах. Температура воды в опытах составляла около 19 °С.

Для оценки питания дафний бактериями 21—22 июля 1986 г. были проведены опыты с водой оз. М. Окуненок. Склянки объемом 100 мл заполняли озерной водой, профильтрованной через газ с размером ячеек 40 мкм. В склянки добавляли по 20—50 дафний. Количество бактерий определяли с помощью прямого счета. Скорость питания оценивали по разности концентраций бактерий в контрольных и опытных склянках после суточной экспозиции. Температура воды составляла 18 °С.

Для определения влияния размерного состава взвеси на плодовитость *Daphnia longispina* на оз. М. Окуненок в июле—августе 1986 г. были проведены 2 опыта. В 2 полиэтиленовых мешка наливали по 20 л озерной воды, профильтрованной через газ с размером ячеек 40 мкм. В них добавляли дафний в количестве и по размерному составу, соответствующему озерному в день постановки опыта. В 2 других мешка наливали озерную воду. Мешки экспонировали в озере у поверхности воды. В начале опыта, а также через 5 и через 10 суток определяли плодовитость дафний, состав и количество фитопланктона в озере и в мешках с озерной и фильтрованной водой.

При определении плодовитости дафний в озере и в экспериментальных мешках яйца и эмбрионы подсчитывали у самок, фиксированных непосредственно в счетной камере. Плодовитость рассчитывали как отношение общего числа яиц и эмбрионов в пробе к общему числу особей, достигших половозрелости. Скорость роста изучали у *Daphnia longispina* и *D. galeata* Sars. Для этого рачков отсаживали из свежесобранных живых

планктонных проб в склянки объемом 250 мл, заполненные водой, профильтрованной через крупноячеистый газ. В каждую склянку помещали по 8—15 одноразмерных особей. Скорость роста измеряли у 5—7 размерных групп, охватывавших весь диапазон размеров животных, встречавшихся в озере в момент постановки опыта. Склянки экспонировали 1—3 дня. Полученные за это время величины приростов использовали для построения составных «кривых роста» и расчета удельных скоростей линейного роста.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛАНКТОНА ОЗЕР

В 1986 г. в фитопланктоне обоих озер доминировали сине-зеленые водоросли. В оз. Б. Окуненок, начиная с первых дат наблюдений и до конца сезона, основную часть биомассы составляла *Anabaena scheremetievi* Elenk. На долю другого вида сине-зеленых *Microcystis pulverea* (Wood). Forti emend. Elenk и на несколько видов зеленых водорослей приходилось от одной трети до половины биомассы. Максимальная биомасса фитопланктона (96 мг/л) отмечена 12 мая, на протяжении остальной части сезона ее величина составляла 20—40 мг/л.

В оз. М. Окуненок биомасса фитопланктона весной 1986 г. не превышала 1—3 мг/л. Рост биомассы в первой половине лета был связан с развитием *Anabaena spiroides* Kleb. (до 90 мг/л в начале июля). В июле биомасса анабены постепенно снижалась, преимущественное развитие получал *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (до 12,7 мг/л в середине августа). Осенью биомасса фитопланктона снизилась до 3 мг/л.

Весной 1987 г. в оз. Б. Окуненок преобладали зеленые водоросли (3—6 мг/л). В течение лета доминировали *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria* sp., *Aphanothece* sp. Общая биомасса водорослей была сравнительно низкой (3—21 мг/л). В оз. М. Окуненок на протяжении всего сезона 1987 г. биомасса фитопланктона изменялась от 3 до 11 мг/л, в разные периоды времени доминировали *Chlorococcum* sp., *Anabaena spiroides*, *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh.

В 1988 г. в оз. Б. Окуненок в мае преобладали зеленые хлорококковые водоросли, в июне—августе — монадные формы и хлорококковые сине-зеленые (*Aphanothece clathrata* W. et G. S. West, *Microcystis pulverea*, *M. aeruginosa*). В летние месяцы биомасса колебалась в пределах 1,07—24,09 мг/л (в среднем 9,94 мг/л).

В фитопланктоне оз. М. Окуненок в том же году после весеннего периода (май) доминировали *Chlorococcum* sp., наблюдалось массовое развитие *Anabaena spiroides*. Средняя за летние месяцы биомасса составила 10,06 мг/л с диапазоном колебаний от 4,8 до 23,1 мг/л.

Биомасса бактериопланктона в течение 3 лет наблюдений изменялась в пределах от 1 до 20 мг/л. Особенно большие

величины отмечены в оз. Б. Окуненок летом 1987 г. Несмотря на существенные различия в биомассах бактерий в отдельные даты наблюдений, в среднем за вегетационный сезон эти показатели в 1986, 1987 и 1988 гг. в озере Б. Окуненок составляли 2,9, 5,6 и 2,6, а в М. Окуненке 1,6, 1,2 и 1,2 мг/л.

Среди планктонных ракообразных оз. М. Окуненок преобладала *Daphnia longispina*. В течение трех летних периодов ее биомасса находилась в пределах 1—13 г/м³, что составляет более 95% от суммарной биомассы всего рачкового зоопланктона. В оз. Б. Окуненок видовой состав рачкового планктона был более разнообразным. Он был представлен *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Levin), *Eudiaptomus gracilis* (Sars), несколькими видами циклопов. Биомасса зоопланктона летом была 1—4 г/м³. В периоды массового развития около половины биомассы приходилось на долю *Daphnia galeata*. Она присутствовала в планктоне в течение всех 3 лет наблюдений.

Изучение питания дафний природным фито- и бактериопланктоном

В течение июля 1986 г. на озере М. Окуненок проведены 4 опыта. Рассмотрим один из них — 14 июля. В этот день наблюдений фитопланктон состоял в основном из *Anabaena spiroides*, биомасса которого была 45 мг/л. Спиральные колонии этого вида были представлены разным числом клеток в трихомах от 1—2 до 200 и более. Для учета выедания их рачками были выделены 8 размерных классов со следующим средним числом клеток в классе: 2, 10, 20, 50, 80, 110, 140 клеток в колонии. Для более крупных колоний число клеток принималось равным 200. Длина крупных спиралей достигала миллиметра, а диаметр 50—60 мкм; диаметр клеток, обычно имевших шаровидную форму или немного приплюснутую с боков, составлял 10—15 мкм.

Максимальное число колоний состояло из 2—3 витков. Количество таких колоний постепенно снижалось с увеличением длины трихома (рис. 1). Размерное распределение колоний анабены в начальном и конечном контролях было одинаковым, что подтверждается недостоверной величиной критерия «хи-квадрат» (таблица). При добавлении в экспериментальные склянки дафний уменьшалось количество крупных колоний и немного возрастало число трихомов средних классов. Так, число наиболее крупных спиралей анабены в начальном и конечном контролях составило, соответственно, 90 и 100 в мл, а при добавлении 100 дафний в конце экспозиции снижалось до 26. Число колоний средних размерных классов в воде экспериментальных склянок практически не отличалось от контрольных (см. рис. 1). При этом общая биомасса анабены снизилась до 36,4 мг/л, однако в целом изменения размерного распределения трихомов анабены в опытных склянках по сравнению с контрольными были недостоверны при

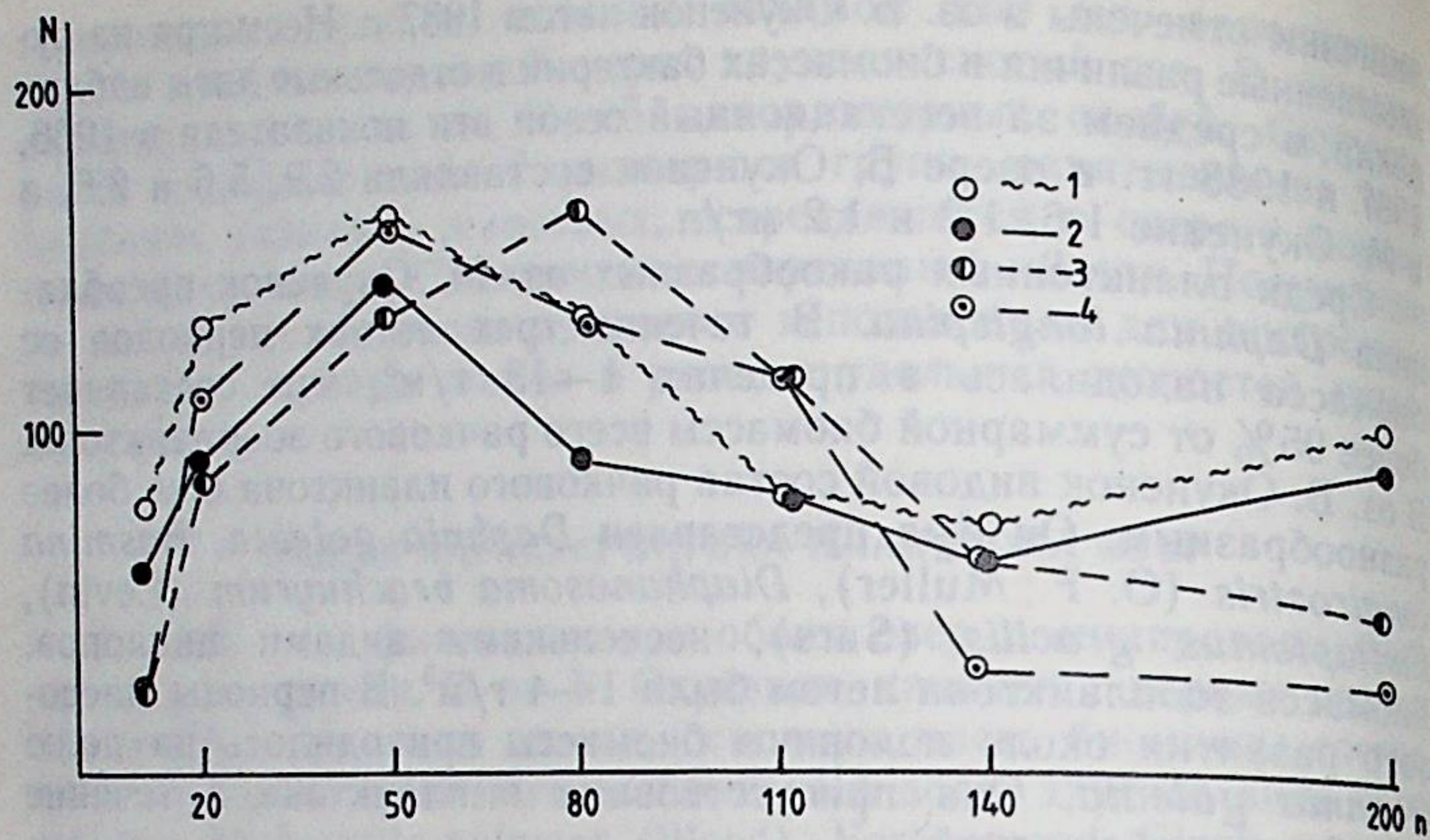


Рис. 1. Распределение трихом *Anabaena spiroides* с разным числом клеток в воде склянок начального (1), конечного (2) контроля и при добавлении 62 (3) и 100 (4) экз. *Daphnia longispina*

По оси абсцисс — среднее число клеток (n) в колонии каждого размерного класса, по оси ординат число колоний — N, экз/мл

уровне вероятности 0,10 («хи-квадрат» 9,64) (см. табл.). Таким образом, даже максимальное количество добавленных в склянку рачков, которое почти в 10 раз больше природного, слабо влияло на размерное распределение колоний. Скорость потребления анабены также была мала. Снижение биомассы составляло 28,5, 15,4 и 5,0% от конечного контроля (см. табл.). Суточный рацион дафний в опытах составил 8—10% от сырой массы тела, а интенсивность фильтрации была очень низкой: 2,1 мл/мг сырой массы в сутки.

Аналогичные опыты, проведенные в другие дни подтвердили полученные результаты. При больших биомассах крупных колоний анабены дафнии очень слабо влияют на размерный состав и количество этих водорослей.

Для понимания механизма питания дафний в условиях оз. М. Окуенок при доминировании в фитопланктоне *Anabaena spiroides* проведены визуальные наблюдения за питанием этого рачка. Дафнию (длиной тела 1,3—2,0 мм) помещали на дно часового стекла или чашки Петри дорзальной стороной на ватку в небольшое количество озерной воды с анабеной.

Биомасса *Anabaena spiroides* (мг/мл) в склянках начального (НК), конечного (КК) контроля, при добавлении 100 (I), 62 (II), 34 (III) экз. *Daphnia longispina* и критерий «хи-квадрат»

Показатель	НК	КК	I	II	III
Биомасса, мг/л	45,2	51,3	36,4	43,4	48,7
Критерий «хи-квадрат»		1,60	9,64	5,37	4,84

Наблюдения проводили под биноклем МБС-9. Выяснилось, что при неоднократном попадании крупных спиралей анабены в фильтрационную камеру дафнии способны дробить их при помощи абдоминального коготка в процессе очищения камеры от крупных, не подходящих по размеру колоний. При этом удаляются не только они, но и часть более мелкой взвеси. Частота движений абдоминального коготка обычно составляет 4, иногда до 5—7 раз в минуту. С более высокой эффективностью дафнии дробили спирали анабены при помощи плавательных антенн. Один или два удара ими по спирали, состоящей из 10—12 витков, приводили к образованию 2—3 более мелких частей. Устойчивость трихомов к дроблению зависела от состояния колоний. Хорошо дробились колонии, покрытые слизью. Присутствие дафний в чашке Петри приводило к снижению количества крупных спиралей. Рачки потребляли трихомы длиной 30—40 мкм (2—3 витка). Окраска содержимого кишечника дафний в опытах, а также у особей, отловленных в этот период в озере, была ярко-зеленой.

Таким образом, исследование питания дафний анабеной показало, что эта водоросль из-за своих крупных размеров потребляется плохо. Крупные трихомы мешают нормальному функционированию фильтрационного аппарата, что проявляется в частых движениях абдоминального коготка, поэтому величины осветленных объемов воды и рационов животных по данному виду пищи малы. Влияние дафний на снижение количества крупных колоний в период их массового развития незначительно.

При изучении питания дафний бактериопланктоном биомасса бактерий в склянках начальных контролей с нефилтрованной и фильтрованной водой из оз. М. Окуенок была одинаковой (2,3—2,2 мг/л). В конечном контроле с фильтрованной водой она возросла до 3,6 мг/л, оставаясь практически постоянной в нефилтрованной. В опытных склянках количество бактерий снижалось пропорционально числу добавленных дафний. При добавлении 50 дафний биомасса бактерий в конце экспозиции составила 0,8 мг/л в склянках с нефилтрованной водой и 0,5 мг/л в склянках с фильтрованной. Суточное потребление бактериопланктона составило в склянках с нефилтрованной водой в присутствии анабены 5%, а в склянках с фильтрованной водой без анабены 10% от сырой массы тела дафний. Средняя интенсивность фильтрации, рассчитанная по бактериям в склянках с анабеной, также была ниже, чем в склянках без анабены — 32 и 46 мл/мг сырой массы в сутки. Полученные результаты свидетельствуют, что присутствие колониальных водорослей снижает скорость потребления бактерий дафниями.

Влияние размерного состава взвеси на плодовитость дафний

В период проведения первого опыта (14—23 июля) видовой состав фитопланктона озера, как и в воде контрольного мешка,

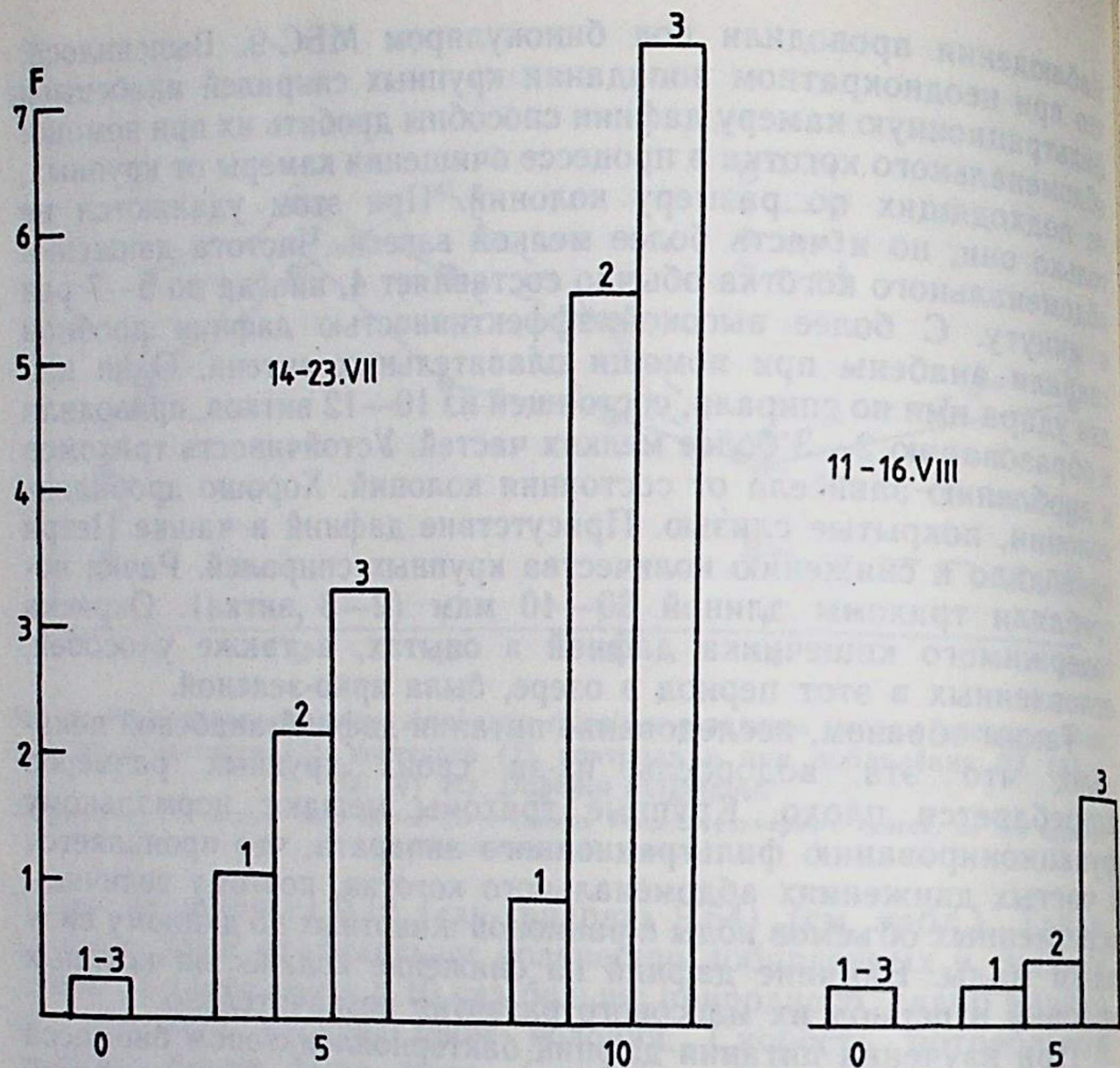


Рис. 2. Плодовитость (F , число яиц на половозрелую самку) в озере (1), в контрольном (2) и опытном (3) мешках в течение 2 сроков наблюдений. По оси абсцисс — время от начала опыта, сут.

изменился. *Anabaena spiroides* почти полностью исчезла, начали появляться колонии *Microcystis aeruginosa*. Кроме того, в мешках появились мелкие клетки хроококковых водорослей, достигших к концу экспозиции биомассы около 4 мг/л. Начальная плодовитость дафний была низкой: 0,26 яйца на половозрелую самку. За 5 и 10 дней, которые длился опыт, она увеличилась как в озере, так и в мешках. В опытном мешке это увеличение было наибольшим (рис. 2). Во втором опыте (11—21 августа) эффект удаления крупных колоний сине-зеленых проявился еще нагляднее, поскольку в это время, наряду с анабеной, в воде появилось большое количество микроцистиса, достигшего биомассы 10—20 мг/л. С помощью фильтрации в начале опыта удалось практически полностью удалить крупные колонии микроцистиса, но через 5 суток их биомасса выросла до 1 мг/л (в мешке с природной водой, как и в озере, их было в 25 раз больше). Через 10 суток в контрольном мешке колонии стали рыхлыми, желтоватого цвета. Их количество возросло и в опытном мешке, поэтому результаты, полученные в первый срок наблюдений, видимо, более реально

отражают влияние сине-зеленых на продукционные свойства дафний. Это влияние четко проявилось в том, что за 5 дней средняя плодовитость, составлявшая в начале 0,28 яйца на половозрелую самку, возросла в мешке с фильтрованной водой почти в 5 раз, а в озере и контрольном мешке осталась примерно на том же уровне (см. рис. 2).

Скорость роста и плодовитость дафний в озерах

Наблюдения за ростом и плодовитостью *Daphnia longispina* в оз. М. Окуненок показали, что для особей этого вида, развивающихся из покоящихся яиц в мае и начале июня, характерны очень высокая плодовитость и удельная скорость линейного роста. Во второй половине мая эти величины составляли соответственно около 30 яиц на половозрелую самку и около $0,2 \text{ сут}^{-1}$ для половозрелой части популяции. Обычно в середине июня плодовитость резко падала до 0,2—0,4 яиц на половозрелую самку, а суточная удельная скорость роста снижалась в 4—5 раз. Это же касается *D. galeata* в оз. Б. Окуненок, у которой весной плодовитость была в среднем 15 яиц на половозрелую самку, а удельная скорость линейного роста около $0,2 \text{ сут}^{-1}$. Во второй половине июня плодовитость снижалась до 1—2 яиц, а скорость роста — в 2 раза по сравнению с измеренной весной и в начале лета. Сходные изменения в величинах этих показателей наблюдались в течение всех 3 лет исследований независимо от состава и количества фито- и бактериопланктона в весенний период. По-видимому, высокие скорости соматического и генеративного роста характерны для дафний, развивающихся из покоящихся яиц. Для особей других генераций таких высоких значений этих показателей нами ни разу не было обнаружено, поэтому для сопоставления плодовитости и скорости роста с трофическими условиями были использованы результаты наблюдений со второй половины июня.

В летний период плодовитость *D. longispina* за 3 года наблюдений в озере М. Окуненок изменялась в 17 раз (0,14—2,40 яиц на половозрелую самку). Периоды увеличения плодовитости совпадали со снижением биомассы *Anabaena spiroides* и ростом биомассы бактериопланктона. Например, с 5 по 29 июля 1987 г. плодовитость постоянно возрастала с 0,52 до 2,40 яиц на самку при снижении биомассы анабены с 14 мг/л почти до 0, а всего фитопланктона с 18 до 1 мг/л. В этот период биомасса бактерий возрастала более чем в 2 раза. Аналогичное повышение плодовитости в 3 раза отмечено в июле 1986 г. при снижении биомассы анабены и всего фитопланктона до 1—2 мг/л (рис. 3). Одновременно с увеличением плодовитости возрастала удельная скорость линейного роста. При низких значениях биомасс водорослей она достигала $0,35 \text{ сут}^{-1}$, в то время как в другие периоды была в 1,5—2 раза ниже.

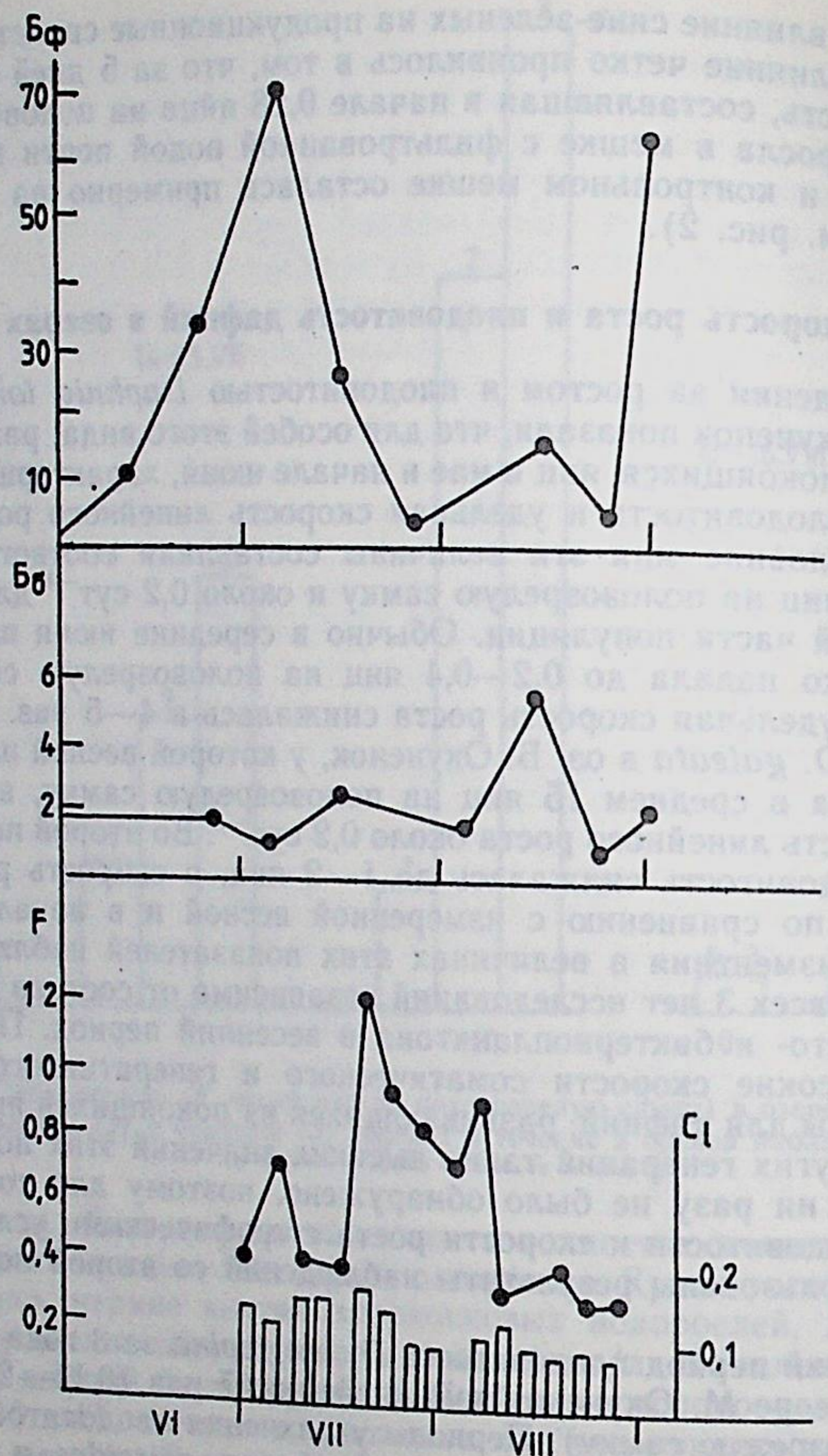


Рис. 3. Динамика биомассы фито- и бактериопланктона (B_ϕ и B_b , мг/л), плодовитость (F , число яиц на половозрелую самку) и суточная удельная скорость линейного роста *Daphnia longispina* (C_L , сут⁻¹ с июня по август 1986 г. в оз. Малый Окуненок

В оз. Б. Окуненок диапазон плодовитости *D. galeata* летом за все 3 года составлял 0,48—2,60 яйца на самку, т. е. этот показатель изменялся в 5 раз, что значительно меньше, чем у *D. longispina* из оз. М. Окуненок. В отдельные годы колебания этого показателя были еще меньше. Так, в 1986 г. плодовитость была 0,48—1,30, а в 1987 г.—1,00—2,60 яйца на самку. При таких

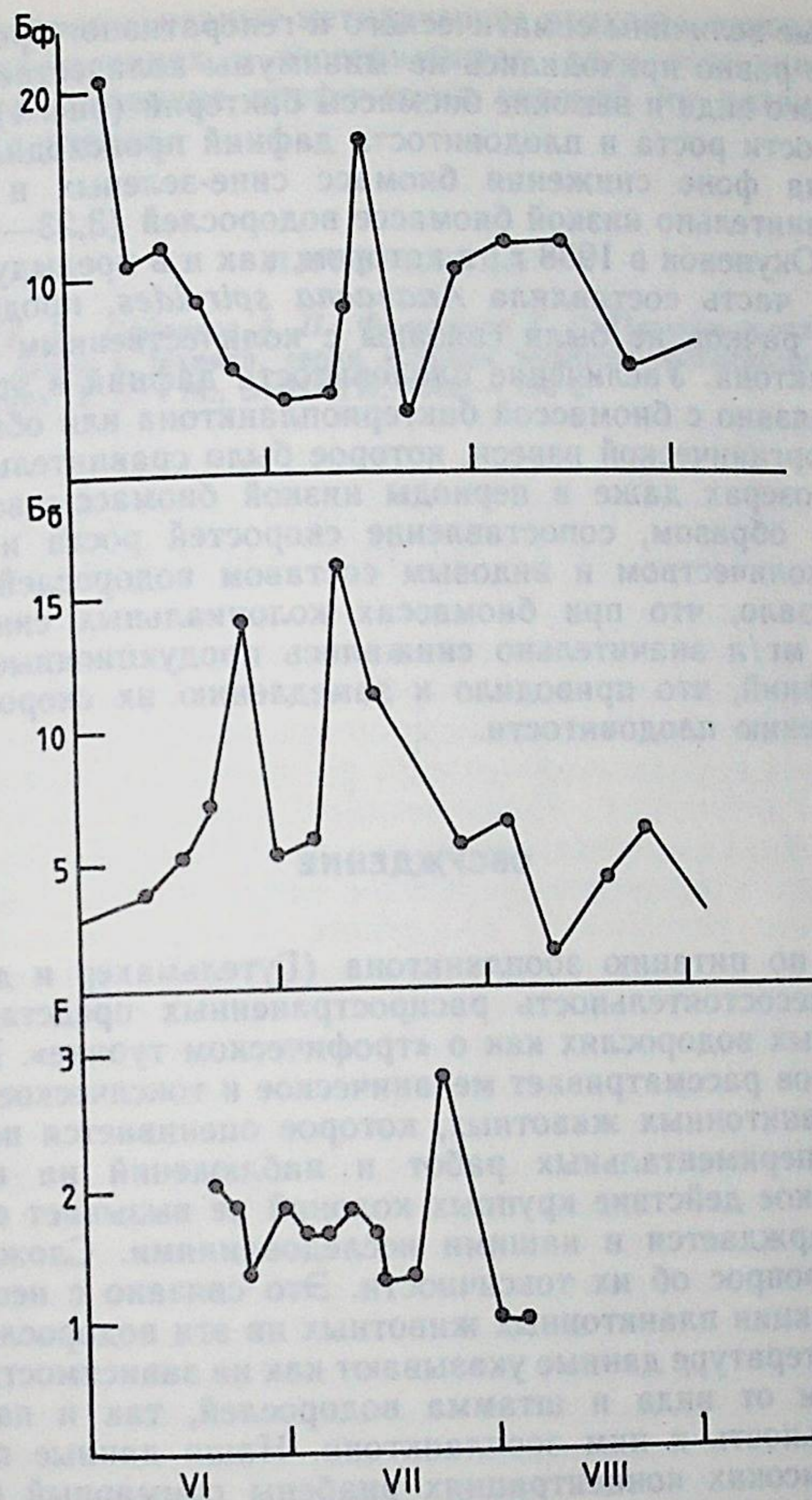


Рис. 4. Динамика биомассы фито- и бактериопланктона (B_b и B_ϕ , мг/л) и плодовитость *Daphnia galeata* (F , число яиц на половозрелую самку) с июня по август 1987 г. в оз. Большой Окуненок

небольших изменениях плодовитости удельная скорость линейного роста изменялась всего в 1,5 раза. Эти сравнительно небольшие изменения связаны с видовым составом и с невысокой биомассой фитопланктона, которая сохранялась в течение периода наблюдений. Хотя биомасса осциллятории, доминировавшей в фитопланктоне в 1987 г., была невысока (2,20—8,92 мг/л), мак-

симильные величины соматического и генеративного роста *D. galeata* все равно приходились на минимумы количественного развития этого вида и высокие биомассы бактерий (рис. 4). Увеличение скорости роста и плодовитости дафний происходило в обоих озерах на фоне снижения биомасс сине-зеленых и бактерий. При сравнительно низкой биомассе водорослей (3,23—17,4 мг/л) в оз. М. Окуненок в 1988 г., в котором, как и в предыдущие годы, большую часть составляла *Anabaena spiroides*, продукционные свойства рачков не были связаны с количественным развитием фитопланктона. Увеличение плодовитости дафний в этом случае скорее связано с биомассой бактериопланктона или общим количеством органической взвеси, которое было сравнительно велико в обоих озерах даже в периоды низкой биомассы водорослей.

Таким образом, сопоставление скоростей роста и плодовитости с количеством и видовым составом водорослей и бактерий показало, что при биомассах колониальных сине-зеленых более 10 мг/л значительно снижались продукционные возможности дафний, что приводило к замедлению их скорости роста и уменьшению плодовитости.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обзор по питанию зоопланктона (Гутельмахер и др., 1988) показал несостоятельность распространенных представлений о сине-зеленых водорослях как о «трофическом тупике». Большинство авторов рассматривает механическое и токсическое их влияние на планктонных животных, которое оценивается по результатам экспериментальных работ и наблюдений на водоемах. Механическое действие крупных колоний не вызывает сомнений, что подтверждается и нашими исследованиями. Сложнее пока решается вопрос об их токсичности. Это связано с неоднозначностью реакции планктонных животных на эти водоросли. Имеющиеся в литературе данные указывают как на зависимость степени токсичности от вида и штамма водорослей, так и на разную чувствительность к ним зоопланктона. Наши данные показали, что при высоких концентрациях анабены суммарный суточный рацион дафний по водорослям и бактериям составляет около 15% от сырой массы их тела. В энергетических единицах с учетом, что калорийность пищи и животных различается в 2 раза, рацион возрастает до 30%. Траты на обмен дафнии массой 0,1 мг составляют около 20% за сутки. Эти ориентировочные расчеты (без учета усвояемости) показывают, что в таких условиях энергетические возможности для роста и размножения дафний малы. Это и отмечалось в результатах наших наблюдений. Концентрации сине-зеленых менее 10 мг/л, по-видимому, не влияют на продукционные возможности рачков.

Таким образом, разные методические подходы, основанные на полевых наблюдениях и экспериментах, дали возможность характеризовать влияние трофических условий на развитие зоопланктона в озерах.

ЛИТЕРАТУРА

Гутельмахер Б. Л., Садчиков А. П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники, серия «Общая экология. Биоценология. Гидробиология». Т. 6.— М., ВИНТИ, 1988.— 156 с.

УДК 574.5:595.7:577.3

Б. В. Фикс, В. Р. Алексеев

МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ
ПЛАНКТОННОГО ЦИКЛОПА
MESOCYCLOPS LEUCKARTI (COPEPODA),
ОСНОВАННАЯ НА ФОТОПЕРИОДИЗМЕ

Широкое распространение моделирования в лимнологии обусловлено системным характером процессов, происходящих в водоемах, необходимостью интегрирования разнообразных данных для получения целостной картины функционирования многоуровневого сообщества. Непременным условием моделирования является формализация связей между элементами модели, следствием чего становится огрубление зависимостей и неизбежное расхождение результатов машинного эксперимента и прогноза с естественным течением процессов и событий (Пузаченко, 1986). Важным источником такого расхождения может быть недоучет роли внутрисистемных ритмов, проявляющихся как на уровне отдельных особей либо популяций, так и сообществ, а также экосистем (Путилов, 1987).

Учет биоритмов при моделировании процессов трансформации вещества и энергии в водных экосистемах либо вообще не ведется, либо производится в форме недифференцированного восприятия моделью сезонного ритма развития процесса. В последнем случае априорно принимается факт стабильности ритмических процессов в экосистеме, что основывается на повторяемости многих биологических явлений в устойчивых водных экосистемах. Вполне понятно, что при таком подходе прогностические возможности моделирования ограничиваются довольно узкими рамками естественной изменчивости ритмов в пределах стабильных (в межгодовом аспекте) изменений биотических и абиотических факторов среды.

В последнее время появились материалы об изменении сезонных ритмов развития массовых видов зоопланктона и, соответственно, нарушении естественного хода продукционных процессов под влиянием целого ряда дестабилизирующих факторов (Попов, 1985; Алексеев, 1985, 1987). Это ставит нас перед необходимостью изучения природы и моделирования сезонной ритмичности развития гидробионтов и, в частности, ракообразных.

Сезонная ритмичность в развитии популяций ракообразных определяется чередованием диапаузы и активного развития. В качестве примера рассмотрим модель динамики численности популяции *Mesocyclops leuckarti*, периодичность развития которой определялась условиями реактивации и индукции диапаузы. В основание модели положены лабораторные эксперименты по изучению темпа роста этого вида (Алексеев, 1983), условий формирования диапаузы (Алексеев, 1984) и полевые сборы в оз. Калищевское Ленинградской области на протяжении 2 лет (Алексеев, 1987).

Модель имитировала динамику численности популяции следующего возрастного состава:

1. Молодые особи, способные к восприятию фотопериодического сигнала (ортонауплии-копеподиты 1 стадии). Предельный возраст этой группы — 240 градусо-дней.

2. Молодые особи, не способные к оценке длины дня, но по мере достижения предельного возраста (400 градусо-дней) переходящие к диапаузе, в том случае, если на предыдущем этапе уже восприняли сигнальную информацию. В противном случае они завершали метаморфоз и переходили в следующую возрастную группу (копеподиты 2—5 стадий).

3. Молодые половозрелые особи до появления первого потомства, предельный возраст — 580 градусо-дней. Плодовитость равна 0.

4. Зрелые особи, возраст до 750 градусо-дней. Плодовитость — 20 яиц/особь (с учетом бисексуальной структуры) для первой генерации самок, вышедших из перезимовавших копеподитов, и 10 яиц/особь для последующих генераций.

5. Старые самки, предельный возраст — 1055 градусо-дней, после чего они погибали. Плодовитость 5 яиц/особь для первой генерации и 3 яйца/особь — для остальных.

Модель состояла из 5 временных отрезков, в общем соответствующих основным этапам сезонного цикла *M. leuckarti* (Алексеев, 1987). Жизненный цикл начинался с выхода из диапаузы рачков на стадиях 4 и 5 копеподитов. Длительность активационной фазы составила по данным полевых наблюдений 20 суток. За это время, подчиняясь закону нормального распределения, из диапаузы вышло около 60 000 экз./м² старших копеподитных стадий. После завершения таяния льда температура воды, в соответствии с метеоусловиями закономерно повышалась (рис. 1). Плодовитость самок была наиболее высокой за счет накопленных осенью резервов.

С появлением самок новой генерации в модели устанавливалась более низкая плодовитость. Наиболее ответственный для функционирования модели этап начинался с наступления критической длины дня (90 сутки), что приводило к разделению популяции на 2 группы. Модель (вторая возрастная группа) прекращала развитие и по мере достижения накапливалась на

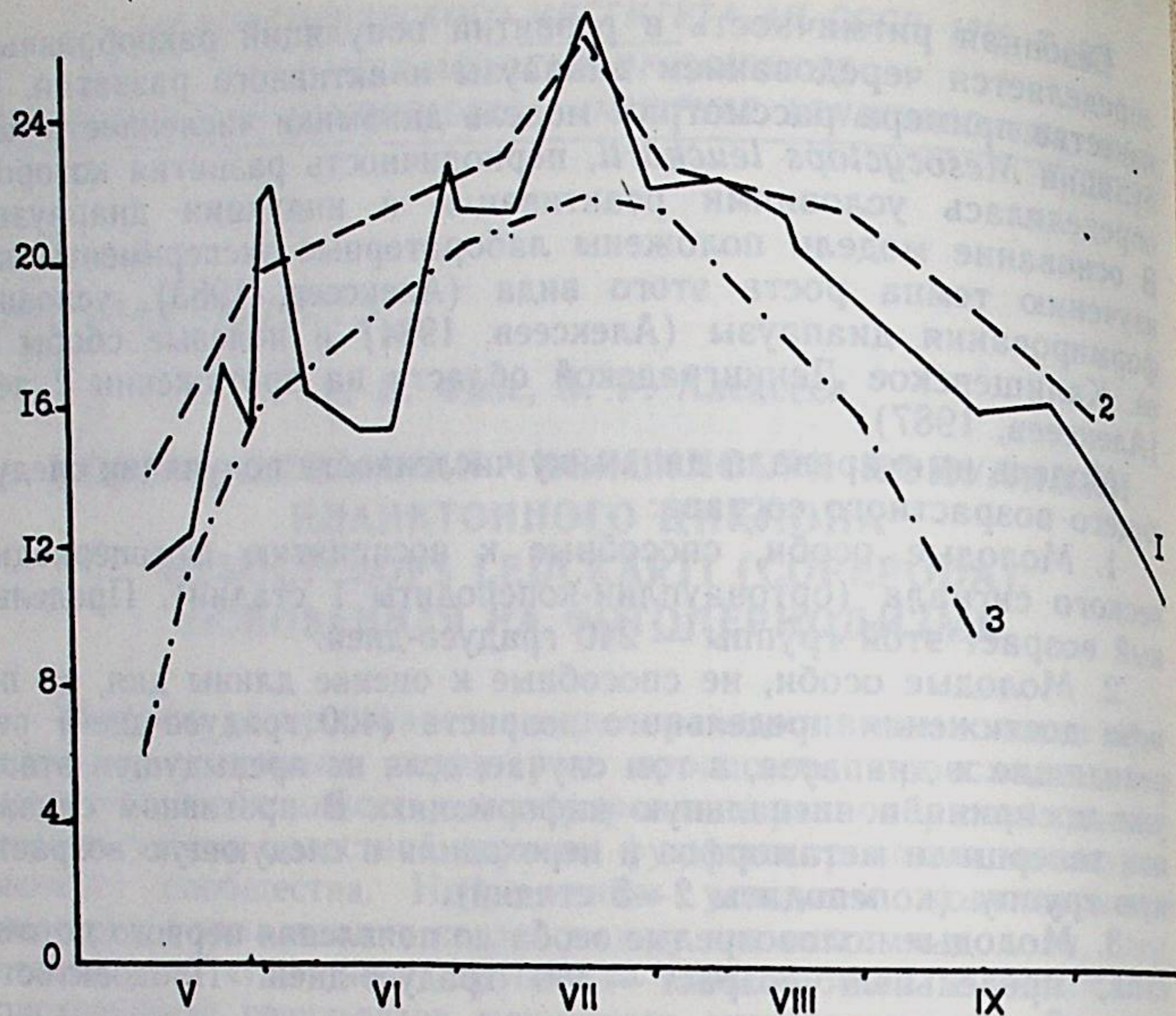


Рис. 1. Сезонные температурные кривые в оз. Калищевское в 1982 г. (А) и имитирующие теплый (Б), холодный (В) и промежуточные по метеоусловиям, годы (Г, Д)
По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — температура, °С

5 копепоидитной стадии. Набрав 300 градусо-дней сверх установленного для этой стадии предела, рачки получали выживаемость, равную 100%, чем имитировался переход ко дну, в недоступную для хищников зону. Остальные особи завершали метаморфоз и давали начало последнему циклу развития. Время остановки программы — 150 сутки (15 сентября) — срок, когда в большинстве водоемов Северо-Запада *M. leuckarti* выпадает из планктона.

Особенностью модели, определенным образом ограничивающей ее возможности, явилось отсутствие определенной связи выживаемости особей с трофической ситуацией и прессом хищников в водоеме. Выживаемость была подобрана так, чтобы модель наилучшим образом описывала динамику численности природной популяции в оз. Калищевское в 1982 г. Анализ проб показал, что выживаемость разных возрастов *M. leuckarti* большую часть сезона практически не изменялась, что, вероятно, обуславливалось неизбирательным прессом хищников и отсутствием выраженного трофического лимитирования. Подобный тип снижения численности (с постоянной относительной скоростью) был отмечен М. М. Камшиловым (1958) у копепоиды *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне Восточного Мурмана.

При анализе результатов моделирования ограничение, обусловленное постоянной выживаемостью (в большинстве случаев равной 0,9), учитывалось. Кроме того, в одном из вариантов модели выживаемость изменялась по определенному плану, чем имитировался пресс хищников. Это исследование показало, что в стабильно (в многолетнем аспекте) развивающейся популяции копепоид выживаемость, скорее всего, и не может сильно меняться. Возможно, что это обусловлено особенностью размножения копепоид, у которых популяция длительное время состоит преимущественно из неполовозрелых особей и не может быстро ответить на возросшую смертность увеличением плодовитости и рождаемости, как это происходит у ветвистоусых раков (Гиляров, 1987).

Целью работы было проведение модельных экспериментов на популяционном уровне. Модель позволяла варьировать даты выхода из диапаузы, изменять положение порога фотопериодической реакции в соответствии с географическим и температурным смещением, имитировать температурные особенности года, проследить динамику численности популяции *M. leuckarti* за ряд последовательных лет, оценить влияние фотопериодизма и некоторых других факторов. Рассмотрим основные результаты эксплуатации модели.

Значение фотопериодизма

Для оценки значения длины дня для подготовки популяции к неблагоприятным условиям анализировалась динамика численности *M. leuckarti* у двух вариантов модели. Первый вариант полностью соответствовал вышеописанному. Вторым отличался от него лишь тем, что разделения популяции на 90 сутки не происходило, и все особи второй группы продолжали метаморфоз.

В обоих случаях прежде всего следует отметить явно выраженную неравномерность динамики численности (рис. 2). Эти колебания с периодом около месяца (продолжительность цикла развития) представляют собой след практически единовременного выхода из диапаузы большого числа копепоидитов, положивших начало развитию популяции весной. За время «вегетации» модельная популяция в обоих вариантах трижды переходила к размножению; наиболее многочисленным был третий пик молодичи в конце июля, после чего в соответствии с условиями модели наступало либо торможение, обусловленное фотопериодизмом, либо продолжалось развитие на фоне сезонного понижения температуры (см. рис. 2).

Численность модельной популяции по второму варианту закономерно снижалась, и к концу сезона общее количество старших копепоидитных стадий, способных перейти к диапаузе при резком ухудшении условий, составило около 20 тыс. экз./м², т. е. почти втрое меньше, чем вышло из диапаузы весной. Характерно, что число половозрелых особей, напрасно воспроизводящих

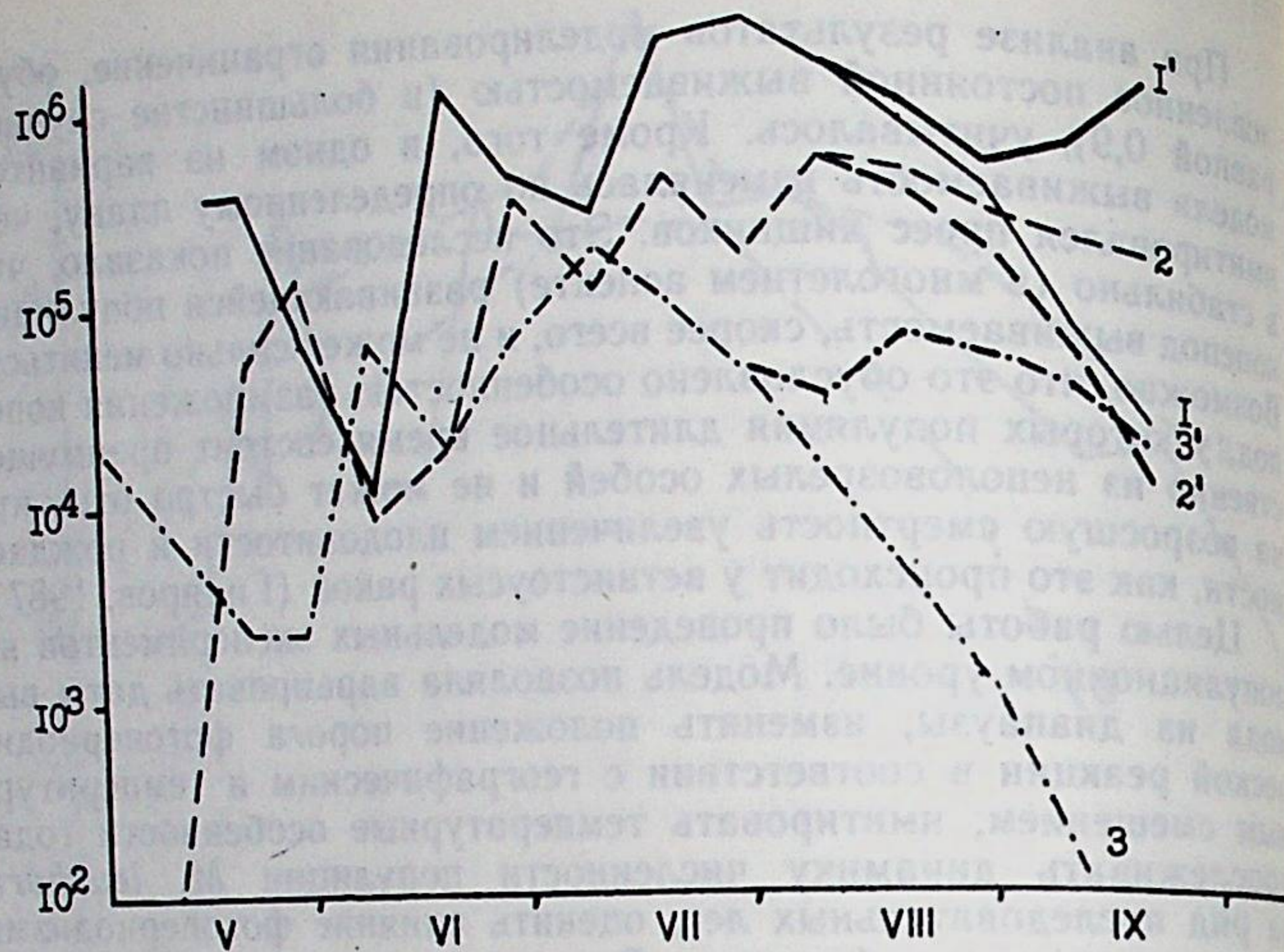


Рис. 2. Динамика численности модельной популяции *M. leuckarti*, учитывающей (1, 2, 3), и неучитывающей (1', 2', 3') сигнальную роль фотопериода. По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — численность, экз./м². 1, 1' — науплиусы — копепоидит 1; 2, 2' — копепоидиты 2—5; 3, 3' — имаго

молодь, в конце сезона даже превышало количество диапаузирующих стадий. Очевидно, что при таких условиях (отсутствие предварительной синхронизации) численность популяции за несколько лет резко упадет.

Обратимся теперь к варианту, при котором рачки ориентировались на фотопериодические условия. Нетрудно заметить, что различия в динамике численности начались вскоре после прохождения критической длины дня. Прежде всего они коснулись половозрелых стадий и старших копепоидитных стадий. Численность взрослых особей снижалась в гораздо большем темпе, чем в предыдущем варианте, и к концу сезона половозрелые особи были представлены незначительным количеством старых, не способных к размножению самок. Основу популяции составили (примерно 70 тыс. экз./м²) старшие копепоидитные стадии (см. рис. 2). Если учесть, что за время зимовки погибает около 10% диапаузирующих рачков, то в следующем году начало популяции положит практически то же самое количество особей.

Результаты моделирования были сопоставлены с фенологическими данными по развитию этого вида в оз. Калищевском в 1982 г. (рис. 3). Оказалось, что до конца июля данные планктонных проб хорошо соответствуют модели. В дальнейшем (практически весь август) относительная численность диапаузирующих стадий в планктоне была существенно ниже. В это время в водоеме уже началась активная миграция старших копепо-

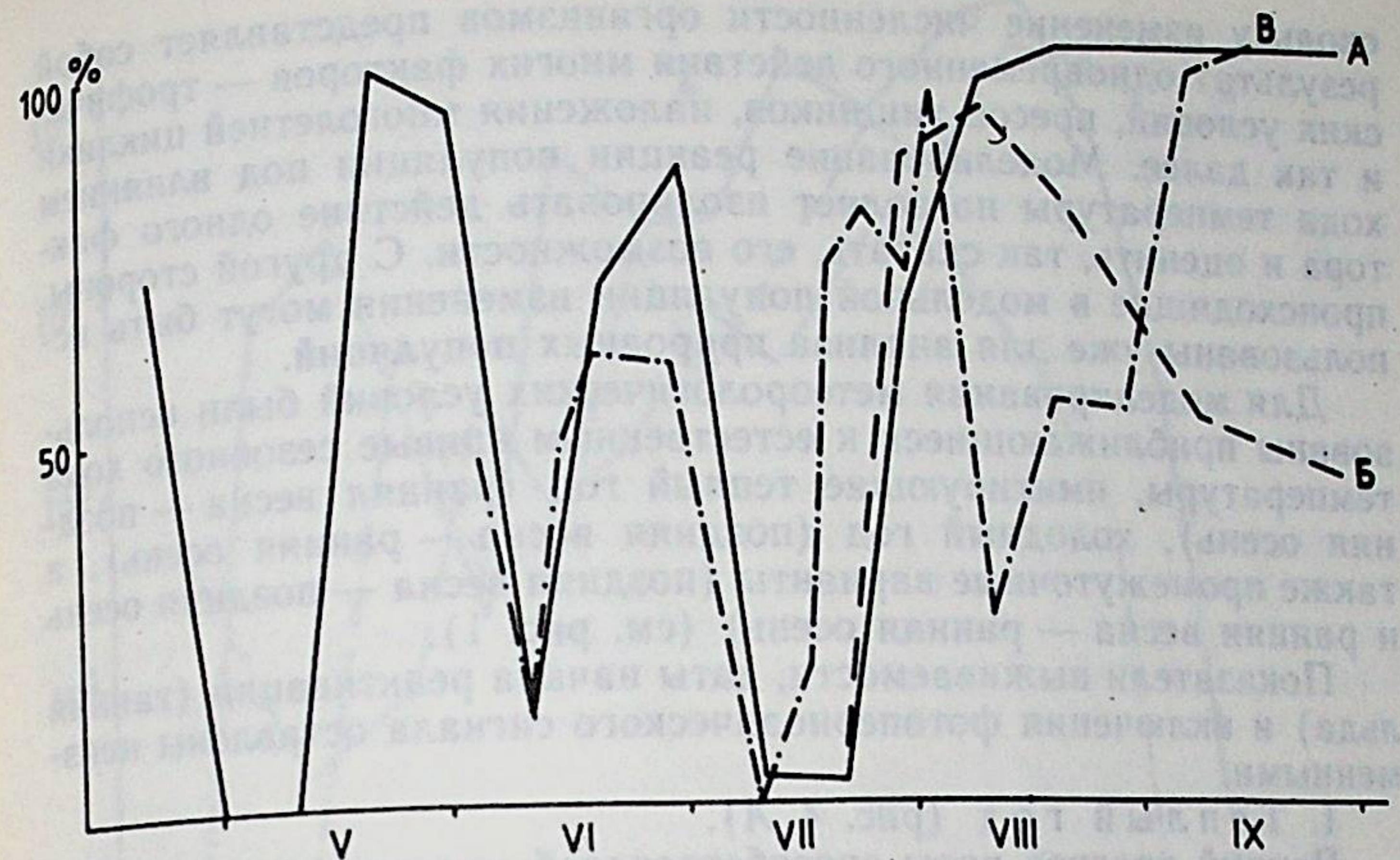


Рис. 3. Динамика относительной численности старших копепоидитных стадий *M. leuckarti* в модели, учитывающей фотопериодизм (А), не учитывающей фотопериодизм (Б) и по данным полевых наблюдений в оз. Калищевское в 1982 г. (В). По оси абсцисс — время, по оси ординат — численность старших копепоидитов, % от общей численности копепоидитов и имаго: $K_4 + K_5 / \Sigma K_2 - K_6$, %

идитов ко дну. Об этом свидетельствовало нарастание доли этих рачков в сборах мейобентоса (см. рис. 3). В сентябре основу популяции в планктоне составили копепоидиты 4—5 стадии, как и в модели, основанной на фотопериодизме. Весьма показательно лучшее соответствие модели второго варианта данным зоопланктонных сборов в августе. Это сходство отражает недоучет (недолов планктонной сеткой) старших копепоидитов и связанную с ним ошибку в оценке возрастной структуры популяции. Таким образом, модель, основанная на фотопериодизме, позволила вскрыть методическое несовершенство сбора фенологических данных, который в это время непременно должен проводиться как планктонной сетью, так и орудием для сбора мейобентоса.

В итоге при всей относительности конкретных цифр модель динамики численности популяции *M. leuckarti*, учитывающая возможность организмов ориентироваться на длину дня, позволила получить более близкую к реальному состоянию популяции картину. В дальнейших исследованиях свойств модели использован вариант, основанный на фотопериодизме.

Роль метеорологических условий в динамике численности популяции *M. leuckarti*

Оценить влияние именно метеоусловий на развитие популяций гидробионтов по полевым наблюдениям довольно сложно, по-

сколько изменение численности организмов представляет собой результат одновременного действия многих факторов — трофических условий, пресса хищников, наложения многолетней циклической и так далее. Моделирование реакции популяции под влиянием хода температуры позволяет изолировать действие одного фактора и оценить, так сказать, его возможности. С другой стороны, происходящие в модельной популяции изменения могут быть использованы уже для анализа природных популяций.

Для моделирования метеорологических условий были использованы приближающиеся к естественным кривые сезонного хода температуры, имитирующие теплый год (ранняя весна — поздняя осень), холодный год (поздняя весна — ранняя осень), а также промежуточные варианты (поздняя весна — поздняя осень и ранняя весна — ранняя осень) (см. рис. 1).

Показатели выживаемости, даты начала реактивации (таяния льда) и включения фотопериодического сигнала оставлены неизменными.

1. Теплый год (рис. 4, А).

Ранний прогрев воды способствовал быстрому развитию первого, наиболее эффективно размножающегося поколения особей, вышедших из диапаузы. Высокая численность этой генерации определила уровень развития и последующих, нарастающих по величине. В результате максимальная численность молодежи более чем на порядок превысила аналогичный показатель исходного года. Количество же ушедших на зимовку диапаузирующих особей превысило исходный уровень в 50 раз.

Вполне понятно, что в реальных условиях рост численности популяции будет происходить не такими темпами. В ограничение роста численности включатся как пресс хищников, так и трофические условия. Совпадение периодов массового развития молодежи и половозрелых (хищников) особей, наблюдающееся в конце сезона (см. рис. 4), позволяет предположить и сдерживающую роль каннибализма. Показательно, что в начале сезона (две первые генерации) пики численности взрослых и молодежи не совпадают.

Более очевидным результатом представляется увеличение числа полных циклов развития популяции — 4 вместо 3 в исходном году. Начиная с конца июля, происходило сворачивание репродуктивных процессов под влиянием фотопериода, и на 145 сутки модельная популяция полностью состояла из диапаузирующих особей.

2. Холодный год (рис. 4, Б).

Медленное развитие циклопов в начале лета обусловило существенное падение численности половозрелых особей перезимовавшего поколения. К началу периода размножения в популяции находилось почти в 10 раз меньше самок, чем в теплом году, что замедлило сказаться на численности последующих генераций. Наибольшая численность популяции оказалась почти на порядок ниже, чем в исходном году и более чем на два порядка — чем

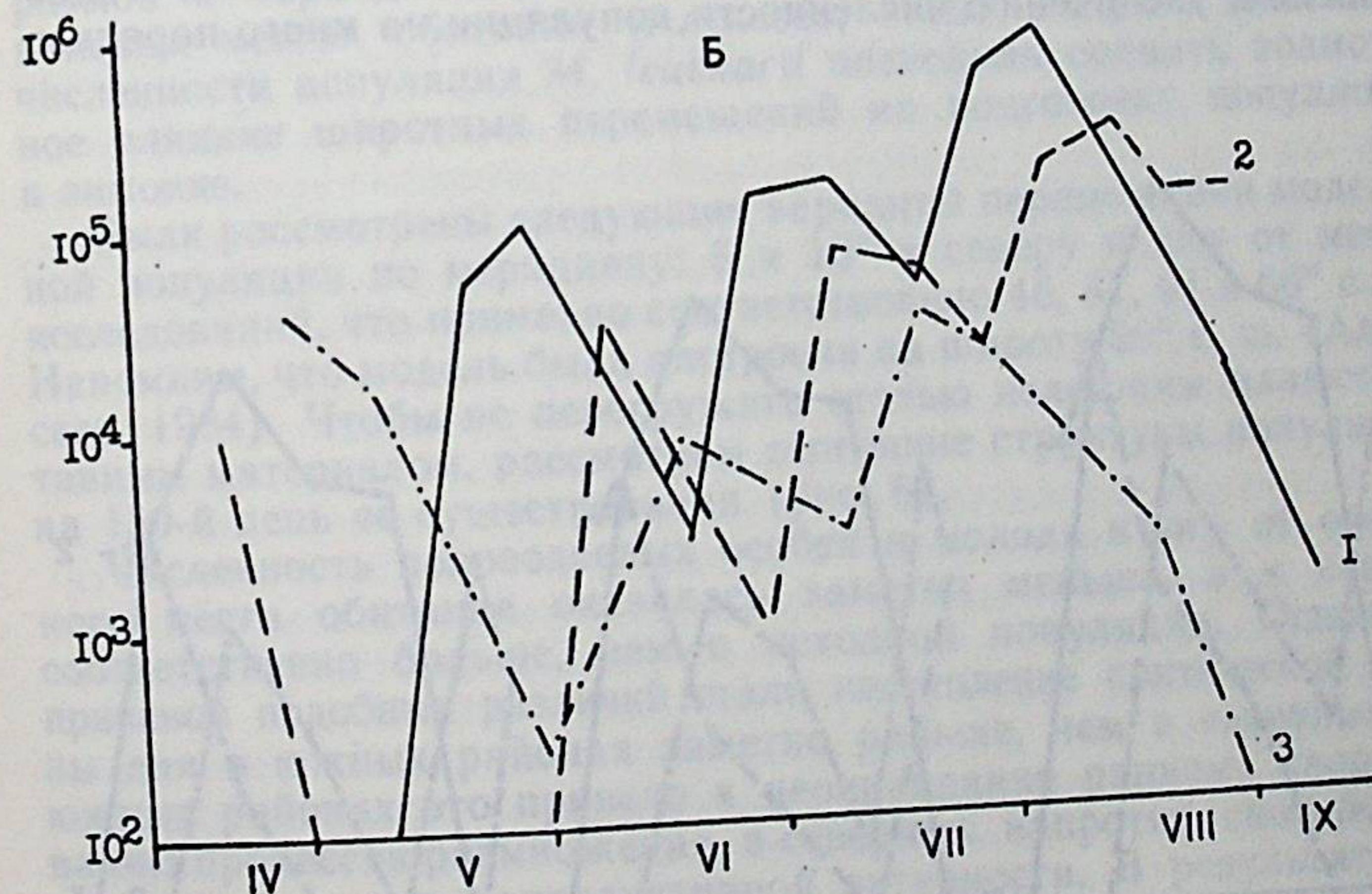
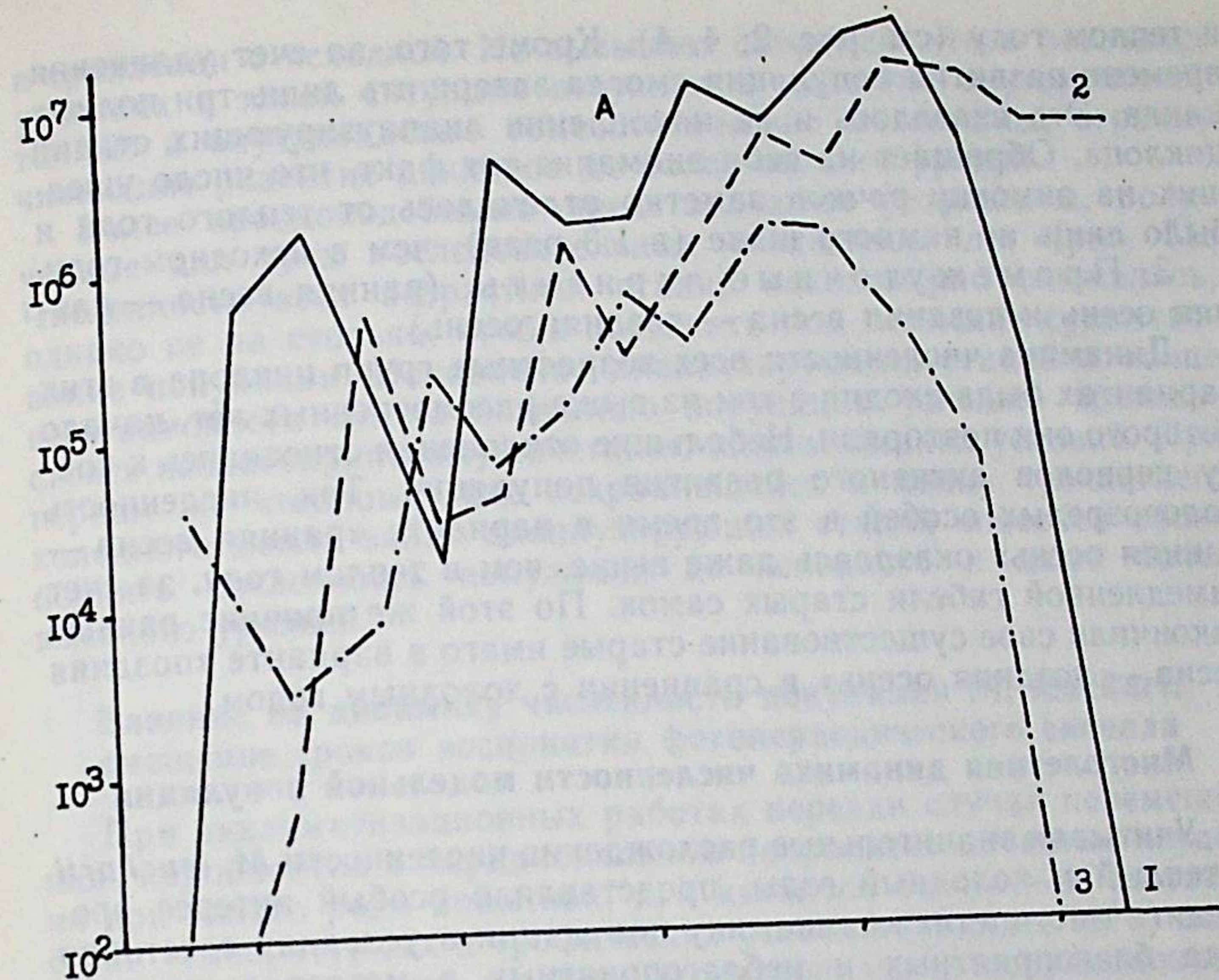


Рис. 4. Динамика численности модельной популяции *M. leuckarti* при имитации «теплого» (А) и «холодного» (Б) сезонов:
1 — науплиусы — копепоидит 1; 2 — копепоиды 2—5; 3 — имаго. По оси абсцисс — время; по оси ординат — численность, экз/м²

в теплом году (см. рис. 2; 4, А). Кроме того, за счет удлинения времени развития популяция смогла завершить лишь три полных цикла. Это сказалось и на накоплении диапаузирующих стадий циклопа. Обращает на себя внимание тот факт, что число ушедших на зимовку рачков заметно отличалось от теплого года и было лишь не намного ниже (в 1,3 раза), чем в исходном году.

3. Промежуточные варианты (ранняя весна — ранняя осень и поздняя весна — поздняя осень).

Динамика численности всех возрастных групп циклопа в этих вариантах была сходна с тем из выше рассмотренных лет, начало которого они повторяли. Небольшие отклонения относились к концу периодов активного развития популяции. Так, численность половозрелых особей в это время в варианте «ранняя весна — ранняя осень» оказалась даже выше, чем в теплом году, за счет замедленной гибели старых самок. По этой же причине раньше закончили свое существование старые имаго в варианте «поздняя весна — поздняя осень» в сравнении с холодным годом.

Многолетняя динамика численности модельной популяции

Учитывая значительные расхождения численности *M. leuckarti* в теплый и холодный годы, представляло особый интерес проследить многолетнюю динамику популяции в условиях сочетания ряда благоприятных и неблагоприятных в метеорологическом отношении лет. Трехлетнее повторение цикла «теплого года» привело к увеличению численности популяции на много порядков

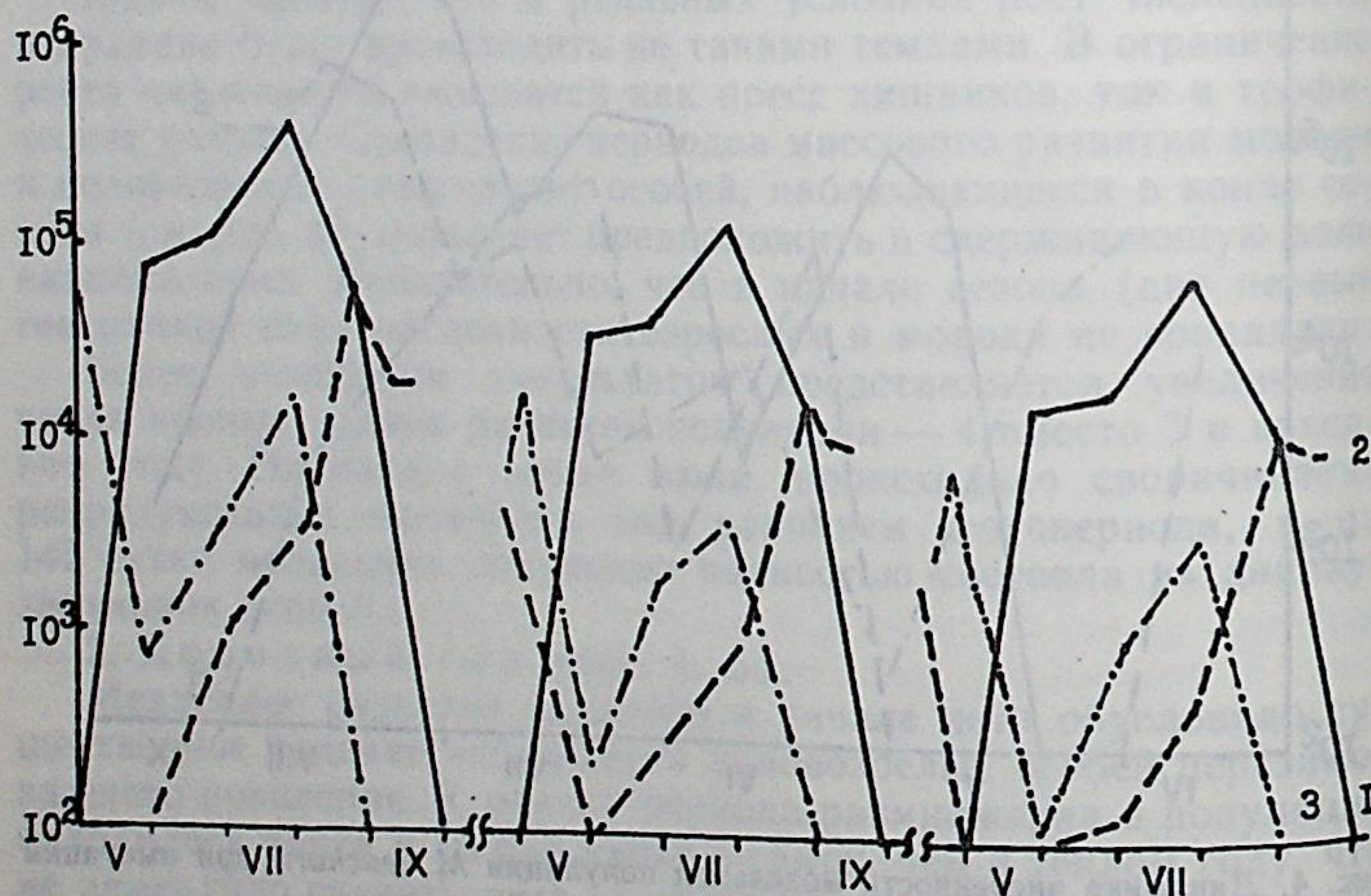


Рис. 5. Трехлетняя динамика численности модельной популяции *M. leuckarti* при имитации «холодного» года
Обозначения, как на рис. 4

в сравнении с исходной. Не вызывает сомнений, что в реальных условиях в такой ситуации вступают в действие внутривидовые гомеостатические механизмы, ограничивающие развитие циклопов до более низкого уровня.

Более правдоподобными представляются результаты, полученные для трех последовательных «холодных» лет (рис. 5). Численность всех возрастных стадий закономерно снижалась, однако не настолько, чтобы поставить под сомнение существование популяции. Накопление диапаузирующих стадий в конце вегетационного сезона позволило популяции успешно противостоять неблагоприятному сочетанию климатических условий. При первом же «теплом» годе сохранившийся к концу трехлетнего холодного цикла запас диапаузирующих стадий способен вновь поднять численность популяции до исходного и даже более высокого уровня.

Влияние на динамику численности популяции *M. leuckarti*, смещение сроков восприятия фотопериодического сигнала

При акклиматизационных работах нередко случаи перемещения гидробионтов в меридиональном направлении. Частые неудачи при такого рода попытках, при казалось бы полном соответствии температурных и трофических условий (Июффе, 1970) позволяют предположить влияние десинхронизации популяционных ритмов и периодически наступающих критических температур в новых местах обитания (Алексеев, 1986). Модель динамики численности популяции *M. leuckarti* позволила оценить возможное влияние широтных перемещений на подготовку популяции к зимовке.

Были рассмотрены следующие варианты перемещения модельной популяции по меридиану: 5 и 10° к северу и югу от места исследований, что примерно соответствовало 46, 51, 61 и 66° с. ш. Напомним, что модель была настроена на широту 56° с. ш. (Алексеев, 1984). Чтобы не перегружать статью излишним иллюстративным материалом, рассмотрим состояние структуры популяции на 150-й день ее существования (рис. 6).

Численность половозрелых особей и молоди к югу от основного места обитания оказалась заметно меньше, а к северу соответственно больше, чем в исходной популяции. Основной причиной подобных различий стало наступление критической длины дня в южных районах заметно раньше, чем в северных. В южных районах это привело к неоправданно раннему сворачиванию процессов размножения, в северных, напротив, способствовало затягиванию репродуктивной активности. В результате на контрольную дату численность диапаузирующих стадий как в «южном», так и в «северном» вариантах оказалась заметно ниже исходной. Модель не учитывала того, что в реальных условиях юга и севера сезонный ход температуры оказывался от-

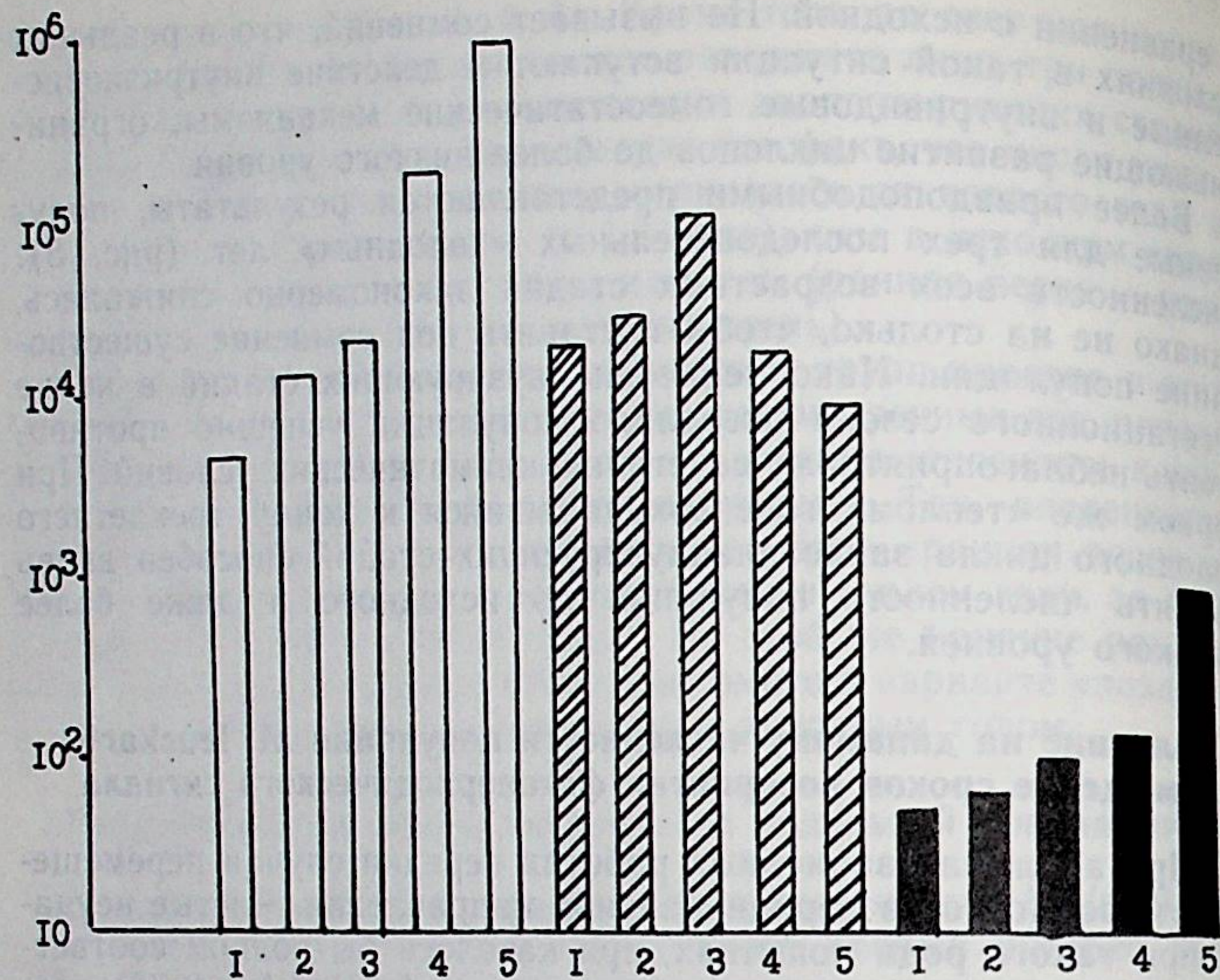


Рис. 6. Соотношение численности науплиусов, копеподитов и имаго в модельных популяциях *M. leuckarti* на 150-й день эксплуатации модели в зависимости от даты восприятия (географической широты) фотопериодического сигнала: 1 — 70 сутки (46° с. ш.); 2 — 80 сутки (52° с. ш.); 3 — 90 сутки (56° с. ш.); 4 — 100 сутки (61° с. ш.); 5 — 110 сутки (66° с. ш.). По оси ординат — численность, экз/м²; по оси абсцисс — группы

личным от рассматриваемого. Анализ возможного влияния этих отличий позволяет считать, что неблагоприятная ситуация с накоплением зимующих стадий усугублялась за счет более длительного теплого периода на юге и раннего похолодания на севере. В первом случае более высокие температуры замедляли бы переход диапаузирующих стадий ко дну и тем самым удлиняли срок доступности хищникам, во втором характерное для севера резкое похолодание и сворачивание продукционных процессов резко снизили бы выживание молоди до наступления диапаузы.

Таким образом, перенос популяции *M. leuckarti* на значительное расстояние в меридиональном направлении сопровождался снижением эффективности такой важной адаптации, как накопление в конце сезона диапаузирующих стадий.

Заключаем, что модель динамики численности популяции *M. leuckarti*, основанная на фотопериодизме, при эксплуатации ее в различных режимах позволила получить близкие к реальным описания состояния популяций этого вида. Дальнейшее совершенствование модели связано с внедрением ее в виде звена в модель трофической цепи водной экосистемы и анализ ее реакции на изменения трофии и пресса позвоночных и беспозвоночных хищников.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. Р. Рост, развитие и продукция *Mesocyclops leuckarti* (Claus) в разнотипных водоемах // Особенности развития кормовой базы малых озер Северо-Запада в условиях ведения интенсивного рыбного хозяйства.— Л., 1983.— С. 48—56 (Тр. ГосНИОРХ, вып. 204).
- Алексеев В. Р. Роль фотопериода в формировании диапаузы у пресноводных циклопов // Актуальные вопросы гидробиологии.— Л., 1984.— С. 95—103 (Тр. ГосНИОРХ, вып. 223).
- Алексеев В. Р. Использование популяционного анализа для изучения жизненных циклов и оценки обеспеченности пищей ветвистоусых раков в удобряемых озерах // Особенности экосистем интенсивно эксплуатируемых озер.— Л., 1985.— С. 36—47 (Тр. ГосНИОРХ, вып. 231).
- Алексеев В. Р. Значение диапаузы при акклиматизации ракообразных // Продукционно-гидробиологические исследования на внутренних водоемах.— Л., 1986.— С. 61—69 (Тр. ГосНИОРХ, вып. 252).
- Алексеев В. Р. Влияние интенсификационных мероприятий на развитие зоопланктона и сезонные циклы ракообразных в сиговых озерных рыбопитомниках // Особенности развития гидробионтов при интенсивном ведении рыбного хозяйства.— Л., 1987 а.— С. 20—33 (Тр. ГосНИОРХ, вып. 264).
- Алексеев В. Р. Фотопериодизм и сезонное развитие популяции *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (Crustacea, Copepoda) // Гидробиол. журн., 1987 б.— Т. 23.— Вып. 4.— С. 22—28.
- Алексеев В. Р. Зоопланктон интенсивно эксплуатируемых озер-питомников // Фонды ГосНИОРХ, 1987.— Отчет по НИР.— С. 1—100.
- Гиляров А. М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных.— М., 1987.— 181 с.
- Иоффе Ц. И. Обогащение кормовой базы для рыб в водохранилищах СССР путем акклиматизации беспозвоночных.— Л., 1974.— 226 с.
- Камшилов М. М. Продукция *Calanus finmarchicus* (Gunner) в прибрежной зоне восточного Мурмана // Тр. Мурман. биол. ст., 1958.— Вып. 4.— С. 45—55.
- Попов Н. Я. Развитие и продуцирование зоопланктона в интенсивно эксплуатируемых озерах питомника юга Тюменской обл.: Автореф. канд. дис.— Л., 1985.— 23 с.
- Пузаченко Ю. Г. Формальные системы в экологии / Тез. докл. II Всесоюз. совещ. «Общ. проблемы биогеоценологии».— М., 1986.— С. 16—18.
- Путилов А. А. Системообразующая функция синхронизации в живой природе.— Новосибирск, 1987.— 144 с.

УДК 591.524.12 (261.243)

Н. И. Силина

ВИДЫ РОДА ACARTIA В ПЛАНКТОНЕ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Из видов рода *Acartia* в Балтийском море, согласно многочисленным литературным сведениям (Крабби, 1913; Котта, Симм, 1979; Лагановская и др., 1984; Линне, 1979; Николаев, 1961; Николаев, Криевс, 1961; Сидревиц, 1980; Askefogs, 1969; Eriksson, 1973; Chojinacki, Hussein, 1983) наиболее массовыми всегда являлись 2 вида: *Acartia longiremis* Lilljeborg и *A. bifilosa* Giesbrecht, однако в 20-х годах появились первые сведения о том, что в Балтийском море произошло вселение еще 1 вида, принадлежащего к указанному роду — *A. tonsa* Dana, что связывалось с изменением гидрологического режима Балтийского моря в сторону его потепления и осолонения (Николаев, 1949). Известно, что данный вид широко распространен вдоль побережья Северной Америки (северо-западная часть Атлантического океана), в Южной Атлантике (побережье Бразилии), у тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки, в Индийском океане и у берегов Австралии (Rose, 1933; Раймонт, 1988). Этот вид, населяющий прибрежные воды континентов от тропиков до умеренной зоны, проник в Северное море к берегам западной Европы в 1914 г. (Redeke, 1934, цит. по Николаеву, 1949). С этого времени *A. tonsa* стала активно распространяться вдоль европейских берегов. В Балтийском море впервые была обнаружена у Данцигской бухты в 1925 г. и в 1926 г. в Рижском заливе (Николаев, 1951; Bērzziņš, 1940). Вскоре она появляется и в более восточных районах: в 1934 г. 1 экз. *A. tonsa* был обнаружен на южном побережье Финского залива в Лужской губе (Смирнов, 1935) и в 1939 г. в заливе Эспо у южного побережья Финляндии (Vogtsmann, 1946). В 1963—1973 гг. А. Ю. Лумберг (1976) отмечает частую встречаемость *A. tonsa* в западном и центральном районах Финского залива (к западу от о. Гогланд). Столь быстрому расселению этого вида, по всей вероятности, способствовало не только потепление и осолонение Балтийского моря, но и процесс его евтрофирования, охвативший в первую очередь крупнейшие заливы моря: имеются указания на то, что *A. tonsa* предпочитает евтрофированные воды (Green, 1968).

Следует отметить, что в целом вышеупомянутые публикации практически исчерпывают все сведения о дальнейшем распространении и встречаемости нового вселенца в Финском заливе. В последние десятилетия лишь в литературе, касающейся изучения зоопланктона Рижского залива, встречались отдельные упоминания о наличии *A. tonsa* в планктоне (Лагановская, 1974; Костричкина, 1979), но, к сожалению, абсолютно отсутствовали какие-либо сведения о численности и экологии данного вида. На наш взгляд, вплоть до настоящего времени указанный вид привлекает незаслуженно малое внимание исследователей, о чем свидетельствует, в частности, тот факт, что после первого нахождения *A. tonsa* в восточной части Финского залива (Лужской губе) прошло более 50 лет, но никаких дополнительных сведений о нахождении рачка в планктоне не появлялось, несмотря на достаточно многочисленные исследования. В связи с этим надо признать безусловно справедливым утверждение И. И. Николаева, сделанное в 1963 г., о том, что *A. tonsa* следует считать вполне акклиматизировавшейся в Балтике, широко расселившейся вплоть до Рижского и Финского заливов и достигающей массового развития в опресненных прибрежных водах. Автор подчеркивал, что лишь сходство *A. tonsa* с другим массовым компонентом Балтики (*A. bifilosa*) не позволяет реально учитывать этот вид при количественных исследованиях (Николаев, 1963).

Таксономически близкие виды р. *Acartia* в Балтийском море приурочены к зонам с различной соленостью (Николаев, 1986): *A. longiremis* характерна для планктона центрального бассейна Балтики с заходом в большие заливы, достигает максимальной плотности при солености 10‰; *A. bifilosa* — один из самых массовых видов более опресненной зоны, достигает максимальной плотности при солености 6—6,5‰; *A. tonsa* обитает еще в более опресненной зоне при солености 5‰. Таким образом, близкородственные виды приурочены к определенным экологическим условиям, что снижает их межвидовую конкуренцию.

С 1983 по 1988 гг. нами проводилось изучение зоопланктона восточной части Финского залива, ограниченной с запада меридианом о. Гогланд, с востока линией Горская — Кронштадт — Ломоносов, т. е. морскими воротами Невской губы. Отбор проводился 1—2 раза в месяц с мая по октябрь по стандартной сетке станций (рис. 1).

Литературные данные свидетельствуют о том, что в планктоне восточной части Финского залива, как правило, отмечался только 1 вид рода *Acartia* — *A. bifilosa* (Битюков и др., 1971; Крабби, 1913; Крышев, Рябова, 1986). В последнее время появились сведения и о наличии в планктоне *A. longiremis* (Лагановская, Берзиня, 1987). По данным указанных авторов оба вида предпочитают прибрежные воды глубоководной зоны Финского залива, однако весной и осенью появляются в восточной части залива. При этом *A. longiremis*, как предполагают авторы, отсутствует

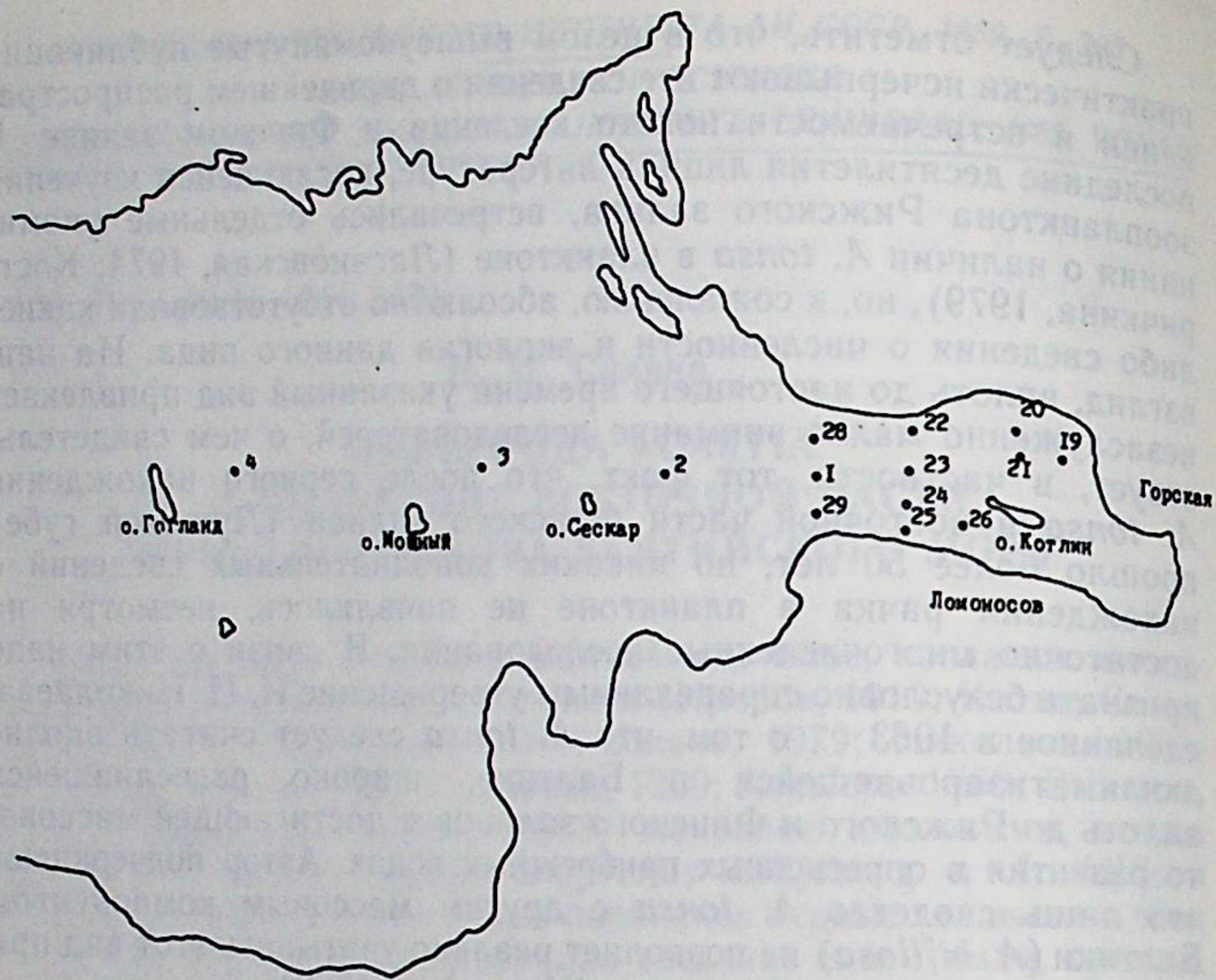


Рис. 1. Схема расположения станций на экватории восточной части Финского залива

на участках с соленостью воды менее 3‰. Следует заметить, что эта эвригалинно-морская форма не была отмечена нами в восточной части Финского залива даже и при более высокой солености (5—7‰). В результате проведенных исследований были зарегистрированы лишь 2 вида — *A. bifilosa* и *A. tonsa*. Именно эти виды широко распространены во всех эстуариях умеренной зоны (Jeffries, 1962).

Район исследования по гидрологическому режиму является очень сложным, значительные колебания солености приводят к неоднородности режима отдельных его участков. Восточные участки акватории находятся под непосредственным мощным влиянием пресных вод, поступающих из Невской губы. Здесь соленость варьирует на поверхности от 0,2‰ до 2,5‰ и у дна от 0,3‰ до 6,5‰. На более западных участках у о. Гогланд колебания солености в поверхности составляют 3,5—5,0‰, у дна 5,0—8,3‰. Учитывая характер гидрологического режима, становится очевидным, что появление и обилие как *A. bifilosa*, так и *A. tonsa* на акватории восточной части Финского залива в значительной степени определяется горизонтальным переносом водных масс из более западных, мористых участков залива, т. е. мощностью компенсационного течения. Границы распространения этих видов на исследованной акватории совпадают с границами

распространения водных масс вполне определенных качеств в отношении как солености, так и температуры.

По данным А. И. Крабби (1913) *A. bifilosa* обитала в июле и августе в самой западной части залива и лишь в ноябре появлялась в районе о. Гогланд. Э. П. Битюков (1971) свидетельствует о том, что *A. bifilosa* постоянно обитала лишь на западных участках залива, где ее максимальная численность 500 экз./м³ была отмечена в июне в слое 0—20 м. По данным автора восточнее о. Сескар рачок встречался единично — не более 100—200 экз./м³. Более поздние сведения, относящиеся к периоду 1972—1982 гг., указывают на то, что *A. bifilosa* способна заноситься даже в Невскую губу, причем в июне, августе и октябре — ноябре в количествах, превышающих ее наличие в солоноватых водах (Лагановская, Берзиня, 1987), однако при исследованиях зоопланктона, проведенных в 1982—1984 гг., *A. bifilosa* в Невской губе не зафиксирована (Телеш, 1987). В результате проведенных исследований нами установлено, что *A. bifilosa* отмечена в планктоне восточной части залива с мая по июль, с максимальной плотностью, как правило, в первой половине июня. Наибольшие скопления *A. bifilosa* отмечали в глубоководной зоне у о. Гогланд (ст. 4), в восточном направлении ее численность уменьшалась.

Распределение *A. bifilosa* по вертикали, так же, как и ее пространственное распространение, в каждом конкретном случае зависит от характера гидрологического режима. В мае — начале июня на западных участках акватории максимальные скопления рачка (до 11—15 тыс. экз./м³) наблюдались в слое 0—15—20 м, где температура воды составляла около 10 °С, а соленость — около 5‰ (рис. 2). В слое термоклина с температурой от 8,5° до 5,0 °С и соленостью 5—6‰ численность *A. bifilosa*, как правило, была в 2—2,5 раза меньше, а в гипolimнионе при температуре 3 °С и солености 6—7‰ ее численность составляла 100—200 экз./м³, реже 800—900 экз./м³.

Как известно, соленость воды в восточной части Финского залива падает с запада на восток в силу влияния пресных материковых вод, которые распространяются преимущественно по поверхности. Поступающие с запада соленые воды распространяются в придонном горизонте и движутся в восточном направлении к о. Котлин в виде наклонного клина (Нежиховский, 1988). В том же направлении происходит не только уменьшение плотности *A. bifilosa*, но и перемещение ее максимального скопления в более глубокие слои (10—20—35 м), температура которых близка к 10 °С, а соленость к 4—5‰. Таким образом, видно, что распространение *A. bifilosa* на восток происходит в основном в пределах своей характерной водной массы, т. е. также в виде своеобразного клина. В зависимости от складывающейся гидрологической ситуации рачки в большей или меньшей степени выносятся за пределы своего основного местообитания, при этом в условиях мощных нагонов солоноватых вод в небольших количествах *A. bifilosa*

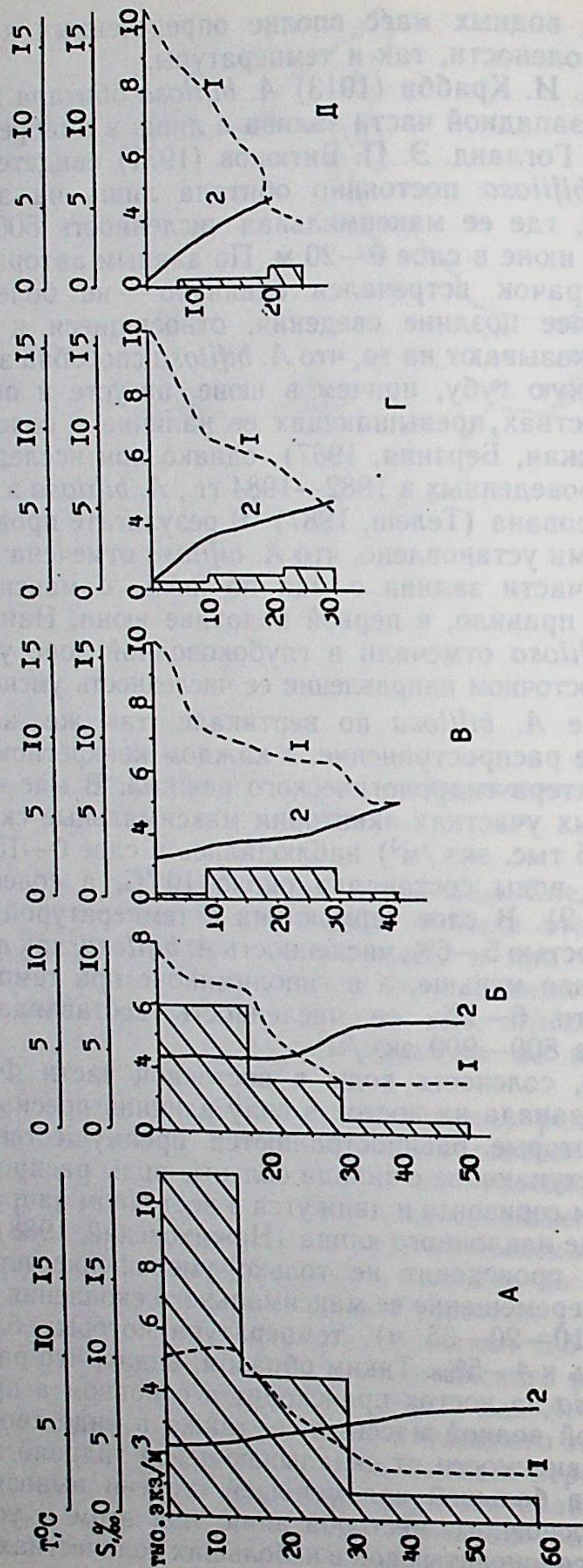


Рис. 2. Распределение численности *A. bifilosa*, температуры и солености по станциям продольного разреза восточной части Финского залива, начало июня 1986 г.:

А — станция 4, Б — 3, В — 2, Г — 1, Д — 23. 1 — температура воды, 2 — соленость

losa может заносится и в придонные горизонты восточных, мелко-водных участков (ст. 19, 20, 21, 26).

В летний период морские воды как бы отжимаются мощным стоковым течением Невской губы (Нежиховский, 1988), и влияние пресных вод в западном направлении усиливается. В связи с этим во второй половине июня в глубоководных районах поверхностный слой (0—10 м), как правило, распресняется до 3—4‰, а температура воды повышается до 11—14 °С. В этих условиях максимальная плотность *A. bifilosa* на западных участках перемещается в слой 10—20 м (слой термоклина) с температурой 10 °С и ниже и соленостью 4,2—5,5‰ (рис. 3). В гиполимнионе, имеющем температуру воды 1,2—0,7 °С, хотя и с благоприятной соленостью 5—6‰, численность рачка минимальна — менее 100 экз./м³. В восточном направлении наибольшие скопления также остаются приуроченными к слою термоклина. На более восточных станциях 1 и 23, где соленость была ниже 2‰, *A. bifilosa* в поверхностном горизонте отсутствовала.

Таким образом, следует сделать вывод о том, что наиболее оптимальными для развития *A. bifilosa* условиями являются температура воды около 10 °С и соленость 5—6‰. Основным ее местообитанием в восточной части Финского залива является западный глубоководный участок, лежащий между о. Гогланд и о. Мощный, откуда рачки компенсационным течением выносятся в восточном направлении. Наши материалы подтверждают данные о том, что *A. bifilosa* относится к умеренно-тепловодным формам, а ее распространение ограничивает соленость менее 3‰ (Лагановская и др., 1984; Симм, 1976).

A. tonsa по сравнению с *A. bifilosa* является более тепловодной формой (Ангаки, 1964). В различных заливах увеличение ее биомассы начинается с повышением температуры воды выше 15—16 °С (Adamkiewicz-Chojnacka, Fait, 1987; Sullivan, McManus, 1986). Толерантные температуры для *A. tonsa* установлены в следующих пределах: 13,4—18,8° для самцов и 17,0—20,6° для самок (Cravens, 1982).

Массовое развитие *A. tonsa* в планктоне центральной Балтики и Рижского залива, по данным И. И. Николаева (1961), приходится на июль—сентябрь. В западных районах Финского залива рачок встречался с августа по декабрь с максимумом в августе (Лумберг, 1976). На исследованной нами акватории *A. tonsa* отмечалась в планктоне со второй половины августа по октябрь, при этом зона наибольших скоплений располагалась на западных участках у о. Гогланд. Максимальная плотность до 10 тыс. экз./м³ отмечалась в конце августа в верхнем 20 м слое с температурой воды 16,4° и соленостью 4,5—5,2‰ (рис. 4). На приведенном рисунке видно, что осенью глубокое конвективное и ветровое перемешивание вод приводит к значительному выравниванию солености и (особенно) температуры до глубины 20 м. В нижележащих слоях температура воды резко снижалась от 14°

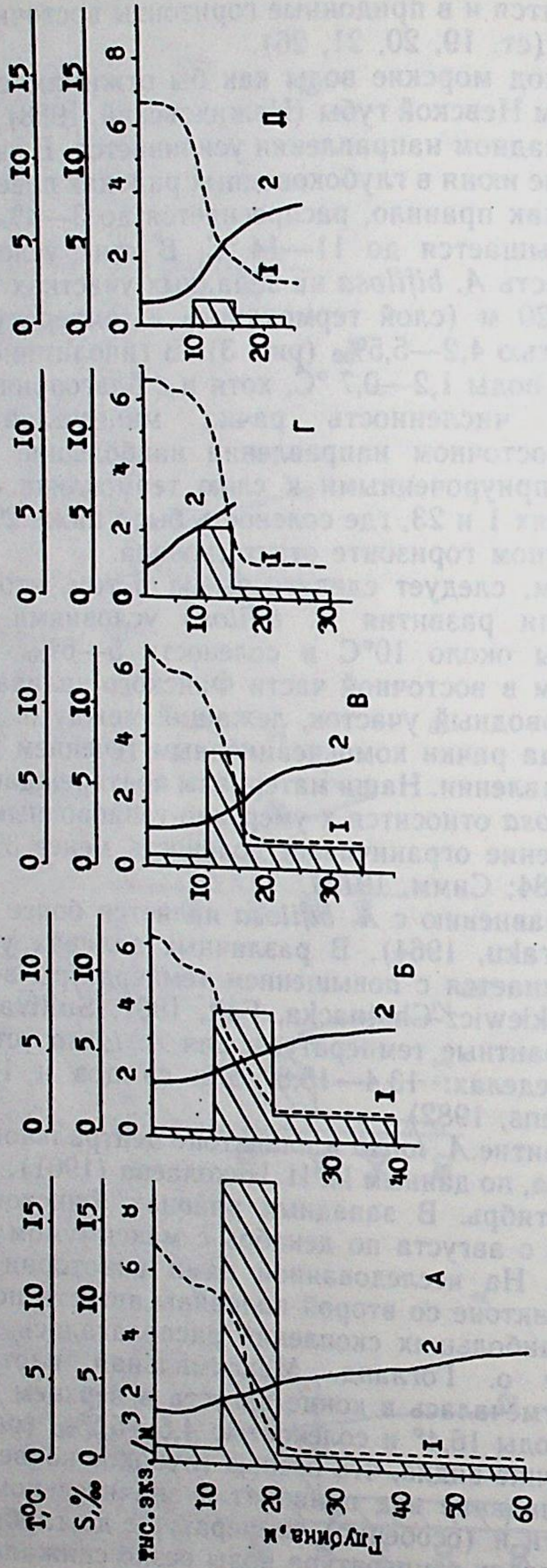


Рис. 3. Распределение численности *A. biflosa*, температуры и солености по станциям продольного разреза восточной части Финского залива, конец июня 1987 г.:

А — станция 4, Б — 3, В — 2, Г — 1, Д — 23. 1 — температура воды, 2 — соленость

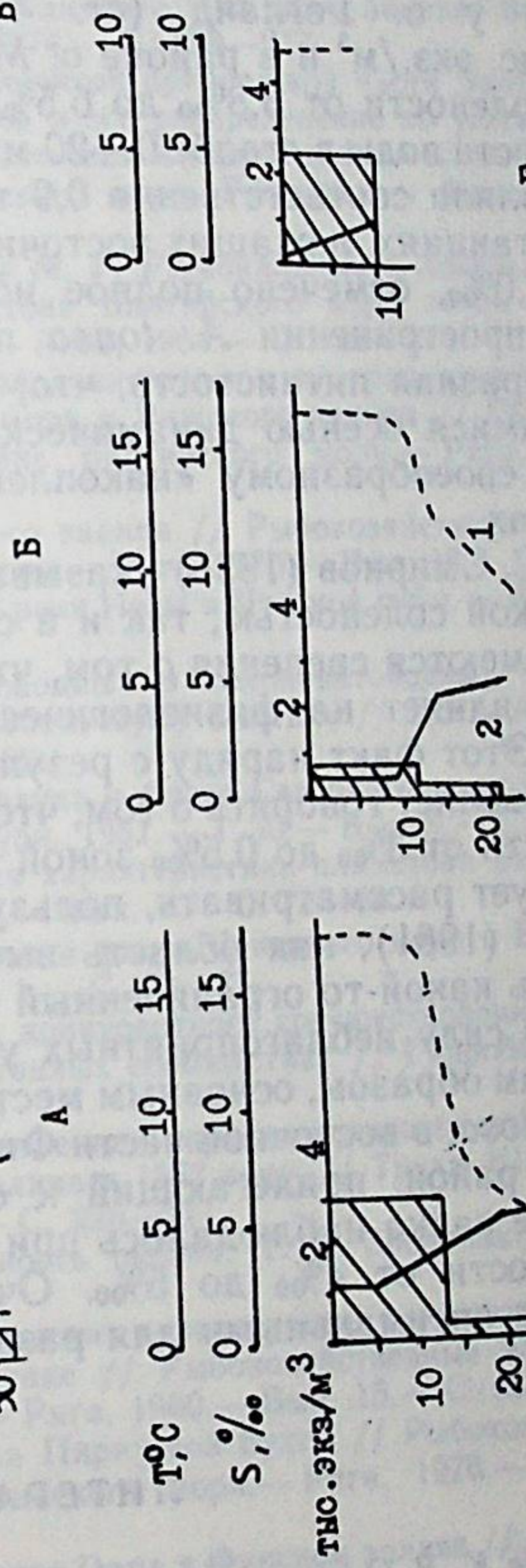
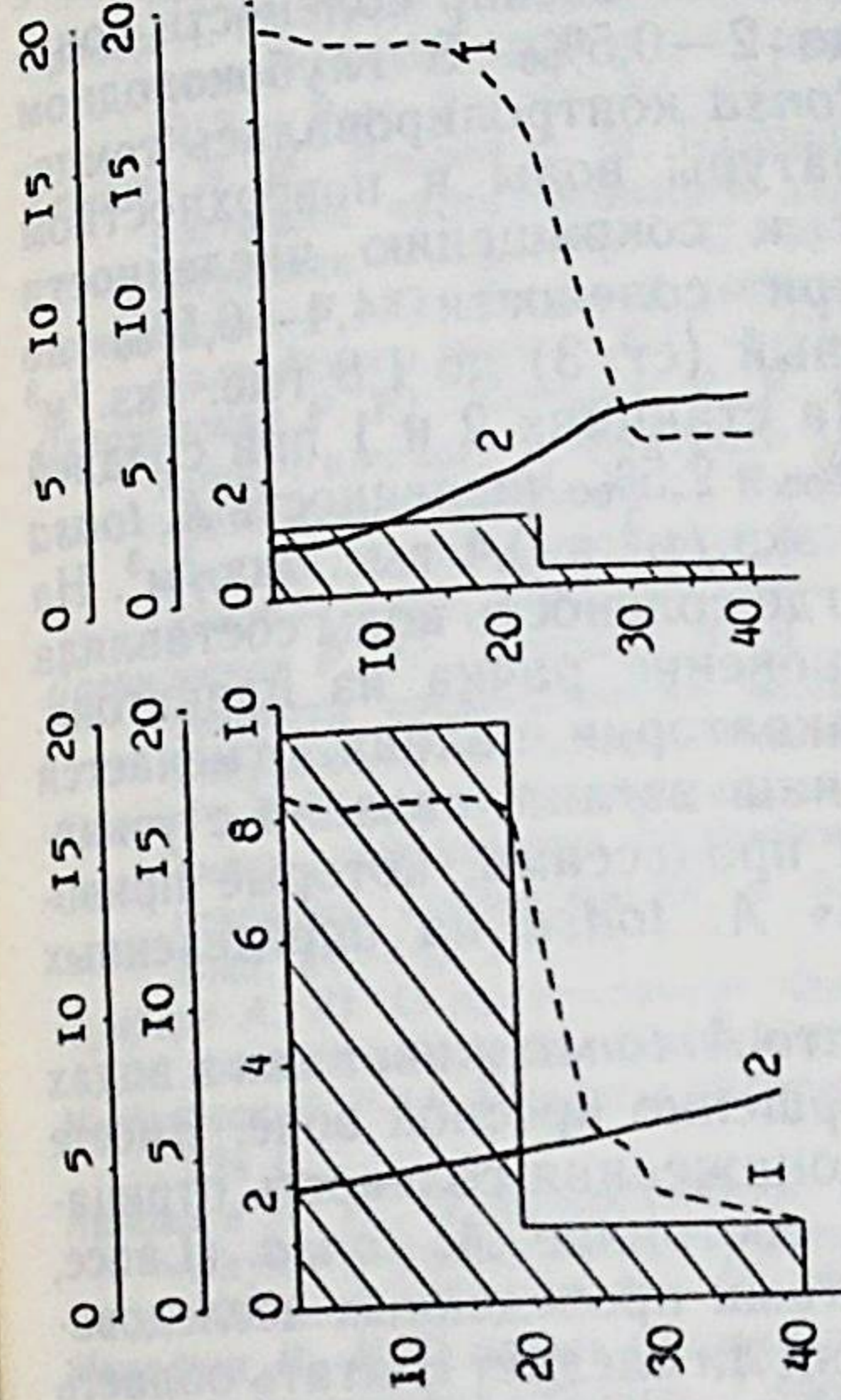
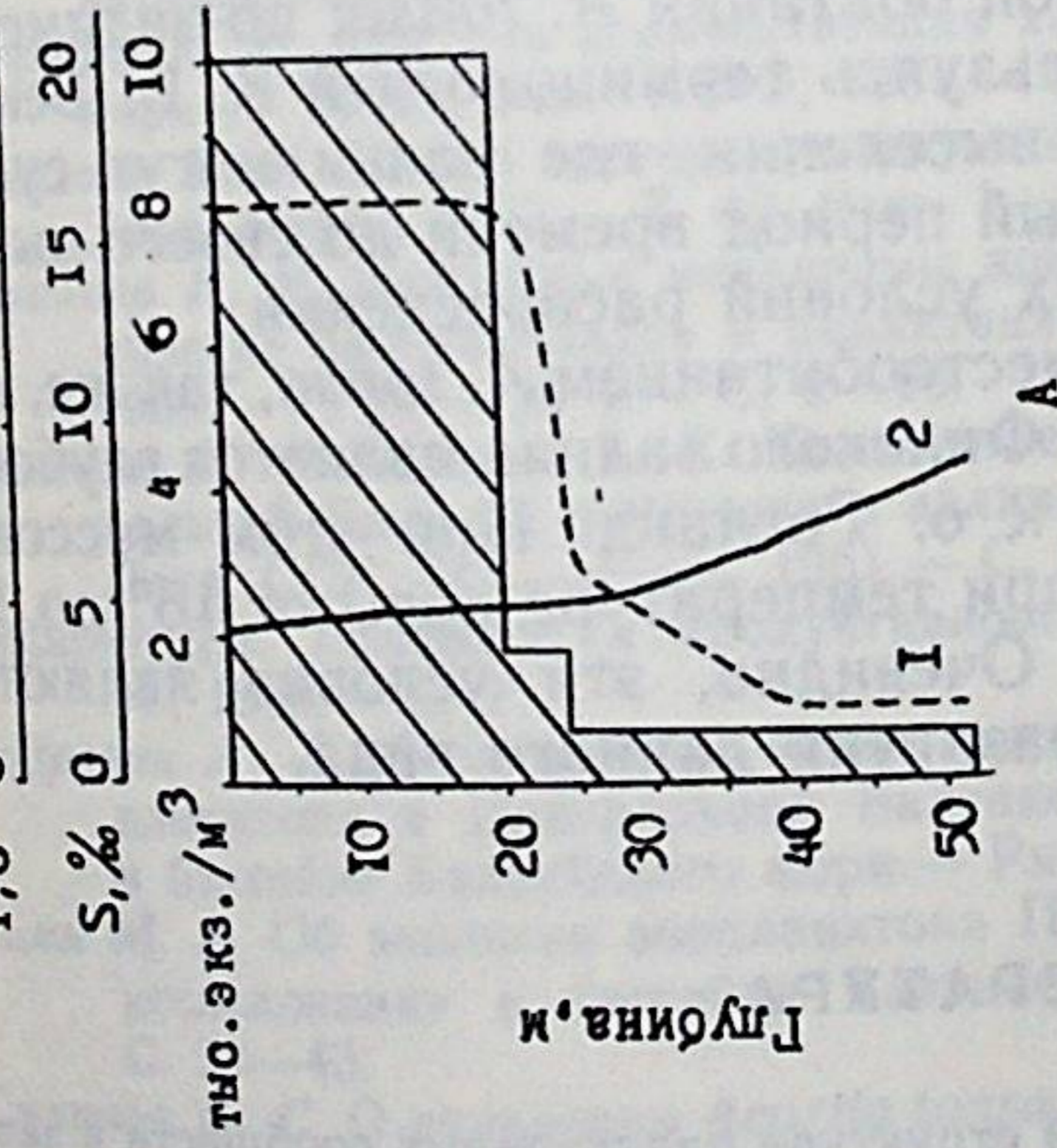


Рис. 4. Распределение численности *A. biflosa*, температуры и солености по станциям продольного разреза восточной части Финского залива, август 1986 г.:

А — станция 4, Б — 3, В — 2, Г — 1, Д — 23, Е — 19. 1 — температура воды, 2 — соленость

до 2° и численность рачка столь же резко уменьшалась. На всех прочих станциях слои доминирования *A. tonsa* также находились в поверхностном горизонте (0—10—20 м) с температурой воды 16—17°C. Вместе с тем в восточном направлении плотность рачка снижалась, что в большей степени, очевидно, связано с соленостью воды, поскольку восточнее о. Сескар соленость понижалась в поверхностных водах до 2—0,5‰. В глубоководном районе динамика численности *A. tonsa* контролировалась температурой воды. Понижение температуры воды в поверхностном 20 м слое ниже 12°C приводит к сокращению численности рачка у о. Гогланд (ст. 4) при солености 4,4—6,5‰ до 5,8 тыс. экз./м³ и в районе о. Мощный (ст. 3) до 1,8 тыс. экз./м³ при солености от 3,8‰ до 6,5‰. На станциях 2 и 1 при средней солености воды в столбе 0—20 м 3,9‰ и 2,5‰ численность *A. tonsa* составляла соответственно 0,9 тыс. экз./м³ и 0,4 тыс. экз./м³. На всех станциях, лежащих восточнее, где соленость воды составляла 0,5—2,0‰, отмечено полное исчезновение рачка из планктона. В распространении *A. tonsa* по акватории залива отмечается своеобразная пятнистость, что, на наш взгляд, связано с усиливающимися осенью динамическими процессами, которые приводят к своеобразному «накоплению» *A. tonsa* на определенных участках.

С. С. Смирнов (1935) указывал, что *A. tonsa* живет как в водах с морской соленостью, так и в совершенно пресной воде. Вместе с тем имеются сведения о том, что пониженная соленость отрицательно влияет на физиологическое состояние *A. tonsa* (Lance, 1965). Этот факт наряду с результатами проведенных исследований позволяет говорить о том, что вряд ли следует считать область солености от 3‰ до 0,5‰ зоной обитания *A. tonsa*; по-видимому, ее следует рассматривать, пользуясь терминологией К. В. Беклемишева (1961), как область выселения, где рачки могут существовать какой-то ограниченный период времени до своего вымирания в силу неблагоприятных условий распреснения.

Таким образом, основным местообитанием *A. tonsa*, так же, как и *A. bifilosa*, в восточной части Финского залива является глубоководный район, прилегающий к о. Гогланд. При этом массовое развитие рачка наблюдалось при температуре воды от 16° до 17° и солености от 4‰ до 5‰. Очевидно, эти условия являются наиболее оптимальными для развития данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. О пространственной структуре планктонных сообществ в зависимости от типа океанической циркуляции. Границы ареалов океанических планктонных животных в северной части Тихого океана. // *Океанология*, 1961.— Т. 1.— Вып. 6.— С. 1059—1072.
- Битюков Э. П., Грезе В. Н., Петровская М. В. Зоопланктон Финского залива // *Изв. ГосНИОРХ*, 1971.— Т. 76.— С. 46—64.

- Костричкина Е. М. К вопросу трофической структуры зоопланктона Балтийского моря. // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1979.— Вып. 14.— С. 20—31.
- Котта И. А., Симм М. А. О сезонной динамике численности планктических и нектобентических ракообразных в северо-восточной части Рижского залива и в Пярнуской бухте. // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1979.— Вып. 4.— С. 54—62.
- Крабби А. И. Отчет о планктоне, собранном Балтийской экспедицией в июле, августе и ноябре 1909 г. // *Труды Русской балтийской экспедиции*.— СПб., 1913.— Вып. 2.— С. 103—132.
- Крышев И. И., Рябова В. М. Периодические процессы в динамике зоопланктона восточной части Финского залива. // *Гидробиологические исследования эстуариев*.— Л., 1986.— С. 46—57. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. 141).
- Лагановская Р. Ю. Видовой состав зоопланктона Рижского залива: Биология Балтийского моря. Сб. 1.— Рига, 1974.— С. 199—217.
- Лагановская Р. Ю., Берзиня М. Я. Зоопланктон прибрежной части Балтийского моря, Рижского и Финского заливов и его распределение по условно разграниченным районам // *Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика и районирование Балтийского моря, Рижского и Финского заливов*.— Рига, 1987.— С. 96—115.
- Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я., Кице М. Р. Региональные и локальные особенности распределения зоопланктона Балтийского моря летом 1978 // *Гидробиология Рижского залива*.— Рига, 1984.— С. 149—216.
- Линне Р. Я. Некоторые наблюдения по плодовитости и циклу развития основных видов зоопланктона Балтийского моря и Рижского залива // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1979.— Вып. 14.— С. 3—10.
- Лумберг А. Ю. О зоопланктоне Финского залива // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1976.— Вып. 12.— С. 10—28.
- Нежиховский Р. А. Вопросы гидрологии реки Невы и Невской губы.— Л., 1988.— 224 с.
- Николаев И. И. О продвижении тепловодных и солоноватоводных элементов фауны и флоры во внутреннюю (восточную) Балтику // *Докл. АН СССР*, 1949.— Т. 68.— № 2.— С. 397—400.
- Николаев И. И. О новых вселенцах в фауне и флоре Северного моря и Балтики из отдаленных районов // *Зоол. журн.*, 1951.— Т. 30.— Вып. 6.— С. 556—561.
- Николаев И. И. Краткая количественная характеристика планктона Балтийского моря // *Труды БалтНИРО*, 1961.— Вып. 7.— С. 78—98.
- Николаев И. И. Новые вселенцы в фауне и флоре Северного моря и Балтики // *Зоол. журн.*, 1963.— Т. 42. Вып. 1.— С. 20—27.
- Николаев И. И. Некоторые механизмы конкурентного сосуществования таксономически близких видов в планктонных сообществах // *Гидробиол. журн.*, 1986.— Т. 22.— № 4.— С. 9—16.
- Николаев И. И., Криевс Х. К. Количественная характеристика планктона Центральной Балтики и Рижского залива в 1957 году. // *Труды НИИРХ СНХ Латв. ССР*, 111.— Рига, 1961.— С. 225—271.
- Раймонд Дж. Планктон и продуктивность океана. Т. 2. Зоопланктон. ч. 1.— М., 1988.— С. 7.
- Сидревиц Л. Л. Исследование экологических характеристик основных видов зоопланктона в Центральной Балтике // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1980.— Вып. 15.— С. 65—70.
- Симм М. А. Об экологии зоопланктона Пярнуской бухты // *Рыбохозяйственные исследования в бассейне Балтийского моря*.— Рига, 1976.— Вып. 12.— С. 29—43.
- Смирнов С. С. О появлении *Acartia tonsa* Dana в Финском заливе // *ДАН СССР*, нов. сер., 1935.— Т. 3.— № 5.— С. 237—240.
- Телеш И. В. Коловратки и ракообразные планктона // *Невская губа: гидробиологические исследования*.— Л., 1987.— С. 82—103. (Труды Зоол. ин-та АН СССР, т. 151).

- Ackefors H. Ecological zooplankton Investigations in the Baltic Proper 1963—1965 // Rept. Inst. Mar. Lysekil. Fish. Board swed Ser. biol., 1969.— Vol. 18.— P. 1—139.
- Adamkiewicz-Chojnacka B., Fait D. Ocena biomasy widlonogom (Copepoda) zalewu Wislanego w latach 1975, 1977 i 1978 // Stud. i mater. ocea nol. PAN. Chem. mozza, 1987.— N 7.— P. 283—312.
- AnraKu M. Influence of the Cape Cod canal on the hydrography and on the Copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. I. Hydrography and distribution of copepods // Limnol. and Oceanogr., 1964.— Vol. 9.— N 1.— P. 46—60.
- Bērziņš B., *Acartia tonsa* Dana in the Gulf Riga // Folia zool. hydrobiol., 1940.— Vol. 10.— N 2.— P.
- Chojnacki J., Hussein M. M. Body length and weight of the dominant copepod species in the Southern Baltic Sea // Zesz. nauk. AR Szczecinie: Ryb. mor. i technol. zywn., 1983.— N 13.— P. 53—64.
- Cravens J. B. Thermal effects // J. Water Pollut. Contr. Fed., 1982.— Vol. 54.— N 6.— P. 812—829.
- Friksson S. The biology of marine planktonic Copepoda on the West coast of Sweden // Zoon., 1973.— Vol. 1.— N 1.— P. 37—68.
- Green J. The Biology of Estuarine Animals. Biology series // London, 1968.— 379 p.
- Jeffries H. Succession of two *Acartia* species in Estuaries // Limnology and Oceanogr., 1962.— Vol. 7.— N 3.— P. 354—364.
- Lance J. Respiration and osmotic behaviour of the copepod *Acartia tonsa* in diluted sea water // Compar. Biochem. and Physiol., 1965.— Vol. 14.— N 1.— P. 131—154.
- Rose M. Fauné de France, 26. Copépodes pélagiques Lechavalier.— Paris, 1933.— 374 p.
- Sullivan B. K., McManus L. T. Factors controlling seasonal succession of the copepods *Acartia hudsonica* and *A. tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island, temperature and resting egg production // Mar. Ecol. Progr., Ser., 1986.— Vol. 28.— N 1—2.— P. 121—128.
- Vortstman A. G. *Acartia tonsa* Dana on the South coast of Finland // Dodonea, 13th Biologish Jaarbock, 1946.— P. 184—188.

УДК 591.524.12+581.526.325.2

В. А. Авинский, Т. А. Заходнова, О. И. Мицкевич

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАНКТОНА И БЕНТОСА ЧЕРЕПЕТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Известно, что в процессе промышленного и сельскохозяйственного освоения территорий возрастает антропогенное воздействие на расположенные на них водоемы и их водосборы. Особый интерес в связи с этим представляет изучение водоемов, находящихся под интенсивным и многофакторным антропогенным прессом. К таким водоемам с полным основанием можно отнести и Черепетское водохранилище.

Черепетское водохранилище создано в 1953 г. как водоем-охладитель Черепетской ГРЭС. Данный водоем относится к водоемам-охладителям с прямоточной оборотной системой охлаждения электростанции. Мощность водозабора ГРЭС — 80 м³/с. Водохранилище было образовано на р. Черепеть Тульской области, относящейся к бассейну р. Оки (рис. 1). Площадь водохранилища составляет 820 га, средняя глубина — 4,5 м, максимальные глубины — до 11 м.

Термический режим водохранилища определяется особенностями его использования. Различия температур воды на водозаборе и водосбросе составляют 8,0—10,5 °С при среднем за год — 9,1 °С. Значительную часть акватории (более 85% общей площади) занимают воды с превышением средней температуры над естественной в 4—6 °С и более. В зимний период основная часть водохранилища свободна ото льда.

Прозрачность воды составляет 0,5—0,6 м; рН, как правило, слабощелочная (до 8,4). Для основной части акватории в летний период характерно недонасыщение воды кислородом. Величины бихроматной окисляемости составили в среднем за июнь—октябрь 1987 г. для верхнего участка водохранилища 30 мг О₂/л, для нижнего — 23 мг О₂/л. Отмечено повышенное содержание в воде общего фосфора — около 0,2 мг/л.

Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в планктоне Черепетского водохранилища весьма значительна. Величина валовой продукции фитопланктона за май—ноябрь 1987 г. составила 3300 ккал/м² в среднем по водохранилищу, соответствующая величина общей деструкции в планктоне составила

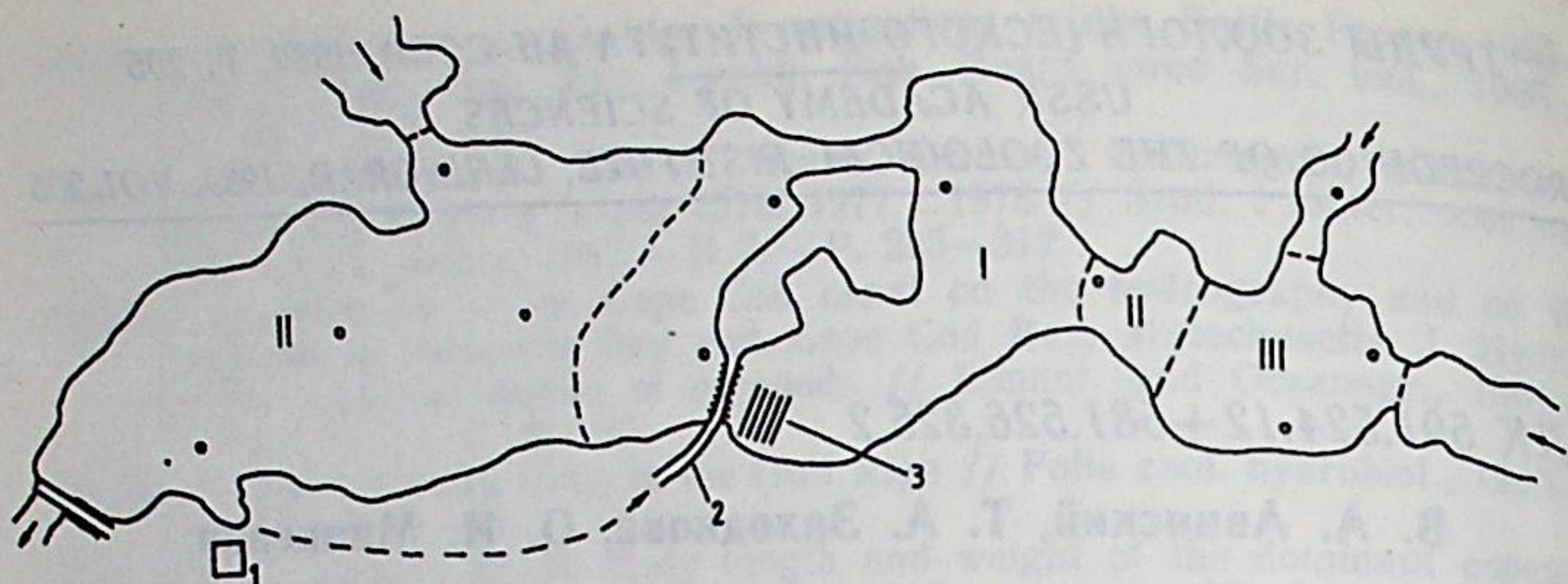


Рис. 1. Схема Черепетского водохранилища:

Точками обозначены места отбора проб. I — зона сильного прогрева, II — зона умеренного прогрева, III — зона минимального прогрева, 1 — ГРЭС, 2 — сбросный канал, 3 — садковое хозяйство

3900 ккал/м². Аналогичные величины для сезона 1988 г. еще более высоки. Отметим, что в 1977—1978 гг. ориентировочная годовая величина валовой продукции составила 3700 ккал/м² (Чумаков, 1979).

С 1968 г. на Черепетском водохранилище функционирует садковое хозяйство по выращиванию карпа. Его мощность в настоящее время составляет около 800 т рыбы в год.

Таким образом, основные аномальные факторы, воздействующие на экосистему водоема в настоящее время:

1. Повышенная по сравнению с естественными водоемами температура воды. Средние за июль—август 1987—1988 гг. значения температуры воды составили 25,4 и 28,5 °С соответственно.

2. Высокая скорость оборота воды, обусловленная работой ГРЭС. По нашим расчетам весь объем воды водохранилища проходит через агрегаты ГРЭС всего за 5,3 суток.

3. Интенсивное поступление в водоем значительных количеств органического вещества в виде кормов, не усвоенных и не потребленных рыбами, выращиваемыми на садковом хозяйстве. Общее количество поступающего от садкового хозяйства органического вещества составляет около 2000 т в год (при калорийности 1 ккал/г).

4. С 1982 г. водоем используется для выращивания растительноядных рыб, влияние которых на экосистему при плотных посадках может быть значительным.

Десять лет назад (в 1977—1978 гг.) экспедицией Саратовского отделения ГосНИОРХ были проведены комплексные исследования Черепетского водохранилища (Чумаков, 1979; Никаноров, 1983). Наши работы проводились в 1987—1988 гг. Представляет интерес сопоставление уровней развития основных сообществ гидробионтов и выявление возможных изменений в этих сообществах в течение десятилетнего периода, чему и посвящена настоящая работа.

Фитопланктон. Интегральные пробы фитопланктона отбирались батометром Паталаса на 13 станциях ежемесячно, с июня

по октябрь 1987 г., а также в феврале и с мая по сентябрь в 1988 г. Одновременно отбирались пробы для определения содержания хлорофилла «а». Биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла определялись общепринятыми методами (Лаврентьева, Бульон, 1985).

Для 12 проб, собранных в разные сезоны, было рассчитано соотношение хлорофилла «а» и сырой биомассы, составившее $0,55 \pm 0,11$. Так как известно, что между биомассой и содержанием хлорофилла «а» существует прямая корреляция, нами рассматривались величины биомассы, рассчитанные по хлорофиллу «а».

В результате исследований, проведенных в 1977—1978 и 1982—1983 гг., были обнаружены 286 таксонов водорослей рангом ниже рода. Наибольшим числом таксонов отличались отделы зеленых (125), диатомовых (75), эвгленовых (19) и сине-зеленых (18 таксонов) (Чумаков, 1979; Никаноров, 1983).

Доминировали по численности и биомассе диатомовые: *Aulacosira granulata* (Ehr.) Simonsen, *A. italica* (Ehr.) Simonsen, *Stephanodiscus hantzschii* Grun.; зеленые: виды родов *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Kirchneriella* и другие; сине-зеленые: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., другие; динофитовые: *Glenodinium penardii* Lemm., *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh. В 1987 г. доминировали в основном те же виды. В начале лета по всему водоему, а в верхнем участке водохранилища постоянно доминировал по биомассе типичный для щелочных вод с высокой степенью жесткости *Glenodinium quadridens* (Stein) Schiller.

В декабре 1977 г. биомасса фитопланктона была менее 1 г/м³, встречались в основном диатомовые водоросли.

Весной, в апреле, в зоне минимального подогрева биомасса фитопланктона была почти в 2 раза ниже, чем в зоне максимального (0,8 и 1,4 г/м³ соответственно).

Летом, в июле, в речном участке биомасса фитопланктона составила 4,7—5,6 г/м³, а в умеренной и сильно подогреваемой зонах — 13,2—14,0 г/м³. Доминировали зеленые и диатомовые.

В сентябре, при температуре воды 19—24° доминировали сине-зеленые водоросли (86% от общей биомассы). В нижней части водохранилища, перед плотиной, биомасса достигала 93 г/м³. В целом в зоне подогрева биомасса была в 3 раза больше, чем в необогреваемой. В октябре величина биомассы снизилась до 7—16 г/м³.

Сезонная динамика средней по водохранилищу биомассы фитопланктона в 1977—1978 гг. имела один пик в сентябре, обусловленный развитием сине-зеленых водорослей (рис. 2).

Зимой, в феврале 1988 г., биомасса в открытой части водохранилища была высокой, от 8 до 10 г/м³. В зоне минимального подогрева, подо льдом, она была значительно ниже — 1,2 г/м³. Доминировали диатомовые.

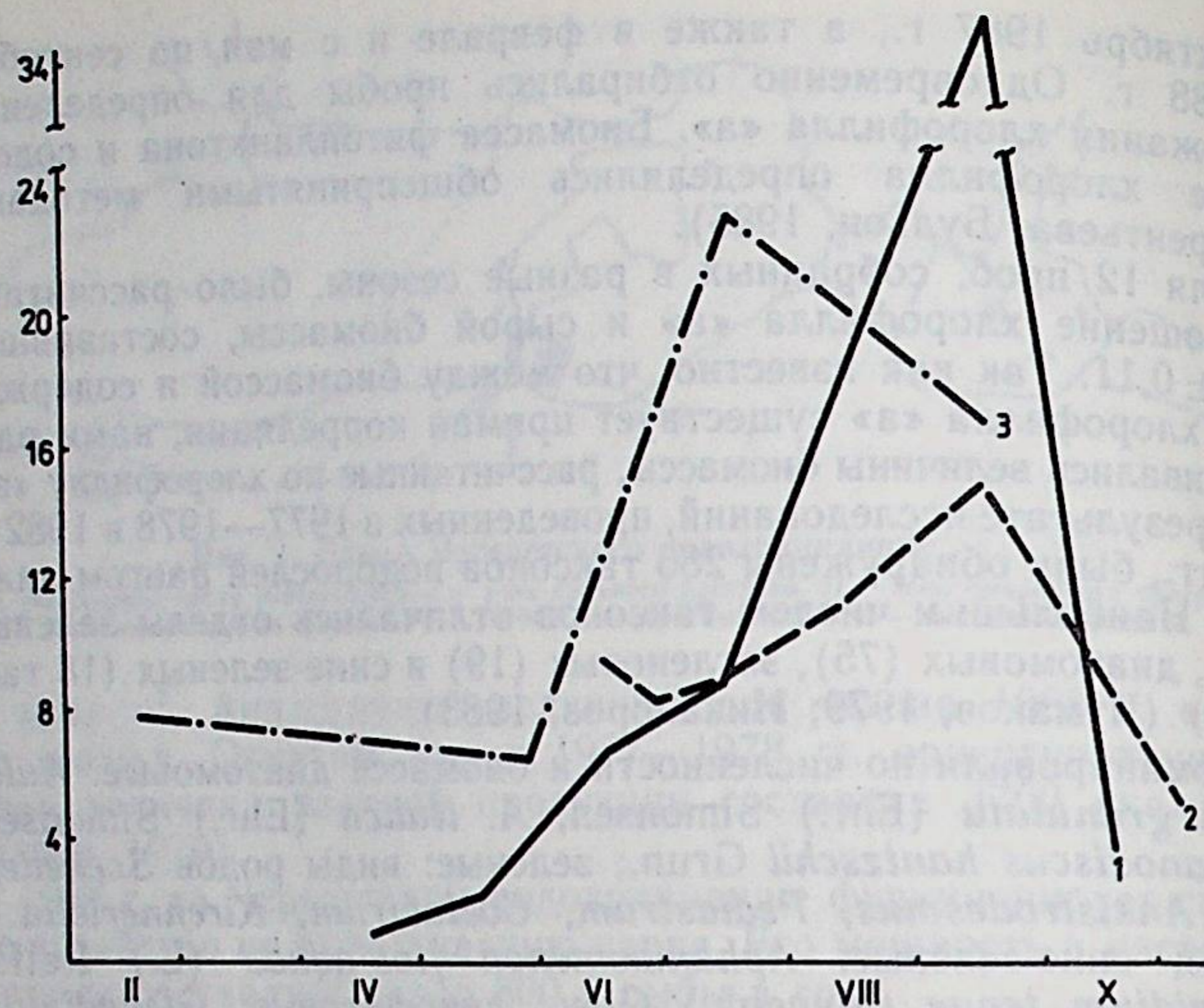


Рис. 2. Динамика биомассы фитопланктона Черепетского водохранилища: 1 — 1978 г., 2 — 1987 г., 3 — 1988 г. По оси абсцисс — время, месяцы; по оси ординат — биомасса.

Весной, в мае 1988 г., биомасса фитопланктона была ниже, чем в феврале. Максимум был отмечен в районе садков — $9,1 \text{ г/м}^3$.

В июне 1988 г. биомасса фитопланктона была в 2 раза выше, чем в июне 1987 г. При этом наибольшие величины биомассы были в 1987 г. отмечены в зоне максимального подогрева — $17,1 \text{ г/м}^3$ (температура $28-29^\circ$), а в 1988 г., наоборот, в зонах минимального и умеренного подогрева — $29,3$ и $42,8 \text{ г/м}^3$ соответственно (температура $27-28^\circ$). Следует отметить, что в июне 1987 г. средняя по водохранилищу температура воды составила $26,1^\circ$, а в 1988 г. — около 30° , при этом в зоне максимального подогрева она равнялась $31-33^\circ$. Эти температуры сохранились в июле и в районах сброса теплой воды достигали $33,8^\circ$. Биомасса фитопланктона была самой высокой за весь вегетационный период и составляла 15 г/м^3 в зоне максимального подогрева и до 39 г/м^3 в зоне умеренного (температура 29°). В июле 1987 г. средняя по водохранилищу биомасса составляла $8,9 \text{ г/м}^3$.

Пик биомассы в 1987 г. так же, как в 1978 г., наблюдался в сентябре, но был значительно меньше — 15 г/м^3 вместо $36,7 \text{ г/м}^3$ в 1978 г. Доминировали в водоеме в этот период диатомовые и *Glenodinium quadridens*. В октябре биомасса фитопланктона снизилась до $4-6 \text{ г/м}^3$.

Таблица 1

Соотношение основных компонентов зоопланктона Черепетского водохранилища в июне—августе 1977—1978 гг.

Компоненты зоопланктона	N	%N	B	%B
Коловратки	551,1	61	1,06	24
Веслоногие	300,3	33	2,02	46
Ветвистоусые	54,6	6	1,32	30
Сумма	910,0	100	4,40	100

Примечание. N — численность, тыс. экз./м³; B — биомасса, г/м³.

Средневегетационные биомассы в годы исследований оказались следующими: 1978 г. — $8,7 \text{ г/м}^3$, 1982 г. — $9,2$, 1987 г. — $9,52 \pm 1,26$, 1988 г. — $14,04 \pm 2,81$.

Развитие фитопланктона в Черепетском водоеме-охладителе, созданном в 1953 г., по-видимому, вполне стабилизировалось к концу 70-х годов. За последние 10 лет не наблюдалось существенных качественных или количественных изменений фитопланктона.

Высокий уровень биомассы фитопланктона в 1988 г., скорее всего, связан с высокими температурами летом. При этом в зонах, где температура воды превышала 30° , наблюдалось угнетение его развития, тогда как на большей площади этого водоема в течение всего лета температура воды была благоприятной для развития водорослей — до 29° . Аналогичная картина наблюдалась в Ивановском водохранилище, водоеме-охладителе Литовской ГРЭС и других (Девяткин, 1970; Янкявичус и др., 1981).

Зоопланктон. При изучении зоопланктона в 1977—1978 гг. экспедицией Саратовского отделения ГосНИОРХ (Чумаков, 1979) были получены сведения о видовом составе, сезонном развитии, продуктивности зоопланктона (табл. 1). Из полученных результатов обратим внимание на некоторые, представляющие сейчас для нас наибольший интерес:

1. В группу наиболее массовых видов были отнесены *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Keratella cochlearis* (Gosse), *Brachionus angularis* Gosse, *Pompolix complanata* Gosse — из коловраток; *Acanthocyclops americanus* (Marsh) — из веслоногих; *Daphnia cucullata* Sars и *Bosmina longirostris* (O. F. Müll.) — из ветвистоусых.

2. Отмечено сравнительно высокое количественное развитие зоопланктона. Величина средневзвешенной биомассы за июль—август составила $4,4 \text{ г/м}^3$, причем 24% биомассы приходилось на долю коловраток; ведущей группой по биомассе (46% от суммарной) были веслоногие, 30% общей биомассы составили ветвистоусые. При средней за июль—август численности зоопланктона 910 тыс. экз./м³ перечисленные выше компоненты составили соответственно 61, 33 и 6% от общей численности.

Таблица 2

Соотношение основных компонентов зоопланктона
Черепетского водохранилища в июне—августе 1987 г.

Компоненты зоопланктона	N	%N	B	%B
Коловратки	96,7	83	0,67	76
Веслоногие	10,3	9	0,11	13
Ветвистоусые	9,3	8	0,10	11
Сумма	116,2	100	0,88	100

3. Изучение пространственного распределения зоопланктона свидетельствовало о более значительном его развитии в верхней части водохранилища, не входящей непосредственно в систему водоснабжения ГРЭС. Величины биомассы зоопланктона на этой части акватории (7—8 г/м³ в среднем за сезон) вдвое выше, чем в зоне, находящейся под активным воздействием ГРЭС. Соответствующие различия численностей достигают 4—5 раз, и среднесезонная численность зоопланктона верхней части превышает 2000 тыс. экз./м³. Основу не только численности, но и биомассы зоопланктона этой зоны составляют коловратки.

4. По уровню количественного развития и продуктивности зоопланктон признан характерным для водоемов, переходящих от мезо- к евтрофии.

Наши исследования, проводившиеся в 1987—1988 гг., позволили обнаружить в зоопланктоне Черепетского водохранилища ряд существенных изменений. Отметим, что, как и при предыдущих исследованиях, материал отбирался сетями Джели с газом № 49 и 70 (табл. 2).

В настоящее время видовой состав зоопланктона водоема значительно обеднен. Практически полностью выпал ряд видов ракообразных, в основном ветвистоусых. Вовсе не были обнаружены отмеченные ранее *Daphnia longispina* O. F. Müll., *D. cristata* Sars, *Bosmina coregoni* Baird. *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*, входившие в группу доминирующих видов, встречены в единичных экземплярах. Таким образом, из доминировавших по биомассе в 1977—1978 гг. *Acanthocyclops americanus*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Asplanchna priodonta*, в настоящее время сохранили свой статус лишь *Asplanchna priodonta* и *Acanthocyclops americanus*. В группу доминирующих вошла и *Moina brachia* (Jurine) — термофильный вид, предпочитающий водоемы высокой трофности. В настоящее время в зоопланктоне Черепетского водохранилища доминирует (как по биомассе, так и по численности) *Asplanchna priodonta*, составляя 29% и 59% от общих численности и биомассы.

Существенно изменилось соотношение основных компонентов зоопланктона. Если в 1977—1978 гг. 76% его суммарной биомассы составляли ракообразные, то сейчас те же 76% биомассы

приходятся на долю коловраток, относительное значение которых в общей численности также возросло. Бросается в глаза резкое снижение показателей обилия зоопланктона, происшедшее за последние 10 лет. Его средняя биомасса уменьшилась с 4,4 г/м³ в июне—августе 1977—1978 гг. до 0,88 г/м³ за тот же период 1987 г. Аналогичные изменения отмечены и для численности зоопланктона.

Возможной причиной снижения численности коловраток, особенно сопровождавшегося увеличением их среднего индивидуального веса, мог быть недолов мелких форм при сетных ловах (Силина, 1987), что подтверждается нами ниже. Этим, однако, не может быть объяснено резкое снижение численности и биомассы ракообразных.

При рассмотрении возможных причин, определяющих изменения зоопланктона, по всей видимости, следует исключить факторы, связанные с работой ГРЭС (повышенная температура, ускоренный водообмен) и садкового хозяйства (интенсивное поступление в водоем органических веществ). Во-первых, в течение последних 10 лет ни термический, ни водный режимы существенно не менялись, садковое хозяйство действует с конца 60-х годов, тогда как резкое изменение состава и обилия зоопланктона произошли, очевидно, в период после 1981 г. — биомасса зоопланктона в этом году достаточно велика — 3,9 г/м³ за сезон (Никаноров, 1983). Во-вторых, перечисленные выше факторы воздействуют в основном на нижний участок водохранилища, входящий в систему водоснабжения ГРЭС, а изменения зоопланктона в равной степени характерны для всей акватории водохранилища при сохранении существовавших в 1977—1978 гг. различий между верхним и нижним участками.

Некоторые особенности современного состояния зоопланктона водохранилища: полное выпадение ряда видов относительно крупных ракообразных, снижение численности и биомассы веслоногих и ветвистоусых, сопровождающееся возрастанием значимости коловраток при доминировании *Asplanchna* напоминают черты зоопланктона чрезмерно интенсивно эксплуатируемых озер, используемых для выращивания сигов-планктофагов (Скопцов, Крупеникова, 1982; Авинский, 1985; Алексеев, Потина, 1986). Очевидно, основным фактором, определяющим изменения зоопланктона водоема, является мощный пресс рыб-сестонофагов — белого и пестрого толстолобиков, массированные посадки которых были начаты с 1982 г. Основным объектом при зарыблении водоема является пестрый толстолобик, в рационе которого зоопланктон имеет обычно преобладающее значение. В соответствии с особенностями строения фильтрационного аппарата пестрым толстолобиком потребляются пищевые частицы размером от 150 мкм (Dobrowski, Bardega, 1984). Таким образом, селективное потребление зоопланктона пестрым толстолобиком при высоких плотностях посадки должно приводить к снижению обилия зоо-

планктона, в особенности ракообразных, обладающих, по сравнению с коловратками, большими размерами и меньшей величиной удельной продукции. В подобных условиях преимущественное развитие должны получать мелкие зоопланктеры, выходящие из-под пресса рыб-сестонофагов, в частности мелкие коловратки и простейшие. Изучение этих групп организмов в живых пробах (пробы простейших обрабатывались И. П. Тимофеевой) показало, что в настоящее время мелкие коловратки (с размером тела порядка 100 мкм) и простейшие являются доминирующими по биомассе компонентами зоопланктона. Величины средней по водохранилищу биомассы простейших и мелких коловраток за июнь—август 1988 г. составили 1,60 и 1,68 г/м³ при численности 9400 и 5600 тыс. экз./м³ соответственно. Таким образом, общая величина биомассы зоопланктона Черепетского водохранилища составляет свыше 4 г/м³. Очевидно, что функциональная активность единицы биомассы зоопланктона (в силу доминирования простейших и мелких коловраток) чрезвычайно высока.

Зообентос. В составе зообентоса Черепетского водохранилища отмечены олигохеты, личинки хирономид, моллюски, личинки мокрецов, ручейников, водяных жуков. Среди этих групп наиболее разнообразны по видовому составу личинки хирономид, среди которых отмечены 9 видов. При этом наибольшее разнообразие донного населения наблюдалось в зоне минимального подогрева.

Средняя за сезон биомасса бентоса в зоне максимального подогрева $39,1 \pm 4,6$; в зоне умеренного подогрева — $21,0 \pm 4,0$; в зоне минимального подогрева — $28,6 \pm 2,4$ г/м².

Доминирующее положение по биомассе занимают олигохеты: в зоне максимального подогрева их доля в общей биомассе составила 73%, в зоне умеренного подогрева — 50% (49% — личинки хирономид), в зоне минимального подогрева — 80%. В сумме по всему водохранилищу олигохеты и личинки хирономид составляли 91—99% общего количества бентоса, что было отмечено и в течение сезона 1977 г. (Чумаков, 1979).

Не изменилась и общая картина изменения развития бентосных организмов в течение вегетационного сезона. Наибольшие биомассы отмечены в конце мая — начале июня. Резкое и весьма значительное уменьшение (больше 20 раз) биомассы бентоса в зоне максимального подогрева в конце июля — начале августа, по-видимому, объясняется повышением температуры воды в водохранилище. С понижением температуры к октябрю биомасса бентосных организмов здесь медленно восстанавливалась.

Наиболее высокие продукционные показатели донных организмов в 1987 г. отмечены в зоне максимального подогрева (в отличие от 1977 г., когда максимальная продукция была отмечена в зоне минимального подогрева). Вероятно, здесь сыграл роль метод расчета продукции. В 1977 г. продукция бентоса рассчитывалась по *P/V*-коэффициентам, взятым для соответствующих групп организмов по литературным данным. В

1987 г. продукция была рассчитана физиологическим методом, который в данном случае оказался более точным и четко отражающим состояние организмов в водоеме. Продукция бентоса в зоне максимального подогрева составила 9,8 ккал/м², в зоне умеренного подогрева — 8,6 ккал/м² за сезон (июнь—октябрь).

В целом за 10 лет (с 1977 по 1987 гг.) в бентосе Черепетского водохранилища существенных изменений не произошло.

Изложенные выше материалы позволяют сделать следующие выводы:

1. Уровень развития фитопланктона Черепетского водохранилища относительно стабилен на протяжении последнего десятилетия. Возрастание величин биомассы фитопланктона в 1988 г. определяется, скорее всего, высокими летними температурами данного года.

2. В годы с температурой воды в летний период, не превышающей 30°, наибольшие величины биомассы фитопланктона зафиксированы в зоне максимального подогрева. При температуре воды в этой зоне выше 31° максимальные величины биомасс отмечены в зонах умеренного и слабого подогрева.

3. Средневегетационные биомассы фитопланктона Черепетского водохранилища составляют 8—14 г/м³, что позволяет отнести этот водоем к высокоэвтрофным.

4. Видовой состав, доминирующие группы организмов, величины среднесезонных биомасс зообентоса также не претерпели существенных изменений за последние 10 лет.

5. Наиболее значительные изменения отмечены в зоопланктоне Черепетского водохранилища. В течение последнего десятилетия (1977—1988 гг.) из состава зоопланктона выпал ряд видов ракообразных, доминирующим по биомассе компонентом зоопланктона стали коловратки, значительно (с 4,4 до 0,9 г/м³) снизилась среднелетняя величина биомассы зоопланктона, попадающего в сетные сборы.

6. Фактором, обуславливающим изменения зоопланктона, очевидно, является чрезмерный пресс рыб-сестонофагов, вселяемых в водоем, а именно пестрого толстолобика.

7. Селективность питания рыб-сестонофагов благоприятствует интенсивному развитию мелких размерных фракций зоопланктона — простейших и наиболее мелких коловраток, биомасса которых в настоящее время в 3,7 раза превышает биомассу сетного зоопланктона.

8. Рациональное рыбхозхозяйственное использование водоема должно предусматривать усиленный вылов рыб-сестонофагов с одновременной заменой в посадках пестрого толстолобика белым, основным компонентом рациона которого является фитопланктон.

- Авинский В. А. К расчету доступной для использования рыбами продукции зоопланктона // Особенности экосистем интенсивно эксплуатируемых малых озер.— Л., 1985.— С. 121—130. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 231).
- Алексеев В. Р., Потина В. И. Использование структурных показателей зоопланктона для оценки нагрузки со стороны планктоноядных рыб // Структура и трофические связи сообществ экосистем малых рыбохозяйственных озер.— Л., 1986.— С. 68—76. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 245).
- Девяткин В. Г. Влияние термальных вод на фитопланктон приплотинного плеса Ивановского водохранилища // Гидробиол. журн., 1970.— Т. 6.— № 2.— С. 45—50.
- Лаврентьева Г. М., Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция.— Л., 1981.— 32 с.
- Никаноров Ю. И. Разработать биологические обоснования к рыбохозяйственному использованию водоемов-охладителей ТЭС и АЭС // Фонды ГосНИОРХ, отчет № 3852, 1983.— 102 с.
- Силина Н. И. О методике количественного учета коловраток // Гидробиол. журн., 1987.— Т. 23.— № 5.— С. 97—102.
- Скопцов В. Г., Крупенникова Т. В. Роль рыб-планктофагов в формировании планктонного сообщества озера // Экология, 1982.— № 5.— С. 41—46.
- Чумаков В. К. Разработать биологическое обоснование к рыбохозяйственному освоению водоемов-охладителей ТЭС и АЭС Европейской части РСФСР // Фонды ГосНИОРХ, отчет № 3618, 1979.— 143 с.
- Янкявичюс К. К., Антанинене А. С., Бараунаскене А. Ю. Воздействие подогретых вод на развитие планктонных организмов Литовской ГРЭС // Тр. АН Лит. ССР, 1981.— № 3/75.— С. 87—96.
- Dabrowski K., Bardega R. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species // Aquaculture, 1984.— Vol. 40.— N 1.— P. 41—46.

УДК 595.777:591.5

Е. В. Балушкина, Н. А. Петрова

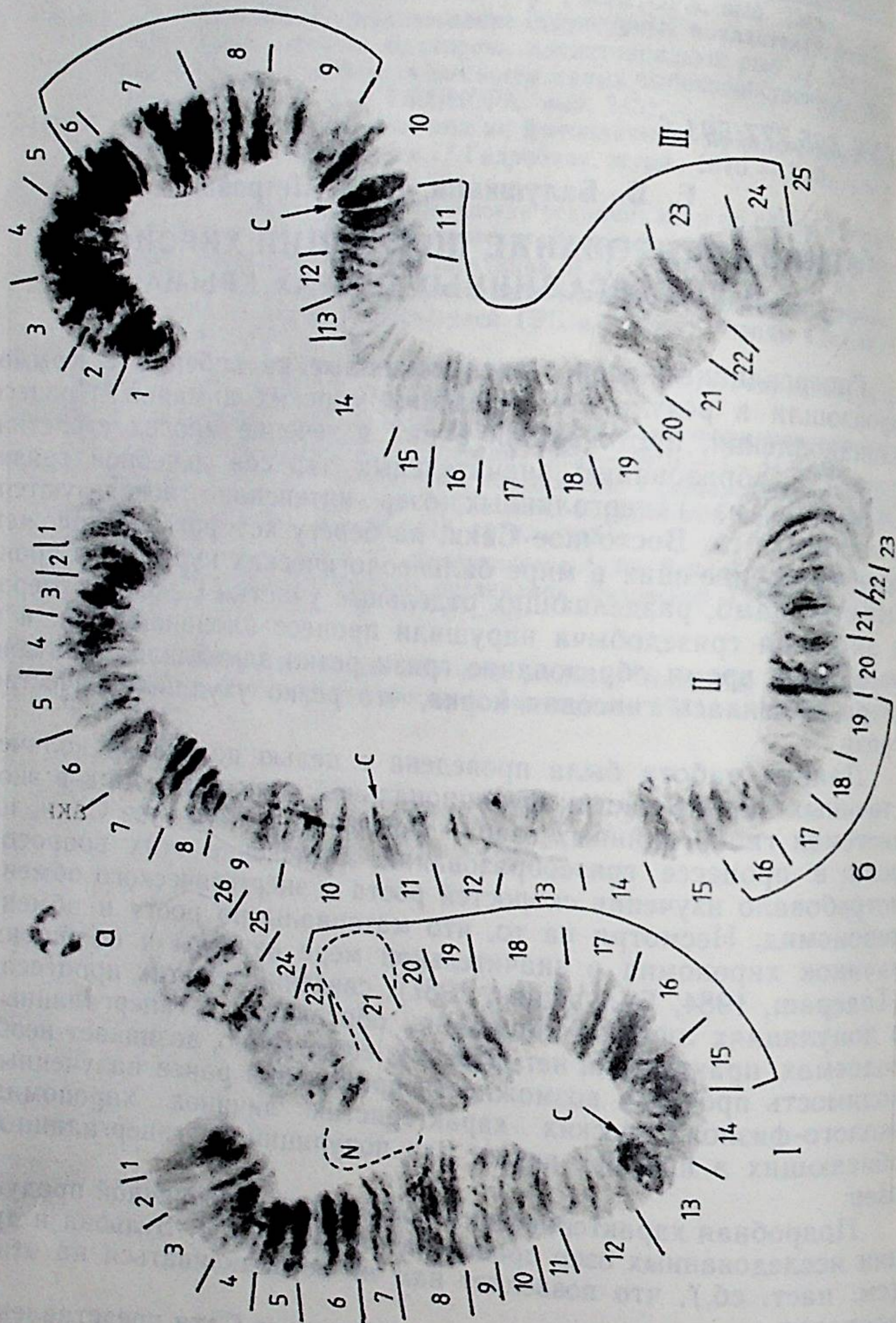
ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ХИРОНОМИД В ГИПЕРГАЛИННЫХ ОЗЕРАХ КРЫМА

Гипергалинные озера, расположенные на побережье Крыма, произошли в результате отделения морских лиманов. Процесс илонакопления, протекавший в них в течение многих столетий, привел к образованию значительных запасов лечебной грязи. Отдельные из гипергалинных озер интенсивно используются, в частности оз. Восточное Саки, на берегу которого расположен один из крупнейших в мире бальнеологических курортов. Строительство дамб, разделяющих отдельные участки Сакского озера, и активная грязедобыча нарушили процесс илонакопления, и в настоящее время образование грязи резко замедлилось; на дне озера появилась гипсовая корка, что резко ухудшило качество грязи.

Данная работа была проведена с целью получения количественных характеристик функциональной роли хирономид в экосистемах гипергалинных озер — Восточное и Западное Саки, их роли в процессе грязеобразования. Выяснение этих вопросов потребовало изучения скоростей роста и энергетического обмена хирономид. Несмотря на то, что материалы по росту и обмену личинок хирономид в значительной мере изучены и обобщены (Тодераш, 1984, Балушкина, 1987), сведений об этих процессах в водоемах, практически нет, поэтому, естественно, возникает необходимость проверки возможности применения ранее полученных эколого-физиологических характеристик личинок хирономид, обитающих в пресных водах, для популяций из гипергалинных озер.

Подробная характеристика морфометрии и первичной продукции исследованных озер приведена в работе В. В. Бульона и др. (см. наст. сб.), что позволяет нам не останавливаться на этих вопросах.

Донная фауна озер Западное и Восточное Саки представлена одним видом животных *Baeotendipes tauricus* Tshern. Этот вид был описан А. А. Черновским (1949) по материалам, собранным Ю. В. Первольфом в гипергалинных озерах Крыма — Сакском,



Мойнакском и Дондзлав. *V. tauricus* — широко распространенный вид. Он приурочен, как и другие виды рода, к жарким районам с мелкими, сильно минерализованными водоемами. Обнаружен значительный полиморфизм морфологических признаков личинок. В связи с этим был привлечен кариологический анализ, подтвердивший высокую пластичность *V. tauricus*. Массовое развитие *V. tauricus* в грязевых водоемах, безусловно, сказывается на процессе грязеобразования. Личинки пронизывают дно ходами, усиливая аэрацию грунта, потребляют органическое вещество, оказывая тем самым косвенное и прямое химическое воздействие на лечебную грязь.

Исследованы 17 личинок из В. Саки и 21 личинка из З. Саки. Материал собран Е. В. Балускиной в июне 1988 г. В работе применена обычная ацетоорсеиновая методика окраски хромосом (Чубарева, Петрова, 1982). Изучение кариологических характеристик проводили на политенных (гигантских) хромосомах, которые имеют специфическую для вида исчерченность — чередование светлых и темных полос. Такие хромосомы расположены в ядрах эпителия слюнных желез личинок, которые у *V. tauricus* в среднем содержат 27—30 эпителиальных клеток. Встречены 3 особи с 25, 33 и 37 клетками.

Описание кариотипа

Кариотип *V. tauricus* изучен впервые. $2n = 6$ (рис. 1, а, б). Так как в настоящей работе приводятся цитофотокарты политенных хромосом особи из западной популяции, то описание кариотипа будет проводиться по ним. Отличительные особенности политенных хромосом восточной популяции отмечаются особо. В каждой эпителиальной клетке имеются 3 пары политенных хромосом, которые в результате плотной конъюгации гомологов так тесно объединяются, что создается впечатление наличия в клетках 3 хромосом. Хромосомы по маркерам обозначены I, II и III.

Хромосома I — субметацентрическая. Произвольно по ярким маркерным дискам она поделена на 26 участков. Центромерный диск (уч. 13) очень четкий, хорошо окрашивающийся орсеином, делит хромосому на 2 неравных плеча: короткое (1—12) и длинное (14—26). Основным маркером, по которому эта хромосома сразу узнается в ядре, — ядрышко (N, уч. 22). У некоторых особей сразу узнается в ядре, — ядрышко (N, уч. 22). У некоторых особей на границе участков 24—25 появляется хорошо развитый пуфф, никогда не встречающийся у особей восточной популяции. В последней (уч. 12) возникает четко выраженное второе ядрышко (N₂), которое не отмечено ни у одной особи западной популяции. В коротком плече имеется характерное для вида чередование толстых и тонких дисков в разных сочетаниях и гетерохроматинная «стянутая» теломера. Гетерозиготные инверсии отмечены только в длинном плече: уч. 15—23, 15—24.

Хромосома II — субмета- или метацентрическая. Поделена на 23 участка. Центромера (уч. 12) морфологически выделяется среди других дисков. Характерное сужение-перетяжка (уч. 8—9) не всегда проявляется. Гетерозиготные инверсии отмечены в участках 16—19.

Хромосома III — четко субметацентрическая. Поделена на 25 участков. Центромерный диск четкий, расположен в уч. 10. В уч. 13 имеется маркерная перетяжка. Теломера короткого плеча «стянута», как бы заужена (уч. 1), противоположная теломера (уч. 25) — веерообразная. У особей восточной популяции в уч. 15 постоянно присутствует пуфф. Гетерозиготные инверсии отмечены в участках 7—9 и 11—24.

Следует отметить, что политенные хромосомы с четким рисунком дисков встречались у немногих особей. У подавляющего же большинства личинок обеих популяций они были трудны для анализа из-за «размытости», сильной вакуализации и активности многих районов. Возникновение подобного состояния политенных хромосом зависит от солености воды, в которой обитают личинки. Аналогичное явление отмечалось для хирономиды *Ch. valkanovi* Mich. из соленого озера Болгарии (Михайлова, 1984), при этом наблюдалось сильное набухание, потеря хромосомой характерного дискового очертания.

Полиморфизм

У *V. tauricus* обнаружены два типа структурных перестроек хромосом: инверсии и межхромосомные (реципрокные) транслокации. Оба типа встречались только в гетерозиготном состоянии. При этом общие инверсии отмечены в обеих популяциях, а межхромосомные транслокации — только в западной популяции.

Восточная популяция. Из 17 изученных личинок ни одной не оказалось с гомокариотипом, все 17 особей имели гетерозиготные инверсии. Всего отмечены 27 инверсий. Таким образом, в этой выборке на 1 особь приходится 1,6 инверсий. В таблице приведены типы инверсий, их локализация и частота встречаемости в исследованных популяциях.

Типы гетерозиготных перестроек, их локализация и частота встречаемости (%) у *Ваcotendipes taurica* из В. Саки и З. Саки

Перестройки	Популяции	
	В. Саки	З. Саки
Inv. I — 15—23.24	35,2	9,5
Inv. II — 16—19	50,0	16,0
Inv. III — 7—9	23,0	—
Inv. III — 11—24	52,0	16,0
Тр. I + II	—	14,3
Тр. II + III	—	4,8

Хромосома III оказалась самой гетерозиготной, а большая инверсия в ней, захватывающая целиком длинное плечо (уч. 11—23, 11—24), возникает чаще других.

Западная популяция. Из 21 изученной личинки 11 — гомозиготны, т. е. не имели хромосомных перестроек. 10 (47%) личинок оказались гетерозиготными по инверсиям и реципрокным транслокациям. В этой выборке на 1 особь приходится 0,6 гетерозиготных хромосомных перестроек. Из 10 особей кариотипы 6 имели только инверсии. Их локализация и частота приведены в таблице. Процент гетерозиготности каждой хромосомы в этой популяции приблизительно одинаков. Кариотипы 3 личинок характеризовались реципрокными транслокациями между хромосомами I и II, при этом в хромосоме II всегда присутствовала еще и гетерозиготная инверсия. Одна особь имела только реципрокную транслокацию между хромосомами II и III.

Таким образом, популяции *V. tauricus* из В. Саки и З. Саки оказались высоко полиморфными. Тот факт, что в этих популяциях обнаружены одни и те же инверсии, свидетельствует об отсутствии изоляции между ними, о наличии панмиксии, однако, гетерозиготность популяции из оз. В. Саки почти в 2,5 раза выше, чем из оз. З. Саки.

Причины, вызывающие морфологическую и кариологическую изменчивость вида, могут быть разные. Наиболее распространена точка зрения об адаптивном значении этой изменчивости: вид мобилизует свои генетические резервы для процветания в таких специфических условиях обитания как повышенная соленость, пониженное содержание кислорода и т. д.

Впервые вопрос о зависимости возникновения и частоты встречаемости хромосомных перестроек (хромосомного полиморфизма), в частности инверсий (инверсионного полиморфизма), от условий обитания вида был поставлен Н. П. Дубининым с коллегами на дрозофиле (Дубинин, Соколов, Тиняков, 1937). Затем Ф. Добжанский (Dobzhansky, 1943) провел также на дрозофиле целую серию экспериментов, в которых рассматривалась зависимость инверсионного полиморфизма от температуры среды обитания, сезона года, плотности популяции и других факторов. Оказалось, что в естественных природных популяциях могут спонтанно возникать различные аберрации, ведущие к перестройке хромосом. Самые частые аберрации — это гетерозиготные инверсии. Они обнаружены в природных популяциях различных видов животных и растений, и им придается, как правило, адаптивное значение (Соунсон, Мерц, Янг, 1969). На хирономидах подобные исследования только начаты. Имеются две работы, которые проведены на модельном виде *Chironomus plumosus* L. из озер Дании (Pedersen, 1978) и озер Валдайской возвышенности (Ильинская, Петрова, Демин, 1988). В первой работе показана корреляция между частотой возникновения инверсии в хромосоме I и степенью насыщения воды O₂: частота инверсии возрастает с увели-

чением гипоксии; во второй на протяжении 4 лет установлено изменение гетерозиготности по инверсиям в течение каждого года: увеличение в весенне-летний период и уменьшение в осенне-зимний.

Если возникновение гетерозиготных инверсий в природных популяциях двукрылых насекомых — обычное явление, то появление транслокаций, при которых две различные хромосомы обмениваются своими участками — редкий случай. В нашей популяции 4 особи были гетерозиготны по транслокациям, на что указывают характерные конфигурации при конъюгации гомологичных политенных хромосом. Подобные перестройки описаны у *Ch. salinarius* Kieff, *Ch. uliginosus* Keyl, *Ch. annularius* (Keyl, 1922), *Ch. plumosus* L. (Беянина, 1978), *Ch. behningi* Gtg (Беянина, 1979) и *Ch. nuditarsis* Keyl (Fischer, 1978).

Эколого-физиологические характеристики популяций хирономид

Наблюдения на озерах Восточное и Западное Саки проводили летом 1987 г. Пробы отбирались трубчатым стратометром диаметром 5 см. Одновременно на каждой станции брали 5 проб, чтобы нивелировать возможное влияние агрегированности животных на точность определения их численности и биомассы. На оз. В. Саки пробы отбирали на 5 станциях с апреля по октябрь, на оз. З. Саки на 3 станциях с мая по август.

Хирономиды распределены по дну оз. В. Саки неравномерно, что связано с особенностями дна. Значительная его часть покрыта плотной гипсовой коркой, и площадь мягких грунтов, заселенных хирономидами, составляет около 40% от площади озера. В оз.

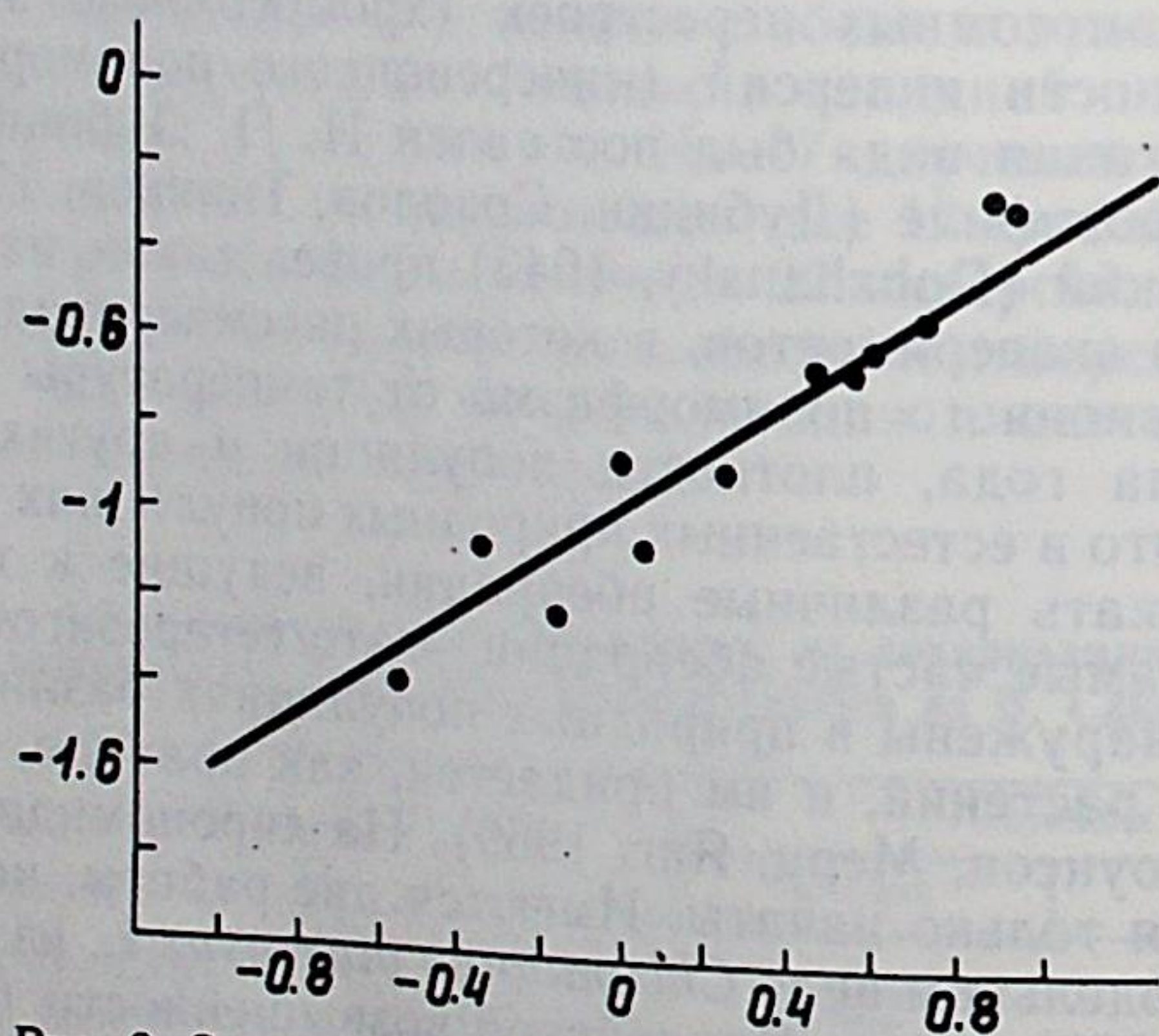


Рис. 2. Зависимость скорости роста от массы тела у личинок *V. tauricus*
По оси абсцисс — логарифм массы (W , мг), по оси ординат — логарифм скорости роста (dW/dt , мг/экз·сут)

3. Саки личинки расселены по дну более равномерно благодаря достаточному однообразию мягких грунтов.

С мая по август в оз. В. Саки пробы отбирались через каждые 10 дней, что позволило построить кривую роста личинок. Критическая температура, при которой начинается рост личинок *V. tauricus* высока — 13—15 °С. Размножение первой генерации *V. tauricus* происходило в мае. Максимальных размеров личинки первой генерации достигали в августе. Зависимость скорости роста от массы тела получена на основании данных по максимальной численности личинок отдельных размерных групп. Кривая роста, приведенная на рис. 2, соответствует уравнению, полученному ранее (Балушкина, 1987) для 22 видов хирономид из разных водоемов: $N_T = -0,0319 + 0,0062t^2$, при температуре 23 °С — средней температуре развития личинок первой генерации *V. tauricus*. Отдельные значения скоростей роста соответствуют температурам от 20 до 26,5 °С, не обнаруживая закономерных отклонений от соответствующих средней температуре развития.

Таким образом, зависимость скорости роста от массы тела личинок *V. tauricus* достаточно точно может быть описана уравнением:

$$dw/dt = 0,1138 W^{0,633}$$

От исследованных ранее видов хирономид *V. tauricus* отличается лишь более высокая критическая температура развития (13—15 °С). Виды хирономид из более северных водоемов начинают развиваться в среднем при температуре 5 °С.

Скорость потребления кислорода (СПК) личинок *V. tauricus* изучалась методом замкнутых сосудов при температурах 13 °С и 20—29 °С. Личинки отбирались из озера и помещались в респирометры объемом от 10 до 12 мл. Затем респирометры помещали в большой объем озерной воды в комнате, что обеспечивало постоянство температуры в течение опыта. Время экспозиции составляло от 4 до 5 часов, содержание кислорода за это время снижалось не более, чем на 30%. Результаты опытов представлены на рис. 3. СПК личинок при температурах от 20 до 24 °С не обнаруживала достоверных отклонений от средней скорости потребления кислорода личинок 26 видов, установленной ранее (Балушкина, 1987). Кривая, соответствующая уравнению $Q = 0,000650 W^{0,820}$, приведена на рис. 3. Три значения СПК, определенные при температуре 13 °С, закономерно ниже, чем СПК при $t^{\circ} = 20^{\circ}C$ в пределах $Q_{10} = 2,25$. Значения СПК личинок *V. tauricus* при температурах от 25 до 29 °С заметно ниже, чем при 20 °С, т. е. при температурах выше 25 °С ускорения метаболических процессов у личинок не происходило, а, напротив, наблюдалось снижение СПК. Скорее всего, это было вызвано не угнетающим воздействием высоких температур, а значительным снижением содержания кислорода в воде. Как правило, содержание кислорода в придонном слое озер составляло от 4 до

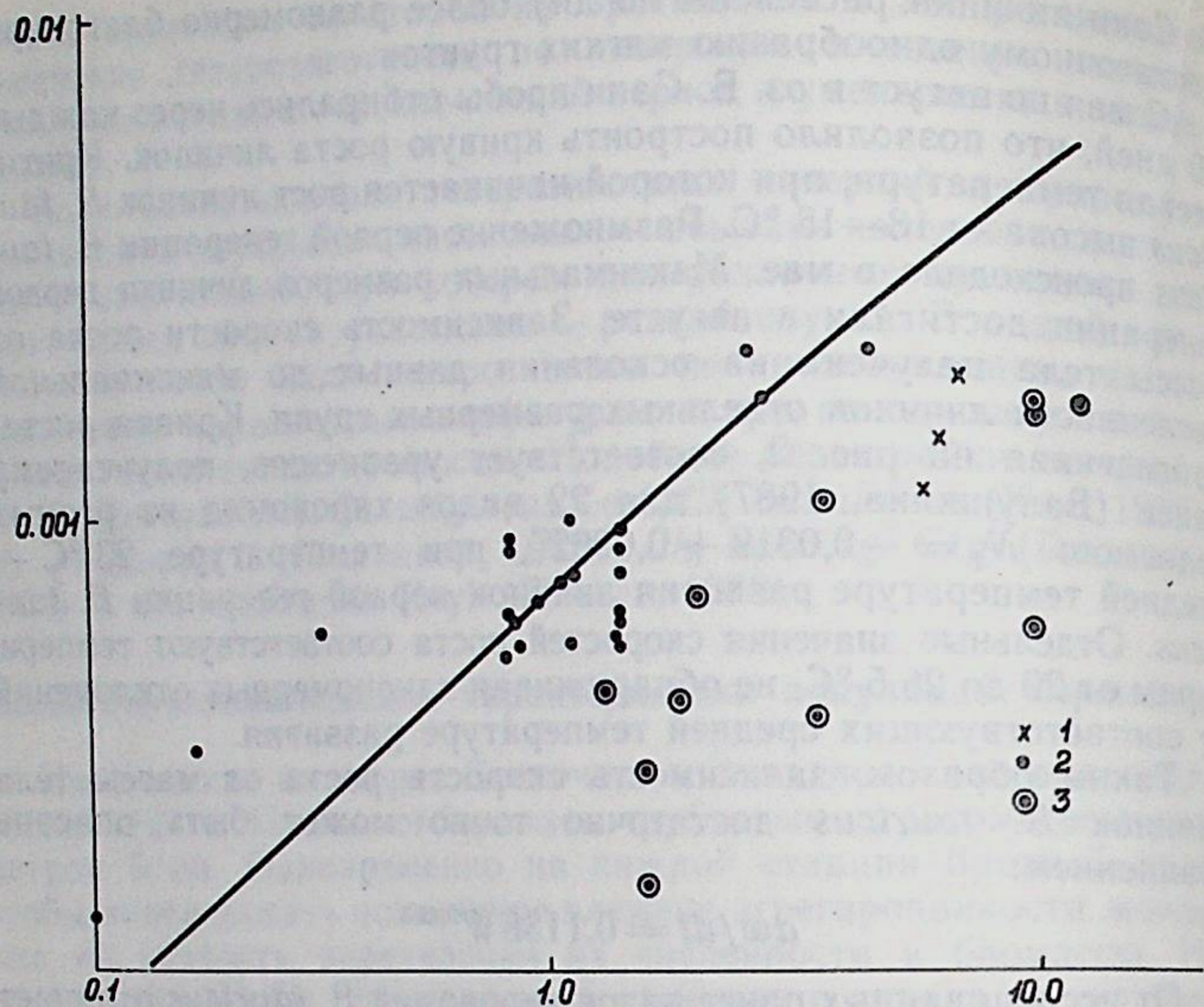


Рис. 3. Зависимость скорости потребления кислорода от массы тела у личинок *B. tauricus*:
 1 — СПК при $t = 20-24^\circ\text{C}$; 2 — СПК при $t = 13^\circ\text{C}$; 3 — СПК при $t = 25-29^\circ\text{C}$. По оси абсцисс — логарифм массы (W , мг), по оси ординат — логарифм СПК (Q , мг $\text{O}_2/\text{экз}\cdot\text{ч}$)

6 мг $\text{O}_2/\text{л}$, однако при температурах выше 25°C оно снижалось до 1,5—2 мг $\text{O}_2/\text{л}$. Известно, что большинство видов хирономид поддерживает средний стандартный уровень энергетического обмена при концентрации кислорода в воде не ниже 3 мг $\text{O}_2/\text{л}$, а низкие концентрации кислорода действуют на рост и обмен личинок угнетающе (Jonasson, 1972).

Полученные характеристики скоростей роста и энергетического обмена позволили оценить роль популяции *B. tauricus* в процессах круговорота вещества и трансформации энергии в исследованных водоемах.

На рис. 4 представлена динамика численности, биомассы и элиминации личинок из оз. В. Саки. Средняя биомасса личинок на занимаемой ими площади составляла $28\text{ г}/\text{м}^2$. В течение вегетационного сезона личинки продуцировали $284\text{ ккал}/\text{м}^2$ органического вещества. Деструкция органического вещества за то же время составила $300\text{ ккал}/\text{м}^2$. При этом личинки потребляли $973\text{ ккал}/\text{м}^2$.

В течение вегетационного сезона вся спродуцированная личинками органика элиминировалась в результате метаморфоза, трат на обмен куколки и вылета имаго. Элиминированная биомасса за время вегетации составляла $309\text{ ккал}/\text{м}^2$.

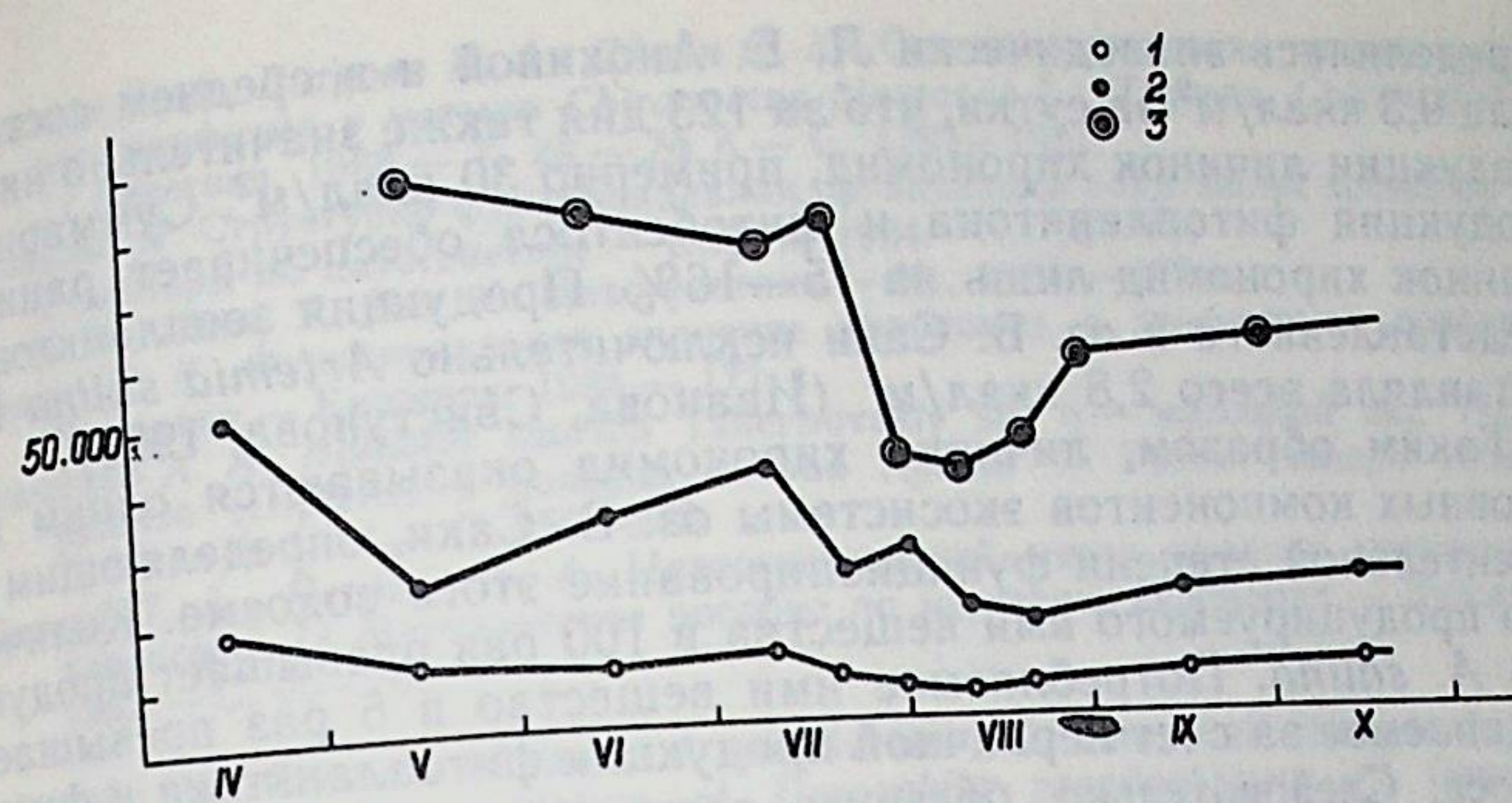


Рис. 4. Динамика численности биомассы и элиминации *B. tauricus*
 1 — численность, 2 — биомасса, 3 — элиминация. По оси абсцисс — численность ($\text{экз}/\text{м}^2$), биомасса ($\text{мг}/\text{м}^2$), элиминация ($\text{мг}/\text{м}^2$)

Следует отметить, что в оз. В. Саки в отличие от оз. З. Саки высека смертность личинок. При обработке материалов количество мертвых личинок учитывалось и составляло в оз. В. Саки около 20% от общей элиминации, т. е. $62\text{ ккал}/\text{м}^2$. Как показано на рис. 4, величины элиминации особенно велики в конце апреля—мае, в период вылета и размножения весенней генерации, затем они снижаются и возрастают вновь в конце августа, с начала вылета летней генерации *B. tauricus*.

Таким образом, в течение вегетационного сезона популяцией *B. tauricus* из оз. В. Саки потреблялось $973\text{ ккал}/\text{м}^2$ органического вещества, $584\text{ ккал}/\text{м}^2$ ассимилировалось личинками и, примерно в равной пропорции, рассеивалось в виде энергии и трансформировалось в их продукцию, которая полностью элиминировалась вследствие метаморфоза.

В оз. В. Саки средняя биомасса популяции *B. tauricus* втрое ниже, чем в оз. В. Саки — $9\text{ г}/\text{м}^2$. Количество спродуцированного личинками вещества (за 87 сут.) составило $60\text{ ккал}/\text{м}^2$, траты на обмен за то же время — $65\text{ ккал}/\text{м}^2$. Количество потребленного личинками органического вещества за 87 суток составило $208\text{ ккал}/\text{м}^2$. Как и в оз. В. Саки, вся продукция личинок элиминируется лишь с тем различием, что в оз. З. Саки вся элиминация происходит вследствие метаморфоза и вылета имаго. Естественной гибели личинок в оз. З. Саки мы не наблюдали.

Известно, что доля продукции нехищных хирономид от первичной продукции фитопланктона в разных водоемах составляет от 0,3 до 5,6%. В оз. З. Саки первичная продукция фитопланктона (за 88 суток) — $365\text{ ккал}/\text{м}^2$ (Бульон и др., см. наст. сб.), и доля продукции хирономид от нее близка к известным — 6%. В оз. В. Саки первичная продукция фитопланктона (за 123 суток) была значительно ниже продукции личинок хирономид — $118\text{ ккал}/\text{м}^2$ (Бульон и др., см. наст. сб.). Продукция фитобентоса в оз. В. Саки

определялась эпизодически Л. Е. Анохиной и в среднем составляла 0,3 ккал/м² за сутки, что за 123 дня также значительно ниже продукции личинок хирономид, примерно 30 ккал/м². Суммарная продукция фитопланктона и фитобентоса обеспечивает рацион личинок хирономид лишь на 15—16%. Продукция зоопланктона, представленного в оз. В. Саки исключительно *Artemia salina* L., составляла всего 2,8 ккал/м² (Иванова, Свистунова, 1989).

Таким образом, личинки хирономид оказываются одним из основных компонентов экосистемы оз. В. Саки, определяющим в значительной степени функционирование этого водоема. Количество продуцируемого ими вещества в 100 раз превышает продукцию *A. salina*. Потребляемое ими вещество в 6 раз превышает создаваемое за счет первичной продукции фитопланктона и фитобентоса. Следовательно, большую долю своих пищевых потребностей личинки хирономид удовлетворяют за счет донных отложений и продукции бактериальной флоры, необходимой для образования лечебной грязи.

В работе В. В. Бульона с соавторами (см. наст. сб) показано, что осадконакопление происходит наиболее интенсивно в период пересыхания озер, когда объем воды сильно снижается и концентрация взвеси резко возрастает. При этом седименты покрываются коркой соли под которой происходит анаэробная трансформация органического вещества, необходимая для образования лечебной грязи. Естественно, что в водоемах такого типа хирономиды не могут развиваться, поскольку не переносят длительного пересыхания.

Вследствие подкачивания морской воды в оз. В. Саки не возникает снижения уровня воды и не происходит критической концентрации сестона, при которой наступает чистая седиментация вещества. Кроме того, хирономиды получают благоприятные условия для массового развития и в значительной мере усиливают поток вещества со дна, т. е. способствуют процессам, противоположным илонакоплению и образованию лечебной грязи.

ЛИТЕРАТУРА

- Балушкина Е. В. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1987.— Т. 142.— 178 с.
- Белянина С. И. О редких хромосомных и геномных мутациях в природных популяциях *Chironomus plumosus* L. // Цитология, 1978.— Т. 20.— № 4.— С. 463—465.
- Белянина С. И. Кариотип *Chironomus benhingi* из бассейна Аральского моря // Цитология, 1979.— Т. 21.— № 9.— С. 1103—1106.
- Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Сезонный цикл и концентрация инверсий в популяциях // Докл. АН СССР, 1946.— Т. 52.— № 1.— С. 77—79.
- Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость // Биол. журн., 1973.— № 6.— С. 1007—1048.
- Иванова М. Б., Свистунова Т. И. Количественное развитие популяции артемии в оз. Саки и роль артемий в илообразовании // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989.— Т. 196.— С. 122—133.

- Ильинская Н. А., Петрова Н. А., Дёмин С. Ю. Сезонная динамика хромосомного полиморфизма у мотыля *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Генетика, 1988.— Т. 24.— № 8.— С. 1393—1401.
- Михайлова П. Структурно-функциональная организация политемных хромосом // Семинары по цитогенетике.— София, 1984.— С. 52—73.
- Соунсон К., Мерц Т., Янг И. Цитогенетика.— М., 1969.— 279 с.
- Тодераш И. К. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии.— Кишинев, 1984.— 171 с.
- Черновский А. А. *Halliella taurica* Tshernovskiy sp. n.— массовый вид Tendipedidae (Diptera) в соленых озерах Крыма // Энт. обозр., 1949.— Т. 30.— № 3—4.— С. 250—253.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Цитогенетический метод анализа хромосом у хирономид // Методическое пособие по изучению хирономид.— Душанбе, 1982.— С. 65—73.
- Dodzansky Th. Genetics of natural population. XI Temporal changes in the compositions of population of *Drosophila pseudoobscura* // Genetics, 1943.— Vol. 28.— P. 162—186.
- Fischer J. Zum Problem der Chromosomen-Evolution durch Franslokationen bei *Chironomus* (Diptera) // Archiv für Genetik, 1978.— Bd. 51.— S. 73—98.
- Jönasson P. M. Ecology and production of the profundal benthos in relation to phytoplankton in lake Esrom.— Copenhagen, Oikos suppl., 1972.— Vol. 14.— 148 p.
- Keyl H. G. Chromosomen evolution bei *Chironomus*. II Chromosomenumbauten und phylogenetische Beziehungen der Arten. // Chromosoma, 1962.— Vol. 13.— S. 464—514.
- Pedersen B. V. Comparisons of the inversion polymorphism in three Danish populations of the midge *Chironomus plumosus* L. (Diptera Chironomidae) // Hereditas, 1978.— Vol. 89.— N 2.— P. 151—162.

УДК 574.4+594

Е. С. Аракелова

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СКОРОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ КИСЛОРОДА ГАСТРОПОДАМИ

Температура определяет скорость любого биологического процесса. Именно ей из всех абиотических факторов, влияющих на дыхание животных, отводится наиболее важное место при исследованиях у них энергетического обмена. Изменение скорости потребления кислорода животными под влиянием температуры подчиняется общим законам химической кинетики и может быть количественно оценено. Для количественной оценки связи между изменением уровня энергетического обмена и температурой широко используется коэффициент Вант-Гоффа — Q_{10} . С помощью этого коэффициента можно сравнить скорости биологических процессов при разных температурах. Крог (Krogh, 1914) определил, что у пойкилотермных животных в интервале температур 5—25 °С значения этого коэффициента изменяются и имеют большие численные значения в области низких температур и меньшие — в области высоких. По «нормальной кривой» Крога, которая показывает характер связи этого коэффициента с температурой, значения Q_{10} изменяются от 3,5 до 2,2 в пределах пятиградусных интервалов температур 5—10° и 25—30°, соответственно. Эти коэффициенты были получены опытным путем и отражают ускорение процесса дыхания у разных животных в острых опытах, когда связи между скоростью процесса и температурой устанавливалась у животных, не полностью акклимированных к температуре опыта. Доказано, что в случае с неакклимированными животными изменения скорости обмена с температурой характеризуют их первичную реакцию на изменение условий среды (Ивлева, 1981). Ранее Г. Г. Винбергом (1956) на основе экспериментального материала по дыханию рыб было высказано предположение, что нормальная кривая может быть в первом приближении использована для выражения связи интенсивности обмена с температурой с достаточной для практических целей точностью. Исходя из нормальной кривой для практических расчетов были выведены температурные поправки для скорости метаболизма рыб (Винберг, 1968), а затем и для ракообразных (Сушня, 1972) и пресноводных двустворчатых моллюсков (Алимов, 1981).

В настоящее время на основании большого предшествующего материала показано, что в пределах толерантных температур Q_{10} скорость энергетического обмена у акклимированных к температуре водных беспозвоночных меняется в небольших пределах (2,0—2,5) и в среднем может быть принята равной 2,25 (Винберг, 1983). В связи с этим высказаны рекомендации прекратить использование нормальной кривой Крога для расчета температурных поправок. Интересно, однако, отметить, что для пресноводных *Bivalvia* при расчете величин Q_{10} в широком интервале температур (5—30°) достоверные отличия Q_{10} от Q_{10} по нормальной кривой получены главным образом в области крайних температур, в интервале же 15—20° $Q_{10} = 2,26$ (Алимов, 1981). По данным Л. М. Сушни (1973) среднее значение Q_{10} при 20° равно 2,13. Это говорит о том, что «отказ от поправок по кривой Крога и ее модификациям не вносит больших изменений в практику исследований, когда речь идет об области температур, близких к 20°, в которой и по кривой Крога и по другим предложенным уравнениям и таблицам $Q_{10} = 2,25$ » (Винберг, 1983, с. 39).

У пресноводных гастропод температурная зависимость энергетического обмена, по-видимому, подчиняется закономерностям, общим для большинства водных пойкилотермных. Рассмотрение этого вопроса на конкретном материале позволит уточнить характер связи между величиной интенсивности обмена и температурой у гастропод и вывести средний коэффициент Q_{10} , количественно характеризующий эту связь в пределах толерантных температур.

Характер связи между скоростью энергетического обмена и температурой хорошо прослеживается на примере с переднежаберным моллюском *Melanopsis praemorsa* L. В результате проведенных опытов (Аракелова, 1979) было получено, что в диапазоне температур 5—27 °С при изменении температуры на каждые 10° скорость обмена у акклимированных моллюсков возрастала вдвое. Ускорение дыхания при изменении температуры от 5 до 10° не рассматривалось, так как полученная при 5° чрезвычайно низкая интенсивность обмена свидетельствует о частичном аэробнозе, имеющем место при экстремальных условиях. Изменения величин Q_{10} для 5° интервалов более заметны, чем при изменении температуры на 10°, и не закономерны, что позволило вывести среднее значение 2,23.

Характер изменений значений Q_{10} , как известно (Винберг, 1983), зависит от способа расчета этого коэффициента. При нанесении значений интенсивности обмена Q/W некоторых видов гастропод при разных температурах на полулогарифмический график (рис. 1) видно, что через данные точки в градиенте толерантных температур во всех случаях можно провести прямую и, следовательно, связь $Q/W \sim t^\circ$ может быть аппроксимирована экспоненциальной функцией. На рис. 1 показано изменение с

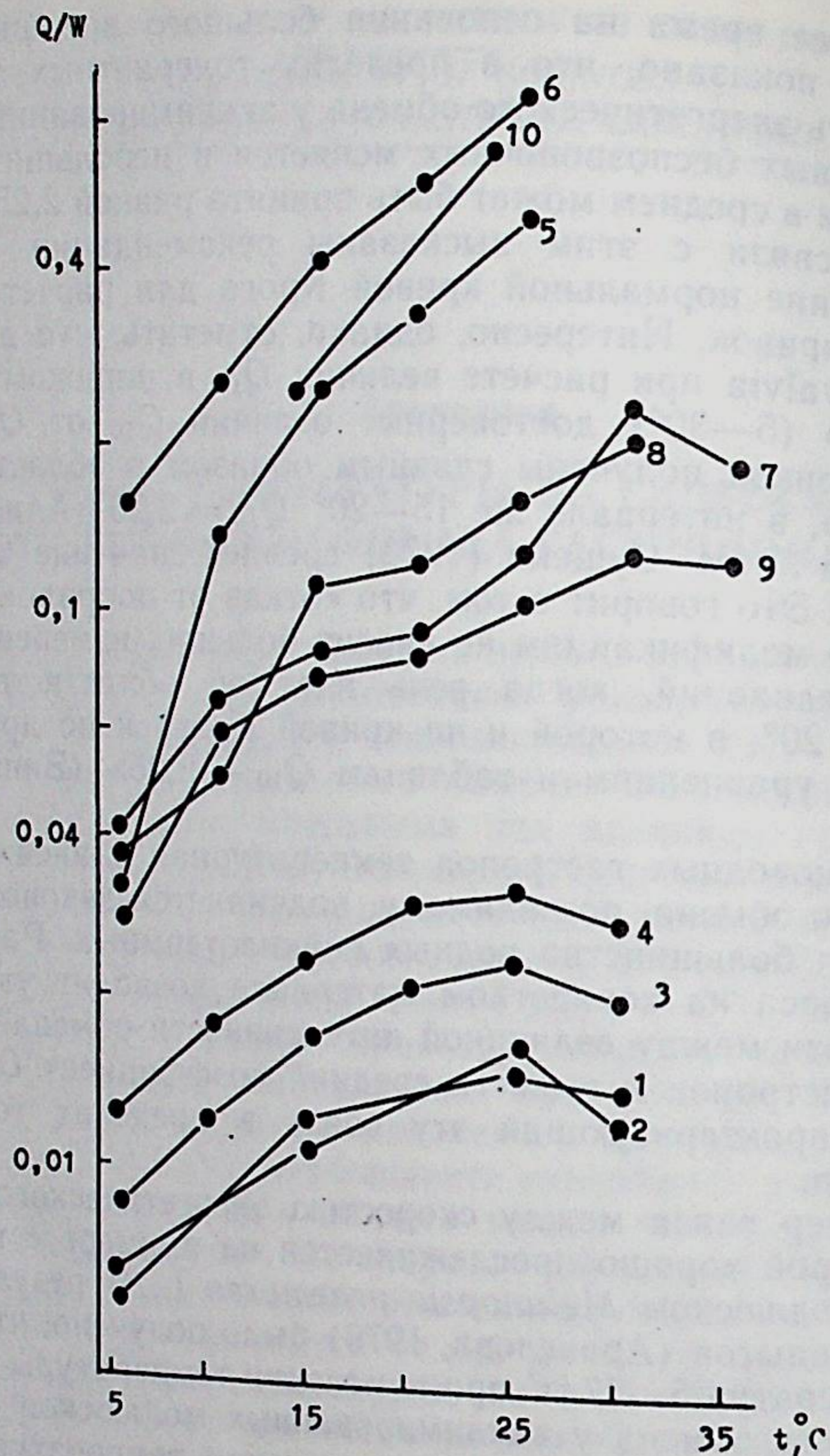


Рис. 1. Влияние температуры на интенсивность обмена у брюхоногих моллюсков:

1 — *Viviparus viviparus*, 2 — *Valvata piscinalis*, 3 — *Planorbis planorbis*, 4 — *Lymnaea stagnalis* (Ковалева, 1970); 5 — *Melanopsis praemorsa* (Аракелова, 1979); 6 — *Physa hawii* (Daniel, Armitage, 1969); 7, 8, 9 — *Patella vulgata*, *Ratella aspera* (Davies, 1966); 10 — *Valvata piscinalis* (Китицына, 1971). По оси абсцисс — температура, °C, по оси ординат — интенсивность обмена, Q/W , $\text{млO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$

повышением температуры интенсивности обмена, рассчитанной на 1 г сырой массы с раковиной, без раковины и на 1 г сухой массы тела для 8 видов гастропод. Изменение Q_{10} не закономерно, если значения этого коэффициента в разных интервалах температур рассчитаны в соответствии с уравнением Вант-Гоффа. В этом случае может быть использована средняя величина Q_{10} . Незначительное, однако, закономерное снижение Q_{10} наблюдается с повышением температуры, если Q_{10} рассчитаны с применением

уравнения Аррениуса

$$V_t = V_0 \cdot e^{-\mu/RT},$$

где V_t — в данном случае интенсивность обмена, равная $Q \cdot W^{-1}$; μ — коэффициент, показывающий ускоряющее влияние температуры; R — газовая постоянная, равная 1,986 кал. моль⁻¹. град⁻¹; T — абсолютная температура; V_0 — коэффициент пропорциональности.

При расположении логарифмов значений интенсивности обмена на графике зависимости их от обратной величины абсолютной температуры (рис. 2) наблюдается линейная направленность, что может указывать на экспоненциальный характер температурной зависимости. Приведенные зависимости $\lg Q/W$ — $1/T$ для отдельных видов сравнимы только по константе, характеризующей скорость изменения процесса с температурой, так как использованные из литературы значения Q/W выражены в $\text{млO}_2 \cdot \text{ч}^{-1}$, но отнесены либо к сухой массе, либо к сырой, с учетом раковины моллюска или без нее. Это обстоятельство, однако, только увеличивает разброс точек, но не отражается на направленности ускоряющего влияния температуры при ее увеличении. На основе этих данных было получено уравнение зависимости интенсивности обмена от температуры

$$\ln V_t = \ln V_0 - \mu/RT = 15,087 - 9668/1,986T$$

или

$$\lg V_t = 6,552 - 2114,2/t$$

($n = 52$; $r = 0,633$; $\sigma_x = 0,0458 \cdot 10^{-3}$; $\sigma_y = 0,6995$; $\bar{X} = -1,7362 \cdot 10^{-3}$).

При расчете уравнения не использовались значения Q/W при крайних высоких температурах (30—35 или 35—40°), если проявлялось угнетающее влияние температуры и Q_{10} в этом интервале температур были меньше 1.

И. В. Ивлевой (1981) на многих группах животных показано, что ускоряющее влияние температуры, передаваемое коэффициентом μ , близко к 12—16 тыс. кал. моль⁻¹, а коэффициент Q_{10} при этом постепенно снижается с увеличением температуры от 2,8 до 2,1. Для типа Mollusca величина $\mu + S_\mu$ в интервале температур 7—29° имеет среднее значение 12233 ± 742 , а коэффициенты Q_{10} , рассчитанные по μ для пятиградусных интервалов температур, меняются от 2,28 при 5—10° до 2,04 при 25—30° (Ивлева, 1981).

Для гастропод, используя соотношение между коэффициентом Q_{10} и μ , выражаемое формулой

$$\lg Q_{10} = 2,187 \cdot \mu/T_1 T_2,$$

где $2,187 = \lg e/R$, было рассчитано, что в диапазоне 10—30° $Q_{10} = 1,76$. Эта величина, однако, не может быть использована как

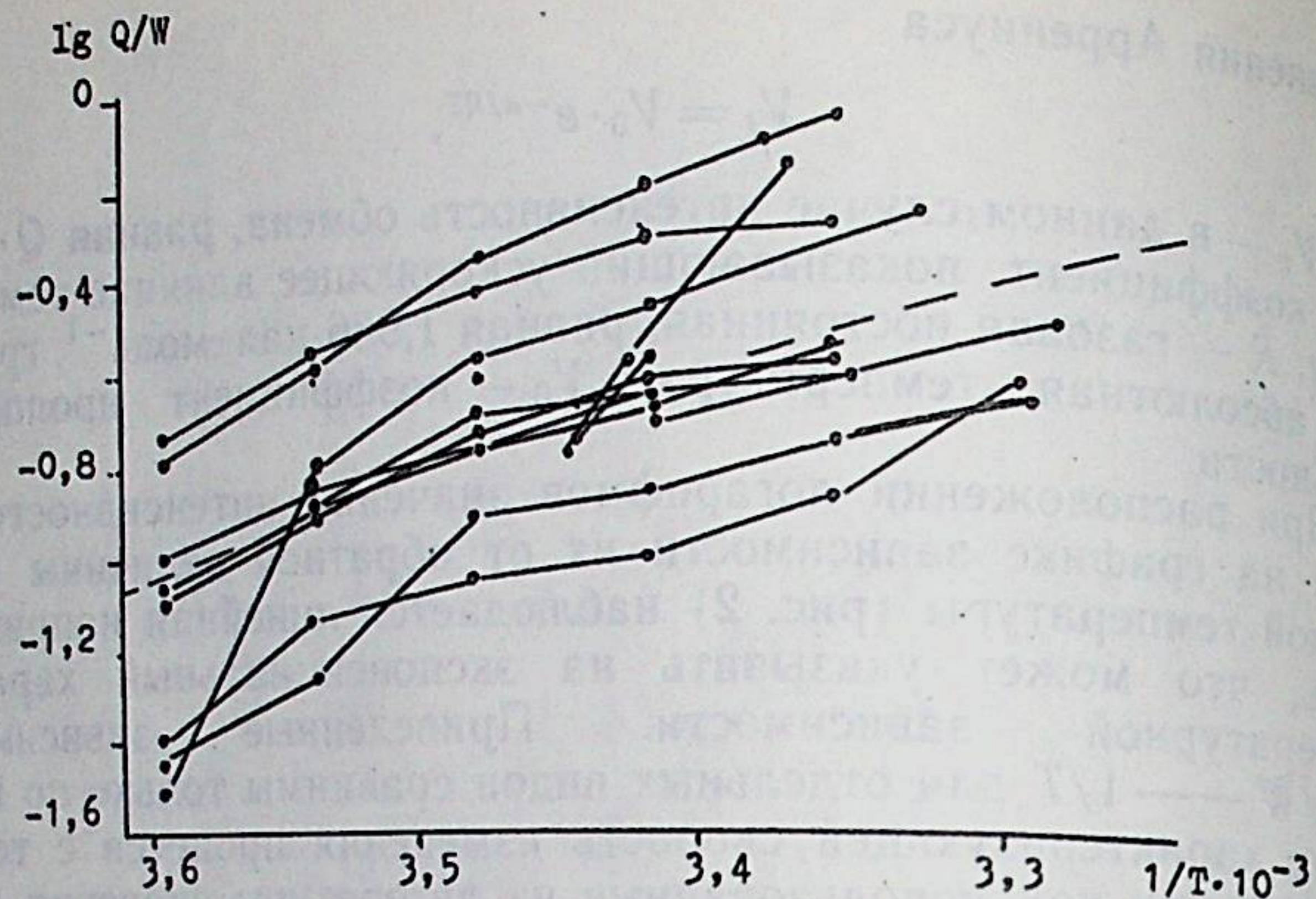


Рис. 2. Зависимость логарифма интенсивности обмена гастропод от обратной величины абсолютной температуры

Пунктирная прямая построена по уравнению $\lg Q/W = 6,5522 - 2114,2/T$. По оси абсцисс — обратная величина абсолютной температуры, $1/T \cdot 10^{-3}$, по оси ординат — логарифмы интенсивности обмена, $\lg Q/W$

постоянная в толерантном диапазоне, поскольку очевидно сниженные значения коэффициента в градиенте температур, если рассматривать зависимость Q_{10} от t° . Кроме того, экспоненциальное уравнение рассчитано по данным, не приведенным к единому способу выражения единиц измерения Q/W , поэтому μ и Q_{10} , рассчитанные по μ , имеют формальное значение.

Для выявления общего характера зависимости скорости дыхания от температуры были использованы литературные данные по энергетическому обмену у гастропод (Аракелова, 1979; Китицына, 1971; Ковалева, 1970; Åkerlund, 1969; Berg, Ockelmann, 1958; Brown, Da Silva, 1979, 1984; Buckingham, Freed, 1976; Calow, 1975; Daniels, Armitage, 1969; Davies, 1966; Horne, 1979;

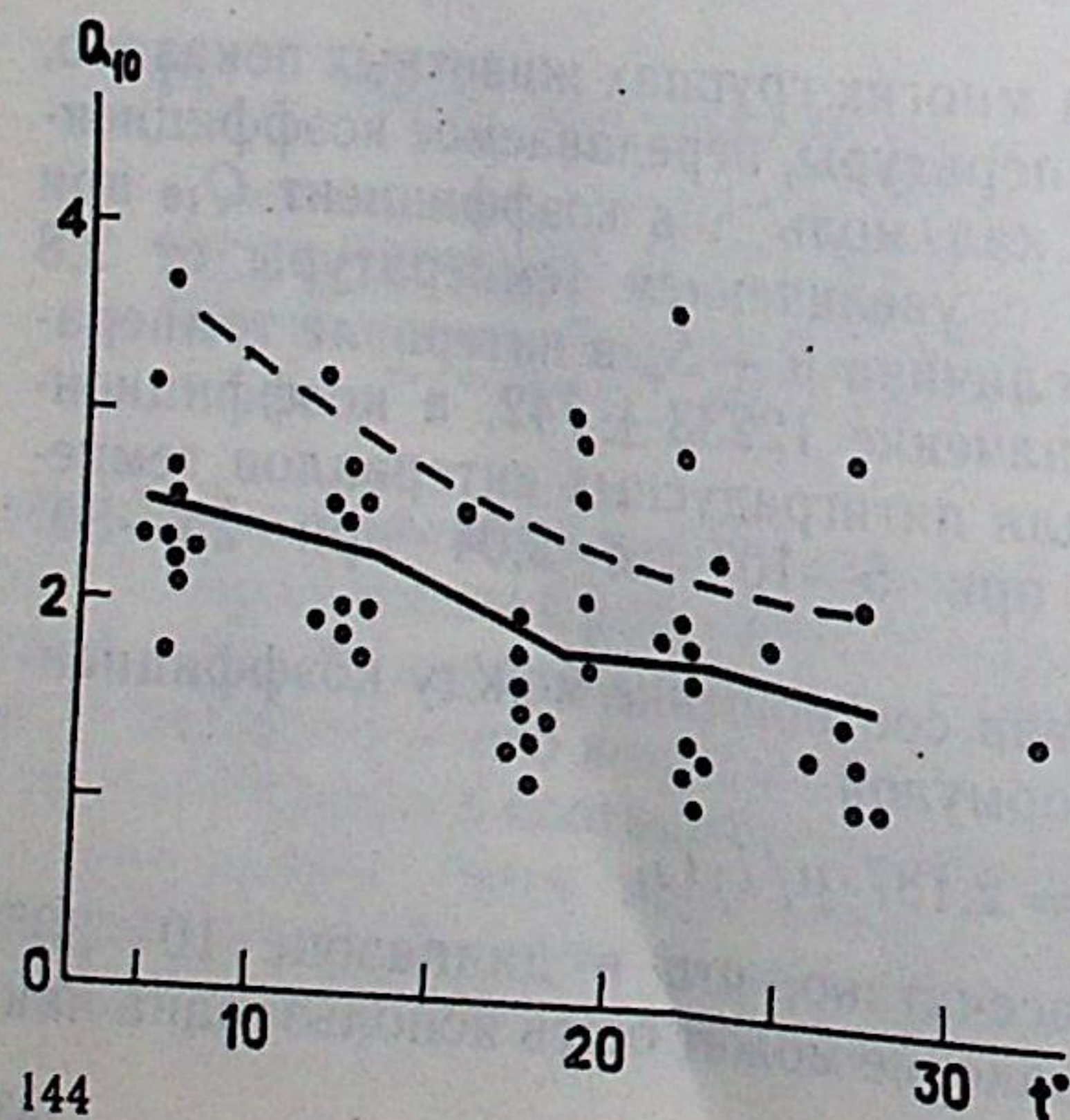


Рис. 3. Значения Q_{10} в разных температурных интервалах у брюхоногих моллюсков

Пунктиром проведена «нормальная кривая» Крюга, ломаная кривая — по средним Q_{10} для каждого из интервалов температур. Q_{10} приведены из работ или рассчитаны по данным: Ковалева, 1970; Китицына, 1971; Аракелова, 1979; Davies, 1966; Daniel, Armitage, 1969; Berg, Ockelmann, 1959; Lumbye, 1958; Horne, 1976; Åkerlund, 1969; Shirly, Depoux, Strickle, 1978. По оси абсцисс — температура, $t^\circ C$, по оси ординат — температурный коэффициент Q_{10}

Средние значения Q_{10} в разных интервалах температур для гастропод

Интервалы температур	Q_{10} по нормальной кривой	Q_{10} для гастропод		
		$Q_{10} \pm \sigma$	n	для 10° интервалов
5—10	3,5	$2,58 \pm 0,68$	11	2,43
10—15	2,9	$2,28 \pm 0,47$	11	2,08
15—20	2,5	$1,88 \pm 0,63$	13	1,95
20—25	2,3	$1,99 \pm 0,80$	11	1,86
25—30	2,2	$1,72 \pm 0,67$	6	1,42
30—35		$1,13 \pm 0,27$	4	

Lumbye, 1958; Parry, 1978; Shirly, Depoux, Stickle, 1978). В тех случаях, когда в цитируемых работах приводились только данные по скорости потребления кислорода и температуре и отсутствовали Q_{10} для исследованных интервалов температур, значения этого коэффициента рассчитывались в соответствии с уравнением Вант-Гоффа по исходным данным авторов. В результате по среднеарифметическим значениям Q_{10} для каждого из интервалов температур была построена кривая, по которой прослеживается общая тенденция к понижению Q_{10} от низких температур к высоким, однако в области термотолерантных для большинства рассмотренных видов температур наблюдается плато, и Q_{10} в этой области (15—25°) равно 2,0. В общих чертах эта кривая повторяет ход нормальной кривой, однако проходит несколько ниже уровнем (рис. 3).

Таким образом, температурные коэффициенты, рассчитанные разными способами, во всех случаях снижаются, однако в области толерантных температур 10—25° изменения значений Q_{10} для гастропод незначительны (таблица), что позволяет использовать среднюю величину коэффициента, равную 2,0.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. — Л., 1981. — 248 с.
- Аракелова Е. С. Влияние размеров и температуры на скорость обмена у *Melampus praetorsus* L. (*Pectinibranchia*) // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. — Л., 1979. — С. 169—180.
- Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. — Минск, 1956. — 253 с.
- Винберг Г. Г. Методы определения продукции водных животных. — Минск, 1968. — 246 с.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол., 1983. — Т. 64. — № 1. — С. 31—42.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев, 1981. — 232 с.
- Китицына Л. А. Влияние температурного режима водоема-охладителя ТЭС на интенсивность обмена и размеры моллюска *Valvata piscinalis* (Müller)

// Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Сб. 4.— Л., 1971.— С. 99—101.
 Ковалева А. А. Уровень газообмена у некоторых двустворчатых и брюхоногих моллюсков. Вып. I.— Саратов, 1970.— С. 31—37.
 Сущенко Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных.— Киев, 1972.— 196 с.
 Сущенко Л. М. Количественные закономерности питания в связи с обменом и ростом ракообразных // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1973.— Т. 18.— С. 93—116.

- Åkerlund G. Oxygen consumption of the ampullarid snail *Marisa cornuarietis* L. in relation to body weight and temperature // *Oikos*, 1969.— Vol. 20.— P. 529—533.
 Berg K., Ockelmann K. W. The respiration of freshwater snails // *J. Exp. Biol.*, 1959.— Vol. 36.— P. 690—708.
 Brown A. C., Da Silva F. M. The Effect of temperature on oxygen consumption in *Bullia digitalis* Meuschen (Gastropoda; Prosobranchiata) // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979.— Vol. 62 A.— P. 573—576.
 Brown A. C., Da Silva F. M. Effects of temperature on oxygen consumption in two closely-related whelks from different temperature regimes // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1984.— Vol. 84.— N 2.— P. 145—153.
 Buckingham M. J., Freed D. E. Oxygen consumption in the prosobranch snail *Viviparus contectoides* (Mollusca: Gastropoda). II. Effect of temperature and PH // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1976.— Vol. 53.— N 3.— P. 249—252.
 Calow P. The respiratory strategies of two species of freshwater gastropods (*Ancylus fluviatilis* Müll. and *Planorbis contortus* Linn.) in relation to temperature, oxygen concentration, body size and season // *Physiol. Zool.*, 1975.— Vol. 48.— N 2.— P. 114—129.
 Daniels J. M., Armitage K. B. Temperature acclimation and oxygen consumption in *Physa Hawnii* Lea (Gastropoda: Pulmonata) // *Hydrobiologia*, 1969.— Vol. 33.— N 1.— P. 1—13.
 Davies P. S. Physiological ecology of *Patella*. I. The effect of body size and temperature on the metabolic rate // *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 1966.— Vol. 46.— N 3.— P. 647—658.
 Horne F. R. Comparative aspects of estivating metabolism in the gastropod, *Marisa* // *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979.— Vol. 64 A.— N 2.— P. 309—312.
 Krogh A. The quantitative relations between temperature and standard metabolism in animals // *Int. Z. Phys.—Chem. Biol.*, 1914.— Vol. 1.— P. 491—508.
 Lumbye J. The oxygen consumption of *Theodoxus fluviatilis* (L.) and *Potamopyrgus jenkinsi* (Smith) in brackish and fresh water // *Hydrobiologia*, 1958.— Vol. 10.— P. 245—262.
 Parry G. D. Effects of growth and temperature acclimation on metabolic rate in the limpet *Cellana tramoserica* (Gastropoda: Patellidae) // *J. Animal Ecology*, 1978.— Vol. 47.— N 2.— P. 351—368.
 Shirley T. C., Denoux G. J., Stickle W. B. Seasonal respiration in the marsh periwinkle, *Littorina irrorata* // *Biol. Bull.*, 1978.— Vol. 154.— N 2.— P. 322—334.

УДК 639.51

Е. И. Лихарева

ГЕНЕРАТИВНЫЙ РОСТ САМОК CALANOIDA С РАЗЛИЧНЫМ ХАРАКТЕРОМ РАЗМНОЖЕНИЯ

Под генеративным ростом подразумевают увеличение массы тела особи за счет половых продуктов. После выхода в свет монографии Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева (1984) этому вопросу уделяется довольно много внимания. Отряд Соперода — одна из наиболее плохо изученных в отношении генеративной продукции групп, а данные по генеративному росту для нее наиболее противоречивы. Например, в упомянутой монографии Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева приводятся данные по энергетической характеристике яиц и размножающихся особей для 4 представителей Calanoida, но в анализ величин относительной плодовитости (отношение массы кладки к массе самки) данные по трем из них не включены (*Calanus finmarchicus*, *Acartia clausi*, *Centropagus kröyeri*).

Противоречивые результаты по относительной плодовитости у указанных видов были отмечены и М. Б. Ивановой (1985), однако автор не вступает в обсуждение этих противоречий, считая их присущими исключительно морским видам. Нам представляется логичным отнести это противоречие за счет характера размножения вышеназванных видов, отличного от других представителей Crustacea, анализируемых авторами обеих монографий. Виды, выметывающие яйца в воду, имеются и среди пресноводных Calanoida (*Heterosira*, *Limnocalanus*), однако, вследствие отсутствия информации о них, исследователи пренебрегают расчетом генеративной продукции данных видов.

Генеративная продукция особи обычно рассчитывается по формуле

$$P_g = \frac{q}{D_{ov}} E,$$

где q — масса яйца, D_{ov} — продолжительность генеративного цикла (т. е. периода формирования одной кладки), E — плодовитость самки.

При расчете генеративной продукции Соперода величины массы яиц, как правило, определяют, исходя из их объема, принимая

величину объемной массы равной 1, продолжительность генеративного цикла условно принимается равной длительности эмбрионального развития (величины, прямого отношения к созданию генеративной продукции не имеющей), и только величины плодовитости определяют непосредственно по пробам или в эксперименте.

Постараемся на собственном и литературном материале сравнить энергетические характеристики яиц и размножающихся особей и оценить показатели генеративного роста у нескольких наиболее изученных видов (т. е. тех, у которых можно, не прибегая к различным условностям, определить как прирост, так и период его образования).

Обсуждаемый в данной работе материал получен как в опыте, так и в ходе обработки полевых проб, но сведения по рассматриваемому вопросу настолько скудны, что не приходится пренебрегать любой информацией. В монографии Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева (1984), в которой наиболее полно представлены сведения об энергетической характеристике яиц Calanoida, сосредоточено внимание на анализе величин соотношения сухого и сырого вещества и калорийности сухого вещества яиц. Доля сухого вещества в сыром для морских Calanoida, выметывающих яйца в воду (*C. finmarchicus*, *Centropagus kroyeri*, *Acartia clausi*), составляет примерно 38%, что согласуется с подобными величинами для прочих ракообразных, представленных в монографии, потому величина 60%, полученная другим автором для вида *Euchaeta norvegica*, формирующего яйцевые мешки, по-видимому, случайна (Hopkins, 1977). Величины калорийности сухого вещества яиц, по сведениям Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева, колеблются от 6,0 до 7,5 кал/мг, но нами были обнаружены и более низкие значения этих величин: 4,8 — для *C. finmarchicus* (Comita et al., 1966) и 4,4 — для *A. tonsa* (Kjörboe et al., 1985). Вероятно, по калорийности сухого вещества яйца Calanoida мало отличаются от взрослых представителей этой группы.

Сопоставление абсолютных значений массы яиц (табл. 1) указывает на то, что у видов, не формирующих яйцевые мешки, при сходном размере яйца масса значительно выше, нежели у видов, вынашивающих яйцекладку. Вероятно, в данном случае имеют место различия в объемной массе яиц. При столь высокой массе яиц у представителей Calanoida, выметывающих яйца в воду, и относительно высоких их плодовитостях (20—50 яиц) масса размножающихся особей должна существенно отличаться от массы неразмножающихся особей. В самом деле, величина массы кладки, как правило, близка к массе самки, а в некоторых случаях значительно ее превышает. Хотелось бы обратить внимание на величину относительной плодовитости самок *Limnocalanus macrurus*, полученную нами для популяции из оз. Врево (264%). Величина эта, возможно, несколько завышена (определение энергетического эквивалента массы яиц проводилось нами при низких

Таблица 1

Энергетическая характеристика яиц и размножающихся особей Calanoida

Вид	Размер яйца, мкм	Масса яйца			F, %	Источник исходных данных
		сырая, мг	сухая, мг	эн. экв., кал		
Виды, не формирующие яйцевые мешки						
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars	111	—	—	0,018	264 (80)	Наши данные
<i>Calanus finmarchicus</i> (Gunner)	145*	10	3,6	0,027	90	Хмелева, 1972
<i>Centropagus kroyeri</i> Karaw.	70*	0,7	0,24	0,0014	66	—→—
<i>Acartia clausi</i> Giesbr.	80*	0,6**	0,21**	0,0013**	83	—→—
Виды, формирующие яйцевые мешки						
<i>Neutrodiaptomus angustilobus</i> Sars	141	—	—	0,0047	21—71	Наши данные
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lill.	—	—	—	—	28—30	Latja, Salonen, 1978
<i>Diaptomus arcticus</i> March	—	—	—	—	43	Comita, Schindler, 1963
<i>D. siciloides</i> Lill.	—	—	—	—	41	Moshiri, Cummins, 1969
<i>D. minutus</i> Lill.	130	—	0,8	—	—	Makarewicz, et al., 1979
<i>D. connexus</i> Light	—	—	0,8	—	36—41	Swift, Hammer, 1979
<i>Euchaeta norvegica</i> (Boeck.)	—	—	—	15	32—39	Bamstedt, 1979
<i>Pseudocalanus minutus</i> (Krøyer)	240	—	24	—	25	Hopkins, 1977
<i>Hemidiaptomus ignatovi</i> Sars	121	—	0,3	—	45—56	Corkett, McLaren, 1978
<i>Pseudodiaptomus marinus</i> Sato	200	6,0	—	—	—	Уломский, 1958
—	—	—	—	—	40—44	Uye et al., 1982

Примечание. F — отношение массы кладки к массе самки, выраженных в мкг сух. вещества, мкг С, калориях. Данные Н. Н. Хмелевой (1972) по сырой массе самок переведены в единицы сухой массы с помощью коэффициента 0,18, рассчитанного по монографии И. В. Ивлевой (1981) для 46 видов морских Calanoida. Для вида *L. macrurus* величина F, приводимая в скобках, соответствует величине плодовитости в эксперименте, без скобок — в среднем для популяции.

* Размер яиц приводится по работам Л. И. Сажинной (1975), Corkett, McLaren, 1970; Marshall, Orr, 1972; Landry, 1975. ** В монографии Н. Н. Хмелевой и А. П. Голубева (1984) для данного вида допущена опечатка, делающая невозможным применение приводимых сведений.

плодовитостях), однако она вполне согласуется с аналогичной среднепопуляционной величиной, полученной Латья и Салоненом (Latja, Salonen, 1978) для того же вида: масса самки непосредственно перед размножением была в 3 раза выше, чем после размножения, т. е. на долю кладки приходилось 200% от массы тела особи без кладки. У видов же, формирующих яйцевые мешки, масса кладки значительно ниже и составляет 30—50% от массы особи без кладки (см. табл. 1).

Для определения скорости генеративного роста особи необходимо обоснованно определить период, за который осуществляется прирост, эквивалентный одной кладке. У видов, выметывающих яйца в воду, это довольно просто. Имеются наблюдения, свидетельствующие о том, что в яичниках самки одновременно развивается лишь 1 порция овоцитов, соответствующая одной клетке (Marshall, Ogg, 1972), да и сама огромная величина массы кладки у этих видов делает маловероятным как одновременное развитие 2 кладок, так и прерывистость в развитии кладки в течение генеративного цикла. Таким образом, органическое вещество, эквивалентное 1 кладке, вероятно, создается в течение одного генеративного цикла.

Сложнее обстоит дело с видами, вынашивающими яйцекладку. Генеративный цикл у них состоит из 2 периодов: периода вынашивания кладки (равному по продолжительности периоду эмбрионального развития) и короткого периода между вылуплением науплиев и формированием очередной кладки. Значение этих периодов в росте особи варьирует у разных видов. У некоторых — например, у *Pseudodiaptomus marinus* (Uye et al., 1982) — период между вынашиванием яиц настолько мал (2—10% от общей продолжительности генеративного цикла), что, вероятно, в течение него происходит лишь оформление мешка. У вида *Pseudocalanus minutus* этот период составляет 25% от общей продолжительности генеративного цикла и находится в сильной зависимости от температуры и пищевых условий (Cogkett, McLagen, 1978), что само по себе указывает на наличие процессов роста. Кроме того, специальные опыты, проведенные этими авторами, показали, что ампутация новообразованной кладки не вызывает существенного сокращения генеративного цикла. Таким образом, прирост, эквивалентный одной кладке, у самок данного вида может быть отнесен на весь генеративный цикл, но с обязательным учетом периода формирования яиц в теле самок.

Несколько иная картина отмечена для вида *Neutrodiaptomus angustilobus*. У данного вида промежуток времени между отдельными носками тоже составляет 25% от общей продолжительности генеративного цикла, и также зависит от температуры (Куренков, 1970). По наблюдениям И. И. Куренкова для образования очередной кладки самка *N. angustilobus* в период между вылуплением науплиев и образованием следующего яйцевого мешка должна быть повторно оплодотворена (что отличает данный вид от рас-

Таблица 2

Характеристика самок *N. angustilobus* в период размножения

Параметр	Самки без мешка	Самки с оторванным яйцевым мешком
Длина, мм	1,60	1,59
Эн. экв. массы, кал.	0,0862	0,111

смотренных ранее). Для того, чтобы уяснить роль данного периода в процессе накопления органического вещества самкой, мы провели сравнение энергетических эквивалентов массы самок без мешка и с оторванным яйцевым мешком в период размножения (табл. 2).

Если допустить, что накопление органического вещества кладки происходит непрерывно, в течение всего генеративного цикла, то при значительной массе кладки (в период массового размножения — 70% от массы самки), энергетический эквивалент массы самки без мешка (в среднем для популяции) должен значительно превышать значение данного показателя у самок с оторванным яйцевым мешком. Между тем этого обнаружено не было. Остается предположить, что даже если развитие овоцитов в яичниках самок идет непрерывно, то накопление органического вещества приходится в основном на период между носками.

Совершенно отличный характер генеративного роста имеет вид *Diaptomus connexus* (Swift, Hamner, 1979). Самка (так же, как и самец) данного вида в период, предшествующий размножению (1 мес.) увеличивает сухую массу тела трехкратно, а затем в течение 2 месяцев отторгает органическое вещество в виде кладок и уменьшает свою массу до исходного минимального значения. Генеративный цикл (период образования самкой одной кладки) в данном случае к генеративному росту особи прямого отношения не имеет.

Для видов, у которых удалось определить как генеративный прирост кладки, так и период, за который он произошел, были рассчитаны величины удельной продукции генеративного роста (табл. 3). Они оказались очень сходны (с учетом температуры) у представителей Calanoida с различным характером размножения, однако отношение суммарной генеративной продукции особи (P_g) к ее соматической продукции (масса особи без кладки) у видов, выметывающих яйца в воду, оказались значительно выше, чем у видов, формирующих яйцевые мешки (9,2 и 2—5 раз, соответственно). Полученные результаты вполне согласуются с данными канадских исследователей (Cogkett, Zillioux, 1975) о том, что общее количество яиц, отложенных самкой за определенный интервал времени (большой, чем продолжительность генеративного цикла), и скорость их откладки в этот период у первых

Показатели генеративного роста самок Calanoida

Вид	Условия эксперимента	t°C	C _г , сут ⁻¹	ΣP _г /W _г	Единицы измерения	Источник исходных данных
Виды, не формирующие яйцевых мешков						
<i>Limnocalanus macrurus</i>	Полев. набл.	2	0,0588	9,2	Калории	Авинский, Лихарева, 1986
<i>Calanus finmarchicus</i>	Лаб. эксперим.	20	0,338	—	Мкг сух. массы	Хмелева, 1972
<i>Centrophagus kroyeri</i>	—→—	20	0,264	—	—→—	—→—
<i>Acartia clausi</i>	—→—	20	0,333	—	—→—	—→—
—→—	—→—	10	0,191	—	Мкг С	Уче, 1981
—→—	—→—	20	0,645	—	—→—	Кюбье et al., 1985
<i>A. tonsa</i>	—→—	—	0,143—0,533	—	—→—	Checkley, 1980
<i>Paracalanus parvus</i>	—→—	—	0,282	—	—→—	—→—
Виды, формирующие яйцевые мешки						
<i>Neutrodiaptomus angustilobus</i>	Полев. набл.	2	0,0265	2,0	Калории	Наши данные
—→—	—→—	5	0,0728	—	—→—	—→—
—→—	—→—	7	0,154	1,3	—→—	—→—
<i>Diaptomus connexus</i>	—→—	—	0,0672	2,0	Мкг сух. массы	Swift, Hammer, 1979
<i>Pseudocalanus minutus</i>	Лаб. эксперим.	14	0,141—0,177	4,5—5,7	—→—	Corkett, McLaren, 1978

Примечание. C_г — удельная скорость генеративного роста, ΣP_г/W_г — отношение суммарной генеративной продукции особи к ее соматической продукции (масса особи без кладки).

из рассмотренных видов выше, чем у последних. Авторы связывают эти различия со спецификой стратегии размножения отдельных видов Calanoida. Хотелось бы добавить, что собственно в период генеративного роста самок их продукционные характеристики, вероятно, мало отличаются, однако у одних видов этот рост непрерывен, а у других — дискретен. Очевидно, общее снижение продукционных характеристик самок, вследствие наличия продолжительного периода вынашивания яйцевидки, компенсируется более благоприятными условиями инкубации у видов, формирующих яйцевые мешки.

ЛИТЕРАТУРА

- Авинский В. А., Лихарева Е. И. Продукционная характеристика морского ледникового реликта *Limnocalanus macrurus* Sars (Copepoda, Calanoida). // Биологическая характеристика промысловых рыб Ладожского озера и Финского залива и их хозяйственное использование. — Л., 1986. — С. 150—158. (Тр. ГосНИОРХ, вып. 248).
- Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. — Л., 1985. — 220 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. — Киев, 1981. — 231 с.
- Куренков И. И. Жизненный цикл *Neutrodiaptomus angustilobus* Sars (Copepoda, Calanoida) в оз. Дальнем (Камчатка). // Изв. ТИНРО, 1970. — Т. 78. — С. 157—169.
- Сажина Л. И. Развитие и размножение массовых видов пелагических Copepoda тропической зоны океана. // Экспедиционные исследования в Южн. Атлантике и Средиземн. море. — Киев, 1975. — С. 209—216.
- Уломский С. И. Материалы по сырому весу низших ракообразных из водоемов Урала. // Научно-техн. бюл. ВНИОРХ, 1958. — Вып. 6—7. — С. 81—89.
- Хмелева Н. Н. Интенсивность генеративного роста ракообразных. // Докл. АН СССР, 1972. — Т. 207. — Вып. 3. — С. 707—710.
- Хмелева Н. Н., Голубев А. П. Продукция кормовых промысловых ракообразных (генеративная и экзувиальная). — Минск, 1984. — 216 с.
- Bamstedt U. Reproductive bioenergetics within summer and winter generations of *Euchaeta norvegica*. // Mar. Biol., 1979. — Vol. 54. — P. 135—142.
- Checkley D. The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: laboratory studies. // Limnol. Oceanogr., 1980. — Vol. 25. — N 3. — P. 430—446.
- Comita G. W., Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XIII. Seasonal change in weight, calorific value and organic matter. // J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1966. — Vol. 46. — N 1. — P. 444—459.
- Comita G. W., Schindler D. W. Calorific values of microcrustacea. // Science, 1963. — Vol. 140. — N 3574. — P. 1394—1396.
- Corkett C. J., McLaren I. A. Relationship between development rate of eggs and older stages off copepods. // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1970. — Vol. 50. — N 1. — P. 161—168.
- Corkett C. J., Zillioux E. J. Studies on the effect of temperature on the egg-laying of three species of Calanoid Copepods in the laboratory. // Bull. Plank. Soc. Japan., 1975. — Vol. 21. — N 2. — P. 77—86.
- Corkett C. J., McLaren I. A. The biology of *Pseudocalanus*. // Adv. Mar. Biol., 1978. — Vol. 15. — P. 1—231.
- Hopkins C. C. E. The relationship between maternal body size and clutch size, development time and egg mortality in *Euchaeta norvegica* (Copepoda).

- Calanoida) from Loch Etive, Scotland. // J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1977.— Vol. 57.— N 3.— P. 723—733.
- Kirboe T., Møhlenberg F., Hamburger K. Bioenergetics of planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production respiration and composition of specific dynamic action. // Mar. ecol. Pr. ser., 1985.— Vol. 26.— N 1—2.— P. 85—97.
- Landry M. R. The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. // Limnol. Oceanogr., 1975.— Vol. 26.— N 5.— P. 854—857.
- Latja R., Salonen K. Carbon analysis for the determination of individual biomass of planktonic animals. // Verh. Int. Ver. Theor. und angew. Limnol., 1978.— Vol. 20.— N 4.— P. 2556—2560.
- Makarewicz J. C., Likens G. E. Structure and function of zooplankton community of Mirror Lake, New Hampshire. // Ecol. Monogr., 1979.— Vol. 49.— N 1.— P. 109—127.
- Marshall S. M., Orr A. P. The biology of a marine copepod.— London, 1972.— 195 p.
- Moshiri G. A., Cummins K. W. Calorific values for *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea, Cladocera) and selected food organisms. // Arch. Hydrobiol., 1969.— Bd. 66.— P. 91—99.
- Swift M. C., Hammer H. T. Zooplankton dynamics and *Diaptomus* production in Waldsea Lake, a saline meromictic lake in Saskatchewan. // J. Fish. Res. Bd. Can., 1979.— Vol. 36.— N 12.— P. 1430—1438.
- Uye S.-I. Fecundity studies of neretic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple model of daily egg production. // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol., 1981.— Vol. 50.— N 2—3.— P. 255—271.
- Uye S., Iwai Y., Kasahara S. Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida) in the Inland Sea of Japan. // Bull. Plankton Soc. Japan., 1982.— Vol. 29.— N 1.— P. 25—35.

СОДЕРЖАНИЕ

Гуренович Т. Г. Расчет продукции бактериопланктона с учетом его размерной структуры	3
Бульон В. В., Анохина Л. Е., Аракелова Е. С. Первичная продукция гипергалинных озер Крыма	14
Никулина В. Н. Планктонные сине-зеленые водоросли восточной части Финского залива	26
Лаврентьева Г. М. Виды фитопланктона, вызывающие «цветение» в малых рыбохозяйственных водоемах	38
Авинская Е. В. Содержание хлорофилла «а» и соотношение между хлорофиллом и первичной продукцией в планктоне экспериментальных удобряемых озер	46
Некрасова И. И. Особенности развития планктонных инфузорий и их роль в биопродукционных процессах искусственно евтрофированных озер	53
Кутикова Л. А., Фолиян Л. А. Эколого-фаунистическая характеристика коловраток озера Иссык-Куль	61
Смирнова Т. С. Особенности сезонной динамики зоопланктона в разных районах Ладожского озера	76
Гутельмахер Б. Л., Арбачюскас К. С., Крылов П. И., Анохина Л. Е., Павельева Е. Б. Влияние трофических условий на питание, плодовитость и количественное развитие зоопланктона	84
Фикс Б. В., Алексеев В. Р. Модели динамики численности популяции планктонного циклопа <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus), основанная на фотопериодизме	96
Силина Н. И. Виды рода <i>Acartia</i> в планктоне восточной части Финского залива Балтийского моря	108
Авинский В. А., Заходнова Т. А., Мицкевич О. И. Многолетние изменения планктона и бентоса Черепетского водохранилища	119
Балушкина Е. В., Петрова Н. А. Функционирование популяций хирономид в гипергалинных озерах Крыма	129
Аракелова Е. С. Влияние температуры на скорость потребления кислорода гастроподами	140
Лихарева Е. И. Генеративный рост самок Calanoida с различным характером размножения	147

CONTENTS

<i>Gurenovich T. G.</i> Estimation of bacterial production with regard to bacteria size structure	3
<i>Bul'on V. V., Anokhina L. E., Arakelova E. S.</i> Primary production of hypersaline lakes of the Crimea	14
<i>Nikulina V. N.</i> Planktonic blue-green algae in the eastern part of the Gulf of Finland	26
<i>Laurentjeva G. M.</i> Phytoplankton species causing bloom in small fish-cultural lakes	38
<i>Avinskaya E. V.</i> Concentration chlorofyll «a» and relation between chlorofyll and primary production in plankton of experimental fertilized lakes	46
<i>Nekrasova I. I.</i> The characteristics of development of planktonic infusoria and their part in bioproductive processes in lakes artificially eutrophicated	53
<i>Kutikova L. A., Folijan L. A.</i> Ecological-faunistic characterization of rotifers of Lake Issyk-Kul	61
<i>Smirnova T. S.</i> Features of zooplankton seasonal abundance in different parts of the Ladoga Lake	76
<i>Gutelmakher B. L., Arbačiauskas K. S., Krylov P. I., Anokhina L. E., Paveljeva E. B.</i> Effects of trophic conditions of feeding, fecundity, and abundance of planktonic cladocerans	84
<i>Fix B. V., Alekseyev V. R.</i> The population dynamics model of the planktonic cyclopid <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus), based on photoperiodism	96
<i>Silina N. I.</i> Species of the genus <i>Acartia</i> in the plankton of eastern part of the Gulf Finland Baltic Sea	108
<i>Avinsky V. A., Zakhodnova T. A., Mitskevich O. I.</i> Long-term dynamics of plankton and benthos on Cherepetskoe Reservoir	119
<i>Balushkina E. V., Petrova N. A.</i> Functioning of populations of chironomids in the hypersalt lakes of the Crimea	129
<i>Arakelova E. S.</i> The effect of temperature on the metabolic rate in Gastropods	140
<i>Likhareva E. I.</i> Reproductive bioenergetics of Calanoid females in relation to their reproductive strategy	147

ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Труды Зоологического института АН СССР

Том 205

Утверждено к печати
редакционно-издательским советом
Зоологического института АН СССР
План 1989 г.

Редактор *Т. А. Асанович*
Художник *С. Е. Станкевич*
Технический редактор *Г. С. Генеррайх*

Подписано к печати 10.11.89. М-34274. Формат 60×90¹/₁₆. Печать офсетная.
Гарнитура литер. Бумага тип. Печ. л. 9,75. Уч.-изд. л. 9,0. Тираж 600 экз.
Заказ № 1813. Цена 1 р. 35 к.

Зоологический институт АН СССР, 199034, Ленинград, Университетская наб., 1
ПО-3 Ленуприздата, 191104, Ленинград, Литейный пр., 55