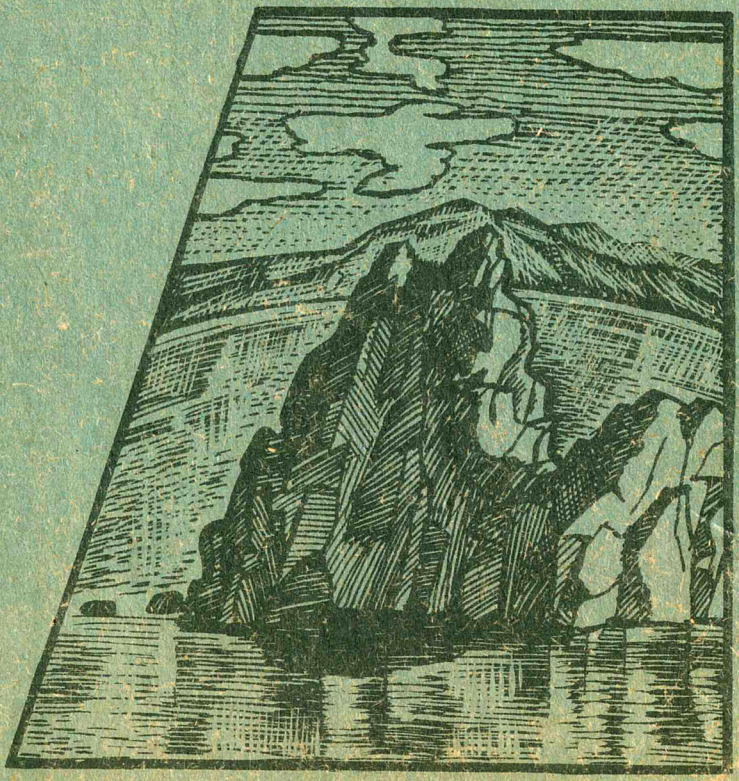
E
340
150046

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ПРИ ИРКУТСКОМ УНИВЕРСИТЕТЕ

Экологические исследования Байкала и байкальского региона



1

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЙКАЛА И БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Часть I

Издательство Иркутского университета
1992

УДК 574.5 (57I.5) (282.256.34I)

Экологические исследования Байкала и байкальского региона. Часть I /Под ред. О.М.Кожовой. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, I992. - 224 с.

Предлагаемый читателю сборник представляет собой коллективный труд ученых-экологов разных профилей, посвященный проблемам экологии Байкала и байкальского региона. В первой части сборника обсуждаются современные представления о состоянии биоценозов пелагиали, донных сообществ, рыбного населения Байкала.

Все представленные работы объединяет то, что они посвящены памяти выдающегося байкаловеда, профессора М.М.Кожова, и развитию его идей в области экологии и охраны природы байкальского региона.

Для байкаловедов и специалистов по охране природы.

Представлено к изданию Иркутским государственным университетом

Рецензенты: канд. биол. наук Т.В.Ситникова;
канд. биол. наук Б.К.Павлов

Э $\frac{\text{I903040000 - 38}}{\text{M I79 (03) - 92}}$ Без объявл. 92

©Иркутский государственный университет, I992

ISBN 5-7430-0420-X

150046
БИБЛИОТЕКА
О АН СССР

ЧАСТЬ I

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 5

I. М.М.КОЖОВ И ЕГО НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ 6

I.I. Ижболдина Л.А. О жизненном пути профессора М.М.Кожова 6

I.2. Тугарина П.Я. Вклад М.М.Кожова в отечественную гидробиологию I2

I.3. Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Процесс видообразования в гигантских озерах I8

I.4. Мазепова Г.Ф. Вклад М.М.Кожова в проблему происхождения и истории фауны оз.Байкал..... 54

I.5. Зилов Е.А. Роль М.М.Кожова в развитии международных контактов в области изучения оз.Байкал.... 6I

I.6. Каткова Л.С. О месте проблемы адаптации в экологических исследованиях 64

2. ПЕЛАГИЧЕСКИЕ БИОЦЕНОЗЫ БАЙКАЛА 68

2.I. Помазкова Г.И. Организация М.М.Кожовым режимных наблюдений на Байкале как гидробиологическая основа для развития современной системы экологического мониторинга 68

2.2. Афанасьева Э.Л. Значение коловраток в зоопланктоне оз.Байкал и их межгодовая динамика..... 8I

2.3. Кожова О.М. К проблеме оценки состояния зоопланктона Байкала в районе байкальского целлюлозно-бумажного комбината в подледный период..... 9I

2.4. Изместьева Л.Р., Усенко Н.Б., Шимараева С.В., Ряпенко Л.Н. Оценка состояния пелагиали Байкала в районах антропогенного воздействия 95

2.5. Лопатина Н.И., Мазуренко Т.И., Кожова О.М., Изместьева Л.Р. Функционирование автотрофного звена пелагиали Байкала. Раннее лето I990 г..... I06

2.6. Кожова О.М., Изместьева Л.Р., Святенко Г.А. Динамика численности фитопланктона в районе г.Байкальска 119
3. ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА 137
3.1. Ижболдина Л.А. Результаты исследований бентоса Байкала 137
3.2. Кожова О.М., Ижболдина Л.А. Элодея канадская в Байкале 151
3.3. Кожова О.М., Мельчакова Н.П. Оценка влияния берегоукрепительных работ на донные сообщества Байкала 165
4. РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ БАЙКАЛА 172
4.1. Завьялова Т.Я., Топорков И.Г., Пислегин А.В. О современном состоянии воспроизводства бычка-желтокрылки и его роли в экологии байкальского омуля 172
4.2. Волкова Л.А. Эколого-физиологические исследования поведения рыб Байкала 178
4.3. Захарова Н.И. Закономерности гаметогенеза байкальского омуля 190
4.4. Рыжова Л.Н. Гематологические исследования рыб Байкала 195
4.5. Козлова Н.И. Температурный фактор в экологии молоди сиговых рыб 201
4.6. Тютрина Л.И. Некоторые биохимические показатели байкальского омуля в период покатной миграции..... 205

П Р Е Д И С Л О В И Е

В 1990 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося ученого-байкаловеда, заслуженного деятеля науки РСФСР, профессора Иркутского государственного университета Михаила Михайловича Кожова. Это событие было отмечено конференцией, заседания которой прошли в Иркутском государственном университете, Лимнологическом институте СО АН СССР, Байкальском филиале института экологической токсикологии ВНИИВО Госкомприроды СССР и на биологической станции НИИ биологии в пос.Большие Коты.

В этом сборнике представлены работы, посвященные Михаилу Михайловичу, его научному наследию и современному развитию его научных идей.

В 1968 г. Михаил Михайлович писал: "...огромное поле деятельности имеется здесь для приложения молодых сил в изучении Байкала и окружающей его страны, вскрытия их тайн и богатств, которые еще далеко не полностью изучены и разгаданы". Интуиция ученого позволила Михаилу Михайловичу предсказать широту размаха и разнообразие научных направлений в исследовании Байкала, успешно развивающихся в настоящее время.

Традиционным для НИИ биологии является изучение состояния пелагиали Байкала в эталонных участках озера и районах антропогенного воздействия. Результаты исследований в этом направлении представлены работами гидробиологов-байкаловедов в разделе "Пелагические биоценозы Байкала". В разделе "Донные сообщества" обсуждаются результаты изучения донных биоценозов озера и влияния на них антропогенных воздействий. Результаты работ ихтиологов помещены в разделе "Рыбное население Байкала", где рассматриваются вопросы экологии сиговых рыб, включая байкальского омуля, бычка-желтокрылки и других представителей байкальской фауны.

Работы зоологов, изучающих фауну околоводных биоценозов, и ботаников, работающих над исследованием флористических особенностей Иркутской области, позволяют составить общее представление об экологическом состоянии различных участков байкальского региона. Определенный интерес представляют последние разработки микробиологов и генетиков по созданию биологических средств защиты растений.

С точки зрения исследования антропогенных воздействий на экосистемы Байкала вообще и водные биоценозы в частности представляет интерес раздел по токсикологии, где помещены работы, касающиеся поиска методов и подходов для ограничения техногенной нагрузки на водоемы.

Таким образом, сборник "Экологические исследования Байкала и байкальского региона" представляет собой обобщение исследовательских работ ученых, занимающихся различными аспектами проблемы экологического состояния обширной территории нашей страны и прежде всего Байкала. Такое объединение усилий специалистов, несомненно, необходимо для получения полной картины состояния экосистем исследуемого региона и продолжения систематических исследований по экологическому мониторингу окружающей среды, вдохновителем и организатором которых был профессор М.М.Кожов.

I. М.М.КОЖОВ И ЕГО НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

Л.А.Ижболдина

I.I. О ЖИЗНЕННОМ ПУТИ ПРОФЕССОРА М.М.КОЖОВА

Михаил Михайлович Кожов родился 5 ноября 1890 г. в селе Тутура, расположенном по берегу Лены, в семье крестьянина. В десять лет, оставшись без отца, вынужден был пойти работать. Упорно занимаясь самообразованием, он в 23 года становится народным учителем. В 1921 г. в тридцатилетнем возрасте М.М.Кожов поступает на биологическое отделение физико-математического факультета ИГУ. Учиться было трудно. Студенты получали хлебный паек - полфунта в день, недоставало учебников, учебные помещения были плохо оснащены, в них теснота и холод. Для общежития студенты сами готовили дрова. Однако интерес к познанию был огромен. В то время в университете преподавали профессора В.Ч.Дорогостайский, Б.А.Сварчевский, С.И.Тимофеев, В.И.Смирнов, доцент В.Н.Яснитский. М.М.Кожов чувствовал особую опеку Б.А.Сварчевского. Профессор передал студенту четвертого курса М.М.Кожову свою небольшую коллекцию губок, собранных в окрестностях Иркутска, для обработки и описания, и тем вдохновил его на дальнейшие поиски. В результате был выполнен дипломный проект, посвященный фауне пресноводных губок Иркутской губернии и Прибайкалья. Высокую оценку

работы своего способного, энергичного и настойчивого ученика дал Б.А.Сварчевский, и работа была засчитана как выпускное сочинение.

В 1926 г. М.М.Кожовым на биостанции БГНИИ в Больших Котах было положено начало исследованию горизонтального и вертикального распределения фауны Байкала в районе станции. В 1926-1928 гг. собран большой материал, в том числе и 3 465 экз.гаммарид, которых М.М.Кожов передал Б.А.Сварчевскому для изучения живущих на них инфузорий. В 1930 г. вышла в свет первая монография М.М.Кожова "К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания". За эту работу, посвященную памяти Б.А.Сварчевского, М.М.Кожову в 1935 г. будет присвоено звание кандидата биологических наук. С начала 20-х гг. вся жизнь и творческая деятельность М.М.Кожова неразрывно связана с Байкалом.

В тридцатые годы М.М.Кожов активно занимается педагогической деятельностью на кафедре зоологии позвоночных, а в октябре 1930 г. принимает кафедру экологии беспозвоночных, которой руководит бессменно 38 лет. В 1931 г. он становится доцентом и назначается директором Биолого-географического научно-исследовательского института (БГНИИ), а в 1932 г. ему было присвоено звание профессора. Многие поколения биологов помнят лекции профессора М.М.Кожова по курсу зоологии беспозвоночных. Это был столь свободный и увлекательный рассказ о солнечниках и фораминиферах, раках-отшельниках и голотуриях, об эволюции беспозвоночных, что студенты забывали о конспектах и готовы были слушать его бесконечно.

В тридцатые годы М.М.Кожов увлечен изучением моллюсков оз. Байкал. В его руках обширный материал, собранный БГНИИ при непосредственном участии М.М.Кожова, и сборы Академии наук, переданные ему для обработки Г.Ю.Верещагиным. Результатом напряженного многолетнего труда была монография "Моллюски озера Байкал", опубликованная в 1936 г. в издательстве АН СССР. В этой работе автор освещает систематику, распределение, экологию, генезис, происхождение и эволюцию моллюсков Байкала. В 1937 г. в Ленинградском университете М.М.Кожов защищает докторскую диссертацию на тему "Моллюски озера Байкал".

С первых лет исследований озера М.М.Кожова интересуют проблемы происхождения фауны Байкала и характер ее пространственного распределения. Он организует многочисленные экспедиции как по Байкалу, так и в различные озерные районы Восточной Сибири (оз. Котокель, Баунтовские и Арахлейские озера, оз.Фролиха) и бас-

сейн р.Ангары. М.М.Кожов был непосредственным участником большинства экспедиций, проходивших в те времена в весьма трудных условиях. Цикл работ 30-40-х гг. завершился рядом диссертаций учеников М.М.Кожова (А.А.Линевич, А.А.Томилова и др.), были написаны многочисленные статьи. В монографии "Животный мир озера Байкал", опубликованной в 1947 г., М.М.Кожов обобщил все имеющиеся к тому времени сведения о фауне Байкала; академик Л.С.Берг в личном письме к М.М.Кожову писал:

"Глубокоуважаемый Михаил Михайлович!

Примите мою сердечную признательность за любезную посылку вашей замечательной книги "Животный мир озера Байкал", которая составит эпоху в деле изучения Байкала.

Искренне Вас уважающий Л.Берг".

Известный советский океанолог, профессор МГУ Л.А.Зенкевич писал М.М.Кожову следующее: "Книгу Вашу очень одобряют и ждут иметь, но, к сожалению, в Москве ее нигде не достанешь. Экземпляров 200-300 следовало бы переправить в Москву. Тираж не такой уж маленький, и в Иркутске книга может не найти массового покупателя, а здесь в ней большая нужда".

В 1950 г. вышла монография М.М.Кожова "Пресные воды Восточной Сибири". В этих двух крупных работах был не только подведен итог, но и намечены пути дальнейших исследований водоемов Восточной Сибири.

Много сил и времени тратил М.М.Кожов на изучение водоемов в связи с использованием их в рыбном хозяйстве. Результаты такого рода исследований были опубликованы в 1958 г. в коллективной монографии "Рыбы и рыбное хозяйство оз.Байкал" под редакцией М.М.Кожова и К.И.Мишарина.

Понимая, что изучение жизни в любом водоеме особенно ценно, если исследования ведутся годами, М.М.Кожов с 1946 г. организует ежедекадные круглогодичные наблюдения над планктоном Байкала в районе биостанции, проводимые до настоящего времени. А в 1948 г. им были начаты ежегодные кругобайкальские экспедиции. Организованные М.М.Кожовым режимные наблюдения позволили выявить характер пространственных, сезонных и межгодовых качественных и количественных изменений планктона Байкала. Большое внимание уделялось исследованию планктона важных в промысловом отношении участков озера. М.М.Кожов был не только организатором и научным руководителем этих работ, но и непосредственным участником многих

экспедиций.

Не менее напряженным был его рабочий день и в университете. Первая часть дня была заполнена чтением лекций, - административными делами, вторая, что длилась до позднего вечера, научными исследованиями. М.М.Кожов очень много работал с микроскопом. Исключительное трудолюбие отмечали все, знавшие Михаила Михайловича. Однако, несмотря на большую загруженность, М.М.Кожов всегда был прост и доброжелателен в общении с людьми и никогда не отказывал тому, кто нуждался в его совете или помощи.

М.К.Кожов всегда имел массу общественных обязанностей. В течение 35 лет он редактировал издание "Известий БГНИИ", биологическую серию трудов ИГУ. С конца тридцатых годов под его председательством собираются научные конференции с участием работников рыбной промышленности, руководителей партийных и советских учреждений. На конференциях по изучению производительных сил в 1947 г. и в 1958 г. он возглавлял секцию охоты и рыболовства. В 1948 г. М.М.Кожов организовал Восточно-Сибирское отделение Всесоюзного гидробиологического общества, председателем президиума которого оставался до последних дней жизни. Он был членом центрального президиума этого общества, членом редакции трудов ВГБО, членом ряда научных советов. В начале 50-х гг. М.М.Кожов организовал в Иркутске Восточно-Сибирскую подкомиссию ихтиологической комиссии АН СССР и был ее председателем и затем членом оргбюро по организации филиала АН СССР в г.Иркутске, первым председателем общества "Знание", являлся членом международного объединения лимнологов, выступал с докладами на международных 13 и 14 лимнологических и 15 зоологическом конгрессах в Финляндии, Польше, Англии.

М.М.Кожов любил и очень хорошо знал Байкал. Знал его, как хороший врач знает строение и состояние организма своего пациента. Когда "здоровью" Байкала угрожала опасность, М.М.Кожов вставал на его защиту. В 1958 г. Московским отделением института Гидроэнергопроект была выдвинута идея прорези в истоке р.Ангары с целью улучшения ее гидроэнергетической характеристики. Прекрасно понимая, чем грозит Байкалу понижение уровня воды на 5 м, М.М.Кожов выступил в защиту Байкала, подчеркивая, что убытки от прорези будут не менее ожидаемого экономического эффекта. Он говорил: "Мы не имеем права нарушать гармонию и красоту уникального дара природы". Позднее он отстаивал свою точку зрения в Москве на заседании научных общественных институтов, АН СССР, МГУ, Мини-

стерства электростанций, Госплана и других организаций. Проект был отклонен. М.М.Кожов очень высоко ценил эту победу разума. Он считал, что его жизнь на земле оправдана уже тем, что он участвовал в этой борьбе и победе.

Много сил М.М.Кожов отдал строительству Байкальской биостанции и развитию на ней научных исследований. Он и сам любил работать на биостанции. С утра обычно обходил все имеющиеся службы и был полностью в курсе всех дел. Мы, его ученики, чувствовали его постоянную заботу и внимание. Он всегда проявлял живой интерес к нашей работе, раскрывал нам необходимость и значимость исследований, в выполнении которых мы участвовали. Рабочий кабинет М.М.Кожова был расположен в небольшом домике на биостанции, где он и жил. Обычно свет в окнах его рабочей комнаты горел до глубокой ночи.

В пятидесятые годы М.М.Кожов организует на биостанции аквариумную лабораторию, где проводит со своими учениками Г.Л.Васильевой, П.Я.Тугариной, И.Г.Топорковым, Л.А.Волковой, В.Н.Ельцовой эколого-физиологические исследования рыб, изучает биологию молоди байкальского омуля, занимается разработкой биотехники его подращивания до жизнестойких стадий. Полученные данные используются и в настоящее время при проектировании рабоводных заводов.

В 1961 г. над Байкалом нависла новая опасность. Несмотря на протесты научной общественности на юго-восточном берегу озера было начато строительство БЦБК. Учитывая планируемый сброс в озеро сточных вод комбината и предвидя возможность влияния последних на биоту озера, проф. М.М.Кожов за 6 лет до пуска завода начинает гидробиологические исследования в районе, прилежащем к БЦБК. Для участия в сборе материала он привлекает аквалангистов, что позволило перейти на качественно новую ступень в изучении бентоса. Эти исследования, продолжающиеся до наших дней, позволили получить фоновые характеристики биоценозов Байкала и проследить картину изменений, возникающих в них под влиянием сточных вод. В одной из статей, опубликованных еще до пуска БЦБК, М.М.Кожов предупреждал: "В случае систематического загрязнения вод в Байкале промышленными стоками, по мере накопления вредных примесей в грунтах и водах, эндемичные фауна и флора Байкала будут обречены на постоянное вымирание, так как большая часть видов, особенно из числа живущих за пределами глубин 5-10 м, не выносит ни малейших следов загрязнения и дефицита кислорода".

Всю свою творческую жизнь М.М.Кожов был не только активным защитником Байкала, но и популяризатором научных знаний о нем. В 1949 г. он создает на биостанции учебный байкальский музей, где он сам и его ученики читают лекции о Байкале тысячам туристов, приезжающих сюда из разных уголков планеты. М.М.Кожов радушно принимал многочисленные делегации советских и зарубежных ученых, общественных и политических деятелей, знакомил их с историей биостанции, исследованиями БГНИИ на Байкале.

В 1962 г. в издательстве АН СССР опубликована новая крупная работа М.М.Кожова "Биология озера Байкал", переизданная в 1963 г. в Голландии. На эту книгу поступило более 30 писем, отзывов и рецензий советских и зарубежных ученых. В настоящее время О.М.Кожовой завершена подготовка ко второму переизданию этой книги за границей.

В последние годы жизни М.М.Кожов подготовил к печати курс лекций для студентов-биологов, который он назвал очерками по байкаловедению. Всего М.М.Кожовым опубликовано 136 научных работ, в том числе 6 монографий. Труды и заслуги профессора М.М.Кожова отмечены правительственными наградами: орденами Трудового Красного Знамени, Знак Почета, медалью "За доблестный труд в Великой Отечественной войне". А в 1962 г. М.М.Кожову присвоено звание заслуженного деятеля науки РСФСР.

К сожалению, выхода в свет своей последней монографии М.М.Кожову не суждено было увидеть. Сраженный жестокой и неизлечимой болезнью, в одной из последних своих работ он писал, обращаясь к будущим поколениям, следующие слова: "Биологические ресурсы Байкала нужно использовать в разумных пределах без нарушения его целостности. Байкал должен быть сохранен для будущих поколений как неповторимое явление на нашей планете".

Умер М.М.Кожов вечером 4 ноября 1968 г. Похоронили его на берегу Байкала в пос.Большие Коты на территории биостанции. Позднее станции присвоено звание "Байкальская биологическая станция ИГУ им.профессора М.М.Кожова", и на старейшем здании биостанции укреплена мемориальная доска. Именем М.М.Кожова назван один из экспедиционных катеров Научно-исследовательского института биологии (ранее БГНИИ).

М.М.Кожова нет с нами уже 22 года, но и сейчас мы чувствуем его рядом, когда читаем его слова о том, что для нового поколения ученых остается еще много нерешенных проблем в науке о Байкале.

Еще далеко не закончено изучение систематического состава фауны озера, особенно таких групп, как простейшие, турбеллярии, нематоды, низшие ракообразные, водные насекомые, клещи. Даже относительно хорошо изученные группы животных (гаммариды, моллюски, губки, бычки-подкаменщики) нуждаются в ревизии систематического состава и изучении их биологии. Недостаточно исследован мир растений, населяющих дно озера. До настоящего времени мы слабо знаем придонную жизнь глубоководной области Байкала с его своеобразной абиссальной фауной, имеем лишь самое общее представление о закономерностях создания органической продукции в специфических байкальских условиях, о причинах периодичности урожаев различных видов водорослей, о звеньях превращений первичной продукции в продукцию животную и в том числе промысловую. Положено лишь начало исследованиям бактериального населения озера, его роли в круговоротах веществ на дне и в толще вод.

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

П.Я.Тугарина

I.2. ВКЛАД М.М.КОЖОВА В ОТЕЧЕСТВЕННУЮ ГИДРОБИОЛОГИЮ

Истоки зарождения отечественной гидробиологии связываются с именем академика С.А.Зернова, который был заведующим первой в России гидробиологической станцией на озере Глубоком под Москвой и которая сыграла видную роль в развитии гидробиологической науки в дореволюционной России и в СССР. С.А.Зернов раскрыл сущность экологического термина "биоценоз" - донное население в доступной для жизни зоне образуют биоценозы, в состав которых входят те или иные виды промысловых и других рыб (Зернов, 1913). В начале 20-го столетия основывается Астраханская ихтиологическая лаборатория, которая приступает к изучению дельты Волги как района для размножения проходных рыб и питания их молоди, при этом впервые в стране для изучения донного населения типичных водоемов дельты применяется дночерпатель Петерсена (Чугунов, 1923). На крупных реках пресноводная гидробиология начинается также в конце прошлого века. В 1900 г. была основана биологическая станция на Волге, которая изучает планктон и донное население почти всей Волги и ее притоков с применением количественных методов учета. По

этим исследованиям выходит капитальная сводка о донной фауне р.Волги (Бенинг, 1924), в которой отмечаются интересные зоогеографические особенности донной фауны нижнего, среднего и верхнего течения реки. В начале 20-го столетия организуются биологические станции на реках Днепре, Енисее, которые собирают материал для характеристики фауны. На других великих реках Сибири (Обь, Иртыш, Лена, Амур) гидробиологические исследования начались только после революции. Так, в 1921-1923 гг. был собран материал по планктону нижнего течения р.Енисея экспедицией по научно-промысловому изучению этой реки (Бенинг, 1924). В 20-х гг. начались гидробиологические исследования донного населения ее верхнего течения (Лепнева, 1930), а первые исследования планктона р.Лены были проведены только в 1925 г. В 30-е гг. гидробиологические исследования развернулись на Лимнологической станции в Косине, где под руководством Россолимо разрабатывались методы определения продукции макрофитов и зообентоса Е.С.Боруцким и первичной продукции планктона Г.Г.Винбергом. Из озерных экосистем в гидробиологическом плане раньше других стало изучаться оз.Байкал. Здесь корни гидробиологических исследований начинаются с данных Б.Дыбовского, В.Годлевского (Дыбовский, Годлевский, 1870; Дыбовский, 1876) о температуре, о глубинах, о рыбах и о другом живом населении литорали Южного Байкала. Вторая важная веха в исследованиях Байкала - это гидрографическая экспедиция Ф.Дриженко, которая в 1902 г. составляет прекрасный атлас его глубин, и экспедиция профессора Киевского университета А.Коротнева (Коротнев, 1901), которая собрала новый громадный материал по фауне Байкала и другим сторонам его природы. Третья, самая плодотворная веха в гидробиологических исследованиях Байкала, связана с образованием в 1918 г. Восточно-Сибирского, ныне Иркутского университета, с когортой его ученых-биологов. После 1919 г. изучением инфузорий, губок Байкала занимается профессор Б.А.Сварчевский, а профессор В.Н.Яснитский - систематически исследует планктон и донную фауну Байкала. Эмбриональным развитием полихет занимается С.И.Тимофеев. В 1919 г. Академия наук СССР передает Иркутскому университету биологическую станцию в пос.Большие Коты, а свою Лимнологическую станцию создает позднее в 1928 г. в пос.Маритуй.

Вклад Михаила Михайловича Кожова в отечественную гидробиологию начинается со студенческих лет с постановки эколого-фаунистического направления в исследованиях уникальной фауны Байкала.

Будучи студентом, с 1921 по 1925 гг. Михаил Михайлович собирает и обрабатывает коллекцию губок и публикует "Очерк по фауне пресноводных губок Иркутской губ. и Прибайкалья", "Материалы по фауне губок Восточной Сибири". И только более чем через 70 лет после исследований Михаила Михайловича гидробиологи университета снова обратились к вопросам систематики и экологии губок Байкала. С 1925 г. судьба ученого навсегда связана с Байкалом. Ценнейшим трудом для того времени и времени настоящего явилась монографическая сводка "К познанию фауны Байкала, ее распределение и условия обитания", которая по сей день служит справочным пособием для гидробиологов региона. После 1929 г. Михаил Михайлович начинает кропотливую работу с совершенно неизученной группой байкальских животных - моллюсками. Изучив систематический состав богатой фауны моллюсков оз.Байкал, их сравнительно-анатомическое строение, образцы ископаемой фауны, Михаил Михайлович публикует очередную сводку "Моллюски оз.Байкал", в которой кроме их систематики, распределения, экологии, отстаивает их собственный генезис без родства с фауной таковых озер Каспия и Орхиды. В 1931 г. он организует и проводит детальное исследование северной части Байкала с заливами, бухтами, озерно-речными водоемами. Здесь впервые исследуется бентос, качественное и количественное его распределение в зависимости от стаций обитания, а также планктон, условия его обитания - гидрохимические, гидрологические. В 1932-1933 гг. профессор Кожов проводит большую экспедицию в Баргузинский, Чивыркуйский заливы с целью определения биоценотических группировок донной и пелагической фауны в связи с вопросами биологической продуктивности и развития здесь рыбного хозяйства. Неутомимость Михаила Михайловича как полевого исследователя-эколога прослеживалась в последующих 35-ти кругобайкальских ежегодных экспедициях, результаты которых, несомненно, способствовали развитию гидробиологии пресных вод внутренних водоемов страны.

В первые послевоенные годы М.М.Кожов публикует эколого-фаунистическую сводку по гидрофауне Байкала с выявлением закономерностей абиотического и биологического аспектов под названием "Животный мир оз.Байкал". Почти следом появляется следующая монография "Пресные воды Восточной Сибири" - это первое капитальное обобщение по экологии водоемов региона с установлением ряда своеобразных гидробиологических, гидрохимических черт, с анализом зоогеографических, экологических, фаунистических данных, с установлением сырьевых запасов и промысловых возможностей, с

классификацией озер Восточной Сибири. Это редкая книга, которую необходимо переиздать в ближайшие годы.

Большой вклад Михаил Михайлович как ученый с удивительной дальновидностью внес в современную актуальную проблему мониторинга Байкала постановкой режимных наблюдений. Вот уже почти полвека (с 1946 г.) ведутся на Байкале ежедекадные круглогодичные наблюдения над жизнью его планктона на стационарной точке - биологической станции в пос.Большие Коты. Это в настоящее время единственная режимная экологическая служба на озерных водоемах страны, и значение ее данных в оценке межгодовой и межсезонной динамики толщи вод Байкала крайне актуально.

Большой вклад внес профессор Кожов в теоретические аспекты гидробиологии Байкала. Во-первых, были разработаны схемы вертикальной и горизонтальной зональности, обнаружены закономерности суточных вертикальных миграций зоопланктона, его качественного и количественного распределения. Во-вторых, были исследованы проблемы биологической продуктивности озера и водоемов его бассейна и значение в этом процессе фотосинтеза фитопланктона, а также поставлена проблема изучения процессов самоочищения, которые долгое время оставались вне поля зрения гидробиологов региона. В-третьих, были разработаны проблемы биологического круговорота в озере. Была установлена биомасса организмов планктона и бентоса, их плотность во времени, доминирующие группы организмов, сезонные и годовые колебания их численности, биологические связи между гидробионтами. В-четвертых, была разработана гипотеза о несмешиваемости в оз.Байкал байкальской и европейско-сибирской фаун, о генетических группах в фауне и флоре Байкала. По мнению Михаила Михайловича, процесс формирования глубинной и типично-глубоководной фауны шел с первых этапов истории озера на глубинах 100-200 м еще в олигоцене и продолжался непрерывно в течение всего периода становления озера. Интересны зоогеографические данные ученого о находках байкальских видов организмов в районе Енисейского залива, в водоемах Гыданского, Таймырского полуостровов. Представители коренной байкальской фауны отмечены в крупных озерах Азии - в оз.Хубсугул, озерах Ципоципиканской и Чарской котловин. Это зоогеографическое направление требует дальнейшего исследования.

М.М.Кожов - основатель эколого-физиологического направления в исследованиях оз.Байкал. Успешное и интенсивное изучение

трофических связей обеспечивается сочетанием полевых и экспериментальных наблюдений за ростом, питанием, обменом веществ гидробионтов. Благодаря М.М.Кожову в 1957-1958 гг. была построена экспериментальная база на биологической станции в пос.Большие Коты для постановки исследований по кормовым коэффициентам, суточным рационам молоди ценных промысловых и эндемичных рыб. Результаты этих исследований явились биологическим обоснованием к интенсификации рыбоводства на Байкале. В то же время, Михаил Михайлович определил возможность и перспективность работ по поведению гидробионтов, эндемичных и промысловых рыб. Это эколого-физиологическое направление успешно развивается в настоящее время с организацией специализированной в институте эколого-физиологической лаборатории.

Громадное значение ныне для нас, живущих и работающих на берегах Байкала, имели прогноз и постановка исследований Михаила Михайловича по охране его природы и чистоте его вод. Прежде всего, он предвидел и научно обосновал большое регрессивное значение для экосистемы Байкала колебания уровня его вод, что подтвердилось потерей численности эндемичного бычка-желтокрылки и других рыб.

Михаил Михайлович был первым из ученых в постановке проблемы сохранения чистоты байкальских вод в связи с угрозой загрязнения их промстоками ЦБК. Он организовал группу специалистов университета для изучения донного населения в районе сброса промстоков, провел биокартирование, предсказал последствия. Проблема охраны вод Байкала от загрязнения остается в современных исследованиях самой насущной, требующей неотложного решения.

Заключительный труд в научной деятельности Михаила Михайловича "Очерки по байкаловедению" имеет широкое, глубокое и общенаучное значение и включен в Золотой фонд отечественной гидробиологии.

М.М.Кожов первый организовал и провел исследования по планктону, бентосной фауне оз.Хубсугул, озер Дархатской котловины, подготовил на результатах этих исследований кадры гидробиологов для Монголии.

Неоценим вклад Михаила Михайловича Кожова в ихтиологию и разработку биологических основ рыбного хозяйства. В своих первых экспедициях на Северный Байкал, в Баргузинский и Чивыркуйский заливы Михаил Михайлович обращает внимание на видовой состав рыбно-

го населения, питание, размножение промысловых рыб. На основе этих исследований дает промысловую оценку этим районам и ряд практических рекомендаций по развитию на Севере Байкала рыбного промысла. В своих первых и последующих монографиях Михаил Михайлович посвящает рыбам специальные главы с данными по их экологии, народнохозяйственному значению, изучает и описывает ихтиофауну р.Ангары, других речных систем, а также озер байкальского региона (Фролиха, Котокель, Духовое и др.). Благодаря настойчивости Михаила Михайловича, его редакторскому таланту и энергии увидела свет коллективная монография "Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне оз.Байкал", которая на сегодняшний день служит как учебное пособие студенту, как справочник начинающему специалисту, специалисту рыбоводства и рыболовства региона. Позднее Михаил Михайлович все рыбное население Байкала распределяет по экологическим комплексам. Глубокие экологические исследования позволили М.М.Кожову оценить роль рыб в различных биоценозах, показать причинность горизонтальных и вертикальных миграций пелагических рыб (омуль, бычок-желтокрылка, голомянка). Кроме всего вышесказанного, Михаил Михайлович оставил рыбному хозяйству на Байкале его промысловое районирование, рыбопромысловые карты, методы прогноза ежегодных уловов рыбы на Байкале, методы прогноза лимитирования рыболовства, обосновывал искусственное воспроизводство омуля и других ценных рыб озера, прогнозировал развитие рыбного хозяйства в связи с гидростроительством на р.Ангаре.

Михаил Михайлович неустанно, на протяжении всей научной деятельности, решал проблемы в области рыбного хозяйства.

Вкладом в отечественную гидробиологию является то, что на основе результатов исследований, поставленных, организованных и проведенных под руководством Михаила Михайловича, подготовлены кадры гидробиологов, которые работают в настоящее время в стенах Института биологии, факультета. Его школа объединяет исследователей биологии вод в единое научное ядро ряда кафедр факультета и института.

150014

Использованная литература

Бенинг А.А. К изучению природной жизни Волги. Саратов, 1924. № I. С.I-45.

Васильева Г.Л. Памяти М.М.Кожова // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Вып.I.

БИБЛИОТЕКА Иркутского научного центра СО АН СССР

Иркутск, 1977. С.5-13.
Дыбовский Б.И., Годлевский В. Предварительный отчет о фаунистическом исследовании на Байкале // Отчет о действиях Сиб.отд-ния Импер.Русск.географ.об-ва за 1869 г. СПб. 1870. С.167-204.
Дыбовский Б.И. Рыбы системы вод Байкала // Изв.Сиб. отд-ния Импер.Русск.географ.об-ва. 1876. Т.7, № 1. С.1-25.
Зернов С.А. К изучению жизни Черного моря // Зап.АН СССР. 1913. Т.32.
Коротнев А.А. Отчет по исследованию оз.Байкал летом 1990 г. // Фауна Байкала. Киев, 1901. С.13-28.
Чугунов Н.А. Опыт количественного изучения донной продуктивности северной части Каспийского моря. // Тр. /Астраханск. ихтиолог.лаборатория. 1923. Т.1. Вып.1.

УДК 574.5.001.5

Я.И.Старобогатов, Т.Я.Ситникова

I.3. ПРОЦЕСС ВИДООБРАЗОВАНИЯ В ГИГАНТСКИХ ОЗЕРАХ

Авторы рады опубликовать свои эволюционные соображения в сборнике, посвященном памяти замечательного исследователя Байкала - Михаила Михайловича Кожова. Это тем более приятно, что старший из них в течение многих лет (с 1954 г.) и до конца жизни Михаила Михайловича был связан с ним по научным вопросам и даже осмеливается считать себя его учеником. Мы (оба автора) считаем, что наиболее достойный памятник ученому - это развитие его идей.

Фауна озера Байкал вот уже почти век с четвертью, с тех пор как братья Бенедикт и Владислав Дыбовские впервые обратили внимание на ее крайнее своеобразие (W.Dybowski , 1875), привлекает пристальное внимание биологов разных специальностей. В самом деле, встают трудные вопросы, из которых пять, пожалуй, самые главные: 1) почему эта фауна так богата; 2) почему отличается (и притом крайне резко) от фаун соседних озер; 3) почему Байкал не заселяется организмами из соседних водоемов; 4) как и с какой скоростью шла эволюция, приведшая к такому разнообразию; 5) как пережила эта фауна холодные времена плейстоцена, когда озеро круглогодично (или большую часть года) было покрыто льдом, пре-

пятствовавшим поступлению кислорода в воды озера. Все возникающие вопросы трудно перечислить, тем более, что любой вариант решения хотя бы одного из них порождает новые.

При всей уникальности Байкала он не одинок на Земном шаре, и на это уже давно обращают внимание. В один ряд с Байкалом по геоморфологическим признакам стоят озера африканского рифта: Танганьика, Ньяса, Альберт, Киву, Руква, Рудольф; в Израиле - Тивериадское; в Монголии - Хубсугул, на Алтае - Телецкое и другие. Общее в них то, что их котловины вытянуты вдоль рифтового разлома, склоны их крутые, а на уплощенном дне котловины проходит трещина разлома. Однако часть таких озер (например, Телецкое) вообще не имеют сколь-нибудь своеобразной фауны, в других имеется всего несколько эндемичных видов (например, в Хубсугуле) и лишь в немногих из них (в Байкале, Танганьике, Ньясе) обитает достаточно богатая эндемичная фауна. Значит, дело тут сложнее - возможность проникновения в эти озера живых организмов, условия жизни, а главное - длительность существования (в геологическом масштабе времени) благоприятного озерного режима - вот основы создания своеобразной эндемичной фауны.

Если рассматривать крупные озера мира с точки зрения биологического разнообразия в них, то в один ряд с Байкалом встанут не только Танганьика и Ньяса, но и озеро Каспий (которое за огромные размеры и солоноватую воду называется Каспийским морем) - этот отделенный сушей остаток океана, и Охридское озеро (затопленная межгорная котловина), и озеро Виктория (неглубокое, но обширное тектоническое понижение на плоскогорье). Таким образом, как бы ни образовались котловины этих озер, их можно объединить по разнообразию фауны и флоры. Именно для них и был предложен термин "гигантские озера" (Старобогатов, 1970). Это краткое введение необходимо для дальнейшего обсуждения и прежде всего для оценки того, насколько изученные на Байкале процессы имеют свои параллели в других озерах и каких именно.

Классическая географическая концепция видообразования, разработанная на позвоночных с их высокой подвижностью, встречается с рядом затруднений при ее приложении к вопросам происхождения эндемичной фауны гигантских озер, поскольку неясно, за счет чего возникает изоляция внутри озера с его сравнительно однородными условиями. В связи с этим, применительно к фауне рыб восточно-африканских озер была разработана теория многократных вселе-

ний (Майр, 1947; Brooks , 1950a , Myers , 1960). Другие варианты: дивергенция по районам весьма протяженного озера (Brooks, 1950в; Кожов, 1936, 1962, 1972) или дивергенция по вертикальным зонам (Stancovic , 1955; Станковик, 1959; Логвиненко, Старобогатов, 1962; Старобогатов, 1970). Однако, если анализировать менее подвижные живые организмы, например, моллюсков, то так ли однородны условия для них в подобных озерах? На это обстоятельство впервые обратил внимание М.М.Кожов (1936), обсуждая изменчивость моллюсков Байкала. М.М.Кожов первый, или во всяком случае, один из первых подчеркнул, что разнообразные механизмы видообразования вовсе не исключают, а скорее дополняют друг друга. Эта мысль, правда без четкой формулировки, была высказана в его первой монографии по Байкалу (Кожов, 1947) и гораздо ярче позднее (Кожов, 1962, 1972). Отметим, что к тому же подошел и Брукс (Brooks, 1950в). Итак, в процессах видообразования в Байкале и в других гигантских озерах, как будет показано дальше, участвуют несколько процессов дивергенции. Если использовать типологию процессов видообразования, разработанную Я.И.Старобогатовым (1985), то можно заключить, что дивергенция по частям озера или по вертикали, а также (на Байкале пока относительно моллюсков не констатированное) многократное вселение относится к классическому типу географического видообразования. Несомненно, присутствовал и анагенетический тип, поскольку современные байкальские моллюски заметно отличаются от представителей тех же родов, известных в небольших количествах из неогеновых отложений Байкала (Мартинсон, 1951, 1961, 1967). Однако наиболее важна (применительно к мелким и малоподвижным видам) дивергенция по биотопам - аллотопное видообразование. О других типах видообразования говорить пока рано за отсутствием достоверных примеров, хотя, возможно, такие и найдутся. Полиплоидия в роде Benedictia (Побережный, 1979) заставляет подозревать еще и наличие гибридогенного видообразования (Ситникова и др., 1990) или макромутационного (Побережный и др., 1988). Сочетание столь разных типов вполне понятно, если учесть, что экосистема Байкала создавалась в неогене буквально на пустом месте, и плейстоценовое похолодание вновь ее опустошило, что привело к новым процессам ее воссоздания (Старобогатов, Ситникова, 1990).

Все изложенное выше - это чисто теоретические построения, нуждающиеся в конкретных подтверждениях. Поскольку оба автора

изучают моллюсков, неизбежны примеры, связанные с этим типом животных.

Рассмотрим сначала относительно крупного (для представителей надсемейства Pisidiodea, характеризующегося мелкими размерами особей) двустворчатого моллюска Pisidium maculatum W.Dyb. Сравнение морфологии раковины и мягкого тела показало, что этот вид позже был описан из Байкала (по экземплярам с немного иной окраской), как P.subtilestriatum Ldh. . Так, до последнего времени и числились в Байкале 2 близких вида, из которых первый - эндемик, а второй - субэндемик, поскольку был найден и в озерах Карелии. Оказалось, что оба вида не только идентичны, но и точно совпадают с описанным из Колымы P.dilatatum West.(ныне Lacustrina dilatata) (Старобогатов, Стрелецкая, 1967). Таким образом, в открытом Байкале, среди эндемичной байкальской фауны, обитает один не эндемичный, а широко распространенный восточносибирский вид, заходящий на северо-восток Евразии и даже на Аляску. Легко понять, почему он прижился в Байкале - это обитатель холодных олиготрофных рек и озер.

Второй пример, также связанный с моллюском надсемейства Pisidioidea (Старобогатов, Корнюшин, 1987). В условиях, которые можно образно назвать "полубайкальскими" - залив Провал, глубокие заливы и бухты - обитают несколько эндемичных видов этого надсемейства: Amesoda (Asiocyclas) korotnewii (W.Dyb.), Sphaerium (Parasphaerium) baicalense W.Dyb., S(P) kozhowi Star., S(P) dybowskii Ldh., S.(Nucleocyclas) marisminus Star. и Pisidium baicalense W.Dyb. . Эти виды не связаны друг с другом, но каждому из них соответствует по морфологии свой внебайкальский вид. Перечисляем их в том же порядке: Amesoda (Asiocyclas) asiatica (Mts.) Sphaerium (Parasphaerium) westerlundi (Clessin), S(P) capiduliferum Ldh, S(P) levinodis West., S(Nucleocyclas) nitidum (Clessin), Pisidium decurtatum Ldh. (рис.I). Наличие такой парности определенно говорит о том, что каждый из сибирских видов независимо вселялся в Байкал и формировал здесь новый вид.

Далее рассмотрим моллюсков семейства Valvatidae . В глубоководных частях Байкала (50-800 м) обитают мелкие Cincinna (Pseudomegalovalvata) bathybia (W.Dyb.)(в южной котловине) и C(P) profundicola (Beck. et Star.) (в северной). Они настолько отличаются от других байкальских представителей семейства и схожи с европейскими Cincinna (Atropidina), что нахождение их столь

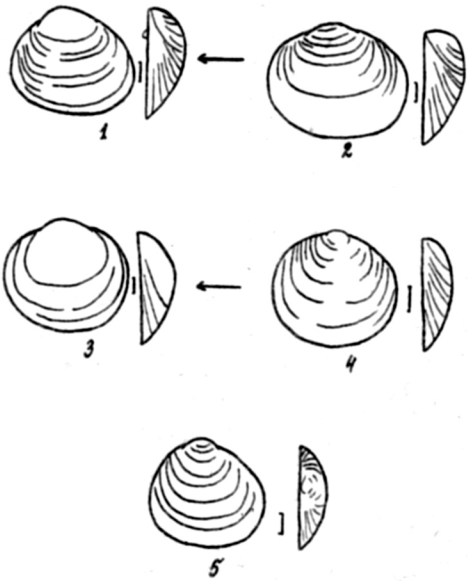


Рис.I. Некоторые представители двустворок Байкала: 1 - Amesoda korotnewi; 2 - A.asiatica; 3 - Sphaerium marisminus; 4 - S.nitidum; 5 - Lacustrina dilatata (масштабная линейка соответствует I мм)

далеко от Европы и обитание на больших глубинах озера оставалось загадочным. Находка еще двух видов на мелководье в бухте Харин-Ирги Ольхонских ворот - C(P) tenagobia (Beck. et Star.) и C(P) olkhonica (Beck. et Star.) прояснила связь именно с европейскими, а не с ребристыми сибирскими цинциннами. Мелководные формы уцелели лишь как реликты в одной из бухт (может быть, найдутся и в соседних). Ныне европейские цинцинны в Прибайкалье не найдены, но их ареал доходит на восток до верховьев Енисея и озера Кукунор на западе Китая. Таким образом, байкальские цинцинны иллюстрируют дифференциацию видов по частям озера (имеются северный и южный виды) и дифференциацию по глубинам C(P) baethmophila (Beck. et Star.) , найденный на глубине I 380 м происходит, вероятно, от C(P) bathybia (W.Dyb.) .

Несколько иную картину дифференциации видов по частям озера можно наблюдать на байкальских вальватидах, принадлежащих к роду Megalovalvata. Обитание их на глубинах, не превышающих

50-70 м, позволяет проследить дифференциацию видов по биотопам. Наименее "байкальская" из мегаловальват - M.kozhovi Sitn. , живущая в мало характерных для Байкала биотопах - в закрытых бухтах на заиленном гравии и песке. Переход к жизни в открытом Байкале прослеживается в 3 ветвях, производимых от этого вида (рис.2). На песках обитают M.piligera Ldh. (в типичной своей форме констатирована только для Малого моря), M.lauta Ldh., M.parvula Kozh. (встречающиеся вдоль восточного побережья Байкала). На каменистом грунте (часто с подстилающим песком) обычны M.baicalensis (Gerstf.) и M.demersa (Ldh.) , распространенные широко вдоль по всему озеру. Интересно отметить, что принятая за исходную форму M.kozhovi- очень редкий и по морфологии раковины мало изменчивый вид, а последним видам в "ветвях" присущи полиморфизм и массовость в сборах.

Все рассмотренные выше группы моллюсков относятся к палеолимническим (Старобогатов, 1970), которые более широко представлены в водоемах обычного типа. Мезолимнические группы, составляющие, как правило, большинство в гигантских озерах, дают картину эволюции, зашедшей в освоении озера заметно дальше.

Семейство Benedictiidae представлено в Байкале двумя родами Benedictia и Kobeltocochlea. Виды второго из этих родов, приуроченные исключительно к малым глубинам (не глубже 30-40 м), можно расположить в ряд: K(K) (Kobeltocochlea) martensiana (W.Dyb.)- K(K) olchonensis Ldh.- K(K) lindholmiana Sitn. (рис.3) по уменьшению высоты завитка, сужению и полному закрытию пупка от первого к третьему. При этом первый обитает на камнях по всему Байкалу, тогда как два последующих на песке в Малом море и северном Байкале. К этому же роду, но в составе отдельного подрода относится K(Pseudobenedictia) michnoi Ldh, также распространенная на камнях мелководья, но значительно реже, по всему Байкалу. По морфологии раковины - это наиболее генерализованная форма, совмещающая черты родов Benedictia и Kobeltocochlea . Это позволяет считать ее наиболее близкой (из ныне живущих форм) к общему предку двух названных родов.

В роде Benedictia - два подрода и, соответственно, два главных эволюционных ряда. Первый - B(Benedictia) litoralis Kozh. - B(B) limnaeoides (Schrenck) - B(B)distinguenda Ldh.- B(B)pulchella Sitn. - B(B) fragilis (W.Dyb.) - B(B) nana Beck.et Star. К началу этого ряда примыкает B(B) kotyensis Dzub., Mat.,Sitn . По ме-

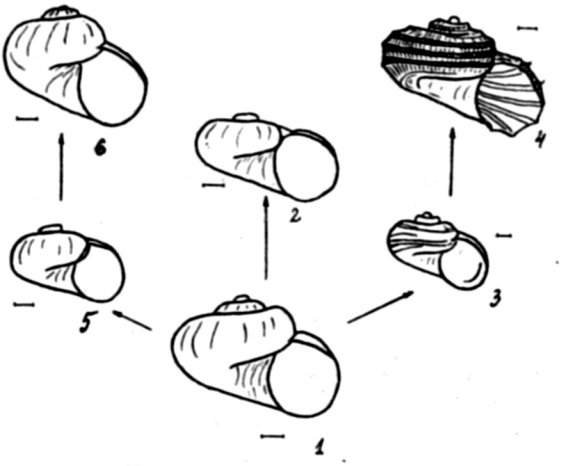


Рис.2. Морфологический ряд моллюсков подрода Megalovalvata: 1 - M.kozhovi; 2 - M.baicalensis; 3 - M.demersa; 4 - M.piligera; 5 - parvula; 6 - M.lauta (масштабная линейка соответствует I мм)

ре продвижения от начала этого ряда к концу возрастает относительная высота завитка, раковина становится более крупной, тонкостенной и хрупкой, а пупок расширяется. Начальные виды этого ряда обитают на песчано-каменистом грунте литорали, при этом B(B)litoralis преобладает на глубинах до I5 м, а B(B)kotyensis - на I5-30 м. Последующие виды этого ряда занимают все более и более глубокие зоны озера с более тонкодисперсным грунтом. Важно отметить, что эти виды (кроме двух последних в ряду) распадаются на северный и южный подвиды (Ситникова, I987), причем северобайкальский подвид более мелководного вида более похож на южнобайкальский подвид более глубоководного. Это дает основание предполагать, что заселение более глубоких зон южного Байкала осуществлялось северобайкальскими формами. Конечные члены ряда весьма своеобразны: B(B) fragilis крупная глубоководная южнобайкальская форма, обитающая на заиленных песках на глубинах до I80-200 м, а B(B) nana- карликовая форма, населяющая алеврит вертикальной зоны 300-400 м. Эти виды полностью совпадают по всем рауповским "параметрам" (Raup, 1967), кроме не предусмотренного Раупом - пятого - размера верхнего основания усеченного конуса раковинной трубки. Можно предполагать, что карликовость B(B)nana

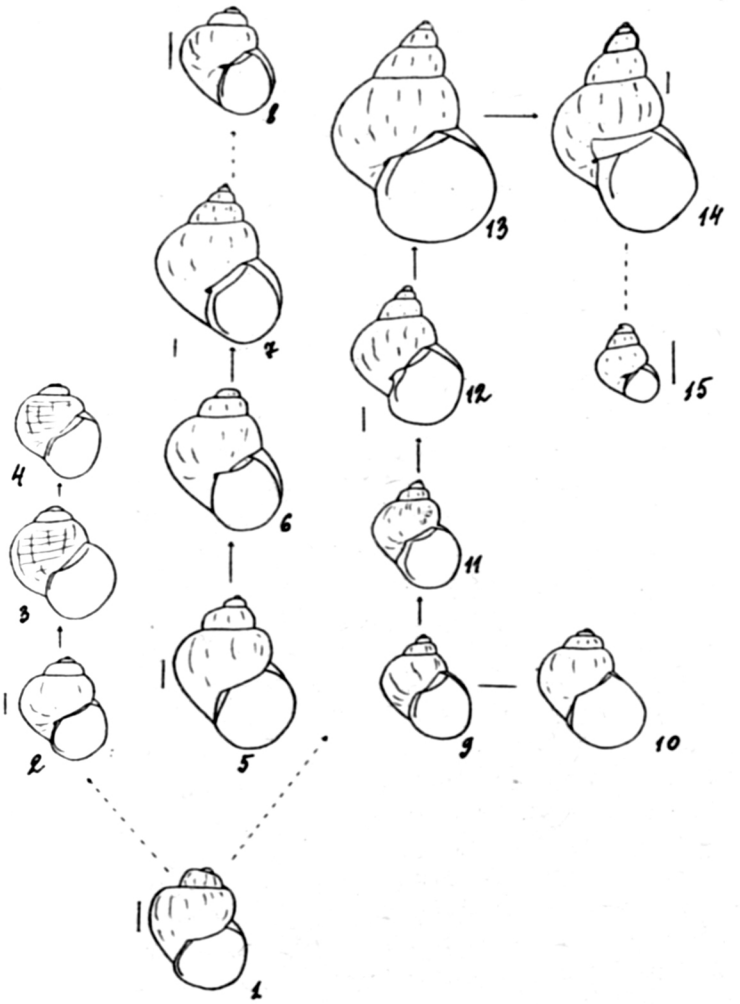


Рис.3. Морфологические ряды моллюсков семейства Benedictiidae : 1 - Kobeltocochlea (Pseudobenedictia) michnoi; 2 - K.(kobeltocochlea) martensiana; 3 - K.olchonensis; 4 - K.lindholmiana; 5 - Benedictia (Baicalocochlea) baicalensis; 6 - B (Baic) maxima; 7 - B (Baic) shadini; 8 - B (Baic) pumyla; 9 - B (Benedictia) litoralis; 10 - B(B) kotyensis; 11 - B(B)limnaeoides; 12 - B(B)distinguenda; 13 - B(B)pulchella; 14 - B(B)fragilis; 15 - B(B)nana (масштаб: 1-4,8,9-15 - 2 мм; 5-7-10 мм)

образована приспособлением к дефициту пищевых ресурсов.

Второй ряд, представленный подродом Baicalocochlea во многом сходен с предыдущим: B(B)baicalensis (Gerstf) - B(B) maxima (W.Dyb.) - B(B) shadini Beck. et Star.-B(B)pumyla Ldh. Также начальный вид ряда обитает на камнях с подстилающим песком, преимущественно на мелководье, два следующих - глубже (до 180 м) на песке, иле, а последний - на глубинах 270-790 м на глубоководных алевритах. Точно также по ряду возрастает относительная высота завитка, появляется и расширяется пупок и заканчивается карликовой формой. Необходимо отметить, что в морфологическом ряде подрода Benedictia наряду с увеличением высоты завитка и размеров раковины наблюдается уменьшение размеров крышечки, что несвойственно другим гидробиоидным моллюскам, тогда как в ряде Baicalocochlea у всех членов крышечка остается неизменной - закрывающей целиком небольшое устье. Разреженность обитания, редкость и малочисленность в сборах и более гидробиоидная форма раковины, лишенная практически полиморфизма, позволяет предполагать, что B.maxima и B.shadini - более древние, нежели B.distinguenda и B.fragilis.

В последние годы среди бенедиктий обнаружены три- и тетраплоиды (Побережный, 1979; Побережный и др., 1983). В связи с этим встают вопросы: являются ли полиплоиды особыми видами или они возникают каждый раз de novo и как они образуются. Сейчас еще нет достаточно фактов, чтобы полностью обоснованно ответить на эти вопросы. Однако некоторые из обнаруженных фактов могут служить основанием для рабочей гипотезы. Эти факты следующие: 1) триплоиды встречаются достаточно часто на мелководье, причем представлены они самками, тогда как самцы более редки; 2) тетраплоиды (как самки, так и самцы) встречаются редко; 3) имеются диплоидные популяции, обитающие в тех же условиях; 4) по раковине диплоиды и полиплоиды мало отличаются друг от друга; 5) полиплоидия затрагивает по меньшей мере 4 вида (B.baicalensis, B.litoralis, B.kotyensis, B.limnaeoides), при этом идентификация видов крайне затруднена; 6) этим видам свойственно смещение полов в пользу самок от 1:2 до 1:30, что говорит о наличии партеногенетических популяций; 7) по анатомии, в частности по форме петли ренального яйцевода, диплоидные и триплоидные самки часто занимают как бы промежуточное положение между подродами Benedictia s.str. и Baicalocochlea S.str. (Ситникова и др., 1990). Объяснить этот набор фактов можно пока следующей рабочей гипотезой.

Диплоидные партеногенетические особи, дающие начало полиплоидам, представляют собой особый гибридогенный вид, возникший в результате скрещивания B(Baicalocochlea) baicalensis и B(Benedictia) litoralis. Он в Байкале занял самые неблагоприятные для жизни прибрежные стации. Второй гибридогенный вид - триплоидный, обитающий там же, возник в результате возвратного скрещивания с одним из родительских видов. Тетраплоидные особи возникают каждый раз de novo в результате скрещивания триплоидов с одним из родительских видов. Из этой гипотезы следует, что нет ограничений на образование двух триплоидных видов от возвратного скрещивания с каждым из родительских видов.

Обсуждение полиплоидии у бенедиктиид приведено здесь, чтобы показать, что в числе процессов видообразования в Байкале возможно и гибридогенное (Старобогатов, 1985). В целом же, обсуждая бенедиктиид, можно предполагать, что вид, выживший в озере с неогена, близкий к Kobeltocochlea michnoi дал в результате внутрибайкальской эволюции два рода, каждый из которых разделяется на два подрода.

Теперь, несколько нарушая систематическую последовательность, перейдем к легочным моллюскам рода Choanomphalus (сем. Planorbidae) (рис.4). Он обычно считается эндемичным для Байкала, однако, имеются два четко обособленных подрода Lamorbis, Vitreoplanorbis, обитающие: первый - в Европе, а второй - в Приморье и Приамурье. Кроме того, один представитель уже вполне байкальского подрода Achoanomphalus - Ch.(A) mongolicus Kozh.- обитает в озере Хубсугул в Монголии. Важно подчеркнуть, что байкальские представители рода Choanomphalus изучены недостаточно и требуется еще их детальная ревизия, однако тех фактов, что известны, вполне достаточно для нашего обсуждения.

Во-первых, еще на начальных этапах эволюции этого рода в Байкале произошло разделение на две ветви: "крупных" (порядка 7 мм в диаметре) и "мелких" (до 3 мм в диаметре) моллюсков. Это разделение функционально легко объясняется приспособлением к жизни на камнях: крупные ползают по всей поверхности камня, мелкие легко вписываются в его неровности. Жизнь на камнях изменила и радулу: режущие отгибы зубов стали крупными (чтобы компенсировать истирание) и лишенными обычных для планорбид трех зубчиков. Это доказывается наличием весьма похожей радулы у живущих в аналогичных условиях охридских видов Anisus (Carynogyraulus).

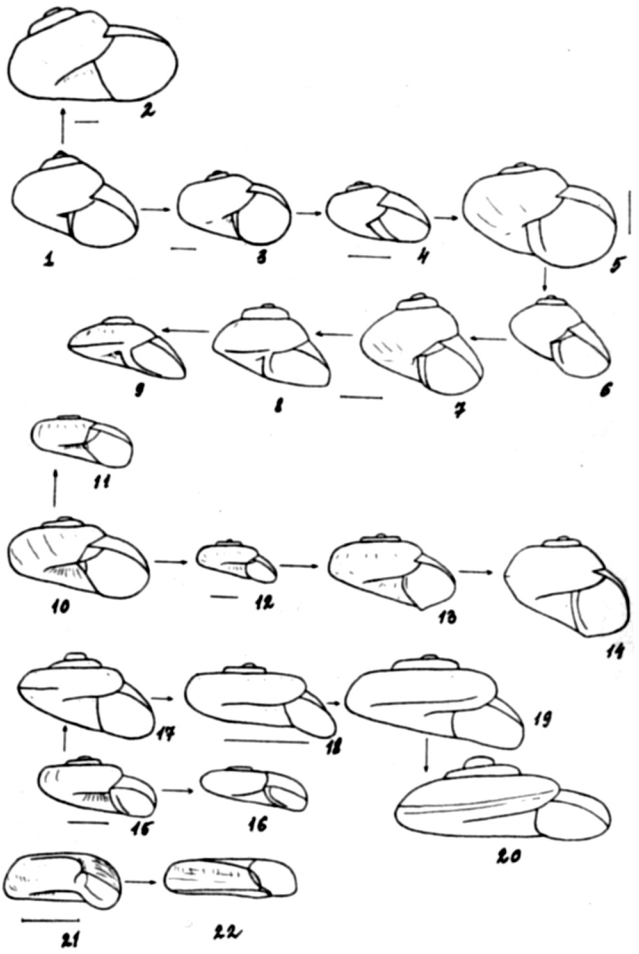


Рис.4. Морфологические ряды моллюсков рода Choanomphalus:
1 - Ch. amauronius; 2 - Ch.eurystomus; 3 - Ch.aorus; 4- Ch. cryptomphalus; 5 - Ch.anomphalus; 6 - Ch. microtrochus; 7 - Ch.parvus; 8 - Ch.pygmeus; 9 - Ch.schrencki; 10 - Ch. angulatus; 11 - Ch.valvatoides; 12 - Ch.patulaeformis; 13 - Ch.incertus; 14 - Ch.maaki; 15 - Ch.gerstfeldtianus; 16 - Ch.baicalensis; 17 - Ch.bathybius; 18 - Ch.huzhurensis; 19 - Ch.lindholmi; 21 - Ch.kozhovi; 22 - Ch.planorbiformis (масштабная линейка соответствует I мм)

"Крупные" формы Choanomphalus образуют несколько эволюционных рядов, связанных в значительной мере с переходом от жизни на камнях к жизни на более мягких грунтах. Один такой ряд Ch.(Achoanomphalus) amauronius Bgt. - Ch.(A) eurystomus Ldh., другой Ch.(Achoanomphalus) angulatus Dyb. et Groch. - Ch.(A) valvatoides W.Dyb. (см.рис.4). В обоих случаях вторые члены ряда обладают низким или даже вовсе не возвышающимся завитком и живут на песке. С Ch.amauronius связан Ch.aorus, последний селится главным образом у основания камней. Ch.aorus начинает еще один ряд, опять же связанный с переходом на песчаные грунты: Ch.(Achoanomphalus) aorus - Ch.(Omphalocrypta) cryptomphalus W.Dyb. (гравий, крупный песок) - Ch.(O)anomphalus W.Dyb.(песок) - Ch.(O)microtrochus Ldh.- Ch.(O) parvus Kozh.- Ch.(Sulcifer) pygmaeus Ldh.- Ch.(S) schencki W.Dyb. Переход этой группы видов на пески ведет к уменьшению размеров, что особенно выражено при рассмотрении первых 4 членов ряда, усилению периферического киля и полному закрытию пупка. Другая ветвь "крупных" Choanomphalus приспособилась к жизни на камнях: Ch.(Achoanomphalus)angulatus -Ch.(Choanomphalus)patulaeformis Ldh.- Ch.(Ch) incertus Ldh.-Ch.(Ch.)maaki Gerstf(=Ch.bicarinatus W.Dyb.).

Здесь возвышается завиток и усиливаются кили - сначала периферический, затем - базальный.

Ветвь "мелких" Choanomphalus эволюционировала несколько иначе. За формы, близкие к исходным, можно принять обитателей камней Ch.(Baicalarmiger) gerstfeldtianus Ldh. и Ch.(B)baicalensis (West),отличающиеся друг от друга лишь скоростью нарастания оборотов. Переход на пески и далее на алевриты глубоководных участков связан с почти такими же изменениями раковины, какие описаны выше: в одну сторону - некоторое сужение (а дальше расширение) пупка, уплощение базальной поверхности с усилением периферического киля, что приводит к образованию линзовидной раковины; в другую - развертывание пупка и возврат к плоскоспиральной раковине. Итак, I -Ch.(Baicalarmiger)gerstfeldtianus - Ch(Kozhovisulcifer) bathybius Beck. et Star.- Ch.(K) huzhirensis Beck.et Star. - Ch.(K)lindholmi Beck.et Star.-(Ch.(K)annuliformis Kozh. и 2 - Ch.(B) baicalensis -Ch.(Baicaloplanorbis) kozhovi Beck.et Star.- Ch.(Antichoanomphalus) planorbiformis Beck.et Star. (см.рис.4) Ко всему сказанному о роде Choanomphalus следует добавить, что ряд видов образуют четко различающиеся северный и южный подвиды. Таким образом, общая картина, несмотря на большую сложность, соответст-

вует тому, что мы наблюдали на примере семейства Benedictiidae.

Из остальных эндемичных для Байкала групп моллюсков мы не будем касаться семейства Acroloxidae, включающего 3 рода с 24 видами, поскольку материал для обсуждения пока недостаточен и большинство видов семейства известно лишь из немногих мест обитания. И очень кратко остановимся на самом богатом видами семействе байкальских эндемиков - Baicaliidae. Байкалииды еще в большей степени, чем Choanomphalus, нуждаются в ревизии. В настоящее время их насчитывают 37 видов, однако, в действительности, гораздо больше. Для доказательства этого приведем тот факт, что в достаточно крупных пробах из южного Байкала встречаются совместно без переходов 4 формы, которые несомненно, следует рассматривать как самостоятельные виды: Maakia (Eubaicalia) angarensis (Gerstf.), M(E)raphidia (Bgt.), M(E)herderiana (Ldh.), M(E)ventrosula (Ldh.). Примерно ту же картину можно наблюдать, изучая большие серии Baicalia carinata (W.Dyb.).

Сейчас трудно сказать, к каким из современных байкальских форм были ближе первые появившиеся в озере представители семейства, хотя и имеются палеонтологические находки байкалиид, датированные миоценом (Мартинсон и др., 1951). Однако можно выделить род Pseudobaikalia, который по конхологическим и анатомическим признакам проявляет явные связи с представителями других родов. В эволюции байкалиид имели место сходные процессы, что и в эволюции Choanomphalus, но зашли они гораздо дальше, так что тут вполне правомерно говорить об обособленных родах.

Теперь важно выяснить, являются ли описанные картины специфичными для Байкала или они в той или иной степени общие для всех гигантских озер с эндемичной фауной. Разумеется, все эти озера рассматривать не будем, тем более, что они кратко обсуждаются в монографии Я.И.Старобогатова (1970) и остановимся лишь на Каспии, Охриде и Танганьике. Каспий и Охрид по морфометрии весьма непохожи на Байкал, а Танганьика сходна с ним.

Начнем с Каспия (одному из авторов довелось детально изучать его малакофауну). Каспий - это остаток океанской котловины Тетиса, отделенный от Мирового океана континентальными плитами (прежде всего Иранской). Важной его особенностью является солоноватая вода (12-13‰), причем соленость поддерживается балансом притока воды и солей, испарения и выноса солей в прибрежные испарители

(Мертвый Култук и др., а до постройки дамбы - еще и Кара-Богаз-гол). Вторая особенность - однородность грунтов, что приводит к значительной однородности биотопов. Конечно, на участках, где к берегу подходят горные системы, есть и каменистые грунты, а у туркменского берега (пустыни Кара-Кум) - известковые пески, образовавшиеся на каспийском мелководье, но основной грунт всего озера - сочетание ракуши с илом, причем с глубиной ила становится больше, а доля ракуши меньше, и происходит эта смена очень плавно. Морфометрически Каспий разделяется на 3 участка - южный, средний и северный. Между первыми двумя граница четкая: Киллзи (севернее Баку) - мыс Куули (на туркменском берегу), третий представляет собой как бы опресненное мелководье среднекаспийского участка, и граница между ними проходит примерно по изобате 5-6 м (севернее уже начинает сказываться опреснение). Кроме этого, восточный берег среднего и южного Каспия, где происходит подъем холодных глубинных вод, отличается от западного температурным режимом.

Солоноватый характер Каспийских вод отчетливо сказывается на наборе групп моллюсков: в отличие от Байкала в Каспии нет палеолимнических групп (таких, как Valvatidae или Pisidiodea), но зато есть неолимнические (Limnocardiidae). Мезолимнические однако представлены не менее богато, чем в Байкале. Так, семейство Pyrgulilidae, во многом аналогичное Baicaliidae, представлено 88 видами, а семейство Horatiidae (=Orientalinidae), которое можно аналогизировать с байкальскими Benedictiidae, насчитывает по меньшей мере 6 видов. Вторичноводные Planorbidae в Каспии представлены небогато - всего 4 видами, очень похожими по раковине на Choanomphalus, но принадлежащими к другому роду - Anisus. Подчеркнем, что эти цифры несколько выше, чем в самых последних сводках (Логвиненко, Старобогатов, 1969; Tadjalli-Pour, 1977, 1980), поскольку в общий подсчет включены и более поздние, неопубликованные данные. Как видно, в Каспии во многом (кроме планорбид) ситуация аналогична байкальской. Аналогия усугубляется еще и конвергентным сходством раковин каспийских пиргулиид и байкальских байкалиид, о чем давно писали Б.Дыбовский и Я.Грохмалицкий (например, B.Dybowskii et J.Grochmalicki, 1917).

Небольшое разнообразие биотопов, плавность перехода между ними и сопряженность биотопов с глубиной на первый план выдвинули в Каспии дивергенцию по частям озера и дивергенцию по вертикальным зонам.

В качестве примера дивергенции по частям озера можно привести Turricaspia (Oxypyrgula) vinogradovi (Logv.et Star.)(северный Каспий) - T(O) columna (Logv.et Star.) (запад южного Каспия) - T(O) ebersini (Logv. et Star.) (запад среднего Каспия), а также T(Caspiella) conus (Eichew) (южный и средний Каспий) - T(C) azovica (Gol.et Star.) (северный Каспий) (рис.5). Такую же географическую пару, но с разрывом в среднем Каспии образуют Abeskunus exiguus (Erichew) (север) и A.sphaerion (Mouss) (юг) (см.рис.5). В ряде случаев в среднем и южном Каспии один и тот же вид, например, Caspia (Clathrocaspia) pallasii (Cl.et Dyb.) представлены заметно различающимися формами, которые можно трактовать как подвиды.

Больше примеров дивергенции по вертикальным зонам. Разумеется, при этом глубины заселялись из более мелководных участков. В этом отношении показательны ряды: Turricaspia (Turricaspia) spica (Eichew) (0-30 м) - T(T)spasskii (Logv. et Star.) (30-70 м) - T(T) turricula (Cl. et Dyb.) (50-100 м), или T(T) lirata (Dyb. et Groch.) (25-50 м) - T(T) andrusovi (Dyb. et Groch.)(25-80 м)- T(T) eulim ellula (Dyb. et Groch.)(средний Каспий) и T(T) grimmi (Cl.et Dyb.)(южный Каспий - оба глубже 70-80 м)(рис.6). Есть и подвиды, сменяющие друг друга по вертикали: T(Caspiella) trivialis similis (Logv. et Star.) - (20-50 м) и T(C) trivialis trivialis (Logv. et Star.) - (50-150 м) (см.рис.5); или же, наконец, сменяющие друг друга по вертикали виды подрода Trochycaspia.

Отметим, что более примитивными видами пиргулиид мы считаем тех, кто обладают короткой башневидной раковиной и более выпуклыми оборотами. Специализация идет по пути удлинения раковины, уплощения оборотов и формирования скульптуры.

О дивергенции по локальным участкам, а следовательно, по местным особенностям биотопов говорить применительно к каспийским моллюскам много труднее. Пожалуй, наиболее характерен пример Turricaspia (Trachycaspia)laticarinata (Logv. et Star.), в разное время то рассматриваемая как отдельный вид, то как подвид T.basalis (Dyb. et Groch), от которого отличается менее стройной раковиной (рис.7) T(Trach) laticarinata обнаружена только в районе Куринского Камня на глубинах 80-120 м. Вместе с ней встречаются весьма своеобразные особи планорбид Anisus (Andrusovia) eichwaldi infundibularis Logv.et St., не отмеченные за пределами этого района. Достаточно много видов проявляют исключитель-

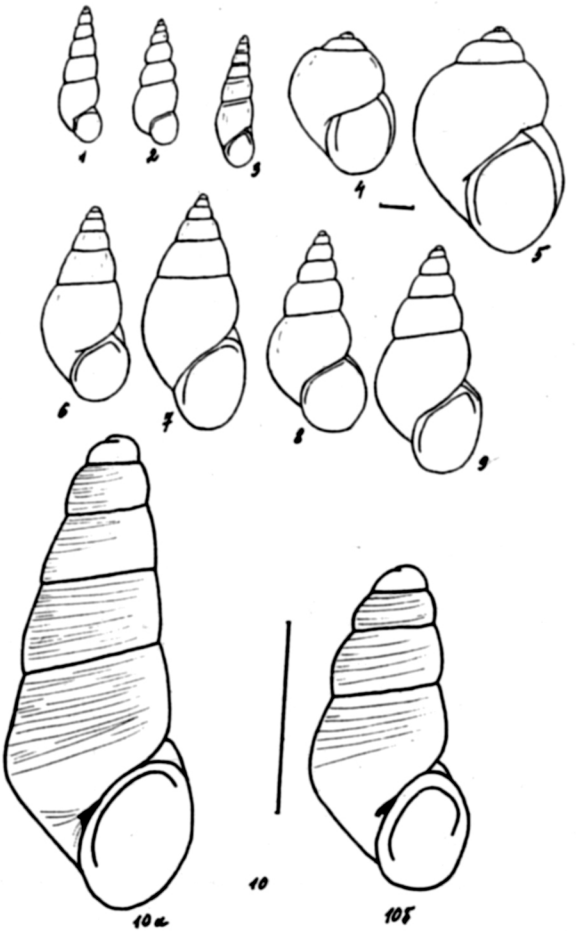


Рис.5. Моллюски Каспия: 1 - Turricaspia (Oxyurgula columna); 2 - T(O) vinagradovi; 3 - T(O)ebersini; 4 - T(Caspiella)azovica; 5 - T(C)conus; 6 -Abesmunus sphaerion; 7 - A.exiguus; 8 - Turricaspia (Caspiella) trivialis similis; 9 - T(C) t.trivialis; 10 - Caspia (Clathrocaspia) pallasii (а) Южный Каспий, б) средний Каспий) (По Логвиненко Б.М. и Старобогатову В.Я., 1968); (масштабная линейка: 1 мм)

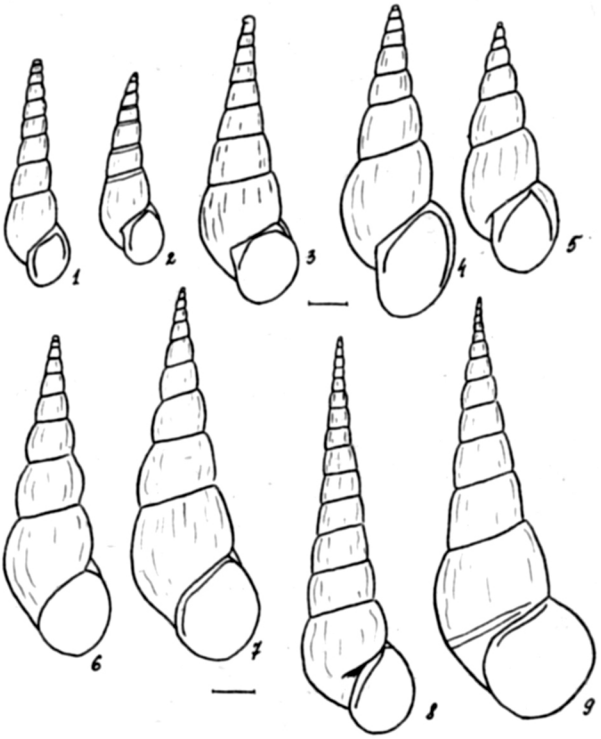


Рис.6. Моллюски рода Turricaspia: 1 - T.fedorovi; 2 - T.dagestanica; 3 - T.turricula; 4 - T.spasskii; 5 - T.spica; 6 - T.lirata; 7 - T.andrusovi; 8 - T.eulimellula; 9 - T.grimmi; (По Логвиненко Б.М. и Старобогатову Я.И., 1968) (масштабная линейка: 1 мм)

ную приуроченность к дагестанскому (или к дагестанскому и азербайджанскому) берегу, характеризующемуся в связи с близостью горной системы Большого Кавказа достаточно своеобразными условиями: Turricaspia (Turricaspia) dagestanica (Logv. et Star.), T(T) spasskii (Logv. et Star.), T(T) fedorovi (Logv. et Star.), T(Oxyurgula) bogatscheviana (Logv. et Star.), T(O) dubia (Logv. et Star.

Стоит обратить внимание на то, что локальные эндемики обитают в основном глубже 25-30 м. Это объясняется тем, что фауна самой верхней зоны Каспия (0-30 м) неоднократно подвергалась опустошению в результате регрессий озера и при восстановлении

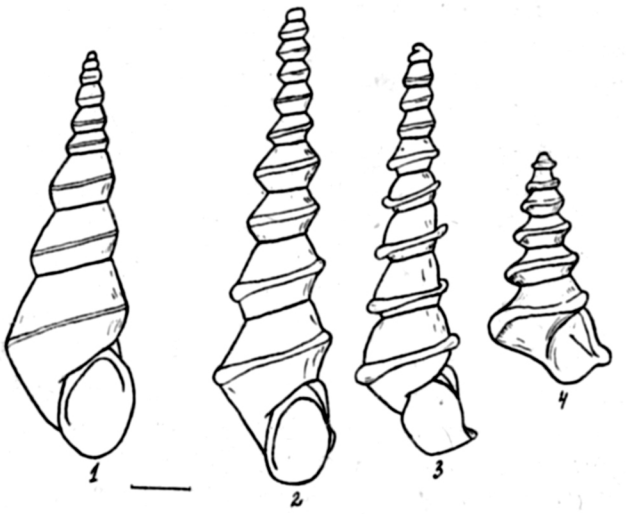


Рис.7. Моллюски рода Turricaspia подрода Trachycaspia:
1 - T(T)dimidiata; 2 - T(T)eucalia; 3 - T(T)basalis;
4 - T(T)laticarinata (масштабная линейка: I мм)

условий заселялась вновь (Логвиненко, Старобогатов, 1962; Старобогатов, 1970).

Наконец, применительно уже не к Каспию в его современном виде, а к бассейну, именуемому по традиции "Паратетисом", включавшем в позднем миоцене и плиоцене Каспийскую, Эвисинскую (т.е. Черноморскую) и Паннонскую (среднее течение Дуная) котловины, а в плейстоцене - только первые две из них, можно говорить и о видообразовании путем многократных вселений. Жившая по речным бассейнам, сбрасывавшим воду в Паратетис, Dreissena (Dreissena) polymorpha (Pall.), по нашему мнению, неоднократно вселялась в Паратетис, образуя здесь особые подвиды и далее виды. Какой-то из позднеплиоценовых подвидов, продолжая развиваться в Паратетисе (сначала в Эвисинской, а с анчагыльского времени и в Каспийской котловине) дал современный вид, вымерший в Каспии только в 40-х годах нашего века - D(D) caspia Pall. В то же время вселение D(D) polymorpha в четвертичный Каспий привело к образованию солоноватоводного подвида D(D) p.andrusovi(Andr.),который морфологически является как бы промежуточным между двумя наз-

ванными видами, отличающимися достаточно четко. Этот подвид вымер лишь частично, сохранившись в северном Каспии при соленостях, не позволяющих существовать его конкурентам.

Таким образом, в Каспии идут те же процессы, что и в Байкале, с той лишь разницей, что менее разнообразные биотопы в Каспии дают возможность широкого расселения видов, и история каспийских эндемичных моллюсков протяженнее (около 2,5 млн лет), поскольку Каспий не подвергался катастрофическим воздействиям плейстоценовых холодных эпох.

Об эндемичной фауне Охрида (или Охридского озера) писалось много. Однако более подробно обсуждалось происхождение составляющих ее родов моллюсков. Не вдаваясь в дискуссию по этому вопросу, который к нашей статье не имеет прямого отношения, отметим, что путь формирования исходных элементов охридской фауны, по нашему мнению, следующий: фауна плиоценового Паннонского пресноводного озера - фауна ручьев, родников и подземных вод динарского региона (в подземных водах сохранился Congeria (Euocephalus) kusceri Boll. и наконец, виды - родоначальники охридской эндемичной фауны. Это заставляет предполагать, что у охридской эндемичной фауны было большее число видов - родоначальников, чем, например, у каспийской. В то же время поражает сходство семейственного состава с каспийской фауной, хотя число видов разных семейств и иное: из 57 видов гастропод, отмеченных в Охриде, 13 принадлежит к Pyrgulidae, 22 - к Horatiidae и 10 - к Planorbidae (из них 5 к роду Anisus); итого 45 видов. В отличие от Каспия среди охридских моллюсков нет представителей неолимнической группы, но зато есть палеолимнические - 5 видов семейства Valvatidae, вторичноводные - 4 вида Acroloxidae, 1 вид Lymnaedae и 10 видов Planorbidae. При этом, если говорить об эндемиках, то из 57 видов гастропод всего 4 не эндемичны.

Склоны Охридской котловины пологи, озеро слабо вытянуто, что в значительной мере мешает дивергенции по частям озера, но способствует дивергенции по вертикальным зонам. Обсуждение дивергенции по вертикальным зонам можно найти во многих работах: Stankovic, 1955; Станковик, 1959; Hadžišče, 1959; Radoman, 1963, 1985. Примеров также вполне достаточно. Так, Chilopyrgula (Macedopyrgula) pavlovici (Pol.) живет в лиральной (не путать с морской литоралью, т.е. приливно-отливной зоной) и верхней части сублиторальной зоны, а Ch(M) wagneri (Pol.)- в нижней части сублиторальной и в профундальной зонах. Ohridohauffenia (Ohridohauffe-

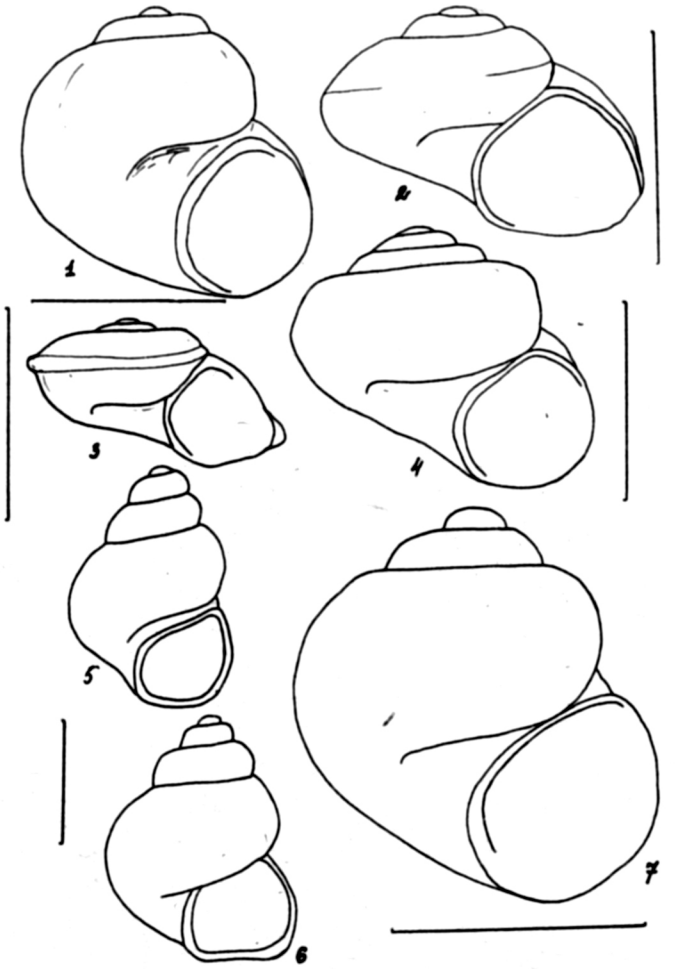


Рис.8. Моллюски рода Ohridohaffenia : 1 - O.rotonda; 2 - O.sublitoralis; 3 - O.minuta; 4 - O.depressa; 5 - O.polinskii; 6 - O.sturanji; 7- O.sanctinaumi; (по Radoman, 1963,1983)(масштабная линейка: I мм)

nia)depressa (Rad.) и O(O)rotonda Rad. живут в верхней части литоральной зоны, тогда как O(O)sublitoralis Rad. (рис.8) - в сублиторальной зоне. Такую же картину дает пара Lyhnidia (Lyhnidia) stancovici Hadž и L(L) sublitoralis Rad.,(рис.9) и сходную

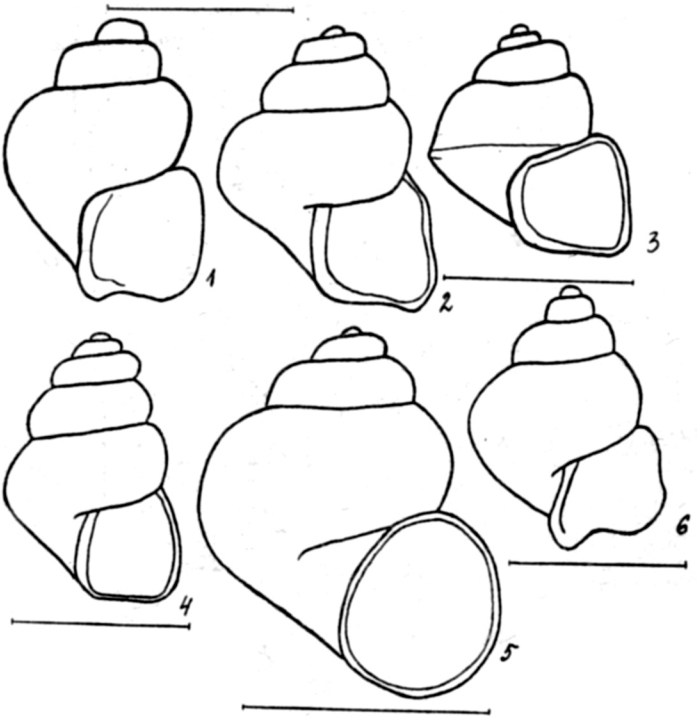


Рис.9. Моллюски рода Lyhnidia (по Radoman, 1963) : 1 - L.hadžii; 2 - L.giorgievici; 3 - L.stankovici; 4 - L.karamani; 5 - L.husćeri; 6 -L.sublitoralis (масштабная линейка: I мм)

Ginaia munda и G.sublitoralis (рис.I0). Xestopyrgula (Ochridopyrgula) macedonica (Pol.) живет в верхней части литоральной зоны и в родниках побережья, тогда как X(O) charensis (Rad.) в нижней части литоральной зоны - в зарослях харовых водорослей (см. рис.I0) То же самое справедливо и для пары видов: Ohridohauffenia (Polinskiola) polinskii (Rad.) - O(P) sturanyi (West.)(рис.8).

Менее четки данные для районов озерного прибрежья. Так, С.Хаджишче (Hadžišče, I959) подчеркивает, что на участке восточного берега от Плештани до города Охрид встречаются только Ohridotropidina tetracarinata (Hadž), Ohridohauffenia (Ohridoharatia) pygmaea (West.), O.(Ohrigocea) samuili (Hadž), O(O) miladinovarum (Hadž.), O(Karevia) ornata (Rad.),тогда как остальные I9 обнаруженных форм здесь не найдены и ограничены только участком от

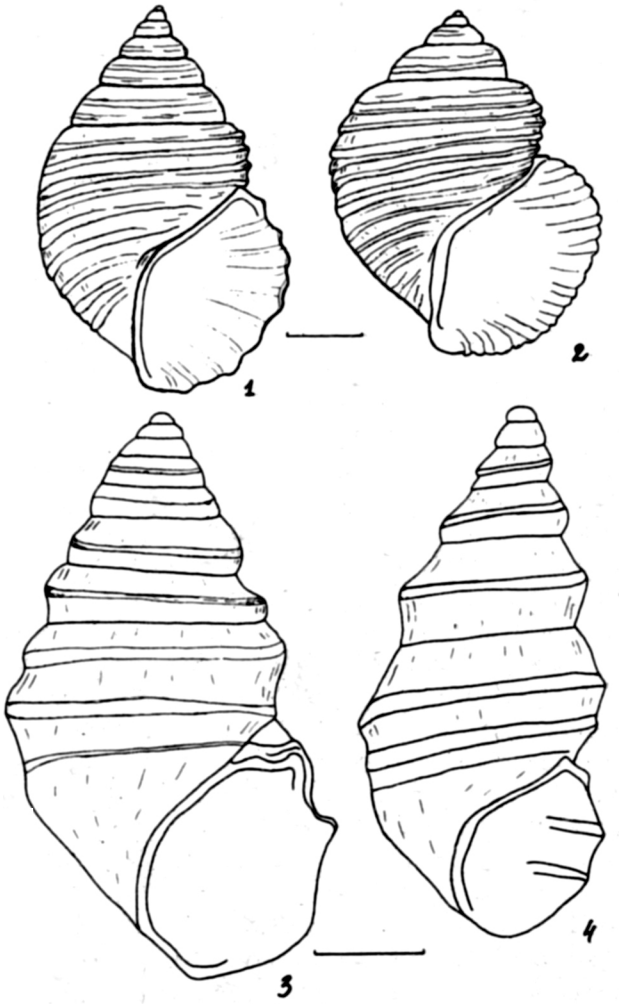


Рис.IO. Моллюски родов Ginaia и Xestopyrgula (по Radoman , 1983): 1 - Ginaia munda; 2 - G.sublitoralis; 3 - Xestopyrgula macedonica; 4 - X.charensis (масштабная линейка: 1 мм)

устья Черава до Плештани. Надо подчеркнуть, что если ряд видов можно считать эндемичными для юго-восточного прибрежья озера, то эндемиков восточного участка устье Черавы - Плештане пока неизвестно.

О дивергенции охридских моллюсков по биотопам писал, пожалуй, только С.Хаджишче (Hadžišče,1956; 1959). Он обнаружил в Охриде особый биотоп - систему щелей между элементами каменистого рунта верхней части литоральной зоны " sublacustrisches Interlithon", заселенный мелкими гастроподами, принадлежащих, по нашему мнению, семейству Horatiidae . Там же обитают и представители вальватид - hridotropidina interlithonis (Hadž.), планорбид - Anisus (Cariogyraulus) robustonudus (Hadž.), акролоксид - Costovelletia macedonica (Hadz.). Вселение в этот биотоп неизбежно должно вести к дивергенции. Сравним, например, Lyhnidia (Lyhnidia) hadzii (Hadž.) с L(L) karamani Hadž.и L(L) stankovici Hadž. (см. рис.9). Первый, в отличие от двух последних, не является обитателем обсуждаемого биотопа. При переходе к жизни в систему щелей между камнями у моллюсков уменьшаются размеры раковины, шов становится менее глубоким, завиток относительно выше, базальная поверхность уплощается вплоть до появления суббазального киля.

В формировании эндемичных охридских видов, вероятно, большое значение имели многократные вселения. По берегам озера имеется ряд родниковых систем, населенных частично теми же видами, что и в озере, а частично близкими к ним. Среди видов, общих для озера и родников можно назвать Xestopyrgula (Ohridopyrgula) macedonica (Pol.), Ohridohauffenia (Ohridihoratia) pygmaea (West.), O(Polinskiola) polinskii (Rad.), O(Ohrigocea) stankovici (Rad.). Есть и виды, живущие только в родниках, но достаточно близкие к эндемикам озера: Ohridohauffenia (Ohridohauffenia) minuta Rad. (рис.8.3), O(O)sanctinaumi Rad. (рис.8.7), Lyhnidia (Lyhnidia) giorgievici Hadž. (рис.9.2), L.(Zaumia) huscěri (Hadž.) (рис.9.5), Pyrgohydrobia sauctinaumi Rad. (рис.II.I), P.jablanicensis Rad.(рис.II). Anisus (Carinogyraulus) crenophilus (Rad.), A(c) fontinalis (Rad.). Совершенно очевидно, что в данном случае прослеживаются два этапа: I) поселение родникового вида в озере и 2) обособление его озерных популяций в самостоятельный вид. Этот процесс, по нашему мнению, может повторяться многократно.

Таким образом, в Охриде, как и в Каспии, можно отметить те же процессы дивергенции, что и в Байкале, но с поправкой на особенности морфометрии, гидрологии озера и его водосборного бассейна.

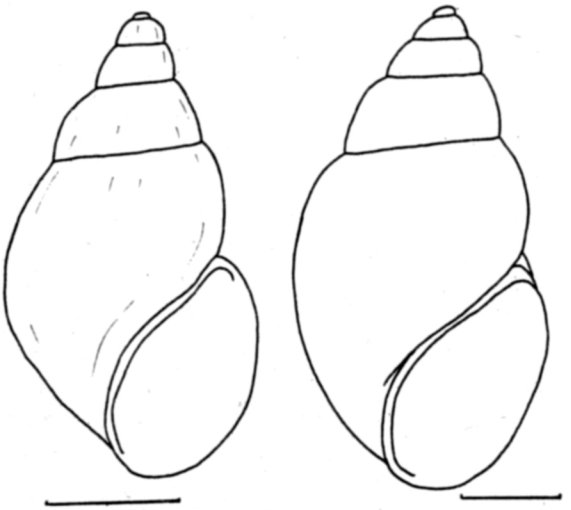
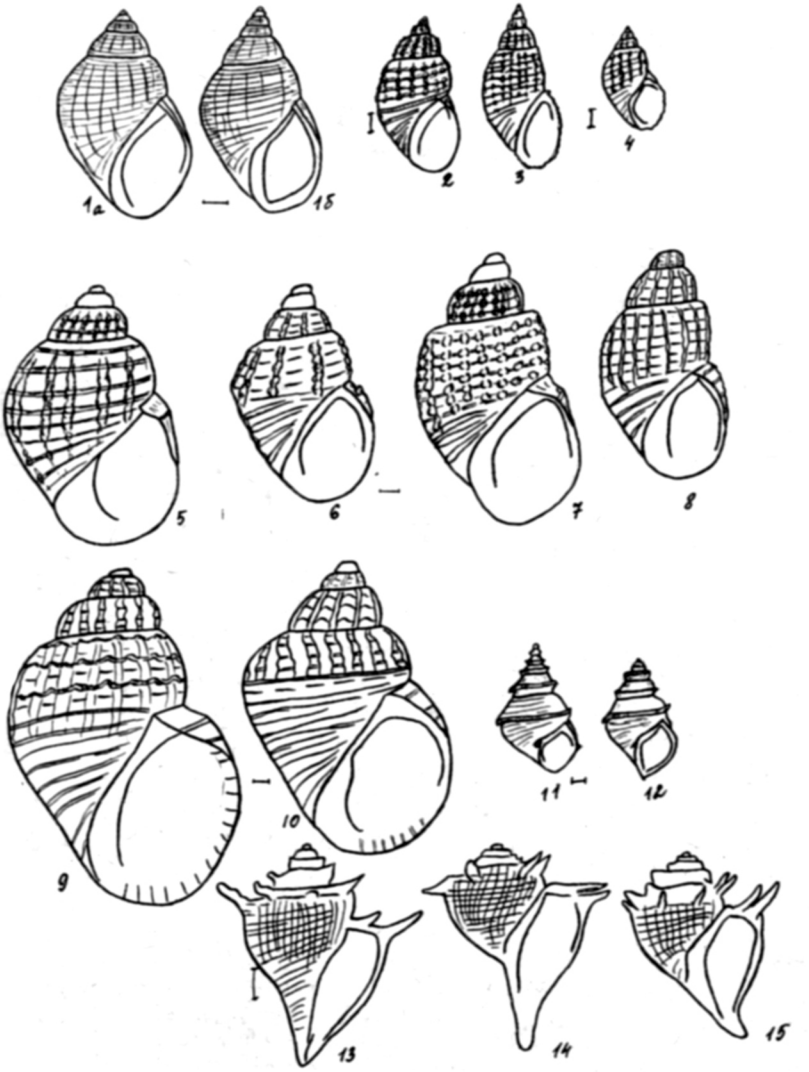


Рис.II. Моллюски рода Pyrgohydrobia (по Radoman, 1983): 1 - P.sanctinaumi; 2 - P.jablanensis (масштабная линейка: I мм)

Озеро Танганьика по морфометрии во многих отношениях подобно Байкалу. Это тоже глубокая рифтовая долина с крутыми склонами, вытянутая (как Байкал) примерно на 650 км. Однако в силу расположения озера в тропическом поясе, гидрологические условия в нем принципиально иные. Из-за постоянной стратификации (верхний слой прогрет, а глубины холодные) в глубинные воды не поступает кислород - озеро относится к категории амиктических, т.е. практически с постоянно разделенными и не перемешивающимися глубинной и поверхностной водными массами. Некоторое проникновение кислорода в глубину связано с ветровым перемешиванием при сильных продольных ветрах. Тем не менее, на глубинах свыше I00 м организмов, неспособных к анаэробизу, нет. Это обстоятельство сильно ограничивает вертикальный диапазон распространения эндемичных видов. С другой стороны, Танганьика, в еще большей мере, чем Каспий и Охрид, была защищена (в силу своего положения немного юж-

нее экватора) от любых неблагоприятных воздействий холодных эпох плейстоцена (которые могли влиять только на колебания уровня озера).

Главную трудность при анализе эволюции моллюсков в озере представляет состояние их систематики. Старые авторы (более подробный обзор см. Bourguignat, 1890) насчитывали, включая описанных позже Г.Пилсбри и Ж.Бекертом (Pilsbry, Bequaert, 1927-1939), 131 эндемичный вид из отряда Cerithiiformes, который объединяет подавляющее большинство гастропод, эндемичных для озера. Кроме этого отряда моллюски Танганьики представлены 2 родами Bivalvia, 1 родом семейства Bellamyidae и 1-2 видами брюхоногих легочных моллюсков. Далее, Г.Пилсбри и Ж.Бекерт (G.Pisbry, Bequaert, 1927) насчитывали только 61 вид, относящийся к 21 роду (род Mysorelloides мы также включаем в отряд Cerithiiformes в семейство Paludomidae, руководствуясь строением крышечки и отсутствием копулятивного аппарата). Затем объединительная тенденция отряда Cerithiiformes дошла до своего предела (Leloup, 1950, 1953) и в фауне озера стали числиться только монотипические роды и подроды, а число эндемичных видов этого отряда дошло до 27. Самая последняя ревизия (Brown, Mandahl-Borth, 1987) мало исправила дело. Эндемиков из этого отряда стало 31. В такой ситуации становится ясно, что требуется тщательная ревизия видового состава отряда Cerithiiformes. Уже из иллюстраций к сводке Лелу следует, что в один вид им объединены формы, резко различающиеся по рауповским "параметрам" (Raup, 1966) и встреченные подчас в одной пробе. Например, на рис.55 (Leloup, 1953, p.111) под одним видовым названием изображены по меньшей мере 6 видов, различающихся по рауповским "параметрам" (прежде всего по скорости нарастания образующей кривой), из которых 3 собраны на одной станции и еще 2 на трех станциях; также отличаются и моллюски родов Bathanalia, Syrnolopsis, Anceya и Tiphobia (рис.12, 13). Просмотр немногочисленных серий танганьиканских гастропод из коллекции ЗИН АН показал, что Thanganyicia rufotilosa (Sm) представлена 3 формами = видами, Spekia zonata (Woodw) - 2, Reymondia minor - 2, Stonleya neritinoides - 3, Lavigeria grandis - 2 и Lechaptoisia ponsonbyi - 2 (см.рис.12). При этом в большинстве случаев (кроме Reymondia minor и Lechaptosia ponsonbyi) обнаруженные виды легко удается идентифицировать по сводке Ж.Бургинья (Bourguignat, 1890).



I2. Эндемичные моллюски Танганьики

(3-4 Bourguignat, 1890; 11-15 по LeLoup, 1953); 1- Lechaptoisia ponsonbyi (а,б - две формы из одной пробы); 2 - Edgaria livigstoniana, 3- E.crasslabis; 4 - E.arenarum; 5 - E.nassa; 6 - E.panciostata; 7 - E.locardiana; 8 - E.giraudi; 9 - Lavigeria callista; 10 - L.grandis; 11 - Bathanalia howesi; 12 - B.straeleni; 13 - Tiphobia douberti; 14 - T.bourguignati; 15 - T.horei

(масштабная линейка соответствует I мм)

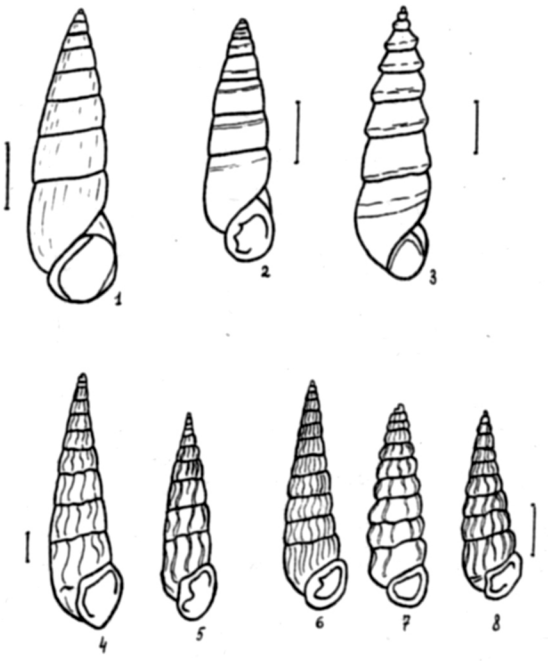


Рис.13. Эндемичные моллюски из семейства Syrnolopsidae (I, 6-8 по Leloup, 1953, 2-5 по Pilsbry and Bequaert, 1927)
1 - Syrnolopsis lacustris; 2 - S.minuta; 3 - S.gracilis; 4 - Anceya bella; 5 - A.admirabilis; 6-8 - A."giraudi" (6- A.bella, 7 - A.giraudi, 8 - A.rufocincta)

Ситуация с эндемичным родом Neothauma (сем. Bellamyidae) также не проста. Г.Пилсбри и Ж.Бекерт (Pilsbry , Bequaert , 1927) и все последующие авторы принимают только один вид с внутривидовыми формами. Но как можно объединять какие-то различающиеся по раковине формы в один вид, не разобравшись в причинах этих различий? Для подавляющего большинства белламиид характерно наличие полового диморфизма в раковине - для Neothauma его никто не констатировал. Если исходить из наличия полового диморфизма, то 8 изображенных Бургинья видов, объединяются не в один, а в 3 вида (разумеется, если полового диморфизма нет, их будет 6). При этом районы озера указываются, а глубины - далеко не всегда. Пожалуй, наиболее информативная работа, хотя и несовершенная в отношении систематики, - это сводка Д.Дартевелле и Ж.Швеца (Dartevelle , Schwetz, 1948), которую мы в значительной степени и будем использовать. В отношении родовой систематики мы (в отличие от работы: Старобогатов, 1970) предпочитаем следовать за Г.Пилсбри и Ж.Бекертом (Pilsbry, Bequaert , 1927) и распределяем моллюсков по семействам отряда Cerithiiformes следующим образом: Pachychieidae-Laviger a, Edgaria, Joubertia, Randabelia, Hirthia; Melanoididae-Thanganyicia, Stanleya; Paludomidae-Baizea, Lechaptoisia, Reymandia, Bridouxia, Spekia, Limnotrochus, Paramelania, Mysarelloides, Tiphobia, Bathanalia, Chytra; Syrnolopsidae- Syrnolopsis, Anceya, Martelia.

Анализ распределения близких видов даже при несовершенной систематике позволяет говорить о дифференциации видов по частям озера (северной и южной). Так, Syronolopsis lacustris Sm. и S.minuta Sm. свойственны южной половине озера, а C.gracilis Pils. et Beq. - преимущественно северной (см.рис.I3, I,2). Есть виды, свойственные только южной котловине: Lavigeria grandis (Bgt)(см. рис.I2,I0), Edgaria crassilabris (Bgt)(см.рис.I2,3), E.livingstoniana (Bgt)(см.рис.I2,2),Hirthia globosa (Anc.).В северной части эндемиков меньше, возможно, из-за более слабой изученности (например, Paramelania crassiangulata Sm.) Немногочисленные примеры позволяют говорить и о дивергенции по вертикальным зонам. Так, Anceya bella Pils. et Beq. и A. rufocincta Sm. обитают в зоне 0-75 м, а A.admirabilis Bgt. - глубже 75 м (рис.I3, 4-8). При наличии мелководных и эврибатных видов рода Edgaria только один E.arenarum (Bgt.)свойственен глубинам свыше 75 м (рис. I2, 4). Такая же приуроченность к глубинам свойственна Bathanalia

howesi Moore, тогда как близкий к нему B.straeleni Leloup обитает на небольших глубинах в южной котловине озера (см.рис.12).

Наличие дивергенции по биотопам при современном состоянии знаний можно только предполагать. Во всяком случае, это явно следует из двух групп фактов: 1) наличие близких видов, в современной литературе объединяемых в один; 2) явная биотопическая приспособленность раковин, например, раковины Spekia, к прибойной зоне, а Tiphobia - к мягким грунтам.

Наконец, в Танганьике имеет место и макромутационное видообразование, прежде всего потому, что все представители семейства Melanoididae - партеногенетические формы.

Эволюция моллюсков в Танганьике не остановилась на развитии эндемичных видов, принадлежащих к старым эндемичным родам. Примером молодых эндемиков из широко распространенных родов может быть Ferrisia tanganyicensis (Sm.) - судя по изображениям в сводке Лелу (Leloup, 1953) - даже не один вид.

Таким образом, несмотря на неполноту информации, в Танганьике можно наблюдать те же процессы видообразования, что и в Байкале, но шли они большее время, за которое успели сформироваться четко обособленные роды, такие как Tiphobia, Limnotrochus, Spekia и др.

Попробуем теперь сформулировать ответы на пять главнейших вопросов, поставленных в самом начале статьи, уже применительно не только к Байкалу, но и ко всем другим гигантским озерам, различным по происхождению и географическому положению, и объединяемых только наличием эндемиков. Мы, как видно из статьи, оперируем только моллюсками, но специалисты по каждой из богато представленных в гигантских озерах групп животных могут найти немало аналогий на знакомом материале. Разумеется, с поправкой на вагильность (способность к расселению, отнесенная ко времени расселения), осморегуляторные способности, приуроченность к биотопам, богатый или бедный кислородный, а также температурный режимы.

В ходе заселения вновь возникшего водоема идет процесс формирования экосистем. Процесс этот довольно своеобразен, поскольку каждое усложнение системы создает новые свободные лицензии, подлежащие использованию (Левченко, Старобогатов, 1990). В этом отношении очень наглядна аналогия, приведенная Ю.Одумом и др.

(Odum et al., 1960). Свободные лицензии могут использоваться или новыми вселенцами, или, если вселение затруднено, - измененными потомками аборигенов. Отметим также, что процесс этот длителен и измеряется в геологических масштабах времени, так что ни одно гигантское озеро не достигло предела совершенства своих экосистем (оговоримся, это неясно в отношении Танганьики). В ходе формирования эндемичной фауны гигантского озера, независимо от его происхождения, морфометрии и даже солености, можно выделить несколько этапов. Первый - вселение видов из соседних водоемов. В Байкале оно иллюстрируется Lacustrina dilatata, в Охриде - видами, общими с родниками. Второй - формирование эндемичных видов, парных к обитающим вне озера, что хорошо демонстрируется наличием в Байкале эндемичных видов семейств Sphaeridae и Pisidiidae, парных по отношению к внебайкальским родичам, равно как наличием пар близких родниковых и охридских видов. Третий этап - дивергенция видов внутри озера. В самом озере, в принципе, могут идти все 8 типов видообразования (Старобогатов, 1985). На деле, мы пока можем выделить классическое аллопатрическое видообразование, демонстрируемое обособлением вселенцев, дивергенцией по районам озера и его вертикальным зонам, аллотопное видообразование, хорошо прослеживающееся на байкальских моллюсках, макромутационное видообразование (достоверно недоказанное, но допустимое для семейства Melanoididae из Танганьики), гибридогенное (для некоторых форм семейства Benedictiidae из Байкала) и анагенетическое видообразование (допуская изменение вида во времени). Итого 5 из 8 типов. В этом нет ничего удивительного, поскольку, аллохронное видообразование на моллюсках пока вообще не прослежено, аллегонное видообразование также не установлено, хотя вполне возможно у гермафродитных легочных моллюсков, анолоциклическое видообразование возникает у групп со сложным жизненным циклом и у моллюсков отмечено лишь в одном (вероятно, уникальном) случае. Таким образом, при формировании фауны гигантского озера идут практически любые процессы и то, что мы не смогли привести примеры 3-4 из типов видообразования, связано, во-первых, с тем, что мы обсуждали всего два класса животных, а во-вторых, на сегодняшний день наши знания все-таки ограничены.

В конечном счете, процесс усложнения экосистемы создает все новые и новые лицензии. Эти лицензии постепенно (на это требуется время) используются, что означает формирование новых видов и

дальнейшее усложнение экосистемы. Подчеркнем, чтобы читатель не оставался в заблуждении - усложнение экосистемы определяется разнообразием вовсе не одной группой животных - с моллюсками, например, связаны моллюскоядные рыбы, в частности, в Байкале - бычки-подкаменщики, с трупами как рыб, так и моллюсков связаны трупоядные (возможно, даже всеядные) бокоплавы. И эволюция этих и других групп идет в той или иной степени сопряженно.

Два следующих вопроса: об отличии фаун гигантских озер и затрудненности вселения в них новых организмов - тесно связаны друг с другом. И ответ: изоляция озер - порождает новый вопрос: за счет чего происходит изоляция фауны гигантских водоемов от соседних, часто даже питающих их? Факторов существует много, но главные из них, бесспорно, различны для разных озер. В Байкале одним из главных изолирующих факторов является температурный режим. Это подтверждается наличием общесибирской фауны в байкальских сорах и подобных им водоемах (Кожов, 1962). По-видимому, то же самое справедливо и для Охрида. В Каспии, вероятно, главнейшую роль играют хорогалинная зона (Хлебович, 1974) и возникающая на ее основе, еще более труднопроходимая полипойкилогалинная зона (Логвиненко, 1968; Старобогатов, Хлебович, 1978). Интересно подчеркнуть, что некоторые каспийского происхождения моллюски обитают и до пресной части обеих зон, но представлены там особыми видами, например, Turricaspia (Oxyprgula) astrakhanica (Pir. et Star.). Похоже, что подобная ситуация объясняет и происхождение каспийских видов в совершенно пресных приустьевых участках рек северо-западной части Черного моря. В отношении Танганьики барьер назвать трудно. Но может быть, ныне барьером является достаточно сформировавшиеся мелководные экосистемы, препятствующие проникновению в них нововселенцев, хотя в плиоцене, возможно, действовал и температурный фактор. А раз есть изоляция и есть независимая эволюция, то неизбежно есть и коренные различия в фауне. Попутно следует обсудить и влияние климатических изменений. Сравнение фаун миоценового Байкала с современным (Мартинсон, 1960, 1967; Попова и др., 1989) показывает, что между ними мало общего. Вероятно, плейстоценовое похолодание (при котором даже на юге Байкала климат был весьма суров) истребило до-плейстоценовую байкальскую фауну почти полностью, и выжили лишь немногие единичные представители байкалиид, пожалуй, 1-2 представителя хоаномфалов и бенедикциид.

В Каспии ситуация иная. Фауна Бабаканского озера-моря конца миоцена (позднепонтийское время) вымерла полностью, и в Балахонском соленом озере (эпохи продуктивной толщи) обитали лишь виды, приспособленные к гипергалинным водоемам. С акуагыльского времени (I,8 миллионов лет назад) началось развитие современной каспийской фауны, которое осложняется не похолоданиями и потеплениями, а значительными колебаниями уровня озера (порядка I00 м по сравнению с современным Каспием - 30 - +70 м). Этот период был достаточен для развития экосистем среднесублиторальной зоны (25-30 м) (Старобогатов, I970), наиболее богатой в отношении видового состава фауны. Что касается верхней сублиторальной (=литоральной в других озерах), то ее фауна то вымирала (при регрессиях), то формировалась вновь (при трансгрессиях), в связи с чем она гораздо менее разнообразна и в видовом, и географическом плане. В отношении Танганьики можно лишь предполагать, что на ее эндемичную фауну влияли трансгрессии и регрессии в связи с плювиальными влажными и сухими эпохами плейстоцена, а также изменения среднегодовой температуры, что способствовало перемешиваниям воды в озере и обеспечению кислородом водных масс глубин.

Таким образом, мы предложили ответы на поставленные вопросы, но это не значит, что проблема исчерпана. Важно подчеркнуть два момента. Первый: формирование фауны гигантских озер - хорошая модель формирования как фауны, так и экосистемы в целом. Второе, что не менее важно, - гигантские озера с их длительным существованием в геологическом масштабе времени - важная часть гидрографической сети Земного шара. Как бы они не образовывались - путем затопления межгорных котловин или рифтовых разломов (начало будущего океана), или обособлением части океана подвижными плитами континентов или даже микроконтинентов (вроде Иранской плиты), они всегда важны в отношении формирования эндемичной гидрофауны, от которой, даже при ее ликвидации по геологическим или климатическим причинам, остаются хотя бы немногие пресноводные виды, влияющие существенно на состав и развитие новой фауны. В этом отношении очень показательны понто-каспийские Dreissena (Pontodreissena) bugensis (Andr.) и Adacna (Monodacna) colorata (Eichw.), расселившиеся по водохранилищам юга СССР. Можно предполагать, что многоозерье, система связанных озер типа системы Малили на Сулавеси (Старобогатов, I970) еще более будет удобна для формирования разнообразия видов.

В заключение мы приведем блестящую мысль М.М.Кожова (1962): "Для биологов Байкал представляет собой гигантскую лабораторию, в которой можно плодотворно изучать законы эволюции водных организмов, историю формирования пресноводных фаун, важные биогеографические проблемы".

Использованная литература

Кожов М.М. Моллюски озера Байкал // Тр./Байк.лимнолог.ст. - М.;Л., 1936.

Кожов М.М. Животный мир озера Байкал. Иркутск, 1947.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Кожов М.М. Очерки по Байкаловедению. Иркутск, 1972.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем // Журн.общ.биологии. 1990. Т.51. № 5. С.619-631.

Логвиненко Б.М. Полипойкилогалинная зона как экологический барьер для моллюсков // Моллюски и их роль в экосистемах. Л., 1968. С.43-44.

Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. Тип Моллюски // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М., 1969 (1968). С.308-385.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоологии. М.; Л., 1947.

Мартинсон Г.Г. Третичная фауна моллюсков восточного Прибайкалья // Тр./Байк.лимнолог.ст.АН СССР. Т.12. М., 1951. С.5-92.

Мартинсон Г.Г. Ископаемые моллюски Азии и проблема происхождения фауны Байкала // Геология и геофизика (СО АН СССР). 1960. № 2. С.55-56.

Побережный Е.С. Число хромосом некоторых эндемичных видов байкальских моллюсков и спонтанная полиплоидия в роде Benedictia (Gastrop., Prosobr.) // Гидробиол. и ихтиол.исследования Восточной Сибири. Иркутск, 1979. Вып.3. С.183-186.

Побережный Е.С., Дзубан Т.А., Островская Р.М. Спонтанная полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков рода Benedictia (Gastropoda, Prosobranchia) // Моллюски. Систематика, экология и законы распространения. Автореф.докл. Л., 1983. Сб.7. С.67-68.

Побережный Е.С., Островская Р.М., Петренко Н.К. Полиплоидия у байкальских эндемичных моллюсков рода Benedictia (Gastropoda, Prosobranchia)// Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988. С.114-121.

Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.Ф. и др. Палеолимнологические реконструкции. Байкальская рифтовая зона // Новосибирск, 1989.

Ситникова Т.Я. К систематике байкальских эндемичных моллюсков семейства Benedictiidae (Gastr., Peetin.)// Зоол.журн. 1987. Т.66, вып.10. С.1463-1475.

Ситникова Т.Я., Островская Р.М., Побережный Е.С., Козлова С.А. Новые результаты исследования полиплоидии у байкальских эндемичных моллюсков рода Benedictia (Gastropoda, Pectinibranchia, Benedictiidae) // Морфология и эволюция беспозвоночных. Серия Фауна Байкала. Новосибирск, 1990. С.266-281.

Станковик С. Охридското озеро и неговист жив свет. Skonje, 1959.

Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л., 1970.

Старобогатов Я.И. Проблема видообразования // Итоги науки и техники. Общая геология. Т.20. М., 1985.

Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и Севера Дальнего востока // Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Л., 1967. С.221-268.

Старобогатов Я.И., Хлебович В.В. Проблемы типологии солоноватых вод // Гидробиол.журн. 1978. Т.14, вып.6. С.3-6.

Старобогатов Я.И., Корнюшин А.В. Особенности яйцеживорождения и систематика сферид (Bivalvia, Sphaeriidae) // Тр. /Зоол.ин-т АН СССР. 1987 (1986). Т.152. С.30-41.

Старобогатов Я.И., Ситникова Т.Я. Пути видообразования моллюсков озера Байкал // Журн.общ. биол. 1990. Т.51. № 4. С.499-512.

Хлебович В.В. Критическая соленость биологических процессов. Л., 1974.

B o u r g u i g n a t J. R. Histoire malacologique du lac Tanganika (Afrique e'quatariall)// Annal. Sci. Natur., Zoologie et Paleontologie. 1890. Vol.10.P.1-267.

B r o o k s J. L. Speciation in ancient lakes// Quart. rev. biol. 1950a. Vol.25, N1.P.30-60.

B r o o k s J. L. Speciation in ancient lakes II// Quart. rev. biol. 1950b.Vol.25.N2.P.131-176.

B r o w n D. S., M a n d a h l - B a r t h G. Living molluscs of lake Tanganyika a revised and annotated list// J.conch. 1987. Vol.32.Pt.6.P.305-327.

D a r t e v e l l e E., S c h w e t z J. Contributions a l'etude de la faune malacologique des grands lacs Africains. 2-me etude le lac Tanganica// Mem. Inst. Roy. Colon. Belge. Sect. Sci. natur. et medical. 1948. Vol.14, Fasc.5.P.1-118.

D y b o w s k i B., G r o c h m a l i c k i J. Studien über die turmförmigen Schnecken des Baikalsees und Kaspimeeres (Turribaicaliinae)// Abh. K.-K. Zool.- Bot. Ges. Wein. 1917. B.9. H.3.S.1-55.

D y b o w s k i W. Die Gastropoden-Fauna des Baikalsees anatomisch und systematisch bearbeitet// Mem. Acad. Imp. St-Petersb. 1975. Vol.22.N.8.P.1-73.

F r y e r G., L i s l e s T.D. The cichlid fishes of the Great Lakes of Africa, their biology and evolution. Edinbourgh, 1952. XVI. 641 p.

H a d ž i š č e S. II. Beitrag zur Kenntnis der Gastropodenfauna des Ohridsees. Gocea ohridana n.g.n.sp. eine neue Hydrobiide aus dem Ohridsee// Arch. f. Hydrobiologie, 1956.B.51. H.4.S.496-499.

H a d ž i š č e S. III. Beitrag zur Kenntnis der Gastropoden-fauna des Ohridsees Beschreibungen der bis jetzt unbekannten Schnecken und Beispiele der Speciation bei den Gastropoden des Ohridsees//Зборник на работите филоз. рак. на универез. Ско nj-e, I959 (I953) год 4. Бр. I (I4). С.57-I07.

L i n d h o l m W. A. Mollusken des Baikalsees//Зоол. исслед. Байкала, I909. Т.4.I04 с.

L e l o u p E. Lamellibranches// Exploration hydrobiologique du lac Tanganika. Results scientifiques. Vol.3.F.1.1950. Brukelles. 153 p.

Leloup E. Gastropodes// Exploration hydrobiologique du lac Tanganika. Results scientifiques. Vol.3.F.4.1953. Bruxelles. 273 p.

Myers G. S. The endemic fish fauna of lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories// Evolution. 1960, Vol.14. N.3.P.323-333.

Odum H. T., Cantlon J. E., Karnicher L.S. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species - individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of species variety index// Ecology. 1960,Vol.41.P.395-399.

Pilsbry H. A., Bequaert J. The aquatic molluscs of the Bilgian Congo// Bull. Amer. Mus. Nat. Mist., 1927. Vol,58. P.69-662.

Radoman P. Nove Ohridske Hidrobide (II)// Arch. Biol. Nauka, 1963. Vol.14 (1962).S.69-93.

Radoman P. Hydrobioidea, a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda) I.Systematics. Beograd, Srpska Akad. Nauka, 1983. 256 p.

Radoman P. Hydrobioidea, a superfamily of Prosobranchia (Gastropoda) II. Origin, Zoogeography, evolution in the Balkans and Asia Minor. Beograd. Srpska Akad. Nauka, 1985. 173 p.

Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling// J.Paleont. 1967.Vol.41.N.1.P.43-65.

Stankovic S. Sur la speciation dans le lac d'Ohrid// Verh. Int. Ver. Limnologie. 1955. B.12. S.478-506.

Tadjalli - Pour M. Les mollusques marins des cotes iraniennes de la Mer Caspenne (Astara - Machtpar)// J. de Canchylion. 1977.Vol.114, F.3-4.P.87-117.

Tadjalli - Pour M. Contribution a l'etude de la faune macroscopique bentique de la partie ouest de la Mer Caspienne-sud.// Ahwaz. Pub. Sci. Roch. Mer. Soc. Nat. Iran. de Sci. de la mer. N.1. 1980. 126 p. (франц. 138 p. (персидск.)).

УДК 574.5.001.5(282.256.341)

Г.Ф.Мазепова

"Байкал - неповторимое явление природы. Его изучение уже немало послужило для развития представлений о многих важных проблемах науки".

М.М.Кожов

I.4. ВКЛАД М.М.КОЖОВА В ПРОБЛЕМУ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ИСТОРИИ ФАУНЫ ОЗ.БАЙКАЛ

Проблема происхождения и истории фауны оз.Байкал зародилась рано, по сути одновременно с описаниями первых байкальских животных, поразивших исследователей своим "нездешним" обликом, одновременно с возникновением понимания необычности и загадочности фауны этого озера.

Развитие взглядов на ее происхождение охватывает почти 200-летний период и связано со многими известными именами. Неоднократно высказывалось предположение о морском прошлом фауны и даже о возможной связи с морем самого Байкала.

Особое звучание проблема получила в 20-30-е гг. благодаря спору между академиком Л.С.Бергом, отстаивавшим пресноводное происхождение почти всей байкальской фауны, и профессором Г.Ю.Верещагиным, допускавшим присутствие в ее составе элемента недавнего (сравнительно с остальной пресноводной фауной) морского генезиса.

Взгляды М.М.Кожова изложены им в ряде крупных работ (Кожов, 1936, 1947, 1962, 1972, 1973), в популярных брошюрах (напр., Кожов, 1955), неоднократно высказывались в докладах на различных совещаниях, в лекциях перед студентами и общественностью города и просто в беседах с рыбаками и местными жителями байкальских поселков.

Проблема происхождения байкальской фауны многопланова, она использует данные многих естественных наук (геологии, геоморфологии, географии и палеогеографии, палеонтологии), требует знания разных сторон природы Байкала и окружающей территории (термики, динамики водных масс и органической жизни, гидрохимии, климата, орографии и т.п.). Байкал и его фауна - также уникальная природная лаборатория для исследования процессов видообразования и эволюции.

Основные вопросы - когда, откуда и из каких корней возникли байкальские виды, но прежде чем искать на них ответ, необходимо иметь представление об отличительных особенностях фауны Байкала.

Отдельные черты уникальности байкальской фауны упоминались неоднократно ранее, впервые они были обобщены и сформулированы Верещагиным в двух его крупных работах по той же проблеме (Верещагин, 1940 а,б). Напомним их кратко.

1. Наличие эндемиков.

2. Преобладание в составе фауны многовидовых групп первичноводных животных при отсутствии многих вторичноводных, что придает специфичность байкальским биоценозам.

3. Особый характер взаимоотношений байкальского эндемичного населения с обитателями прибрежно-соровой зоны.

Первую особенность ("обилие в Байкале эндемичных форм") М.М.Кожов развернул в "разнообразие жизни", добавив к эндемикам еще значительное количество палеарктических форм (500 видов 130-140 родов). Далее, имея в виду те же систематические группы, что и Г.Ю.Верещагин, М.М.Кожов не подчеркивал их вторичноводности, а оттенил другую сторону - он противопоставил бедность в фауне Байкала групп высших таксономических категорий обилию родов и, особенно, видов.

В качестве особой черты М.М.Кожов выделил глубину эндемизма байкальских животных, а также указал на признаки процесса автохтонного видообразования в Байкале - повышенную изменчивость в многовидовых группах, образование серий близких видов, связанных между собой переходами; развитие среди эндемиков явления гигантизма.

Совершенно новым было указание на очень яркую уникальную черту - наличие в Байкале абиссальной фауны, аналога которой нет больше ни в одном пресноводном водоеме.

М.М.Кожов видел в особенностях байкальской фауны сходство с другими древними озерами и с океаническими островами: "Байкал, - писал он, - остров среди океана Палеарктики".

Несмешиваемость М.М.Кожов объяснял совершенно иначе, чем Г.Ю.Верещагин, который, как известно, одну из главных причин этого явления видел в специфическом влиянии на организмы воды аномальной плотности - так называемой "тяжелой" воды (наличие в байкальской воде значительной примеси дейтерия впоследствии не подтвердилось). В отдельных факторах среды он не видел серьезного

препятствия для вселения в Байкал населения окружающих водоемов. Специфике биоценозов Г.Ю.Верещагин придавал меньшее значение (хотя и признавал некоторую роль пищевого фактора).

М.М.Кожов решающую роль в возникновении несмешиваемости видел в экологических факторах - в первую очередь - в температуре и температурном режиме, затем в гидродинамике и в различных источниках питания, влияющих на физиологические процессы, в особенности - на процессы размножения. Хорошо известно, что экологические условия в открытом Байкале и в прибрежно-соровой зоне резко различны. Низкие температуры воды и относительная устойчивость температурного режима открытого озера, по мнению М.М.Кожова, способствуют формированию холодолюбивости и стенотермности собственно байкальского населения: при попадании в хорошо прогреваемые мелководные участки прибрежно-соровой зоны они не дают жизнеспособного потомства. С другой стороны, обитатели соров в открытых районах озера при недостатке тепла не могут завершить свой жизненный цикл.

Отсюда разный взгляд этих двух ученых на требования, предъявляемые к современным палеарктическим формам, осваивающим Байкал.

По Г.Ю.Верещагину, преимущество в этом отношении получают эвритопные формы убиквисты; М.М.Кожов же отстаивал приоритет холодолюбивых видов - обитателей крупных холодных озер, ручьев и подземных вод. Примирение этих взаимоисключающих точек зрения возможно, на наш взгляд, при допущении, что через соровую зону легче проникнуть в открытый Байкал убиквистам, а со стороны открытой каменистой литорали "двери могут быть открыты" только для форм, экологически сходных со стенотопными эндемиками.

В кругу вопросов, связанных с байкальской фауной, центральное место занимает выяснение ее происхождения - источников фауны, времени и путей их вселения в озеро и дальнейших изменений и преобразований в нем. По этим вопросам у М.М.Кожова и Г.Ю.Верещагина также есть разногласия.

По Г.Ю.Верещагину, заселение Байкала происходило непрерывно в течение всего периода существования озера, вплоть до настоящего времени. М.М.Кожов же утверждал, что ядро фауны, включающее наиболее яркие ее элементы (губки, моллюски, гаммариды, планарии), образовалось в озере задолго до плиоцена - к этому времени байкальская фауна не только сформировалась и состояла из привилегиро-

ванных элементов, но была столь же резко обособлена, как и сейчас; несмешиваемость существовала уже в палеогене. В подтверждение М.М.Кожов приводил тот факт, что в миоцен-плиоценовых отложениях Сибири, Забайкалья и Монголии не обнаружено ископаемых видов, родственных байкальским. Он писал: "Коренная байкальская фауна никогда не была обитательницей обычных мелких водоемов, и нельзя искать следов ее прошлого в любых местах, где была когда-то пресная вода" ..."жизнь великих озер проходит по законам, глубоко отличным от тех, что наблюдаются в обычных кратковременно существующих материковых водоемах" (Кожов, 1936, стр.289).

Главным источником суждений о возрасте и источниках байкальской фауны служит ископаемая фауна - данные палеонтологии. На основании находок в нижнем мелу Монголии моллюсков, сходных с байкальскими формами, Г.Д.Верещагин считал возможным начинать генетический анализ фауны Байкала с мезозоя. М.М.Кожов не признавал внешне сходные формы моллюсков из нижнемеловых бассейнов Гоби, так же как и из среднего-верхнего миоцена Северо-Западного Китая родственным ни ископаемым (третичные террасы на юго-восточном побережье Байкала), ни современным байкальским моллюскам, считая сходство их конвергенцией. Он допускал, что миоценовые моллюски и байкальские возможно имели общих (палеогеновых) предков, но в дальнейшем развивались самостоятельно.

Г.Д.Верещагин выделял в составе фауны два основных генетических элемента - морской и континентальный; время и пути их вселения в Байкал были различны. В то время, как широко распространенные в окружающих водоемах виды континентального элемента вселялись в Байкал постоянно (изменялась лишь интенсивность этого процесса в зависимости от степени проявления несмешиваемости), представители морского элемента, не будучи приспособленными к быстрым изменениям среды и к пассивному переносу, никогда не имели широкого ареала и проникали в Байкал лишь в отдельные периоды.

Корни морского элемента в большинстве не сохранились. Заселение ими Байкала, по представлению Г.Д.Верещагина, происходило в конце мезозоя и в третичное время посредством обширного многоозерья, существовавшего в Юго-Восточном Забайкалье и в Монголии; там, в преемственно сменявшихся водоемах-предшественниках, морская фауна постепенно становилась пресноводной. Последними, в период бореальной трансгрессии, в Байкал проникли нерпа и омуль.

Новые палеонтологические находки позволили Г.Г.Мартинсону

высказать мнение, что предки байкальских моллюсков жили в олигоцене во внутренних полуморских бассейнах Монголии; позднее разными путями они проникали на запад - в район Понто-Каспия и на Балканы и на северо-восток - в Центральную Азию, Западный Китай и в Прибайкалье, где формировалась особая мезолимническая фауна, составляющая основу современного населения Байкала.

М.М.Кожов в фауне Байкала различал 5 генетических групп (Верещагин - 10):

1. Элементы современной сибирско-европейской фауны с двумя экологическими подгруппами - лимнофилов и лимнореофилов.

2. Потомки обитателей древних водоемов Центральной Азии - эта группа включает наиболее загадочные элементы с наиболее глубоким эндемизмом; именно здесь скрестились копья спорящих сторон по поводу пресноводного или морского прошлого фауны Байкала.

3. Потомки обитателей третичной Голарктики - они представлены в Байкале эндемичными формами с сильно разорванными ареалами родственных видов.

4. Иммигранты из Ледовитого океана (нерпа и омуль).

5. Выходцы из морей Дальнего Востока (бычки).

Предки наиболее ярких эндемиков Байкала проникли сюда из древних водоемов Центральной Азии в палеогене. Далекие предки палеогеновой фауны юга Сибири, в свою очередь, жили в мелу в крупных полуморских внутренних бассейнах Монголии и Центральной Азии, соседствовавших с остатками опреснявшихся окраинных морей океана Тетис. В течение мела и палеогена они превращались в типично пресноводные лимно-реофильные виды, которые в результате горообразования и аридизации климата отступали на север, на юг Сибири и смешивались со встречным потоком мигрантов - с Севера, из древней Ангариды, где в то время наступило значительное похолодание. В современной фауне Байкала эти два потока представлены 2-й и 3-й группами и нередко трудно различимы.

Предшествовавшие Байкалу промежуточные водоемы, в которых уже жили непосредственные предки байкальской фауны, по представлению М.М.Кожова также входили в состав многоозерья. Но, вместо гипотетического верещагинского, М.М.Кожов привлек реальные конкретные данные о древних впадинах байкальской системы - Хубсугульской, Ципинской, Чарской, впадине оз.Орон, составлявших в прошлом единое целое. Современные водоемы в этих впадинах (оз.Хубсугул, Орон и др.) до сих пор хранят отдельные элементы байкальской фау-

ны. Большую роль в обнаружении их в Забайкалье сыграли экспедиции, возглавлявшиеся М.М.Кожовым.

Древнее байкальское многоозерье и соседние с ним монгольские водоемы служили не только убежищами для вселенцев из моря и для реликтов третичной Ангариды, но и самостоятельным центром формирования пресноводной фауны. М.М.Кожов (1947) обратил внимание на то, что на литорали Байкала видов живет больше, чем здесь имеется ниш; он предполагал в связи с этим, что прежде жизненная арена была шире: многие виды сначала возникали в отдельных водоемах многоозерья, а позднее проникли в Байкал.

Очень важна в формировании байкальской фауны роль эволюционных процессов. В работах Г.Ю.Верещагина вопросы эволюции разработаны слабо: основное внимание в то время уделялось систематике и зоогеографии байкальских видов и их родственных форм, а исследования А.Я.Базикаловой (1945) по гаммаридам и Д.Н.Талиева (1955) по бычкам еще не были завершены.

Г.Ю.Верещагин писал о расщеплении видов и об образовании новых форм в процессе освоения им новых областей и районов обитания, в частности пелагической и глубинной зон; в качестве направленных эволюционных изменений он упоминал гигантизм, нанизм и неотению. Основные причины эволюционных процессов в Байкале Г.Ю.Верещагин видел в его древности и в изоляции, сопровождавшейся несмешиваемостью; он также отмечал влияние на эволюционные процессы специфических условий Байкала - размеров озера и больших глубин. По его мнению стабильность условий среды замедляет эволюцию.

Задачи дальнейших исследований этот автор видел в прослеживании у байкальских эндемиков филетических линий, которые отражают ход эволюционного процесса, а также в изучении изменений в биологии видов при смене условий обитания.

По мнению М.М.Кожова, разнообразие жизни в Байкале не столько результат многократной колонизации, как следствие процессов видообразования в самом озере. Свидетельствами автохтонной эволюции в Байкале являются: повышенная изменчивость многих эндемиков, наличие серий близкородственных видов, значительное число многовидовых групп: кстати, М.М.Кожов заметил, что наибольшим числом видов отличаются те группы, которые распространены от уреза воды до самых больших глубин.

Формирование двух главных эколого-генетических комплексов и несмешиваемость - тоже следствие внутриозерного эволюционного про-

цесса. В Байкале в ходе освоения новых биотопов возникли еще 4 экологических комплекса, из них 3 донных (литоральный, батиальный и абиссальный) и один - пелагический: каждый со своим набором эндемичных видов.

Анализируя видообразование байкальских эндемиков по горизонтали и по вертикали, М.М.Кожов обратил внимание на его разные результаты. В первом случае фаунистические различия невелики, достигают лишь подвидового уровня и то - в прибрежной зоне, где из-за разных грунтов и разной степени прибойности наблюдаются перерывы в распространении видов, вызванные, скорее, микрогеографической изоляцией. Более обособлены Селенгинское мелководье, Чивыркуйский и Баргузинский заливы. Отсюда М.М.Кожов делал вывод, что пространственная изоляция, т.е. аллопатрический способ видообразования, не играли в Байкале большой роли. Он считал, что в эволюции байкальской фауны важнее - экологические факторы, которые обеспечивают эволюционные изменения без пространственной изоляции - симпатрическим путем. Этот способ является главной причиной глубокого эндемизма байкальской фауны. Поэтому дифференциация видов в вертикальном направлении гораздо заметнее: на крутых склонах, даже на протяжении нескольких десятков метров нередко встречаются разные виды и даже разные роды животных.

Родиной байкальских эндемиков М.М.Кожов считал прибрежную зону; заселение глубин шло от мелководий. Оно состояло в освоении новых биотопов с закономерно меняющимися условиями среды обитания (света, температуры, давления, гидродинамики, грунтов, пищи) и в появлении новых форм жизни.

В основе механизма видообразования лежат в первую очередь изменения физиологических признаков, которые приводят к физиологической изоляции и, в итоге, - к выработке адаптаций к новым характеристикам среды, сопровождающихся формированием новых таксонов с новыми морфологическими признаками.

Уникальная глубоководная фауна Байкала - в основном продукт внутриозерной эволюции. С глубиной у животных происходит изменение физиологических реакций, замедление темпа роста, позднее наступление половозрелости, изменение сезонного ритма размножения и определенные морфологические изменения, вызванные экстремальными условиями физической среды (как и у глубоководных морских обитателей) - редукция глаз, мощное развитие сенсорного аппарата, удлинение тела и конечностей, обесцвечивание покровов.

В абиссали вырабатываются новые взаимоотношения между видами, формируются разные экологические группы (детритоеды, хищники, зарывающиеся и батипелагические формы) и новые особые формы эволюции (фетализация, гигантизм, нанизм), образуются новые биоценозы. Необходимое условие этого процесса - обилие кислорода и длительное время для эволюции.

В заключение следует сказать, что летопись фауны Байкала, многие страницы которой затеряны в тысячелетиях его истории, еще не прочитана. Возможно, некоторые страницы мы так и не сможем прочесть никогда. Фактические данные для восстановления истории фауны Байкала подбираются медленно, многие вопросы до сих пор находятся в стадии предположений. И споры вокруг проблемы еще не утихли: оспаривается не только возраст Байкала, но и его основные уникальные особенности (Дукин, 1986). Время покажет, на чьей стороне истина...

УДК 574.5

Е.А.Зилов

I.5. РОЛЬ М.М.КОЖОВА В РАЗВИТИИ МЕЖДУНАРОДНЫХ КОНТАКТОВ В ОБЛАСТИ ИЗУЧЕНИЯ ОЗЕРА БАЙКАЛ

Изучение оз.Байкал всегда было темой, притягательной не только для русских, но и для иностранных ученых. Несмотря на удаленность озера и, соответственно, трудности с посещением его экспедициями, уже первые исследования Байкала носили международный характер.

В прошлом столетии озеро изучалось и иностранными учеными, и российскими - иностранцами по происхождению. Естественно, что результаты исследований публиковались за рубежом, а при публикации в России - как правило на европейских языках, что давало мировой научной общественности возможность достаточно быстро знакомиться с материалами.

По организации в Иркутске университета здесь собралась сильная профессура, традиционно поддерживавшая тесные связи не только с тогдашними научными центрами России - Петроградом, Москвой, Киевом, Казанью, Харьковом, Томском, но и с зарубежными коллегами. Формы связей были значительно разнообразнее, чем в наступившие вско-

ре за тем тяжелые времена. Это были и переписка, и обмен публикациями и коллекционными материалами, и прямые контакты. Так, например, профессор В.Т.Шевяков практически ежегодно ездил на Средиземное море исследовать радиолярий в Неаполе, профессор С.И.Тимофеев ездил в Германию для изучения полихет. Профессора В.Ч.Дорогостайский и Б.А.Сварчевский также вносили значительный вклад в расширение связей института. При институте существовала библиотека, в которой любой сотрудник мог ознакомиться как с выписывавшимися институтом зарубежными журналами, так и с присылавшимися коллегами монографиями и оттисками статей из Германии, Швеции, Финляндии, Англии и Италии.

Михаилу Михайловичу Кожову выпало руководить институтом в мрачнейший период отечественной истории. Естественно, что с 30-х по 50-е гг. ни о каких прямых контактах с представителями "буржуазной" науки не могло быть и речи, даже вполне невинная научная переписка и обмен оттисками выглядели подозрительно и отдавали "космополитизмом". Резко сократилось количество ввозимых из-за рубежа книг, журналов. Настоятельно рекомендовалось любые проблемы исследовать, опираясь только на советские и, в меньшей степени, дореволюционные русские источники.

Было чрезвычайно важно в этих условиях сохранить обмен информацией с зарубежными учеными, не отстать от стремительного развития мировой науки. Михаил Михайлович самоотверженно выполнял эту задачу: обмен оттисками и активная переписка продолжались. Среди его корреспондентов были такие мировые величины, как Г.Е.Хатчинсон, Дж.Рамозотти, С.Станкович, велся активный обмен информацией с университетом Ливерпуля и Британским музеем, Центром гидробиологических исследований (Франция), университетами в Уппсале (Швеция), Копенгагене, Осло, Институтом естествознания (Бельгия), Институтом морских исследований (Финляндия), Зоологическим институтом в Гамбурге, Калифорнийским, Йельским, Флоридским, Мичиганским университетами и многими другими научными центрами в США, Германии, Польше, Австрии, Индии.

Предметом особой заботы профессора Кожова была в те годы библиотека института, служившая источником сведений о ходе исследований за рубежом для сотрудников института. В библиотеке работала Вера Антоновна Дьячкова, владевшая иностранными языками и заменявшая сотрудникам любые предметные, тематические и прочие каталоги и указатели, поскольку знала абсолютно все имеющиеся в институте

издания. Поступления зарубежной литературы велись централизованно по годичным заказам и Михаил Михайлович выступал в роли главного, а иногда и единственного заказчика библиотеки. Так, институт в течение ряда лет получал многотомное продолжающееся издание В.Кюкенталя "Руководство по зоологии", труды Е.Майра, Д.Тиннемана в оригиналах практически сразу после их выхода в свет. К сожалению, после переезда института на ул.Сухэ-Батора и объединения библиотек многие подлинные раритеты биологической литературы за недостатком площадей были увезены на биостанцию, где и утеряны.

Информация о состоянии как мировой гидробиологии, так и зоологии, проблемах, стоящих перед этими науками, стараниями М.М.Кожова доводилась не только до научных сотрудников, но и до студентов. Таким образом решалась проблема подготовки для Восточной Сибири специалистов, знакомых хоть в общих чертах с современным положением в биологии.

Мировая научная общественность имела возможность следить за ходом исследования оз.Байкал по статьям и монографиям Михаила Михайловича. Его первая публикация за рубежом появилась в 1930 г. (журн. Zoologische Anzeiger), а книга "Биология озера Байкал" практически сразу после выхода в свет была переведена и издана в Гааге издательством Junk . Книга была с большим интересом принята научной общественностью. В самое короткое время было напечатано около 30 рецензий на нее, в том числе в таких журналах, как Limnologica, Hydrobiologia, Ecology, American Journal of Science, Biologisches Zentralblatt, Archiv fur Hydrobiologie . Высокую оценку книге дали Г.Хатчинсон и Б.Дюссарт.

После ослабления "усиленного режима" в нашей стране появилась возможность расширения научных контактов. Профессор Кожов активно участвует в международных конференциях. В 1956 г. на XIII Лимнологическом Конгрессе (Хельсинки) он делает доклад " Uber der Genesis der Okologischen Hauptkomplex in der heutigen Fauna des Baikalsees" и завязывает тесные связи с рядом ученых, в том числе Х.Утермёллем, Н.Тонолли, У.Мацудо. В 1958 г. проходил один из представительнейших Зоологических Конгрессов - XV, посвященный 100-летию выхода в свет "Происхождения видов...".В президиуме - пять потомков Дарвина, двое - Уоллеса, один - Гексли. С докладами выступали такие светила, как Ф.Добжанский, И.И.Шмальгаузен, молодой эколог Ю.Одум. Михаил Михайлович выступил с докладом " Uber Richtlinien und Faktoren der Evolution der Fauna des Baikalsees"

Воспользовавшись возможностью, он работает в Британском музее, исправляя ошибки определения хранящихся там байкальских моллюсков, передает музею коллекцию байкальской фауны.

Хотя М.М.Кожов и был действительным членом международного объединения теоретической и прикладной лимнологии, ему не удалось попасть в Австрию на XIУ Конгресс, и он отослал туда только доклад "Uber die biologische Produktivitat der Wassermassen der offenen Region des Baikalsees". В 1961 г. Михаил Михайлович участвует в работе 6-го Пленума Международной комиссии по рыбохозяйственному исследованию западной части Тихого океана (Улан-Батор). Кроме советской и монгольской работали китайская, вьетнамская, корейская делегации. М.М.Кожов выступил с тремя докладами и настоял на включении в рекомендации совещания пунктов о необходимости организации постоянной биостанции на оз.Хубсугул и направлении в СССР монгольских студентов и аспирантов для углубленного изучения ими гидробиологии и ихтиологии.

Шире привлекаются зарубежные ученые к работе с байкальскими материалами. Так, сборы олигохет посылаются для обработки в Чехословакию, ракообразных - в Италию, моллюсков - в Швецию и Францию.

После кончины Михаила Михайловича институт продолжал расширение международных связей. Яркой страницей здесь было участие в исследованиях по Международной биологической программе ЮНЕСКО "Человек и биосфера", устанавливались прямые контакты с ведущими гидробиологами мира.

Нет сомнения, что сейчас следует и дальше развивать сотрудничество с зарубежными исследовательскими центрами. В перспективе совместные полевые исследования на озере Байкал в рамках международных программ (например, по программам Экологического Центра Исследования Великих Озер), совместные работы по прямым договорам как на озере, так и за границей, стажировки сотрудников в исследовательских центрах, обмен студентами и аспирантами.

УДК 574.3

Л.С.Каткова

I.6. О МЕСТЕ ПРОБЛЕМЫ АДАПТАЦИИ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Экологические исследования, т.е. изучение отношений организ-

мов между собой и окружающей средой, трудно себе представить без выяснения закономерностей адаптации животных к сложным, часто экстремальным условиям существования.

Взаимоотношения между организмами и окружающей средой могут иметь положительный, отрицательный или нейтральный эффект.

При этом ясно, что выживают те организмы, которые способны, во-первых, перенести отрицательные воздействия факторов среды или соседствующих особей, во-вторых, адаптироваться к таким сложным условиям существования и, в-третьих, использовать в полной мере положительные факторы.

Первостепенное значение имеет исследование отрицательного воздействия организмов друг на друга или неблагоприятных факторов среды на организм, и, главное, путей, с помощью которых происходит адаптация к данным воздействиям. Целью таких исследований является, во-первых, возможное использование адаптационной мобилизации внутренних резервов организма для предупреждения гибели или повреждений при неблагоприятных воздействиях; во-вторых, возможная имитация отдельных деталей механизма сформированной адаптации (природной или искусственной) для снижения неблагоприятных влияний; в-третьих, применение блокады в ключевых звеньях повреждений или, в-четвертых, активации ключевых звеньев формирующегося адаптационного следа для защиты от нарушений.

Некоторые из приведенных принципов использования адаптационной защиты организма интенсивно исследуются. Так, например, нами было показано, что предварительная адаптация животных к коротким неповреждающим стрессорным воздействиям защищает от нарушений отдельных органов и их физиологических функций при длительном тяжелом стрессе (Меерсон, Каткова, Козлов, Манухина, 1983; Меерсон, Сухих, Каткова, 1984; Меерсон, Каткова, 1984 и др.). Защитный эффект адаптации объясняется мобилизацией стресслимитирующих систем организма и повышением резистентности отдельных органов, тканей и клеток (Каткова, 1986; Меерсон, 1986).

Блокада одного из ключевых звеньев цепи стрессорного повреждения - активации перекисного окисления липидов, обнаруженного при изучении механизма стрессорных нарушений, позволяет значительно снизить повреждения многих органов, типичных для стресса (Меерсон и др., 1981).

При формировании памятных следов, родственных адаптационным процессам, происходит резкая активация биосинтеза белка, особен-

но выраженная в органах, функции которых используются для противодействия неблагоприятным факторам. Предварительное введение животным предшественников пиримидиновых оснований и кофакторов синтеза нуклеиновых кислот приводит к улучшению консолидации и сохранению связей в мозге (Кругликов, 1986).

Для защиты от повреждений различных органов при излишнем возбуждении нервной системы традиционно используются вещества, обладающие тормозным действием (ГАМК, морфиноподобные вещества и др.). Исследованиями последних лет показано, что такие тормозные вещества, как лей- и метэнкефалины, пептид дельта-сна, эндорфины, вырабатываются и накапливаются организмом при повторных экстремальных воздействиях (Габуния и др., 1984; Меерсон, Дмитриев и др., 1985).

С нашей точки зрения наибольший интерес представляет исследование и использование закономерностей адаптационных процессов, происходящих на уровне мозга. На важную роль центральных лимитирующих систем в механизме защитного действия указывает, например, однозначный защитный эффект адаптации к стрессорным воздействиям по отношению к стрессорным повреждениям самых различных органов: желудка, воротной вены, миокарда, системы иммунитета, тормозных пептидов (Каткова Л.С., 1986) и других. Такое же большое значение должны, вероятно, иметь центральные механизмы адаптации к специфическим факторам среды (температура, давление, свет и др.), которые на основе индивидуальной формируют филогенетическую адаптацию организмов. Ключевым вопросом при исследовании механизма центрального действия адаптации является вопрос об участии в этом процессе мембран синаптических окончаний мозга и Na-K АТФазы этих мембран - фермента, обеспечивающего ионно-осмотический гомеостаз в синапсе и тем самым передачу нервного сигнала по волокну.

При исследовании влияния условий существования животных на активность Na-K АТФазы синаптосом нами было показано, что у байкальских рыб, ведущих активный образ жизни в основном в пелагиали озера с температурой воды 2-5°С и повышенным давлением на глубинах (омуль, хариус), изучаемая ферментная система обладает большей термостабильностью, более высокой температурой максимальной активности и пониженной энергией активации, по сравнению с таковыми у рыб, адаптированных к малоподвижному образу жизни в условиях экологической и пространственной изоляции (Кожов, 1972) (представитель подкаменщиковых бычков - большеголовая широколобка).

Можно ожидать, что согласно принципа экономности природы, который особенно ярко выражается в сходном функционировании сложных систем у самых различных организмов, в мозге биохимические особенности механизмов как индивидуальной, так и филогенетической адаптации должны быть аналогичны. Тот факт, что усложнение условий существования организма привело к обнаруженным нами особенностям функционирования синаптических мембран, может быть свидетельством, что индивидуальная адаптация, которая всегда является основой филогенетической, может происходить тем же путем, причем, вероятно, не только у рыб. Данное предположение нуждается в экспериментальной проверке.

Таким образом, изучение механизмов индивидуальной и филогенетической адаптации организмов может быть основой для решения экологических проблем взаимоотношений организмов между собой и окружающей средой.

Использованная литература

I. Габуния А.В. Роль пептида, вызывающего дельта-сон, в соматогенных реакциях гипоталамического происхождения // Стресс, адаптация и функциональные нарушения. Кишинев, 1984. С.51.
2. Каткова Л.С. Предупреждение нарушений сократительной функции миокарда при длительном стрессе с помощью предварительной адаптации к коротким стрессорным воздействиям. Автореф.дисс... канд.биол.наук. М., 1986.
3. Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972.
4. Кругликов Р.И., Меерсон Ф.З. Высшие адаптационные реакции организма // Физиология адаптационных процессов. М., 1986. С.492-520.
5. Меерсон Ф.З. Адаптация, стресс и профилактика. М., 1981.
6. Меерсон Ф.З. Адаптация к стрессорным ситуациям и стресс-лимитирующие системы организма // Физиология адаптационных процессов. М., 1986. С.521-632.
7. Меерсон Ф.З., Дмитриев А.Д., Заяц В.И. и др. Влияние стресса, инфаркта и адаптации к коротким стрессорным воздействиям на содержание опиоидных пептидов в головном мозгу // Вопр.мед.химии, 1985. № 6. С.15-21.
8. Меерсон Ф.З., Каткова Л.С. Сократитель-

ная функция миокарда при обратном развитии адаптации к коротким стрессорным воздействиям // Бюлл.эксп.биологии и медицины, 1984. № 2. С.655-657.
9. Меерсон Ф.З., Каткова Л.С., Козлов Ю.П., Манухина Е.Б. Предупреждение стрессорных нарушений сократительной функции сердца длительным стрессом с помощью предварительной адаптации к коротким стрессорным воздействиям // Бюлл.эксп.биологии и медицины, 1983. № 12. С.25-28.
10. Меерсон Ф.З., Сухих Г.Т., Каткова Л.С., Ванько Л.В. Предупреждение депрессии активности нормальных киллеров и сократительной функции миокарда при длительном стрессе с помощью предварительной адаптации к коротким стрессорным воздействиям // Докл.АН СССР, 1984. Т.274. № 1. С.241-243.

2. ПЕЛАГИЧЕСКИЕ БИОЦЕНОЗЫ БАЙКАЛА

УДК 574.5.001.5(282.256.341)

Г.И.Помазкова

2.1. ОРГАНИЗАЦИЯ М.М.КОЖОВЫМ РЕЖИМНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ НА БАЙКАЛЕ КАК ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОСНОВА ДЛЯ РАЗВИТИЯ СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА

В условиях интенсивного освоения природных ресурсов Байкала актуальной проблемой является получение необходимой информации для успешного решения вопросов прогнозирования состояния экосистемы озера. Одна из основных задач мониторинга состоит в разработке комплекса прогнозов состояния водных экосистем. В задачу мониторинга входит широкий круг проблем, поэтому при проведении работ необходимо четко определить задачи, которые могут быть решены коллективом исследователей, чтобы не распылять имеющийся научный потенциал. В связи с этим в системе мониторинга целесообразно выделить самостоятельный блок - экологический мониторинг, в основе которого должны лежать концепции экологии, а объектом исследования могут служить популяция, биоценоз, экосистема (Кожова, Павлов, 1985а). При оценке состояния экосистемы используют-

ся структурные и функциональные показатели. Чисто экологические подходы к оценке реакции популяций на антропогенные воздействия могут основываться на отклонениях в репродукционном цикле, возрастной и половой смертности в период перестройки физиологических функций при изменении условий существования. Но все структурные и функциональные перестройки на уровне популяции, биоценоза, экосистемы должны рассматриваться на фоне существующего диапазона их естественной изменчивости (Кожова, Павлов, 1985 б).

Таким образом, особое место в системе экологического мониторинга отводится долгострочным наблюдениям. Чаще всего наблюдения за природными объектами носят кратковременный или прерывистый характер, при этом могут не соблюдаться принципы единообразия методологического и методического подхода к получению информации. Поэтому, как правило, неизвестен нормальный размах любых изменений, происходящих в природе, и мы не в состоянии четко различать медленные однонаправленные изменения в экосистеме под влиянием антропогенного фактора от естественных вариаций. Д.Шиндлер (Schindler , 1987) в своем обзоре по проблеме устойчивости экосистем, используя самые различные показатели ее состояния, провел анализ перестроек как естественного, так и антропогенного происхождения, и пришел к заключению, что для определения эффектов перестроек усилия должны быть перенесены на хорошо спланированный долговременный мониторинг.

Необходимость таких наблюдений была совершенно очевидна для М.М.Кожова еще в самом начале организации режимных исследований на Байкале и в первую очередь это должно было касаться систематического изучения толщи вод как основного продукционного потенциала озера: "Тщательное и систематическое изучение планктона и сопровождающих его факторов среды в Байкале имеет важное научное и практическое значение. Оно помогает раскрыть закономерности, обусловливающие "урожай" планктона и планктоядных рыб, взаимную связь явлений в процессе продуцирования органического вещества в гигантском и глубочайшем пресном водоеме, как Байкал"(Кожов, 1948). Причем, когда в настоящее время встал вопрос о целесообразности моделирования и прогнозирования сложных экосистем и переходе на тщательно спланированные исследования отдельных подсистем, как основы для прогнозирования, то для Байкала такой подсистемой может служить сообщество планктонных организмов (Брусиловский, Кожова, 1985).

Первые круглогодичные исследования планктона были проведены

в районе Больших Котов В.Н.Яснитским в 1926-1928 гг. и уже первые результаты показали своеобразие внутригодовой динамики развития фито- и зоопланктона (Яснитский, 1930). Но эти наблюдения не были продолжены в непрерывный ряд. Лишь после длительного перерыва их возобновил М.М.Кожов в 1940 г., хотя вначале они не представляли собой строго организованной системы наблюдений, но начиная уже с 1947 г. приобрели характер режимных исследований, проводимых ежедекадно, по стандартной сетке отбора проб едиными орудиями сбора. Одновременно проводили измерение некоторых абиотических факторов (температура и прозрачность воды), в некоторые годы - гидрохимии. В 30-40 гг. проводились регулярные съемки Байкала (Кожов, Паутова, 1984).

Началом систематических режимных наблюдений за распределением планктона по акватории озера можно считать 1954 г. Хотя к началу 50-х гг. был накоплен значительный материал по пространственному распределению планктона, сборы его проводились в разные сроки в различных районах озера, часто в зависимости от конкретных практических задач. М.М.Кожов (1947) писал о необходимости проведения одновременных сборов планктона по единой методике на всей акватории озера. Такие сборы были выполнены в летний период 1954 г. на 17 поперечных разрезах и 67 станциях, охватывающих всю акваторию озера (Кожов, 1957; Кожов и др., 1958). В основном схема отбора (разрезы, станции, глубины, методы сбора планктона) сохранилась до настоящего времени, за исключением нескольких разрезов и станций, которые были дополнительно включены для северной и средней частей озера. Проверенная многолетней практикой, эта система наблюдений может служить эталоном организации мониторинга на Байкале (Кожова, Ащепкова, 1985).

Анализ материалов по сезонной и межгодовой динамике планктона с начала изучения и до 1946 г. был обобщен в монографии (М.М.Кожов, 1947) и ряде статей (Кожов, 1948; Антипова, Кожов, 1953). В развитии планктона отмечены значительные колебания количества и изменения в структуре сообщества не только в течение года, но и в разные годы. Особенно резко они выражены в фитопланктоне, когда в урожайные годы сырой вес биомассы водорослей, преимущественно Melosira baicalensis и M.islandica helvetica, достигал 3-6 г/м^3 и более в слое 0-50 м. Следует обратить внимание, что в такие годы максимум в развитии водорослей отмечен в весенний период (апрель-июнь) подо льдом и после его вскрытия. При анализе развития зоопланктона подчеркивалась роль температурного

фактора в регулировании численности двух массовых видов копепод Epischura baicalensis и Cyclops kolensis , развивающихся в противофазе. В теплые годы эпишура испытывает депрессию и в большей степени подвержена заболеванию, вызываемому грибком Saprolegnia. На развитие циклопов температура воды оказывает положительное влияние. Вертикальное распределение планктона связано со спецификой распределения водорослей в толще воды и изменяется в течение года. По отдельным пространственным съемкам дается характеристика зоопланктона различных участков озера и рассматривается связь развития зоопланктона с температурным фактором (Кожов, 1934, 1936, 1947).

В монографии (Кожов, 1947) впервые проведены ориентировочные расчеты запасов кормового планктона и делается вывод о том, что толща воды оз.Байкал во много раз более продуктивна, чем его дно, даже в прибрежной области.

Систематизация и анализ первых материалов режимных наблюдений показали, насколько они необходимы. М.М.Кожов (1955) еще раз подчеркивает чрезвычайную важность продолжения этих работ на Байкале: "...нам неизвестны сколько-нибудь полные и многолетние количественные данные по сезонным изменениям планктона крупных пресных озер, с которыми можно было бы сравнить Байкал".

Увеличивающийся объем информации позволяет М.М.Кожову определить основные организационные структуры пелагического сообщества, оценить взаимосвязи внутри сообщества, а также роль абиотических факторов в развитии планктонных организмов. Была разработана схема биологических сезонов для Байкала. В основу ее были положены сведения о специфике сезонной динамики фито- и зоопланктона, их видовой и возрастной структуры, температуры воды, интенсивности циркуляции водной массы, динамики биогенных элементов, особенностей распределения планктоноядных рыб (Кожов, 1955 а, б). Прослежены изменения вертикального распределения планктона. Особая проблема - суточные вертикальные миграции зоопланктона в разные сезоны года. По специфике вертикального распределения планктона выделены подледный, переходный и летний периоды. Особенности суточных миграций рассматриваются с позиций защитно-приспособительных реакций и трофических взаимоотношений в планктоне (Кожов, 1954, 1959, 1963).

Анализ пространственного распределения планктона по акватории озера показал резкую неоднородность его состава и количест-

венных показателей в разных районах озера, обусловленную спецификой их экологических условий.

Отмечено, что одна из основных причин, определяющих распределение планктона в разных районах озера, - температурный фактор (Кожов, 1957). Полученные результаты были использованы при разработке биологических оснований для промысловой разведки пелагических рыб (Кожов, 1956).

Круглогодичные систематические наблюдения за состоянием планктона в пелагиали озера послужили основой знаний по биологии и экологии массовых видов планктона, межгодовой динамики их количества, взаимосвязям между отдельными видами внутри планктонного сообщества (Гайгалас, 1958; Антипова, 1963).

Огромный фактический материал многолетних режимных наблюдений (1946-1960 гг.) за состоянием планктонного сообщества проанализирован, и полученные результаты обобщены в монографии (Кожов, 1962). Через год эта работа была издана за рубежом (Kozhov , 1963), и до настоящего времени эта книга служит единственным источником всесторонних знаний о Байкале. На основании обширных материалов с учетом особенностей видового состава планктона, количественных показателей его развития и роли абиотических факторов проведено экологическое районирование озера. Эта схема учитывается и в настоящее время при планировании дополнительных полигонов, разрезостанций отбора проб (Кожов, 1983). Вертикальная зональность в распределении планктона принимается во внимание при выборе глубины отбора проб в точках наблюдения. Получение дополнительной информации по сезонной динамике планктона и составляющих его компонентов позволило уточнить сроки биологических сезонов. При этом начало весеннего периода (февраль) совпадает с началом активной вегетации весеннего комплекса водорослей.

Таким образом, систематические исследования толщи вод оз.Байкал позволили установить структурно-функциональные особенности планктона и определить основные принципы его пространственно-временной организации. Результаты этих исследований были последовательно обобщены в монографиях М.М.Кожова (Кожов, 1947, 1962, 1972; Kozhov , 1963). Они завершают определенный этап работ, связанных с развитием системы мониторинга на Байкале. Значение этих работ трудно переоценить. "Важнейшая научная заслуга Кожова состоит в том, что он поставил экологическую проблему биологической продуктивности Байкала, впервые сформулировал основные закономер-

ности биологического круговорота в озере. Работы Кожова и сейчас имеют большое научное и практическое значение. Можно сказать, что в его трудах заложены современные концепции биологического мониторинга оз.Байкал" (Израэль, Анохин, 1983, с.6).

Режимные наблюдения, начатые М.М.Кожовым в 40-х гг., продолжаются и в настоящее время. Используя традиционные методы анализа гидробиологической информации, получили дополнительные сведения о жизни толщи вод озера, которые позволили в какой-то мере дополнить и уточнить те представления, которые сложились в начале 60-х гг.

Уточняется систематический состав планктона, экология отдельных видов, взаимосвязи в планктоне с учетом трофической структуры, оценивается состояние планктона как кормовой базы планктоноядных рыб (Кожов, 1964, 1965, 1967 а, б; Помазкова, 1970, 1971, 1975; Помазкова, Мельник, 1977; Кожова и др., 1980; Загоренко, Каплина, 1988). Большое внимание уделяется характеристике пространственной неоднородности распределения планктона и роли данных режимных исследований в Больших Котах при оценке состояния планктона в других районах озера (Кожов и др., 1966; Антипова, 1974; Калюжная, 1974; Помазкова, 1974; Помазкова, Аров, 1977; Помазкова, Коноплева, 1977; Кожова, Шастина, 1983; Пенькова, 1988; Ряпенко, 1988), а также систематизируются данные многолетних рядов наблюдений (1946-1966) за сезонной и межгодовой динамикой численности и биомассы зоопланктона (Кожов, Помазкова, 1973).

Многолетние исследования дали толчок развитию нового направления в изучении пелагиали озера. О.М.Кожова в своем докладе на пленарном заседании отчетной конференции по итогам научно-исследовательских работ Иркутского университета в 1970 г. подчеркнула необходимость продолжения и совершенствования стационарных режимных наблюдений как "гидробиологической службы и широкого привлечения к анализу многолетних данных математических методов и составления математической модели экосистемы озера" (Кожова, 1971). Под руководством О.М.Кожовой разрабатываются теоретические основы изучения циклических процессов развития байкальского планктона и прогноза его состояния с широким привлечением разнообразных методов математической статистики и моделирования. О.М.Кожова (Кожова, 1977) определила задачи ближайшего будущего, которые состоят во внедрении в программу проводимых наблюдений статистических методов анализа и математического моделирования, совершенствования сети наблюдений, унификации получаемых материалов и соз-

дания гидробиологической информационной системы, совершенствования системы биологических наблюдений.

Результаты анализа материалов многолетних наблюдений (1946-1980 гг.) свидетельствуют о перестройках в структуре фитопланктона, которые были отмечены еще в конце 50-х гг. (Калюжная, Антипова, 1974). За счет увеличения роли мелкоклеточных видов резко возросла общая численность фитопланктона (Кожова, Загоренко, 1982). Использование методов статистики позволило установить наличие долгопериодных и короткопериодных циклов в развитии планктона (Кожова, Мельник, 1977 а; Мельник, 1977, 1978; Кожова, Павлов, 1982; Мельник и др., 1982; Ащепкова, Кузеванова, 1982). По исследованию временных рядов можно составить качественный прогноз динамики планктона на ближайшие годы (Ащепкова, Кожова, 1985). Будет сохраняться тенденция по увеличению роли мелкоклеточных видов, что будет положительно сказываться на продукционных характеристиках верхних трофических звеньев экосистемы пелагиали. Динамика продукции популяции эпишуры носит подчиненный характер и связана положительно с перестройкой в планктонном сообществе (Кожова, Кузеванова, 1985).

Для выявления причин, влияющих на весь пелагический комплекс Байкала и вызывающих колебания численности планктонных популяций, были разработаны энергетическая и функциональная модели. Несмотря на широкий круг факторов, определяющих динамику компонентов экосистемы, среди них не оказалось тех, которые являются причиной межгодовых колебаний (Ащепкова и др., 1978; Ащепкова, Кожова, 1980; Брусиловский, Кожова, 1985). Один из путей повышения качества прогнозирования состояния байкальского планктона заключается в организации отдельных моделей в общий комплекс и формирование коллективного прогноза (Брусиловский, Кожова, 1985).

Были также разработаны для Байкала качественная модель, модель сезонной динамики пространственного распределения планктона в оз.Байкал (Ащепкова, 1977, 1979). Примером имитационной модели может служить модель популяции байкальской эпишуры (Кузеванова, Кожова, Помазкова, 1978). В моделях отражаются основные научные представления о жизни толщи вод Байкала. Модели имеют важное прогностическое значение.

По мере накопления обширной гидробиологической информации, а в настоящее время мы имеем данные режимных наблюдений почти за по-

лувековой период, остро встает необходимость унификации материала и автоматизации процессов хранения и обработки информации. С этой целью была разработана для целей экологического мониторинга гидробиологическая информационная система (Кожова и др., 1982; Кожова, Пешкова, 1988; Пешкова, 1988). Специализированная информационная система занимает в системе мониторинга центральное место, так как способствует быстрой и полной реализации имеющейся базы данных.

В заключение хотелось бы остановиться на одном очень важном аспекте экологического мониторинга - таксономическом составе исследуемого сообщества. Это тем более важно для Байкала с его ярко выраженным эндемизмом флоры и фауны. Прежде всего четкая идентификация видов связана с проблемами прогнозирования состояния фитопланктона (Изместьева, Кожова, 1988). Это естественно относится и к зоопланктону. Очень важна правильность идентификации видов при организации имеющегося по фитопланктону Байкала материала в гидробиологическую информационную систему (Изместьева, Кожова, 1988).

В основе построения всех моделей гидробиологической информационной системы, разработки прогнозов лежат данные, полученные благодаря долговременным режимным наблюдениям, начатым М.М.Кожовым в 40-х гг. Они служат фундаментом для организации современных комплексных работ и являются методической основой экологического мониторинга на Байкале.

Использованная литература

Антипова Н.Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Тр./Лимнол.ин-т. 1963. Т.2(22), 4.2. С.12-28.

Антипова Н.А. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960-1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.75-85.

Антипова Н.Л., Кожов М.М. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз.Байкал // Тр./Иркут.ун-т. 1953. Т.7, сер.биол., вып. 1-2. С.63-68.

Ащепкова Л.Я. Модель пространственного распределения планктона по акватории оз.Байкал // Гидробиологические и

ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1977. Вып.1. С.62-78.

Ащепкова Л.Я. Исследование динамики экосистемы озера Байкал методом математического моделирования: Автореф. дисс... канд.биол.наук. Иркутск, 1979. 25 с.

Ащепкова Л.Я., Кожова О.М., Меншуткин В.В. Модель сезонной динамики пелагического сообщества оз.Байкал // Модели природных систем. Новосибирск, 1978. С.57-65.

Ащепкова Л.Я., Кожова О.М. Модель сезонной динамики пространственного распределения планктона в озере Байкал // Оптимальное управление природно-экономическими системами. М., 1980. С.114-127.

Ащепкова Л.Я., Кожова О.М. Прогноз динамики фитопланктона Байкала // Приемы прогнозирования экологических систем. Новосибирск, 1985. С.29-56.

Ащепкова Л.Я., Кузеванова Е.Н. О некоторых закономерностях многолетних колебаний биомассы фито- и зоопланктона Байкала // Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск, 1982. С.163-169.

Брусиловский П.М., Кожова О.М. Проблемы прогнозирования состояния экосистем // Приемы прогнозирования экологических систем. Новосибирск, 1985. С.15-23.

Гайгалас К.С. К познанию фауны коловраток озера Байкал // Изв.БГНИИ при ИГУ. 1958. Т.17, вып.1-4. С.103-144.

Загоренко Г.Ф., Каплина Г.С. Состав фитопланктона открытой пелагиали Южного Байкала в районе Больших Котов // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988. С.26-32.

Изместьева Л.Р., Кожова О.М. Структура и сукцессии фитопланктона // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск, 1988. С.97-129.

Израэль Ю.А., Анохин Ю.А. Мониторинг природной среды в регионе оз.Байкал // Проблемы регионального мониторинга состояния оз.Байкал. Л., 1983. С.4-11.

Калюжная Л.И. К вопросу об однородности результатов исследования фитопланктона на разрезе Большие Коты - Танхой // Продуктивность оз.Байкал и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.94-106.

К а л ю ж н а я Л . И . , А н т и п о в а Н . Л . О роли синедры в фитопланктоне оз.Байкал // Продуктивность оз.Байкал и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.85-94.

К о ж о в М . М . Гидрологические и гидробиологические исследования в Баргузинском заливе на Байкале в 1932 г. // Изв. БГНИИ при ИГУ. Иркутск, 1933-1934. Т.6, вып.1, С.9-84.

К о ж о в М . М . Материалы по гидробиологии Малого Моря на Байкале и миграций омуля // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1936. Т.7, вып.1-2. С.93-129.

К о ж о в М . М . Животный мир озера Байкал // Иркутск, 1947.

К о ж о в М . М . К познанию планктона в оз.Байкал. Сезонные изменения зоопланктона в оз.Байкал в 1946 г. // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1948. Т.10, вып.2. С.4-26.

К о ж о в М . М . Вертикальное распределение планктона и планктоноядных рыб озера Байкал // Вопр.ихтиологии. М., 1954. Вып.2. С.7-20.

К о ж о в М . М . Новые данные о жизни толщи вод озера Байкал // Зоол.журн. 1955. Т.34, вып.1. С.17-45.

К о ж о в М . М . Сезонные и годовые изменения в планктоне озера Байкал // Тр./Всесоюз.гидробиол.об-во. 1955 б. Т.6. С.133-157.

К о ж о в М . М . Биологические основания для промысловой разведки пелагических рыб оз.Байкал // Мат-лы по изучению производ.сил Бурят-Монг.АССР. Улан-Удэ, 1956. Вып.3. С.617-634.

К о ж о в М . М . Горизонтальное распределение планктона и планктоноядных рыб в Байкале // Тр./Байкальск.лимнолог.станция. 1957. Т.15. С.337-376.

К о ж о в М . М . О вертикальных миграциях массовых видов планктона в озере Байкал // Тр./Всесоюз.гидробиол.об-во. 1959. Т.9. С.161-174.

К о ж о в М . М . Биология оз.Байкал // Изд.АН СССР. М., 1962.

К о ж о в М . М . О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз.Байкал // Изв.СО АН СССР, сер.биол.-мед.наук. 1963. № 12, вып.3. С.105-110.

К о ж о в М . М . О кормовой базе для пелагических промысловых рыб оз.Байкал // Вопросы ихтиологии. 1964. Т.4, вып.1(30). С.125-135.

Кожов М.М. К познанию планктона оз.Байкал // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1965. Т.18, вып.1-2. С.3-17.

Кожов М.М. К вопросу о питании промысловых рыб Байкала // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1967 а. Т.20. С.116-127.

Кожов М.М. О динамике развития планктона в оз.Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967 б. С.192-201.

Кожов М.М. Очерки по байкаловедению // Иркутск, 1972.

Кожов М.М., Плохих Р.А., Поповская Г.И. К познанию гидрометеорологических и кормовых условий летних миграций байкальского омуля // Изв. БГНИИ при ИГУ. 1958 (1957). Т.17, вып.1-4. С.279-286.

Кожов М.М., Антипова Н.Л., Шнягина Г.И. О распределении планктона в оз.Байкал в летний период 1962 и 1963 гг. // Гидро-биол.журн. 1966. Т.2, № 1. С.18-26.

Кожов М.М., Помазкова Г.И. Озеро Байкал // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М., 1973. С.133-178.

Кожова О.М. Некоторые современные задачи гидробиологического изучения Сибири в связи с антропогенезацией водоемов // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С.10-16.

Кожова О.М. Задачи НИИБиологии в организации исследований по экосистемному анализу и гидробиологическому мониторингу // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Вып.1. С.19-27.

Кожова О.М. Биологический мониторинг оз.Байкал и предложения по его усовершенствованию // Проблемы регионального мониторинга оз.Байкал. Л., 1983. С.12-25.

Кожова О.М., Ащепкова Л.Я., Болдонов В.И., Рютин А.В. Гидробиологическая информационная система - основа биомониторинга водоемов Восточной Сибири // Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск, 1982. С.204-210.

Кожова О.М., Загоренко Г.Ф., Помазкова Г.И., Башарова Н.И. Сопоставление биомасс фито- и зоопланктона в Байкале, Хубсугуле и Братском водохранилище // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л., 1980. С.10-18.

Кожова О.М., Загоренко Г.Ф. О состоянии фитопланктона Байкала // Водные ресурсы. 1982. № 4. С.149-157.

Кожова О.М., Кузеванова Е.Н. Исследование многолетней динамики продукции эпишуры // Приемы прогнозирования экологических систем. Новосибирск, 1985. С.56-63.

Кожова О.М., Мельник Н.Г. К вопросу о цикличности процесса многолетних колебаний биомассы зоопланктона в оз.Байкал // Гидробиол.журн. 1977 а. Т.13, № 1. С.36-39.

Кожова О.М., Мельник Н.Г. О сезонной и многолетней динамике численности Epischura baicalensis Sars в оз.Байкал // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. 1977 б. С.28-48.

Кожова О.М., Павлов Б.К. Экологическое прогнозирование и состояние планктона Байкала // Изменчивость природных явлений во времени. Новосибирск, 1982. С.141-151.

Кожова О.М., Павлов Б.К. Биологический мониторинг Байкала // Приемы прогнозирования экологических систем. Новосибирск, 1985 а. С.4-8.

Кожова О.М., Павлов Б.К. Экологический мониторинг. Принципы и методы // Совершенствование регионального мониторинга состояния озера Байкал. Л., 1985 б. С.22-37.

Кожова О.М., Паутова В.Н. Исследования экологии планктонных водорослей водоемов Байкальского региона // Вод.ресурсы. 1984. № 3. С.114-124.

Кожова О.М., Пешкова Е.В. Практическая реализация на ЭВМ гидробиологической информационной системы // Гидробиол.журн. 1988. Т.24, № 5. С.3-9.

Кожова О.М., Шастина Н.А. Исследование пространственного распределения фитопланктона в озере Байкал методом экологического картирования // Совершенствование регионального мониторинга состояния оз.Байкал. Л., 1985. С.199-214.

Кузеванова Е.Н, Помазкова Г.И., Кожова О.М. Математическое моделирование зоопланктонной популяции Epischura baicalensis Sars озера Байкал // Математическое моделирование водных экологических систем. Иркутск, 1978. С.121-132.

Мельник Н.Г. О возможном пути прогноза численности эпишуры в озере Байкал // Долгосрочные прогнозы природных явлений. - Новосибирск, 1977. С.23-29.

Мельник Н.Г. Сезонная и многолетняя динамика зоопланктона в оз.Байкал: Автореф. дисс... канд.биол.наук. М., 978. - 19 с.

Мельник Н.Г., Помазкова Г.И., ергеева С.Д. Межгодовые изменения численности коловраток оз.Байкал // Прогнозы развития природных явлений. Новосибирск, 1982. С.119-126.

Пенькова О.Г. Характеристика состояния зоопланктона Байкала // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С.24.

Пешкова Е.В. Гидробиологическая информационная система и ее применение в мониторинге озера Байкал: Автореф. дис... канд.биол.наук. М., 1988. - 25 с.

Помазкова Г.И. Зоопланктон оз.Байкал: Автореф. дис... канд.биол.наук. Иркутск, 1970. - 22 с.

Помазкова Г.И. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы коловраток в озере Байкал (район Больших Котов) в 1956-1966 гг. // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С.17-26.

Помазкова Г.И. Зоопланктон в районе сброса промстоков Байкальского целлюлозного завода и у Танхоя // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.193-206.

Помазкова Г.И. Сезонные и годовые изменения численности и биомассы зоопланктона в районе Больших Котов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С.120-124.

Помазкова Г.И., Коноплева Г.Д. Зоопланктон в прибрежной зоне Южного Байкала (Танхой-Утулик-Мурино) // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1977. Вып.1. С.48-62.

Помазкова Г.И., Аров И.В. Зоопланктон как кормовая база для пелагических рыб оз.Байкал // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1977. Вып.1. С.124-133.

Помазкова Г.И., Мельник Н.Г. К вопросу о взаимоотношениях Epischura baicalensis Sars и Cyclops kolensis Lill. в оз.Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота. Иркутск, 1977. С.221-224.

Р я п е н к о Л . Н . Динамика состояния зоопланктона Байкала на полигоне "Комплекс" // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С.28.

Я с н и т с к и й В . Н . Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе биологической станции за 1926-1928 гг. // Изв. БГНИИ при ИГУ, 1930. Т.4. С.191-234.

K o z h o v M. Lake Baikal and its life//Hague, 1969.

S c h i n d l e r D. W. Detecting Ecosystem Responses to Anthropogenic Stress// Can. J. Fish. Aquat. Ser.-1987.Vol.44.P.6-23.

УДК 595.18:(282.256.341)(571.5)

Э.Л.Афанасьева

2.2. ЗНАЧЕНИЕ КОЛОВРАТОК В ЗООПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ И ИХ МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА

В Лимнологическом институте с 1957 г. и до настоящего времени ведутся регулярные режимные наблюдения за зоопланктоном пелагиали Байкала. Сначала они проводились на одной вертикали, расположенной в южной котловине в 7 км от мыса Березового, по направлению на станцию Танхой, над глубиной 1 420 м, т.е. в типично открытом участке озера. Пробы отбирались планктонной сетью Джеди, площадью входного отверстия, равной 1/10 $м^2$ из сита № 58, ежедекадно по стандартным горизонтам до дна. Затем с 1961 г. ежегодно в июне и сентябре проводились съемки зоопланктона по всей акватории озера по постоянной схеме станций (рис.1). Коловратки учитывались из сетяных сборов (сито № 56, 58), поэтому их значение занижено.

В зоопланктоне пелагиали озера доминирующим является холодолюбивый стенотермный веслоногий рачок - Epischura baicalensis Sars - реликт и эндемик Байкала, составляющий в течение года до 90% от численности и биомассы всего зоопланктона. Лишь в период максимального прогрева воды и массового развития зоопланктона его значение в общей численности снижается до 50-70%. В некоторые годы в пелагиали Байкала развивался другой представитель ракообразных - Cyclops kolensis Lill ., тогда доля эпишуры снижалась весной до 20%, а летом до 5% численности в отдельных котловинах озера. В последние 20 лет вспышки в развитии циклопа в пелагиали

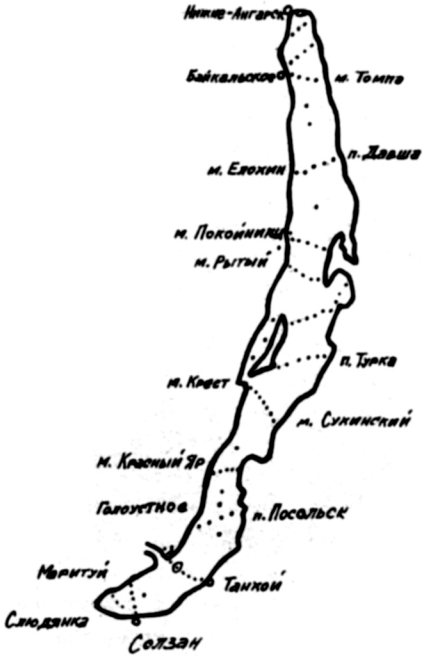


Рис.I. Схема разрезов и станций отбора проб зоопланктона в период июньских и сентябрьских съемок I96I-I988 гг. Точками показаны станции отбора проб зоопланктона. О - станция, расположенная в 7 км от мыса Березовый по направлению на Танхой

не наблюдалось (Афанасьева, I978, I987).

Коловратки - постоянный компонент зоопланктона пелагиали оз. Байкал. Они обитают в основном в верхнем 50-метровом слое в течение круглого года. К настоящему времени в планктоне всего озера известно около I50 видов и подвидов коловраток (Кутикова, I986). Большая часть из них относится к европейско-сибирскому комплексу и населяет участки прибрежно-соровой зоны. В планктоне открытого Байкала количество видов коловраток невелико, едва доходит до I7 (Помазкова, I97I).

Коловратки, обитающие в планктоне открытой пелагиали, делятся на 3 экологических группы: зимне-весенние, круглогодичные и летне-осенние (Афанасьева, I969; Помазкова, I97I). Зимне-весен-

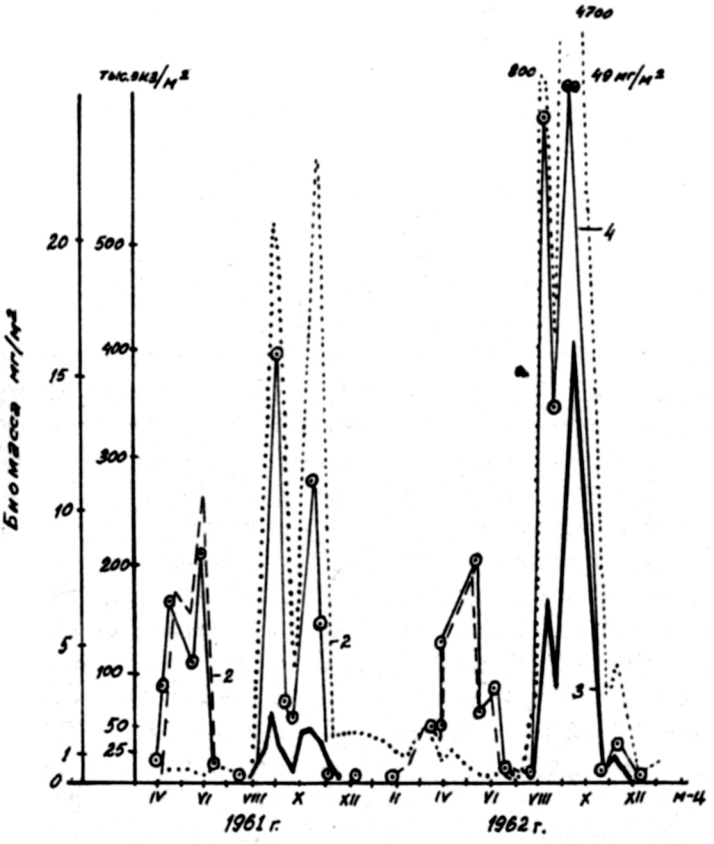


Рис.2. Сезонная динамика коловраток в открытом Байкале в 1961 и 1962 гг. (в слое 0-50 м), тыс.экз./м²: 1 - зимне-весенние коловратки; 2 - круглогодичные коловратки; 3 - лет-не-осенние коловратки; 4 - биомасса всех коловраток

ние коловратки представлены в основном эндемичными видами: Syncha-eta pachypoda, Notholca intermedia, N.grandis , а также N.acumi-nata и S.kitina. Они встречаются в планктоне с конца февраля до конца июня (рис.2.1). В течение всего года в планктоне открытого Байкала обитают следующие виды: Kellicottia longispina, Filinia terminalis, Keratella quadrata, K.cochlearis.

Эти широко распространенные в водоемах Палеарктики виды в оз.Байкал образуют формы, отличающиеся крупными размерами и от-

сутствием цикломорфоза (Гайгалас, 1958). Они вместе с зимне-весенними относятся к байкальскому комплексу организмов. В подледный период количество круглогодичных коловраток обычно мало, но с конца июля оно резко возрастает, достигая максимума в августе-сентябре, иногда октябре (рис.2.2). В период максимального прогрева воды в открытых районах озера появляются летне-осенние коловратки, представленные озерно-соровыми группами: Synchaeta stylata, S.grandis , Asplanchna priodonta, Conochilus unicornis, Collotheca mutabilis и др. Центром распространения их являются крупные заливы, соры и мелководные участки озера. В открытой пелагиали они достигают наибольшей численности и биомассы в сентябре, выпадая из планктона к концу октября-ноябрю (рис.2.3).

Как видно из рис.2, сезонная динамика численности и биомассы коловраток в пелагиали Байкала полностью соответствует развитию отдельных экологических групп. Отмечаются межгодовые изменения численности их, доминирования тех или иных видов и смещение сроков максимального развития разных комплексов.

Во время июньских съемок значение коловраток в планктоне пелагиали Байкала невелико (2-8% от общей численности зоопланктона). Однако за период с 1962 по 1988 гг. в среднем для всего озера выделяются годы, когда доля коловраток повышалась от 12 до 59%. В 1964, 1968, 1976, 1979 и 1982 гг. в подледный период наблюдалась массовая вегетация водорослей из рода Melosira, причем в 1964, 1968 и 1982 гг. развивалась M.baicalensis , а в 1976 и 1979 гг. - Synedra и M.islandica (Поповская, 1985). Следовательно, роль коловраток в июньском планктоне возрастает в годы массового развития диатомей в подледный период и в следующий за ними год. Подобная закономерность хорошо прослеживается в планктоне средней котловины озера (табл.1). В южной и северной котловинах повышение доли коловраток в планктоне отмечалось лишь в годы массовой вегетации водорослей подо льдом. Так, в Северном Байкале это были 1965, 1968, 1976 и 1979 годы. В годы высокой значимости коловраток в планктоне преобладали зимне-весенние формы во всем озере, кроме 1976 г., когда во всех котловинах господствовали круглогодичные коловратки. В 1964 г. в Южном и Среднем Байкале доминировала Notholca intermedia , в 1968 г. - во всех котловинах преобладала по численности Synchaeta pachypoda , а в 1979 г. в Южной котловине доминировала S .pachypoda, в средней -Notholca grandis и S.pachypoda, а в Северной - S.pachypoda и N.intermedia. Количественные характеристики коловраток в июне очень

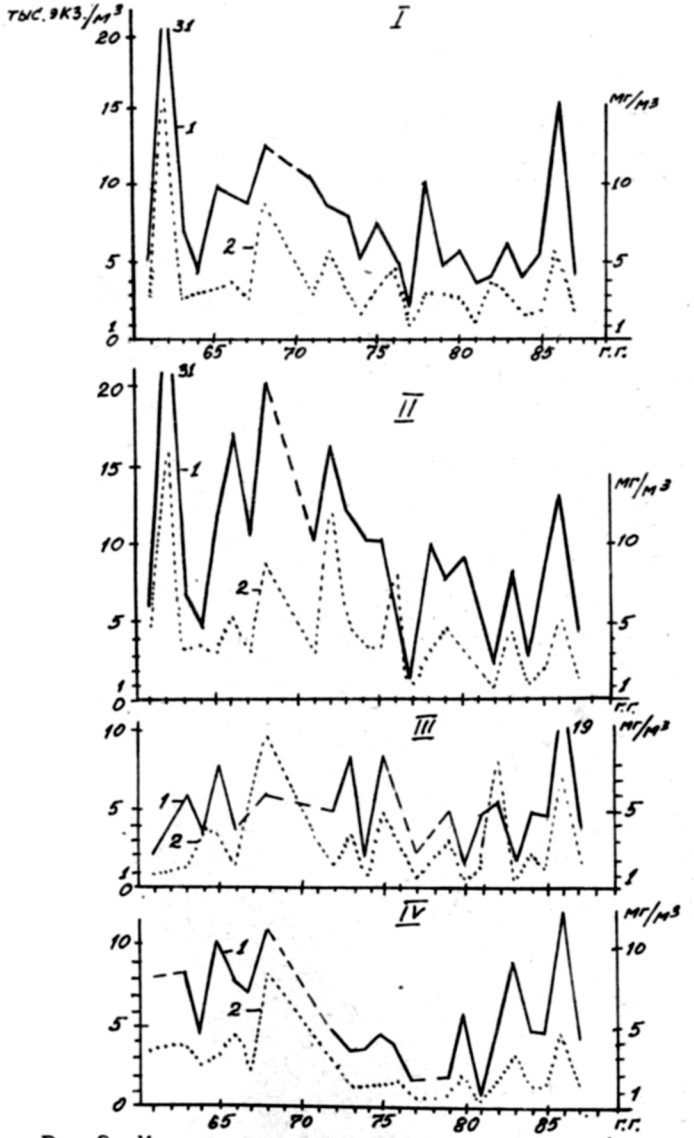


Рис.3. Межгодовая динамика численности и биомассы коловраток в пелагиали открытого Байкала в период максимального развития (сентябрь 1961-1987 гг.), слой 0-50 м: 1 - численность, тыс.экз./м³; 2 - биомасса, мг/м³; I - в среднем по всему озеру, II - в южной котловине, III - в средней котловине, IУ - в северной котловине

Таблица

Значение отдельных групп организмов в зоопланктоне пелаги в июне 1962-1988 гг. (в % от общей численности зоопланктона в слое

Организм	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1971	1972	1973	1974
											Южная
Эпишура	90	94	22	87	96	95	14	96	86	98	97
Циклопы	0	2	28	6	0	1	7	1	1	0	0
Кладоцеры	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Коловратки	10	4	50	7	4	4	79	3	13	2	3
											Средняя
Эпишура	93	97	66	75	95	95	41	-	97	94	97
Циклопы	1	1	2	6	0	1	4	-	0	0	0
Кладоцеры	0	0	0	0	0	0		-	0	0	0
Коловратки	6	2	32	19	5	4	55	-	3	6	3
											Северная
Эпишура	92	96	92	70	99	94	52	-	99	98	99
Циклопы	0	1	1	2	0	1	3	-	0	0	0
Кладоцеры	0	0	0	0	0	0	0	-	0	0	0
Коловратки	8	2	7	28	1	5	45	-	1	2	1

ц а I

али Байкала
0-50 м)

I975	I976	I977	I978	I979	I98I	I983	I984	I985	I986	I987	I988
котловина											
86	64	96	96	7I	98	85	99	95	97	98	94
0	0	0	0	I	0	I	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
I4	36	4	4	28	2	I4	I	5	3	2	6
котловина											
96	52	7I	98	70	98	78	93	95	98	98	94
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	48	29	2	30	2	22	7	5	2	2	6
котловина											
97	72	97	98	66	98	98	98	97	98	99	98
0	0	0	0	I	0	0	0	0	0	0	0
0	0	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	28	2	2	33	2	2	2	3	2	I	2

Таблица

Значение отдельных групп в
в сентябре 1961-1987 гг. (

Организм	1961	1962	1963	1964	1965	1966	1967	1968	1971	1972	1973	1974
												Южная
Эпишура	49	31	61	5	59	76	73	29	30	41	64	62
Циклопы	29	7	14	77	17	1	4	20	10	8	1	1
Кладоцеры	1	7	3	9	0	0	2	3	4	1	0	2
Коловратки	21	55	22	9	24	23	21	48	56	50	35	35
												Средняя
Эпишура	74	-	51	53	48	92		42	-	49	69	76
Циклопы	8	-	20	24	25	2	-	21	-	14	1	2
Кладоцеры	0	-	2	2	3	0	-	5	-	6	0	3
Коловратки	18	-	27	21	24	6	-	32	-	31	30	19
												Северная
Эпишура	68	-	61	78	34	86	80	53	-	64	66	80
Циклопы	4	-	11	5	25	1	1	16	-	6	8	2
Кладоцеры	1	-	6	4	10	1	1	4	-	1	3	6
Коловратки	27	-	22	13	32	12	16	27	-	29	23	12

ц а 2

зоопланктоне пелагиали Байкала
в % от общей численности зоопланктона в слое 0-50)

1975	1976	1977	1978	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987
котловина												
67	56	88	61	35	60	70	81	67	91	60	43	74
0	7	1	3	22	3	2	2	4	1	4	7	5
0	2	3	2	6	0	0	0	0	0	0	9	0
33	35	8	34	37	37	28	17	29	8	35	41	21
котловина												
64	-	61	-	42	81	74	48	89	61	54	32	64
1	-	3	-	20	5	0	3	2	2	5	9	8
1	-	3	-	8	1	0	2	1	1	1	9	2
34	-	33	-	30	13	26	47	8	36	40	50	26
котловина												
77	65	85	-	57	64	81	62	61	68	54	41	66
1	8	3	-	18	3	2	2	5	3	5	8	7
5	9	1	-	8	1	4	0	1	3	4	11	2
17	18	11	-	17	32	13	36	33	26	37	40	25

близки во всех котловинах озера: низкие значения не превышали I тыс.экз./м^3,а высокие - 9-I4 тыс.экз./м^3. Биомасса коловраток в июне была во все годы очень низкой и составляла в общей биомассе зоопланктона от долей до 2%.

В период летнего максимума в развитии коловраток роль этой группы в планктоне пелагиали Байкала заметно возрастает. В период сентябрьских съемок в среднем для всего озера коловратки составляли от II до 43% от общей численности зоопланктона. Их количество изменялось от 2 (в I977 г) до I5 тыс.экз./м^3 (в I986 г.) в слое 0-50 м, биомасса их не превышала 9 мг/м^3. В табл.2 представлено значение, которое занимают коловратки в период их массового развития в зоопланктоне разных котловин. В южной котловине выделяются годы, когда численность коловраток превосходит все другие группы - это I962, I968 и I97I гг., и годы, в которые наблюдается равное количество коловраток и эпишуры - это I972, I979 и I986 гг. В средней котловине - в I982, I985 и I986 гг. коловратки составляли 47, 40 и 50% - соответственно, а в северной - в I965, I985 и I986 гг. соответственно, 32, 37 и 40% численности зоопланктона (табл.2). Наибольшего развития коловратки достигали в южной котловине озера и значение их в планктоне было более высоким, чем в средней и северной котловинах (рис.3). Ярче проявлялись всплески и спады численности коловраток также в Южном Байкале, в отдельные годы их количество доходило до 20 тыс.экз./м^3 (I968 г.) и даже 37 тыс.экз./м^3 (I962 г.).

Высокая численность коловраток в Среднем Байкале наблюдалась лишь в I986 г. (I9 тыс.экз./м^3), а в остальные годы высокие значения численности коловраток не превышали как и в Северном - 9 тыс. экз./м^3. Однако в I968 и I986 гг. в Северном Байкале численность коловраток достигала II и I2,5 тыс.экз./м^3 соответственно. В этих котловинах было больше лет с низкими величинами численности коловраток (менее 5 тыс.экз./м^3) (см.рис.3). В сентябрьском планктоне во все годы исследований в период максимального развития коловраток преобладали круглогодичные байкальские виды во всех котловинах. Но в некоторые годы существенную роль играли виды летне-осенней группы, развивающиеся в прибрежной зоне открытого Байкала и восточного берега южной и средней котловин, в Селенгинском р-не (Synchaeta stylata, Conochilus unicornis, Collotheca mutabilis, Asplanchna priodonta) и у западного берега в северной котловине Conochilus unicornis . В среднем, по всему озеру наблюдается тенденция спада высоких и низких значений биомассы коловраток с I968 г. (с 9 до 3

мг/м^3) и лишь в 1986 г. она составила 5,5 мг/м^3. Подобная картина наблюдалась и в Южной котловине (см.рис.3). В Среднем Байкале такой тенденции не отмечалось, довольно высокие всплески биомассы были в 1982 г. (до 8 мг/м^3) и в 1986 г. (7 мг/м^3). В Северном Байкале биомасса коловраток ниже, чем в предыдущих котловинах, но начиная с 1982 г. наблюдается ее некоторый подъем (3-4,5 мг/м^3 - соответственно в 1983 и 1986 гг.) (см.рис.3).

На протяжении всех лет наблюдений даже в период максимального развития коловратки в планктоне всего озера по биомассе играли незначительную роль. Их биомасса почти на 2 порядка была ниже, чем биомасса эпишуры.

Использованная литература

А ф а н а с ь е в а Э.Л. Значение ветвистоусых и коловраток в планктоне пелагиали Байкала // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах, 1969. Ч.2. С.35-36.

А ф а н а с ь е в а Э.Л. Зоопланктон // Проблемы Байкала. Новосибирск, 1978. С.193-199.

А ф а н а с ь е в а Э.Л. Изучение зоопланктона // Путь познания Байкала. Новосибирск, 1987. С.210-226.

Г а й г а л а с К.С. К познанию фауны коловраток оз.Байкал// Изв.биол.-географ.НИИ при Иркут.ун-те, 1958. Т.17. Вып.1-4. С.103-143.

К у т и к о в а Л.А. Таксономический обзор фауны коловраток озера Байкал // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных / Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т.152. С.89-105.

П о м а з к о в а Г.И. Сезонная и годовая динамика численности и биомассы коловраток в оз.Байкал // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С.17-26.

П о п о в с к а я Г.И. Фитопланктон оз.Байкал // Тезисы У съезда ВГБО. Тольятти, 1985. С.207-208.

УДК 574.632.(282.356.341)

О.М.Кожова

2.3. К ПРОБЛЕМЕ ОЦЕНКИ СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА БАЙКАЛА В РАЙОНЕ БАЙКАЛЬСКОГО ЦЕЛЛЮЛОЗНО-БУМАЖНОГО КОМБИНАТА В ПОДЛЕДНЫЙ ПЕРИОД

Для оценки состояния байкальского планктона в очагах антропогенного влияния мы проводим круглогодичные наблюдения за динамикой

его состава и численности на серии полигонов, расположенных на разном удалении от сброса промышленных очищенных сточных вод (ПОСВ) Байкальского ЦБК в шельфовой (глубина 40–50 м), пограничной (100–200 м) и пелагической зонах (700 и более м) (Изместьева, Кожова, 1987). Пограничной зоной мы вслед за Л.Р.Изместьевой называем ту, где можно ожидать смешение признаков в характеристике планктона, характерного для шельфовой и пелагической зон.

Эти исследования проводятся на базе Байкальского филиала экологической токсикологии ВНИИВО Госкомприроды СССР (БФЭТ), сбор и камеральную обработку материала проводят сотрудники БФЭТ Т.Д.Самойленко и другие, что мы отмечаем с особенной благодарностью. Анализ многолетних наблюдений позволил нам установить следующее.

В подледный период, когда сильное влияние гидродинамических факторов менее вероятно, чем в период открытой воды, а следовательно, перемешивание ПОСВ с байкальской водой менее выражено, можно ожидать, что различия в планктоне в пределах исследованного района будут более четкими. Для выяснения изменений в структуре зоопланктона, происходящих под влиянием ПОСВ Байкальского ЦБК, мы проанализировали его пространственное распределение в подледный период (15–24 марта 1988 г.). Как и везде в Байкале, в зоопланктоне преобладала эпишура, а в ее популяции – науплии (до 30,6 тыс. экз./м^3; копеподитов до 7,5 тыс.экз./м^3, половозрелых до 4,5 тыс. экз./м^3.

Шельфовая зона отличалась от пелагической значительно более высокой численностью науплий и существенно меньшим количеством половозрелых. Количество копеподитов в шельфовой и пелагической зонах было сходным. В пределах каждой из зон на разных полигонах различия в структурных популяционных параметрах были выражены меньше, чем между зонами. Наименьшее количество половозрелых в шельфовой зоне обнаружено на полигоне, расположенном восточнее сброса ПОСВ.

Вертикальное распределение разных возрастных групп эпишуры в шельфовой и пелагических зонах было сходным, а максимальное количество отмечалось в слое 0–25 м. Это соответствует закономерностям вертикального распределения эпишуры в фоновых районах.

Существенные отклонения от этой закономерности отмечены в пограничной зоне. В данном случае мы отнесли к ней полигоны, расположенные над глубиной 200 м. Здесь повышена концентрация науплий в слое 25-50 м, копеподитов в слое 0-50 м, половозрелых - 25-50 м и у дна. Если выразить численность разных возрастных групп эпишуры в процентах, приняв максимальную численность в том или ином столбе за 100%, то картина окажется следующей (табл.):

Таблица

Численность возрастных групп эпишуры (в %)

Слой, м	Науплии		Копеподиты		Половозрелые	
	Пелагическая зона	Пограничная зона	Пелагическая зона	Пограничная зона	Пелагическая зона	Пограничная зона
0-25	100	80-32	100	100-72	100	90-45
25-50	84-63	100	27-21	100-95	63-28	100-76
50-100	7-4	9-7	3-2	27-16	10-3	46-11
100-200	2-1	2	6-1	12-11	10-1	100-31

Абсолютное количество науплий в пограничной зоне было близко к таковому в пелагической, половозрелых было меньше, чем в пелагической, а копеподитов было меньше, чем в пелагической и шельфовой зонах.

Аномалии в вертикальном распределении разных возрастных групп эпишуры в пограничной зоне мы не можем объяснить суточными вертикальными миграциями, так как пробы отбирали в одно и то же время суток.

Аналогичные данные по пограничной и шельфовой зонам в фоновых районах, т.е. значительно удаленных от Байкальского ЦБК, сравнение которых с вышеприведенными помогло бы выявить роль естественных факторов в описываемом явлении, к сожалению, отсутствуют. Если указанные отличия в популяционных параметрах эпишуры в промежуточной зоне связаны с влиянием ПЮСВ, то одним из критериев их влияния можно считать аномалии в вертикальном распределении разных возрастных групп эпишуры. Эту гипотезу надлежит проверить в последующих наблюдениях при строгом соблюдении единовременности отбора проб.

На разных полигонах шельфовой зоны, несмотря на относительно

мало выраженные отличия в популяционных параметрах эпишуры, существенно различается доля мертвых особей. Так, на двух полигонах, расположенных западнее сброса ПОСВ, мертвых особей эпишуры не обнаружено. В непосредственной близости от сброса ПОСВ отмечены в небольшом количестве мертвые науплии и копеподиты, а мертвых половозрелых не обнаружено. Наиболее высокая доля мертвых особей (доли процента мертвых от суммы живых и мертвых) отмечена на полигоне, расположенном в 0,5 км восточнее сброса ПОСВ, особенно в слое 25-50 м (доля мертвых науплий в слое 0-25 м - 3,5%, копеподитов - 3,1%, половозрелых 0%; в слое 25-50 м 13,3%, 18,6% и 0% соответственно). В пограничной и пелагической зонах мертвых особей в этот срок наблюдений не обнаружено. Это говорит о том, что аномалии в вертикальном распределении эпишуры в пограничной зоне - смещение максимума численности, особенно копеподит и взрослых в более глубокие (а у взрослых - в слои 100-200 м) - можно объяснить, например, гидродинамическими условиями пограничной зоны - проявление вертикальных токов воды.

Эти данные по зоопланктону мы сравнили с результатами анализа сапрофитной микрофлоры (СМ), проводимого в эти же сроки и на тех же полигонах. Оказалось, что такие характеристики зоопланктона, как минимальная из зарегистрированных величин численность половозрелых и наиболее высокая доля мертвых особей эпишуры, отмеченные на полигоне, расположенном восточнее сброса ПОСВ в шельфовой зоне, согласуется с высокой численностью СМ, и это отмечается не только в поверхностном слое, но и на глубине 25 и 50 м. Это не противоречит выводу, сделанному автором на основе анализа многолетних данных, полученных в районе Байкальского ЦБК: влияние ПОСВ можно констатировать не только по увеличению абсолютного количества СМ, но и закономерностям их вертикального распределения.

Использованная литература

Изместьева Л.Р., Кожова О.М. Особенности временной и пространственной динамики хлорофилла "а" и ассимиляционной активности планктона Южного Байкала в районе г.Байкальска. Байкальск, 1987. Рук.деп. в ВИНИТИ, № 2462-В-87.

Кожова О.М., Павлов Б.К. Популяционные аспекты исследования зоопланктона оз.Байкал // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск, 1986. С.132-138.

УДК 574.632 (282.256.341)

Л.Р.Изместьева, Н.Б.Усенко,
С.В.Шимараева, Л.Н.Ряпенко

2.4. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПЕЛАГИАЛИ БАЙКАЛА В РАЙОНАХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

М.М.Кожов в своих работах неоднократно подчеркивал необходимость систематических исследований населения Байкала (Кожов, 1962; 1967). В последние годы своей жизни особенное внимание в этом плане он уделял изучению участка Байкала, подверженного влиянию промышленных сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (БЦБК). По инициативе и под руководством профессора М.М.Кожова в 1961 г., еще до пуска завода, в этом районе сотрудниками НИИ биологии при Иркутском университете были начаты комплексные гидробиологические исследования. С 1970 г. этими работами руководит профессор О.М.Кожова.

Первоначально основное внимание в этом районе уделялось изучению фито- и зоопланктона, донных сообществ (Кожов и др., 1970, сб., 1982). Хорошо изучена динамика микробиоценозов в толще вод и донных отложениях (Максимова, Максимов, 1980). В меньшей степени изучены особенности продукционного процесса. Так, первичная продукция измерялась лишь в 1975-1977 гг. (Калюжная, Беляев, 1978), в последующие годы - вплоть до 1987 г. - подобные исследования, насколько нам известно, не проводились.

В настоящей работе предпринята попытка оценить состояние планктона в районе, примыкающем к БЦБК. Фитопланктонное сообщество оценивалось по характеру распределения хлорофилла "а" и величин первичной продукции; бактериопланктон - по общей численности и количеству гетеротрофных бактерий; зоопланктон - по численности, соотношению живых и погибших организмов.

Исследования проведены в Южном Байкале в 1986-1988 гг. в один биологический сезон - лето (июль). Особое внимание было уделено району, непосредственно примыкающему к г.Байкальску, площадью около 40 км^2, где отбор проб проводился по учащенной сетке станций (полигон БЦБК). Для сравнения был собран материал на поперечных разрезах, именуемых в дальнейшем контрольными, расположенных в пределах акватории Южного Байкала западнее и восточнее полигона БЦБК на достаточном удалении от него (до 10-15 км). Дополнительно

проанализированы круглогодичные материалы по содержанию хлорофилла "а", собранные сотрудниками Байкальского филиала института экологической токсикологии. Сбор этого материала осуществлялся в пределах полигона БЦБК на станциях, расположенных в разных глубинных зонах как в непосредственной близости от труб сброса, так и в удалении от них.

Содержание хлорофилла "а" определялось стандартным методом (Сб." Unesko", 1964 г.). Около 3 л воды профильтровывали через нуклеопоровые фильтры производства Объединенного института ядерных исследований с диаметром пор I мкм с предварительно нанесенным слоем углекислого кальция из расчета I0 мг/см^2 поверхности фильтра. Фильтры хранились в эксикаторе над силикагелем и обрабатывались в течение двух недель со дня отбора проб. Экстракцию пигментов проводили 90%-м ацетоном, оптическая плотность измерялась на спектрофотометре СФ-26. Концентрацию хлорофилла "а" рассчитывали по формуле стандартного метода.

Первичная продукция определялась скляночным методом в радиоуглеродной модификации. Методы подготовки изотопа, полевых наблюдений и камеральной обработки были обычными (Романенко, Кузнецов, 1974). Пробы отбирались в 100-миллиметровые склянки с поверхности. После добавления в отобранную пробу воды I мл раствора активностью $8 \cdot 10^6$ имп./мин., склянки экспонировались 24 ч в баке на палубе судна. Темновая ассимиляция определялась аналогично, но заполненные склянки помещались в мешочки из черного плотного материала, а затем в них добавлялся изотоп. Для фильтрации проб из "светлых" и "темных" склянок использовались мембранные фильтры марки "Сынпор" № 6 с диаметром пор 0,45 мкм. Радиоактивность раствора изотопа и фильтров просчитывали на сцинтилляционном счетчике СБС-2. Опыты ставились в двух повторностях. При расчетах первичной продукции фитопланктона вводилась поправка на величину темновой ассимиляции углекислоты.

Отбор проб для определения микробиологических показателей осуществлялся в асептических условиях. Для определения ОЧБ 50 мл исследуемой воды профильтровывалось через мембранный фильтр марки "Сынпор" с диаметром пор 0,23 мкм. Фильтры окрашивались 5%-м карболовым эритрозином. Количество бактерий подсчитывалось в 20 полях зрения при увеличении I 000 под микроскопом "Эргавал".

Гетеротрофные бактерии учитывались методом глубинного посева на среде РПА:I0 в 2 повторностях. Посевы инкубировались при

температуре 18-20° С, и на 10-е сутки подсчитывали выросшие колонии (Романенко, Кузнецов, 1974).

Пробы зоопланктона отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 37,5 см и цедильным конусом из мельничного сита № 55, по фракциям 0-25 и 25-50 м. Обработку проб проводили общепринятым в гидробиологии счетным методом (Кожова, Мельник, 1978) с учетом живых и погибших организмов. Методика окрашивания мертвых клеток проционовым красным красителем разработана и описана В.Б.Ивановым (Иванов, 1982). Краситель способен окрашивать всех исследованных нами представителей зоопланктона, если со времени их гибели прошло не менее 4-х часов. Погибшие науплии эпишуры окрашиваются равномерно по всему объему тела. Копеподиты наиболее интенсивно окрашиваются в области цефалоторокса, остальные же части тела имеют более слабую окраску. Если рачок имеет повреждения, то на этом участке ткани также окрашиваются (некротическое пятно). В полевых условиях пробу зоопланктона осторожно выливали в специально приготовленный полиэтиленовый стакан, имеющий вместо дна натянутое мельничное сито № 76. Для удобства в работе и для сохранения в целостности организмов во время слива пробы желательно, чтобы он находился в емкости большего объема. Затем стакан с осевшим на мельничном сите зоопланктоном помещали в 0,05 мг/л раствор красителя на 25-30 мин. После чего пробу отмывали от красителя, а осадок тщательно смывали в склянки с 4%-м формалином.

Гидрологические условия в июле 1986-1988 гг. оценивались по температуре и прозрачности воды. Для пространственного распределения этих показателей, как на полигоне БЦБК, так и на контрольных участках для всех трех лет наблюдений характерно уменьшение степени прогрева поверхностных вод от литоральной к пелагической зоне и, наоборот, увеличение прозрачности с глубиной. Эта картина типична для Байкала.

В межгодовом аспекте исследуемые годы по средним значениям температуры воды не различаются. Однако при оценке температуры по такому критерию, как медиана, оказалось, что в 1986 г. около 70% наблюдений составляют значения выше медианы, определенной для всей совокупности данных, тогда как в остальные годы 28-50%. Несколько выше в июле 1986 г. и максимальные значения температуры (15° С) по сравнению с 1987 г. (14° С) и 1988 г. (11,5° С). Прозрачность воды в 1986 г., напротив, была минимальной (8,6 на полигоне БЦБК и 7,4 м на контрольных участках). В июле 1987 г. ее средние величины составляли 9,8 и 10,6 м, в июле 1988 г. 13 и 14,6

соответственно. Все вышесказанное позволяет отнести 1986 г. к наиболее теплому за исследованный период. Различия по температуре и прозрачности воды между 1987 и 1988 гг., как показал критерий Краскела-Валлиса, не достоверны. Наиболее полно гидрологическая ситуация в исследованном районе представлена в табл.

Таблица

Распределение гидрологических характеристик в Южном Байкале в июле 1986-1988 гг.

Год	Температура воды, °С				Прозрачность воды, м			
	n	lim	M±m	CV,%	n	lim	M±m	CV,%
			Полигон БЦБК					
1986	31	8,2-15,0	11,2±0,4	18	31	6,0-11,5	8,6±0,3	19
1987	36	4,0-14,0	9,1±0,5	30	36	4,5-18,0	9,8±0,8	47
1988	36	9,0-11,5	10,4±0,1	58	36	6,0-20,0	13,0±0,8	35
			Контрольные участки					
1986	14	9,1-15,2	11,7±0,6	19	14	3,0-12,0	7,4±0,7	38
1987	16	4,1-13,4	9,4±0,8	32	16	5,0-20,0	10,6±1,1	35
1988	15	4,5-11,5	9,0±0,6	27	16	6,5-26,0	14,6±1,6	44

Примечание: n - число наблюдений, lim - пределы колебаний, M±m - среднее арифметическое и ошибка, CV - коэффициент вариации, %.

По данным круглогодичных наблюдений в 1986-1988 гг. содержание хлорофилла "а" в трофогенном слое (0-25 м) изменялось в исследуемом районе от 0,1 до 3,3 мг/м^3, т.е. лежало в пределах, свойственных олиготрофным водоемам (Иоргансен, 1985). Вертикальное распределение было характерным для Байкала. В большинстве случаев (105 из 197) максимальные величины регистрировались на глубине 10 м.

В сезонном ходе концентраций хлорофилла "а" резких межгодовых отличий не выявлено. Для всех исследованных лет характерно отсутствие подледного подъема концентраций хлорофилла "а" и наличие ярко выраженного осеннего максимума, приходящегося на конец сентября - октябрь. Такой тип сезонной динамики позволяет отнес-

ти исследуемые годы к "неурожайным". Оценка гетерогенности распределения концентраций хлорофилла "а" в районе исследований показала следующее. В большинстве случаев изменчивость этого показателя определяется удаленностью станций от берега, т.е. уменьшением количества хлорофилла "а" от мелководных к глубоководным станциям. Такое распределение концентраций не противоречит полученным ранее для Байкала данным (Изместьева, 1983; Изместьева и др., 1990; Изместьева, Усенко, 1988; Усенко, 1987).

В распределении хлорофилла "а" в июле 1986-1988 гг. на полигоне БЦБК сохраняются закономерности, установленные по круглогодичным данным. Однако этот район характеризуется несколько пониженным в некоторые годы (1986-1987 гг.) количеством хлорофилла "а" по сравнению с контрольными участками. Это иллюстрирует сопоставление средних величин (в скобках приведены коэффициенты вариации):

Год	Полигон БЦБК	Контрольные участки
1986	0,9±0,04 (29%)	1,39±0,17 (47%)
1987	0,39±0,04 (59%)	0,57±0,04 (30%)
1988	0,48±0,07 (88%)	0,48±0,01 (75%)

Особенно характерно понижение концентраций хлорофилла "а" (примерно в 1,5 раза) для небольшого по площади участка, примыкающего непосредственно к трубам сброса сточных вод. Это подтверждается и данными по первичной продукции, величины которой в июле 1986 и 1987 гг. в поверхностном слое воды изменялись от 20 до 70 мгС/м^3·сут., т.е. в пределах, свойственных Байкалу для этого периода года. На участке же у труб сброса величины первичной продукции оказались пониженными, иногда в 2 раза.

Таким образом, в исследованном районе сохраняются основные закономерности сезонной и вертикальной динамики хлорофилла "а", установленные для Байкала. Абсолютные концентрации хлорофилла и первичной продукции колеблются в пределах, характерных для малопродуктивных водоемов. Дисперсия продукционных показателей в большей степени обусловлена удаленностью от берега, чем от труб сброса. Однако, на фоне благополучной в целом экологической ситуации, в определенные периоды пониженными концентрациями хлорофилла "а" и величинами первичной продукции выделяется небольшой участок озера у труб сброса БЦБК. Дальнейшее системное изучение процесса первичного продуцирования будет способствовать конкретизации эко-

логической обстановки в данном районе, в том числе установлению степени и устойчивости эффекта сточных вод БЦБК.

Микробиологические показатели изучались в июле 1986-1987 гг. В целом, полученные данные по численности бактериопланктона укладываются в пределы колебаний этих показателей в предыдущие годы (Сб., 1982; Максимова, Максимов, 1989, сб., 1983).

На полигоне БЦБК у поверхности воды общая численность бактерий (ОЧБ) изменялась от 144 до 1 784 тыс.кл/мл, наибольшие ее величины приходятся на более теплый 1986 г.

На разных станциях полигона и на контрольных участках распределение ОЧБ согласуется с изменением температуры и прозрачности воды, постепенно уменьшаясь от литорали к пелагиали. Резких различий в ОЧБ между полигоном БЦБК и контрольными участками за исследованный период не выявлено, о чем свидетельствуют и средние ее значения (в скобках коэффициент вариации):

Год	Полигон БЦБК	Контрольные участки
1986	1 087±53 (22%)	1 028±28 (10%)
1987	275±14 (29%)	330±39 (44%)

Гетеротрофные бактерии, учитываемые на РПА:10, являются индикаторной группой на наличие легкоокисляемого органического вещества. Их содержание в поверхностном слое воды на полигоне БЦБК изменялось от 1 до 1 120 кл/мл. Количество гетеротрофов в более теплый 1986 г. на полигоне БЦБК в 3,6, на контрольных участках в 2,2 раза выше, чем в 1987 г. Наиболее высокая численность гетеротрофов наблюдалась на всех разрезах в литоральной зоне, а на расстоянии 7 км от берега была уже на порядок ниже. Пространственное распределение гетеротрофов в исследованном районе характеризуется более высокой степенью гетерогенности по сравнению с ОЧБ. "Микрозональность" в распределении гетеротрофов проявляется на фоне общей закономерности в распределении бактерий: уменьшении численности от литорали к пелагиали и сильнее выражена в холодный 1987 г.

Максимальных значений численность гетеротрофов достигает в оба исследованных года на станциях, расположенных против сброса очищенных сточных вод БЦБК: 1 120 кл/мл в 1986 г. и 992 кл/мл в 1987 г. На контрольных участках пределы колебаний численности гетеротрофов были ниже, чем на полигоне БЦБК. Так, в 1986 г. количество гетеротрофов на контрольных участках колебалось от 37 до

520, на полигоне БЦБК от 34 до I I20 кл/мл, а в I987 г. от 9 до 735 и от I до 992 кл/мл соответственно, составляя в среднем:

Год	Полигон БЦБК	Контрольные участки
I986	5I5±69 (6I%)	I87±4I (79%)
I987	I43±35 (I46%)	85±50 (22I%)

В целом для исследованного района численность бактерий и их пространственное распределение характерны для Байкала. Исключение составляет участок, расположенный у труб сброса очищенных сточных вод БЦБК, характеризующийся повышенными деструкционными показателями.

Зоопланктонное сообщество изучалось в июле I987-I988 гг. Видовой состав зоопланктона представлен , в основном, эпишурой (97-I00%). Кроме эпишуры были отмечены в небольшом количестве циклопы и круглогодичные коловратки. Основную часть популяции эпишуры в I987 г. составляли науплии и копеподиты в равном соотношении. или с преобладанием науплий в I,5-2 раза, а в I988 г. науплий было в I,5-4 раза меньше, чем копеподитов. Зрелые особи эпишуры составляли от 0,5 до 9% общей численности зоопланктона.

В I987 г. численность эпишуры на полигоне БЦБК в слое 0-50 м изменялась от 3,I до 2I и в среднем составила I0,8+I,7 тыс.экз/м^3 (CV= 60%). Рассмотрим пространственную изменчивость численности зоопланктона. При сравнении численности эпишуры на станциях, расположенных на одном поперечном разрезе, но в разных глубинных зонах, оказалось, что на трех разрезах из пяти численность эпишуры выше в пелагиали. Средняя численность в прибрежной зоне в слое 0-50 м была 9,9±2,2 тыс.экз./м^3, а в пелагиали - I2,8±3,0 тыс. экз./м^3 - величины, очень близкие средней для всего полигона. Хотя по средним величинам прослеживается тенденция увеличения численности в пелагической зоне, однако однофакторный дисперсионный анализ не подтвердил, что расстояние от берега является фактором, значимо влияющим на количество эпишуры, по крайней мере, при данном объеме наблюдений. Для оценки изменчивости в меридиональном направлении за критерий среднего положения мы выбрали медиану. Оказалось, что в группе станций, расположенных против труб сброса и западнее во всех зонах глубин, численность эпишуры больше медианы, а в группе станций, расположенных восточнее труб соответственно меньше (за исключением одного значения). Различия между этими группами статистически достоверны, что свидетельствует о сни-

жении численности эпишуры на участке, непосредственно примыкающем к трубам сброса и восточнее их.

В пределах слоя 0-50 м на всех станциях, кроме одной против труб сброса (глубина 40 м), эпишура концентрировалась в верхнем слое 0-25 м, где ее численность была в 2-10 раз выше, чем в слое 25-50 м. Над трубой сброса рачки концентрировались глубже 25 м, где их численность превышала численность в верхнем слое в 2 раза. Эти различия в вертикальном распределении зоопланктона скорее всего не связаны со временем отбора проб, так как сборы проведены практически в одно и то же время (11-15 ч). Не связаны они с вертикальным распределением температуры, сходным на всех станциях. Следует отметить, что на этой станции самая высокая температура воды у поверхности - 14^{0} С, но она не превышает температурного максимума, при котором должно происходить угнетение популяции эпишуры. При исключении этой станции с нетипичным вертикальным распределением из общей совокупности данных, оказывается, что концентрация эпишуры в слоях 0-25 и 25-50 м тесно связана между собой ($r = 0,83$), т.е. численность в нижнем слое воды определяется количеством эпишуры в верхнем.

Как и на полигоне БЦБК, на других участках Южного Байкала эпишура является абсолютным доминантом, формируя на отдельных станциях полностью зоопланктоценоз (100%). Возрастная структура популяции на центральных станциях южной оконечности озера (у пос. Култук) и на контрольных участках у восточного берега была идентична той, что выявлена на полигоне БЦБК. Однако на участках у западного берега и на части центральных станций соотношение резко смещалось в сторону науплий (90-99%). Можно сделать заключение, что на этих участках происходит запаздывание в развитии эпишуры, вероятно связанное с экологическими условиями (слабое развитие шельфа, отсутствие крупных притоков и более низкая температура воды). Численность эпишуры на контрольных участках колебалась в слое 0-50 м от 0,8 до 24,7 тыс.экз./$м^{3}$, причем средняя численность на прибрежных станциях (глубины до 200 м) была 10,9$\pm$2,2, а на центральных - 16,6$\pm$2,2 тыс.экз./$м^{3}$, и эти величины незначительно отличались как от средней для этого участка 12,7$\pm$1,6, так и средней для полигона БЦБК - 10,8$\pm$1,7. Если сравнить выборку, сформированную из данных, полученных по всему Южному Байкалу с выборкой, сформированной на всех данных, полученных на полигоне БЦБК с помощью критерия Краскела-Валлиса, оказывается, что досто-

верных различий между ними нет, хотя внутри [illegible]
было сказано выше, достоверно выделялся участок восточнее труб сброса.

Очевидно, что широкий диапазон естественной изменчивости количественных и структурных показателей состояния зоопланктона в совокупности с экологической неоднородностью районов оз.Байкал затрудняют использование принятого в гидробиологической практике метода биологического анализа для выявления антропогенного воздействия на сообщества.

Поиск показателей, позволяющих адекватно оценить состояние популяций, крайне актуален. Одним из таких подходов является окрашивание, позволяющее учитывать отдельно живые и погибшие организмы.

Для выявления возможностей использования проционовых красителей для этих целей применительно к байкальскому зоопланктону нами был проведен ряд экспериментов, которые позволили уточнить время окрашивания планктеров и полностью подтвердили, что погибшие организмы хорошо окрашиваются проционовым красным красителем, а живые организмы не окрашиваются.

Сбор материала и окрашивание зоопланктеров проводили на этом же полигоне ЕЦБК в июле 1988 г. Пространственное распределение зоопланктона здесь было сравнительно однородным в каждом из исследованных слоев воды, а его численность изменялась в пределах, свойственных для Байкала для этого сезона и составляла в верхнем слое 0-25 м от 3,4 до 13,6 тыс.экз./м^3 (в среднем 7,1$\pm$0,5 тыс.экз./м^3), а в слое 25-50 м от 0,5 до 4,2 тыс.экз./м^3 (в среднем 1,4$\pm$0,2 тыс.экз./м^3).

Количество погибших рачков в разных слоях мало отличалось друг от друга и было в слое 0-25 м и 0,33$\pm$0,11 тыс.экз./м^3, а в слое 25-50 м 0,4$\pm$0,05 тыс.экз./м^3. Разница между этими величинами недостоверна. При относительном постоянстве числа погибших организмов доля их от общей численности в разных слоях была разной - в слое 25-50 м она была достоверно выше. В среднем доля погибших рачков в слоях 0-25 и 25-50 м различалась примерно в 7 раз (0-25 м - 4,4% при колебаниях от 1 до 11% и 25-50 м - 29% при колебаниях от 15 до 58% от общей численности эпишуры). Следует отметить, что из этой схемы выпадает лишь одна станция в 3 км восточнее труб сброса в 7 км от берега, где резко возрастала доля погибшей эпишуры (59%) и наблюдалась самая высокая численность мертвых рачков (3,9 тыс.экз./м^3) в слое 0-25 м.

пятно с повышенным содержанием мертвой эпишуры в зоопланктоне в слое 0-25 м наблюдалось непосредственно против труб сброса. Оно распространялось вдоль берега в восточном направлении от них на 3 км, и от берега на 3-7 км. В слое 25-50 м это пятно регистрировалось также против труб сброса, но с равномерным распространением к востоку и западу от них на I,5-2 км и I-3 км вглубь озера. Ориентировочно участок с повышенной долей мертвых рачков в слое 0-50 м можно оценить по этим показателям площадью не более I0 км^2. Он расположен против труб сброса и несколько вытянут в восточном направлении. Анализ данных по распределению численности зоопланктона в I987-I988 гг. на этом участке показал аналогичные, хотя и менее очевидные результаты.

Суммируя вышеизложенное, можно считать, что пространственное распределение исследованных показателей в Южном Байкале, в том числе и в зоне, примыкающей к БЦБК, характеризуется, в первую очередь, сохранением общей для Байкала закономерности - уменьшением количества хлорофилла "а", первичной продукции, общей численности бактерий, численности гетеротрофов от литорали к пелагиали на фоне аналогичным образом изменяющейся температуры воды. Достоверных различий в распределении эпишуры между пелагиалью и литоралью не выявлено, хотя тенденция увеличения численности в пелагиали прослеживается. Оценивая межгодовые изменения гидрологических и гидробиологических показателей, следует отметить, что I986 г. характеризуется не только более высокой степенью прогрева водных масс, но и более однородным распределением значений температуры. Соответствующим образом изменяются и продукционно-деструкционные показатели - в более теплом I986 г. не только выше их значения, но и меньше коэффициенты вариации. И уже на фоне этой картины выделяется небольшой участок, оцениваемый по различным показателям различающейся площадью, но не превышающий по самым максимальным оценкам I0 км^2, непосредственно примыкающий к трубе сброса очищенных сточных вод БЦБК. Он характеризуется пониженными продукционными, и напротив, повышенными деструкционными показателями. Причем в годы с разным температурным режимом реакция различна. Наиболее сильно реагируют на антропогенный источник гетеротрофные бактерии, их численность увеличивается в среднем в 2,8 в теплый I986 и в I,7 раза - в холодный I987 г. Первичная продукция в более теплый год снижается в среднем в 0,2, в холодный - в 2 раза. Общая численность бактерий остается более

или менее постоянной. Аномально, с понижением численности в I,6 раза, распределена здесь и эпишура.

Анализ сопряженности изменчивости продукционных и деструкционных показателей методом корреляционного анализа не дал однозначных результатов. Так, для более холодного года выявлена положительная достоверная корреляция между общей численностью бактерий и содержанием хлорофилла "а", а для более теплого - нет. Первичная продукция и содержание хлорофилла "а" изменялись независимо друг от друга в зоне, непосредственно прилегающей к БЦБК, но тесно коррелировали на удаленных от него участках. При анализе сопряженности изменчивости эпишуры и содержания хлорофилла "а", а также общей численности бактерий, обнаружилась тенденция их обратной зависимости, хотя коэффициенты корреляции были не особенно высоки.

Полученные результаты свидетельствуют о преимущественном влиянии на распределение гидробиологических показателей в Южном Байкале природных факторов. Антропогенное же влияние носит подчиненный характер, по-разному проявляясь в годы с разным температурным режимом.

Использованная литература

Иванов В.Б. Активные красители в биологии. М., 1982.

Изместьева Л.Р. Содержание хлорофилла "а" в водоемах Байкальского региона: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Киев, 1983. 24 с.

Изместьева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Фотосинтетические пигменты как компонент мониторинга Байкала // Водн.ресурсы. 1990. № 3. С.89-95.

Изместьева Л.Р., Усенко Н.Б. Содержание хлорофилла "а" в Южном Байкале// Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С.97.

Йоргансен С.Э. Управление озерными системами. М., 1985.

Калюжная Л.И., Беляев А.А. Фитопланктон Байкала в районе Байкальского целлюлозно-бумажного комбината в 1975 г.//Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск, 1978. Вып.2. С.207-209.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Кожов М.М. К вопросу о возможных последствиях загрязнений вод оз.Байкал промстоками целлюлозной промышленности. Иркутск, 1967.

Кожов М.М., Помазкова Г.И., Устюжин Ю.А. Распределение зоопланктона в Южном Байкале// Изв.Биол.-географ.НИИ. Иркутск, 1970. Т.23, вып.1. С.87-94.

Кожова О.М., Мельник Н.Г. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск, 1978.

Максимова Э.А., Максимов В.Н. Микробиология вод Байкала. Иркутск, 1989.

Проблемы регионального мониторинга состояния озера Байкал. Л., 1983.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лаб.руководство. Л., 1974.

Усенко Н.Б. Оценка хлорофилла "а" как компонента режимного мониторинга//XXIX Всесоюз.гидрохим.совещ.: Тез.докл. Ростов-на-Дону, 1987.

Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982.

УДК 574.524 (282.256.341)

Н.И.Лопатина, Т.И.Мазуренко,
О.М.Кожова, Л.Р.Изместьева

2.5. ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ АВТОТРОФНОГО ЗВЕНА ПЕЛАГИАЛИ БАЙКАЛА. РАННЕЕ ЛЕТО 1990 г.

В данной статье рассматриваются функциональные и структурные характеристики фитопланктона Байкала, полученные в районе на научно-исследовательском судне "Г.Ю.Верещагин" с 4 по 7 июля 1990 г. Район работ: Южный Байкал - середина разреза Бугульдейка-Харауз; Средний Байкал - середина разрезов Ухан-Тонкий и Хобой-Крестовый; Северный Байкал - полигон Елохин-Давша, включающий 5 станций и середина разреза Тыя-Немнянка.

Первичная продукция и фотосинтетические пигменты

Методика сбора и обработки материала. Первичная продукция фитопланктона (ПП) определялась скляночным методом в радиоуглеродной модификации. Методы подготовки изотопа, полевых наблюдений и камеральной обработки были обычными (Романенко, Кузнецов,

1974). Пробы отбирались в 100-миллилитровые склянки с поверхности водоема. После добавления в отобранную пробу 0,5 мл рабочего раствора $NaH^{14}CO_3$ активностью 4 · 10^6 имп./мин. склянки экспонировались в баке на палубе судна. Темновая ассимиляция определялась аналогично, но заполненные пробой склянки помещались в мешочки из плотного черного материала, а затем в них добавлялся изотоп. Для фильтрации проб из "светлых" и "темных" склянок использовались нуклеопоровые фильтры производства Объединенного института ядерных исследований с диаметром пор 0,5 мкм. После суточной экспозиции пробы фиксировали фиксатором Утермеля и фильтровали при разрежении не более 0,2 атм. Радиоактивность раствора изотопа и фильтров определялась на сцинтилляционном счетчике РЖС-05. Опыты ставились в 2-х повторностях. При расчетах ПП вводилась поправка на величину темновой ассимиляции углекислоты.

Хлорофилл "а" определяли стандартным методом по UNESCO - на большинстве станций в столбе воды до глубины 250 м, т.е. до глубины, куда проникает 1% падающей солнечной радиации, а на некоторых станциях только в поверхностном слое воды. Пробу воды объемом около 3 л профильтровывали, так же , как и для определения ПП, через нуклеопоровые фильтры с диаметром пор 0,5 мкм с предварительно нанесенным слоем углекислого кальция из расчета 10 мг/$см^2$ поверхности фильтра. Фильтры хранили в эксикаторе над слоем натронной извести и обработали в течение 10 дней со дня отбора проб. Экстракцию пигментов проводили 90% ацетоном, оптическую плотность экстракта измеряли на спектрофотометре СФ-26. Концентрацию хлорофилла "а" рассчитывали по формуле стандартного метода. Суточное ассимиляционное число (САЧ) рассчитывали как отношение суточной первичной продукции к содержанию хлорофилла "а".

Анализ полученных результатов показал следующее (табл.1). Более высокой продуктивностью выделяется станция в Южном Байкале, где ПП у поверхности составила 15,79 мг С/$м^3$ в сутки, а концентрация хлорофилла "а" 2,21 мг/$м^3$. Эти показатели хорошо согласуются с прозрачностью воды по диску Секки (S), которая была здесь самой низкой по сравнению с другими станциями - 5,5 м. Но фотосинтетическая активность фитопланктона, если судить о ней по САЧ, была здесь самой низкой и равнялась 7,14 мг С/мг хл."а" в сутки.

Первичная продукция фитопланктона и концентрация хлорофилла "а" в Среднем Байкале в это время были значительно ниже, чем в Южном. Концентрация хлорофилла "а" изменялась в поверхностном

Таблица I

Концентрация хлорофилла "а" (хл."а", мг/м^3), суточная первичная продукция (ПП, мг С/м^3 сут), темновая ассимиляция (ТА,мг С/м^3.сут) и суточное ассимиляционное число (САЧ, мг С/мг хл."а") в пелагической зоне открытого Байкала в начале июля 1990 г.

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	S, м	t°C	Хл. "а"	ПП	ТА	САЧ
4.07.90	Разрез Бугульдейка-Харауз	0	5,5	8,00	2,2I	I5,79	0,3I	7,I4
4.07.90	разрез мыс Уханмыс Тонкий	0	22,0	4,80	0,4I	3,76	0,08	9,I6
4.07.90	мыс Хобой-мыс Крестовый	0	-	4,68	0,94	-	-	-
		I0	-	4,64	0,78	-	-	-
		20	-	4,39	0,58	-	-	-
		30	-	4,23	0,94	-	-	-
		50	-	4,06	0,74	-	-	-
5.07.90	Полигон Елохин-Давша,	0	I7,0	3,76	0,54	4,78	0,I4	8,8
		I0	-	3,70	0,46	-	-	-
	станция 3	30	-	3,64	0,48	-	-	-
		50	-	3,64	0,53	-	-	-
		80	-	3,66	0,45	-	-	-
		I00	-	3,60	0,5I	-	-	-
		I20	-	3,60	0,45	-	-	-
		I60	-	3,60	0,42	-	-	-
6.07.90	станция I	0	I8,0	3,68	0,56	5,90	0,06	I0,
		60	-	3,64	0,47	-	-	-
		I00	-	3,64	0,60	-	-	-
		I50	-	3,64	0,45	-	-	-
6.07.90	Станция 5	0	23,0	4,04	0,26	5,3I	0,I5	20,42
		I0	-	3,70	0,37	-	-	-
		40	-	3,64	0,32	-	-	-
		I25	-	3,66	0,22	-	-	-
		250	-	3,58	0,I5	-	-	-
6.07.90	станция 7	0	25,0	4,05	0,27	6,05	0,I7	22,4I
		I2	-	3,88	0,39	-	-	-
		57	-	3,78	0,39	-	-	-

Окончание табл. I

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	S, м	t°C	Хл. "а"	ПП	ТА	САЧ
		I25	-	3,78	0,20	-	-	-
		250	-	3,59	0,08	-	-	-
6.07.90	Станция 9	0	I8,0	3,68	0,37	3,92	0,22	I0,59
		2	-	3,68	0,27	-	-	-
		5	-	-	0,33	-	-	-
		8	-	3,65	0,33	-	-	-
		30	-	3,63	0,23	-	-	-
		I00	-	3,60	0,32	-	-	-
		250	-	3,53	0,I2	-	-	-
7.07.90	Станция I7	0	8,0	7,33	0,69	9,62	0,25	I3,94
	Тыя-Немнянка	3	-	-	0,55	-	-	-
		6	-	-	0,59	-	-	-
		I2	-	6,I0	0,58	-	-	-
		29	-	4,57	0,80	-	-	-
		50	-	4,I6	0,32	-	-	-
		I25	-	3,84	0,29	-	-	-
		250	-	3,54	0,04	-	-	-

слое воды от 0,4I до 0,94 мг/м^3. Воды Среднего Байкала были и значительно более прозрачны, S = 22 м. Суточная ПП на середине разреза Ухан-Тонкий была незначительной - 3,76 мг С/м^3, САЧ для этого района - 9,I6 мг С/мг хл."а" в сутки. По вертикали в слое 0-50 м содержание хлорофилла "а" изменялось незначительно - от 0,94 мг/м^3 в поверхностном слое воды до 0,74 мг/м^3 на глубине 50 м.

Пелагический полигон Елохин-Давша в Северном Байкале характеризовался высокой прозрачностью воды - от I7 до 25 м по диску Секки. В поверхностном слое воды содержание хлорофилла "а" изменялось от 0,26 на центральной станции до 0,56 мг/м^3 у Восточного берега, т.е. было еще ниже, чем в Среднем Байкале, и значительно более низким, чем в Южном. Суточная ПП изменялась от 3,92 до 6,05 мг С/м^3. Более низкие величины ПП зарегистрированы у западного берега озера. На центральной станции полигона суточная ПП составила 5,3I мг С/м^3. Фотосинтетическая активность фитопланктона, судя по САЧ, была относительно высока - она изменялась от 8,85 до 22,4I мг С/мг хл."а" в сутки. Самые высокие САЧ зарегистрированы

на центральной станции озера и у западного берега. Вертикальное распределение хлорофилла "а" в слое 0-250 м было неоднородным. В верхнем 100-метровом слое хлорофилл "а" изменялся незначительно, но в более глубоких слоях концентрация его резко снижалась до 0,08-0,15 мг/м^3.

Станция, расположенная севернее полигона Елохин-Давша, на середине разреза Тыя-Немнянка, характеризовалась значительно более мутными водами, прозрачность составила всего 8 м. В этом районе сказывается влияние рек Верхней Ангары и Кичеры. Концентрация хлорофилла "а" в поверхностном слое здесь выше, чем на полигоне - 0,69 мг/м^3, также выше и величина суточной ПП - 9,62 мг С/м^3, САЧ составило 13,94 мг С/мг хл."а". Вертикальное распределение здесь также отличается от такового на полигоне. В основном хлорофилл "а" сконцентрирован в верхнем 30-метровом слое, ниже которого его концентрация резко падает, составляя на глубине 250 м 0,04 мг/м^3.

Результаты, полученные в июле 1990 г., желательно было сравнить с данными предыдущих лет. Но, к сожалению, в этот сезон года съемки по всему Байкалу нами не проводились - наши исследования охватывали в основном период позднего лета - конец августа-сентябрь. Поэтому результаты 1990 г. можно сравнить лишь с данными, полученными в предыдущие годы на пелагической станции № 1, расположенной в Южном Байкале против пос.Большие Коты, в 2 км от берега. Период раннего лета (конец июня-июль) в Южном Байкале характеризуется по нашим данным (1982-1983 и 1986-1989 гг.) высокой прозрачностью воды - от 16 до 26 м, гомотермией в начале этого периода и постепенным прогреванием до 10-12^0 С к концу его.

Суточная ПП колебалась от 2,01 до 13,53 мг С/м^3, концентрация хлорофилла "а" - от 0,1 до 1,0 мг/м^3 (табл.2). Как нами было установлено ранее, в этот период года содержание хлорофилла "а" в Южном Байкале находится в прямой зависимости от температуры воды, а коэффициент корреляции между этими параметрами достигает 0,88 (Паутова и др., 1985; Изместьева и др., 1990). САЧ изменялось от 4,03 до 21,16 мг С/мг хл."а" в сутки. Максимум ПП по вертикали во всех наблюдениях регистрировался не у поверхности воды, а был заглублен, как правило, до глубины, соответствующей 1/4 S . В отдельных случаях он регистрировался на глубине 1/2 S и даже S. У поверхности воды, очевидно, ингибирующее влияние на величину ПП оказывает солнечная радиация. Водоросли, развивающиеся в оз. Байкал, в разные периоды года, как нами было показано ранее, име-

Таблица 2

Концентрация хлорофилла "а" (Хл."а", мг/м^3), суточная первичная продукция (ПП, мг С/м^3·сут), темновая ассимиляция (ТА, мг С/м^3·сут) и суточное ассимиляционное число (САЧ, мг С/мг хл"а") в пелагической зоне открытого Байкала (у пос.Большие Коты, станция № I) в конце июня-начале июля 1986-89 гг.

Дата	S , м	Глубина отбора проб, м	t°C	Хл. "а"	ПП	ТА	САЧ
10.07.86	16,0	0	6,8	0,92	13,52	0,57	14,76
		1/4 S 4	6,2	1,03	22,41	0,78	21,86
		1/2 S 8	-	1,03	19,05	0,82	18,49
		1 S 16	6,1	1,18	9,82	0,49	8,32
		2 S 32	-	1,42	5,33	0,34	3,75
		3 S 48	5,9	0,57	0,03	0,33	0,05
4.07.87	16,0	0	5,6	0,10	2,01	0,15	21,16
		1/4 S 4	4,7	0,06	3,30	0,27	53,23
		1/2 S 8	-	0,05	3,95	0,23	75,96
		1 S 16	4,5	0,18	4,61	0,23	26,19
		2 S 32	-	0,20	1,81	0,13	9,23
		3 S 48	4,3	0,19	0,67	0,11	3,45
28.06.88	26,0	0	4,0	0,17	1,04	0,06	6,12
		1/4 S 6,5	-	0,19	2,27	0,00	11,95
		1/2 S 13	-	0,17	2,07	0,00	12,18
		1 S 26	3,8	0,17	1,17	0,01	6,88
		2 S 52	-	0,26	0,35	0,00	1,35
		3 S 78	3,8	0,25	0,39	0,00	1,56
27.06.89	24,0	0 0	4,4	0,34	1,37	0,41	4,03
		1/4 S 6	4,0	0,15	5,32	2,15	35,47
		1 S 24	4,1	0,25	5,23	0,66	20,92
		2 S 48	4,1	0,40	1,65	0,32	4,12
		3 S 72	4,0	0,31	2,11	0,56	6,81

ют различный световой оптимум. Для этого периода года он составляет 15-48 Вт/м^2 (Паутова и др., 1983). Об ингибирующем влиянии света у поверхности воды свидетельствует и следующее. Исследования ПП на станции № I проводятся нами в фотическом слое воды,

Таблица 3

Биомасса нанно- и фитопланктона (мг/м^3)
в пелагической зоне открытого Байкала
в начале июля 1990 г.

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м.	t°,C	Биомасса			доминирующих видов	
				нанно-планктона	фито-планктона	суммарная		
4.07.90	разрез Бугульдейка-Хараус	0	8,00	II3,5	946,I	I059,6	Chrysidalis sp.	582
	станция 2						Chroomonas acuta	82
	s = 5,5 *m*						Glenodinium sp.	II3
4.07.90	разрез м.Уханмыс Тонкий	0	4,80	39,5	296,0	335,5	Melosira baicalensis	244
	станция 3						Gymnodinium coeruleum	28
	s = 22 *m*							
4.07.90	мыс Хобой-	0	4,68	24,2	882,0	906,2	Melosira baicalensis	7I0
	мыс Крестовый						Dinobryon cylindricum	43
	станция 4						Gimnodinium coeruleum	38
5.07.90	Полигон	30	3,76	I7,5	I6,5	34,0	Gimnodinium coeruleum	9
	Елохин-Давша						Chroomonas acuta	2
	станция 6							
	s = 32 *m*	50	3,76	64,5	29,7	94,2	Melosira baicalensis	26
		I00	3,72	38,0	37,0	75,0	Melosira baicalensis	I8
							Dynobryon cylindricum	8
							Gymnodinium coeruleum	5
		240	-	I3,6	I7,2	30,8	Gymnodinium coeruleum	8
							Dynobryon cylindricum	3
							Chroomonas acuta	2

Продолжение табл. 3

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	t°,C	Биомасса				
				нанно-планктона	фито-планктона	суммарная	доминирующих видов	
5.07.90	станция 7 (3)	0	3,76	2I,3	I42,7	I64,0	Melosira baicalensis	52
	S = I7 m						Цисты	20
							Dinobryon sociale	I8
		50	3,64	I8,9	I02,4	I2I,3	Melosira baicalensis	28
							Dinibryon cylindricum	I8
							Gymnodinium coeruleum	I8
6.07.90	станция 8 (I)	0	3,68	32,6	I04,2	I36,8	Dinobryon cylindricum	34
	S = I8 m						Melosira baicalensis	3I
							Dinobryon sociale	I7
		I00	3,64	34,I	252,2	286,3	Melosira baicalensis	I77
							Dinobryon cylindricum	58
	станция I2(5)	0	4,04	3I,7	38,4	70,I	Melosira baicalensis	20
	S = 23 m						Dinobryon cylindricum	6
							Gymnodinium coeruleum	4
	станция I4(7)	0	4,05	23,7	I4,0	37,7	Gymnodinium coeruleum	5
	S = 25 m						Chroomonas acuta	3
							Dinobryon cylindricum	2
	станция I6(9)	0	3,68	25,3	8I,2	I06,5	Melosira baicalensis	64
	S = I8 m						Gymnodinium coeruleum	6

Окончание табл. 3

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	t°	Биомасса			доминирующих видов	
				нанно-планктона	фито-планктона	суммарная		
		2	3,68	54,3	59,2	II3,5	Melosira baicalensis	52
							Gymnodinium coeruleum	6
7.07.90	станция I7 Тыя-Немнянка	0	7,33	I25,8	76,9	202,7	Chroomonas acuta	43
							Chrysidalis sp.	II
							Melosira baicalensis	II
	s = 7 m	3	-	543,I	52,7	595,8	Chroomonas acuta	3I
							Chrysidalis sp.	I3
		6	-	509,5	47,I	556,6	Chroomonas acuta	30
							Chrysidalis sp.	I4
		I2	6,I0	492,9	74,0	566,9	Chroomonas acuta	48
							Chrysidalis sp.	I6
		29	4,57	5I,6	92,4	I44,0	Chroomonas acuta	29
							Chrysidalis sp.	9
		50	4,I6	28,9	22,9	5I,8	Gymnodinium coeruleum	I0
							Цисты	6
							Chroomonas acuta	3
7.07.90	станция I7	I25	3,84	24,6	7I,4	96,0	Melosira baicalensis	55
	Тыя-Немнянка						Gymnodinium coeruleum	I2
		250	3,54	7,9	I27,7	I35,6	Melosira baicalensis	II5

Таблица 4

Численность нанно- и фитопланктона в пелагической зоне открытого Байкала в начале июля 1990 г., тыс.кл/л

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	Численность					
			фитопланктона	нанно-планктона	в том числе Synechocystis limnetica	доминирующих видов фитопланктона		
4.07.90	разрез Бугульдейка-Харауз станция 2	0	7 496	53 061	52 061	Chrysidalis sp.	6	728
						Chroomonas acuta		483
4.07.90	разрез мыс Ухан-мыс Тонкий станция 3	0	113	18 496	18 462	Melosira baicalensis		25
						Chroomonas acuta		43
						Glenodinium sp.		11
4.07.90	мыс Хобой-мыс Крестовый станция 4	0	477	11 336	11 326	Melosira baicalensis		60
						Chroomonas acuta		190
						Dinobryon sociale		117
5.07.90	Полигон Елохин-Давша станция 6	30	57	8 180	8 180	Gymnodinium coeruleum		9
						Chroomonas acuta		2
						Melosira baicalensis		26
		50	17	30 121	30 120	Chroomonas acuta		5
						Dinobryon sociale		4
						Melosira baicalensis		3
		100	46	11 467	10 879	Dinobryon sociale		13
						Chroomonas acuta		10
						Chroomonas sp.		6

Продолжение табл. 4

Дата	Место отбора	Глубина отбора проб, м	Численность фитопланктона	нанопланктона	в том числе Synechocystis	в том числе Limnetica	доминирующих видов фитопланктона	
		240	38	6 348	6 348		Chroomonas acuta	I0
							Chrysidalis sp.	8
							Dinobryon cylindricum	5
5.07.90	станция 7(3)	0	3I0	9 945	9 945		Chrysidalis sp.	93
							Цисты	4I
5.07.90	станция 7(3)	50	276	8 800	8 796		Chrysidalis sp.	II7
							Цисты	43
							Dinobryon cylindricum	34
6.07.90	станция 8(I)	0	203	I5 I92	I5 I90		Dinobryon cylindricum	40
							Chroomonas acuta	43
							Dinobryon sociale	62
		I00	I39	I5 948	I5 948		Melosira baicalensis	I5
							Dinobryon cylindricum	59
							Chrysidalis sp.	I9
	станция I2(5)	0	47	I4 778	I4 778		Chroomonas acuta	I6
							Chrysidalis sp.	7
							Жгутиковые	4
	станция I4(7)	0	59	II 056	II 050		Chroomonas acuta	I6
							Dinobryon sociale	I2
							Dinobryon cylindricum	5

Продолжение табл. 4

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	Численность					
			фитопланктона		наннопланктона	в том числе Synechocystis limnetica		доминирующих видов фитопланктона
6.07.90	станция I6 (9)	0	72	II 796	II 792		Melosira baicalensis	7
							Chroomonas acuta	22
							Chrysidalis sp.	I8
		2	I7	25 332	25 330		Melosira baicalensis	7
							Chroomonas acuta	4
							Dinobryon sociale	2
7.07.90	станция I7 Тыя-Немнянка	0	444	58 826	58 8I2		Chroomonas acuta	253
							Chrysidalis sp.	I27
		3	446	252 958	252 753		Chroomonas acuta	I84
							Chrysidalis sp.	I55
		6	367	238 325	238 259		Chroomonas acuta	I78
							Chrysidalis sp.	I58
		I2	547	230 299	230 2I5		Chroomonas acuta	286
							Chrysidalis sp.	I88
							Жгутиковые	43
		29	365	24 208	24 I92		Chroomonas acuta	I59
							Chrysidalis sp.	I0I
							Жгутиковые	35
		50	64	I3 470	I3 468		Chroomonas acuta	I8
							Цисты	I2
							Chrysidalis sp.	8
		I25	24	II 474	II 474		Melosira baicalensis	I2
							Glenodinium sp.	3
							Dinobryon sociale	2

Дата	Место отбора (станция)	Глубина отбора проб, м	Численность				
			фитопланктона	нанопланктона	в том числе Synechocystis limnetica	доминирующих видов фитопланктона	
7.07.90	станция I7	250	44	3 70I	3 70I	Melosira baicalensis	I9
						Цисты	20

т.е. до глубины, соответствующей 3S по диску Секки. Минимальные по вертикали величины не всегда регистрируются в самых нижних, т.е. наименее освещенных слоях, в некоторых случаях продукция минимальна у поверхности. Фотосинтетическая активность фитопланктона, судя по САЧ, как правило, также максимальна не у поверхности, а на глубине I/4 S -S. Наибольшее за период исследований САЧ было зарегистрировано 4.07.I987 на глубине, соответствующей I/2 S и составило 75,96 мг С/мг хл."а".

Фитопланктон

Сбор фитопланктона проводили батометром, фиксировали фиксатором Утермеля. Учет численности водорослей проводили после концентрирования проб отстаиванием с последующим дополнительным фильтрованием через мембранный фильтр. При расчетах биомассы фитопланктона использованы данные О.М.Кожовой и др. (I983) по индивидуальным размерам планктонных водорослей Байкала.

Состав фитопланктона был характерным для пелагиали Байкала в период начала лета. Судя по численности, супердоминантным видом был Synechocystis limnetica, в группу доминантных видов входили Chroomonas acuta и Chroomonas sp., Chrysidalis sp. Меньшую роль играли Dinobryon cylindricum, Gymnodinium sp. Присутствие мелозиры говорит о ее урожае в предшествующий период.

По численности и обилию фитопланктона в рассматриваемой совокупности проб можно выделить три группы. Максимальное количество фитопланктона отмечено лишь на нескольких станциях, где максимально и количество хлорофилла "а". Достаточно высокое количество обнаруживается в верхних слоях воды на остальных станциях. Группа проб с низкой концентрацией фитопланктона характеризует глубинные слои.

Как видно, данные по фитопланктону в целом соответствуют тем представлениям, которые сложились на основе предыдущих многолетних исследований.

Использованная литература

I. Изместьева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Фотосинтетические пигменты как компонент мониторинга Байкала // Водные ресурсы, 1990. № 3. С.89-95.

2. Паутова В.Н., Каплин В.М., Лопатина Н.И. Сезонные изменения зависимости фотосинтеза фитопланктона от температуры и облученности // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С.91-95.

3. Паутова В.Н., Щербакова И.К., Изместьева Л.Р. Динамика хлорофилла "а" и гидрологические факторы // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1985. Вып.7. С.63-65.

4. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных вод: Лаб.руководство. Л., 1974.

5. Report of SCOR-UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments. Paris: Unesco, 1964.12 p.

О.М.Кожова, Л.Р.Изместьева,
Г.А.Святенко

2.6. ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ Г.БАЙКАЛЬСКА

При оценке антропогенного воздействия промышленных очищенных сточных вод Байкальского целлюлозно-бумажного комбината (ПОСВ БЦБК) на экосистему Байкала важно исследовать состояние всех составляющих ее звеньев, так как каждое из них может характеризоваться разной устойчивостью по отношению к воздействию ПОСВ. Одно из таких звеньев, важнейшее в энергетическом отношении, - фитопланктон.

На основе анализа пространственно-временной динамики концентрации хлорофилла "а", определяемого спектрофотометрическим методом, сделан вывод, что району г.Байкальска присущи все те свойства динамики растительных пигментов (пространственные различия, се-

зонная и межгодовая периодичность), которые свойственны Байкалу в целом. В отношении пространственных различий слелан вывод о специфических особенностях шельфовой зоны Байкала. Различия между нею и пелагиалью выражены значительно сильнее, чем импактное влияние ПОСВ. Судя по количеству хлорофилла "а" и соотношению его и каротиноидов, вывода об эвтрофировании вод Байкала под влиянием ПОСВ сделать нельзя. Непосредственно в акватории сброса ПОСВ скорее наблюдается угнетение фотосинтетической активности фитопланктона, а точнее происходит "разбалансированность" процесса первичного продуцирования, характерного для Байкала. О последнем можно судить по расчетам ассимиляционных чисел.

В целом данные по растительным пигментам, полученные как в районе Байкальского ЦБК, так и во всем Байкале, свидетельствуют, что озеро сохраняет свой прежний олиготрофный облик. Хотя в нем с меньшей интенсивностью стало происходить подледное развитие диатомовых Melosira baicalensis и M.islandica.Но урожайные для этих видов годы отмечались по-прежнему. К ним, в частности, относится 1986 и 1990 гг., когда у г.Байкальска, как и в других районах озера (например, у пос.Большие Коты), отмечалось их массовое развитие. В районе г.Байкальска численность мелозиры в 1990 г. составляла до 130 тыс.кл./л.

При анализе структуры фитопланктона мы сосредоточили внимание на наиболее многочисленных видах: супердоминантных, доминантных и субдоминантных. Задачей анализа является установление различий между пелагической и шельфовой зонами Южного Байкала, а в пределах шельфовой зоны - различий между фитопланктоном на полигонах 1 и 5. Последний из них - место сброса ПОСВ Байкальского ЦБК. Предполагаемые различия устанавливались на основе сравнения динамики численности.

Рассмотрим сезонное развитие наиболее массовых и часто встречающихся планктонных водорослей в 1988 и 1989 гг.

В 1988 г. на шельфовых полигонах 1 и 5 развитие сине-зеленой Sinechocystis limnetica происходило сходно, а максимальная численность, отмеченная летом, не превышала 60 млн кл./л. На пелагическом полигоне трехлетний максимум численности S.limnetica имел более высокое значение - 220 млн кл./л(рис.1), чем в шельфовой.

В 1989 г. на шельфовом полигоне 1 в развитии S.limnetica отмечалось небольшое увеличение численности (33 млн кл./л в марте-апреле и значительное - в конце июля - начале августа - 190

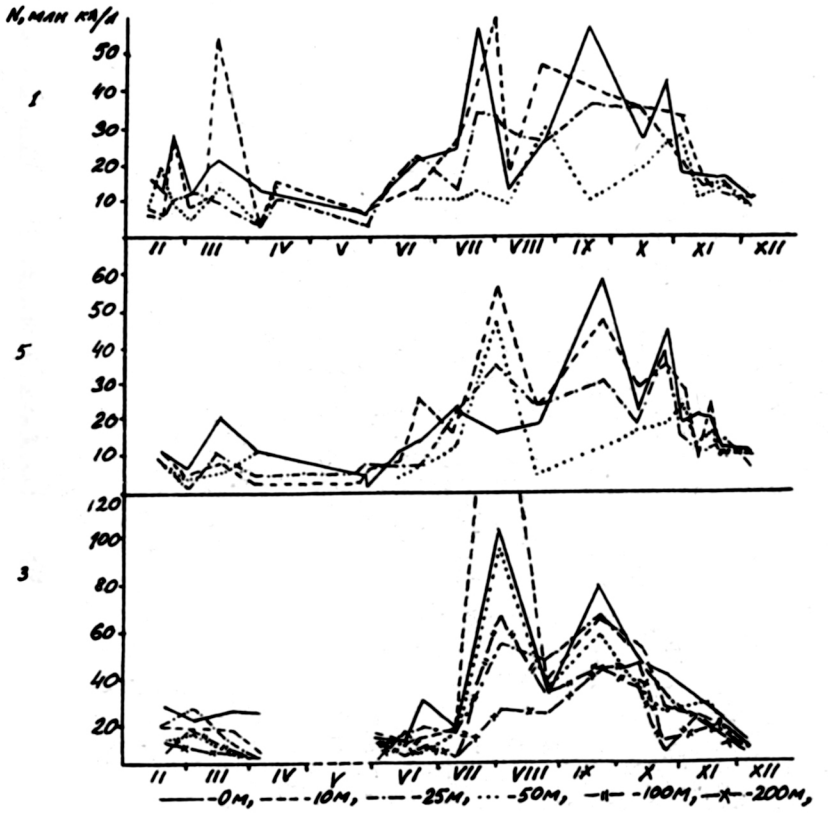


Рис. I. Сезонные изменения численности Synechocystis limnetica в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1988 г., млн кл./л

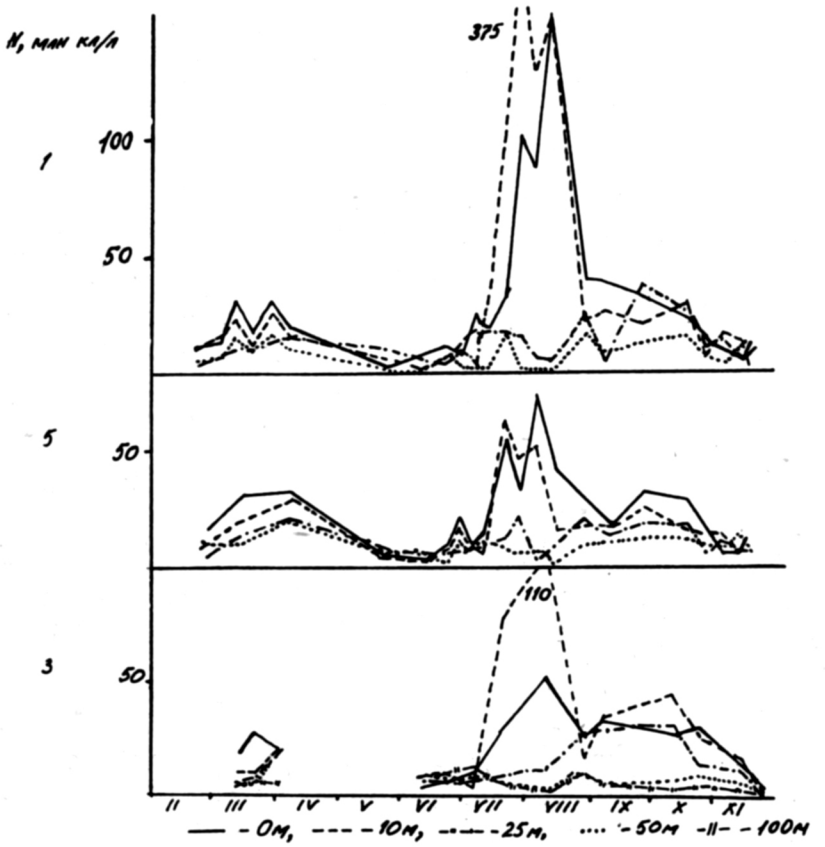


Рис. 2. Сезонные изменения численности Synechocystis limnetica ("кокков", *N*) в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1989 г., млн кл./л

млн кл./л (рис.2). На полигоне 5 наблюдалась такая же картина, но пик летнего развития имел меньшее значение - 80 млн кл/л. В пелагиали на полигоне 3 развитие S.limnetica подо льдом увеличивалось к апрелю. После освобождения Байкала ото льда его численность, возрастая, достигла в начале августа максимального значения - 108 млн кл./л и к концу месяца снизилась до 28 млн кл./л. В сентябре-октябре отмечается осенний пологий пик с наибольшей численностью 47 млн кл./л и постепенным снижением этого значения до I млн кл./л к декабрю.

Из синезеленых водорослей отмечена также Romeria sp., встречающаяся в пробах редко́ и обычно в летние месяцы.

Из золотистых рассмотрен мало изученный, но очень многочисленный Chrysidalis sp. В наблюдаемые годы его развитие проходило одинаково. Лишь с той разницей, что в 1988 г. на прибрежных полигонах максимальные значения численности были в 2-3 раза меньше, чем в 1989 г. (рис.3, 4). Развитие Chrysidalis sp. в 1989 г. на шельфовых полигонах I и 5 началось подо льдом с апреля и после очищения ото льда в конце мая - начале июня численность составила I млн кл./л (см.рис.4). Летний пик в развитии пришелся на конец июля с максимальными значениями 6 млн кл./л на полигоне I и 5 млн кл./л на полигоне 5. Ко второй половине августа численность Chrysidalis sp. заметно снизилась, в сентябре снова отмечался небольшой всплеск в развитии до 0,6 млн кл./л на полигоне I и I млн кл./л на полигоне 5. Начиная с ноября, Chrysidalis sp. в пробах не обнаруживался. На полигоне 3 максимумы в развитии водоросли совпадали с таковыми на прибрежных полигонах, а абсолютные значения составили 2 млн кл./л летом и осенью.

Из золотистых водорослей обнаружены еще три вида, развитие которых носит сезонный характер. Так, Pseudopedinella развивается в подледный период в феврале-апреле, Chrysococcus rufescens - в феврале-июле, Dinobryon sociale var.stipitatum - в августе-сентябре.

Из диатомовых водорослей в 1988-1989 гг. подсчет численности велся у наиболее многочисленных Nitzschia acicularis, Cyclotella minuta , а также C.baicalensis, Melocira baicalensis, Asterionella formosa , развивающихся в небольшом числе.

Cyclotella minuta - холодолюбивая форма, развитие которой приурочено к периоду низких температур воды. Зимой 1988 г. подо льдом наибольшая численность составляла 44 тыс.кл./л на пелагическом по-

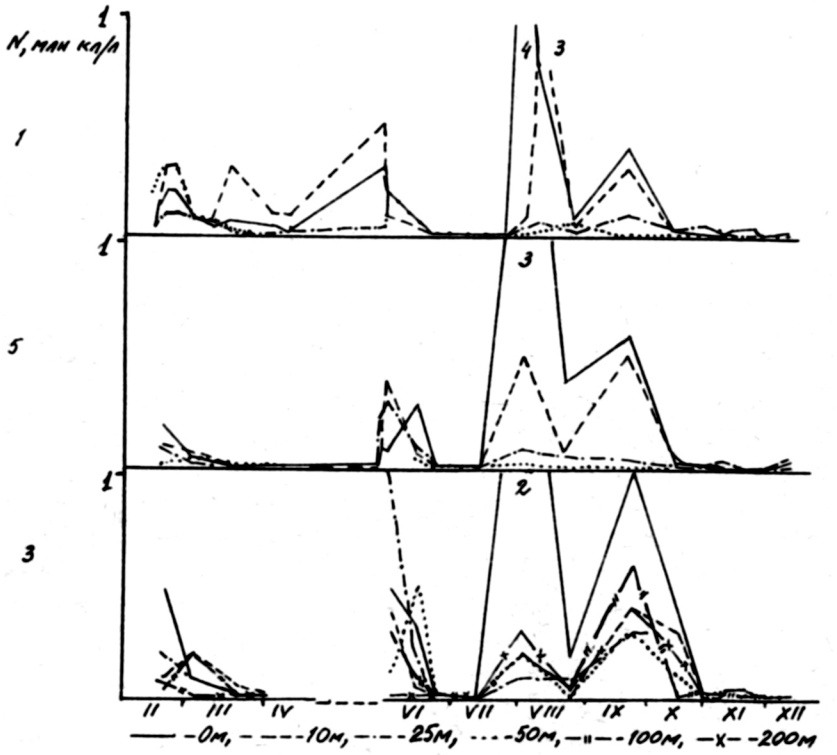


Рис. 3. Сезонные изменения численности Chrysidalis (N) в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1988 г., млн кл./л

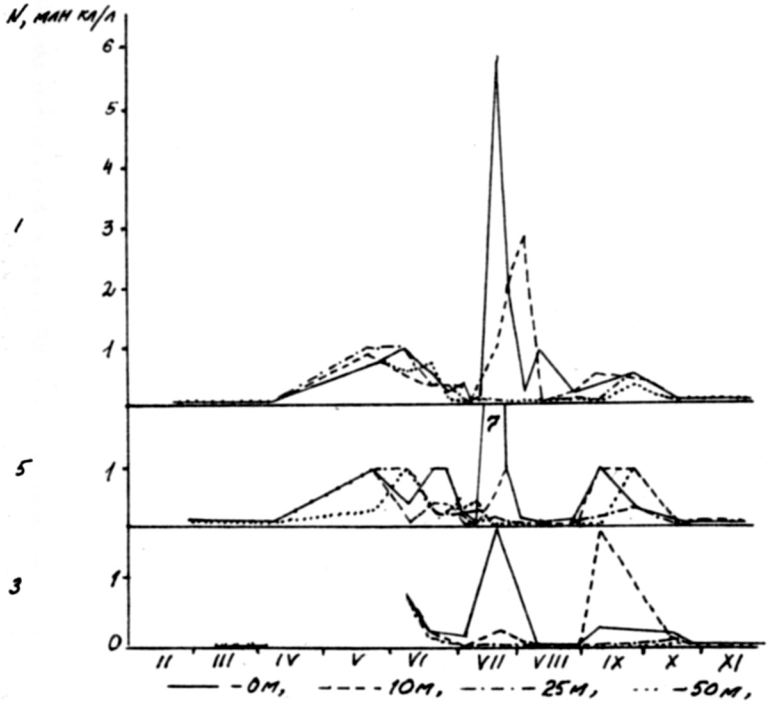


Рис. 4. Сезонные изменения численности Chrysidalis (N) в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1989 г., млн кл./л

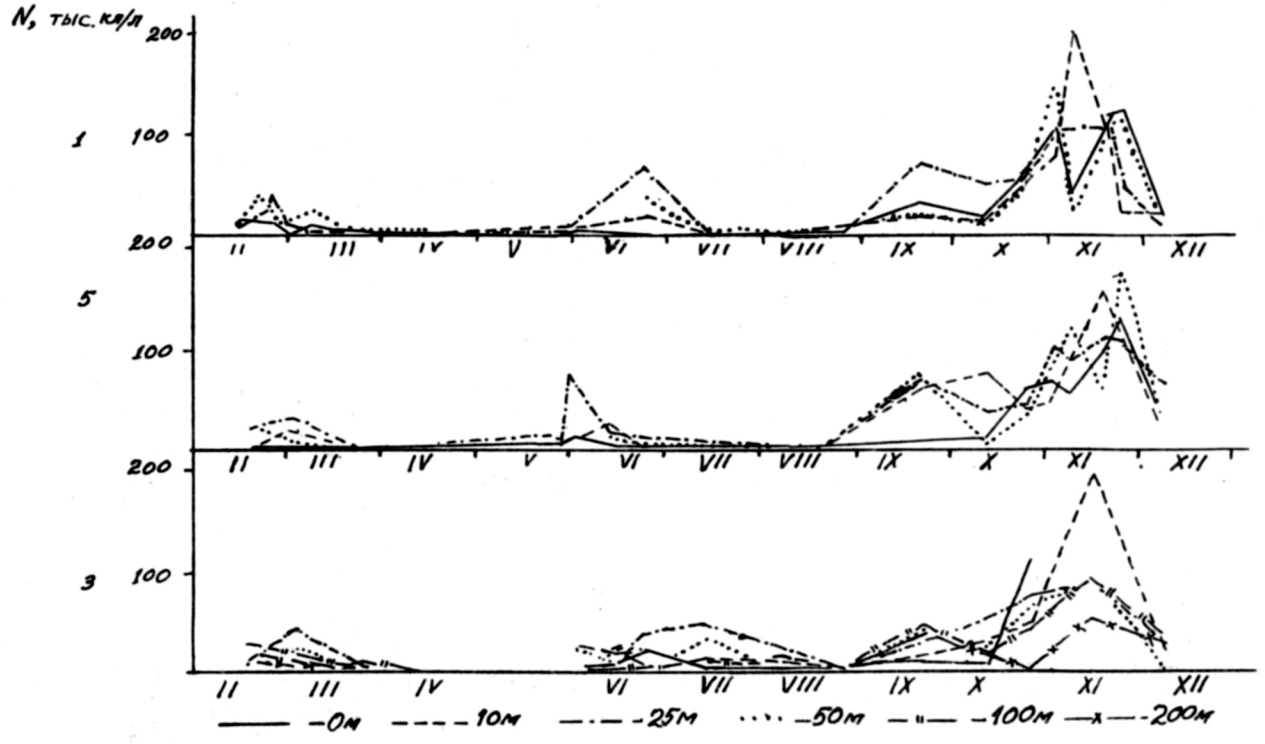


Рис.5. Сезонные изменения численности Cyclotella minuta в разных слоях воды на полигонах № I, 5, 3 в районе г.Байкальска в 1988 г., тыс.кл./л

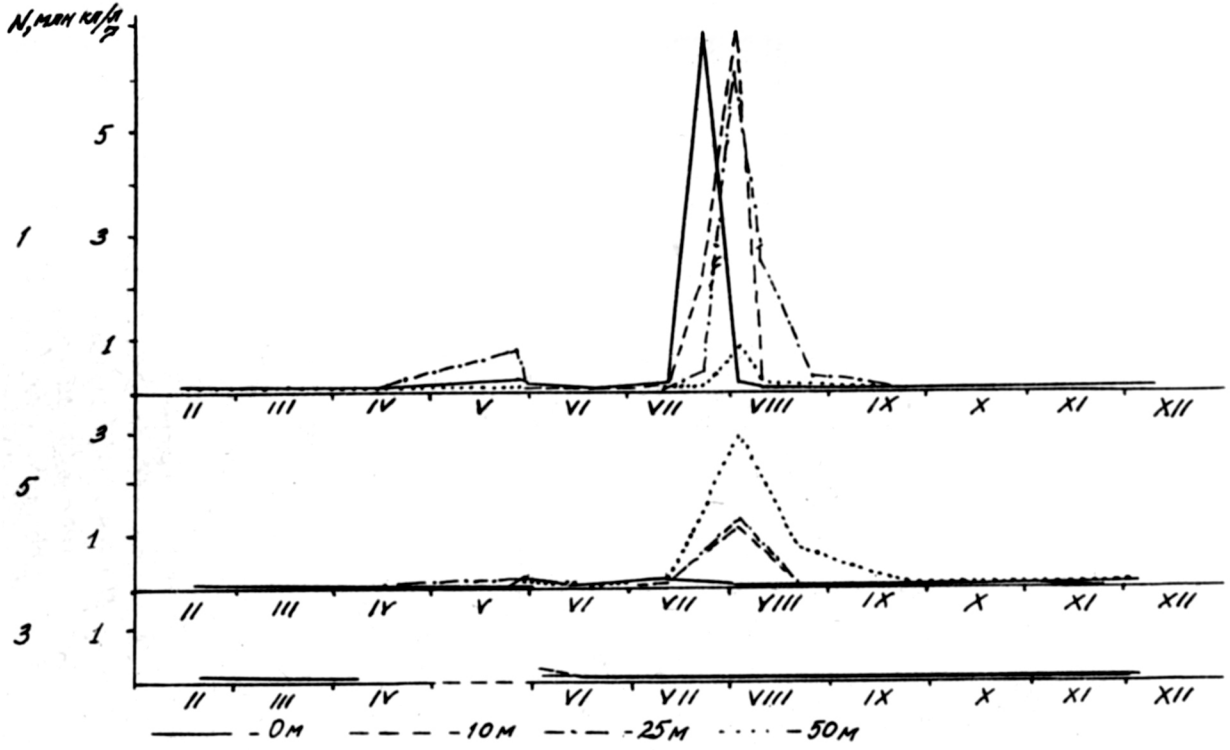


Рис.6. Сезонные изменения численности Nitzschia acicularis в разных слоях воды на полигонах № I, 5, 3 в районе г.Байкальска в 1988 г., млн кл./л

лигоне 3 (рис.5). На шельфовых полигонах I и 5 эти значения были близкими этому: 40 и 32 тыс.кл./л соответственно. В конце мая-июне после освобождения Байкала ото льда численность C.minuta возросла до 73 тыс.кл./л на шельфовых полигонах. В пелагиали численность возрастала медленнее, ее максимальное значение (45 тыс. кл./л) отмечено в середине июля. В августовских пробах C.minuta встречалась единично, затем число ее клеток снова возросло и ко второй половине ноября на полигонах I, 5 и 3 достигло максимальных значений 200, I5I и I95 тыс.кл./л соответственно. Менее всего ее было на полигоне 5.

В развитии Nitzschia acicularis в I988 г. в шельфовой зоне отмечалось по одному максимуму в конце июля - начале августа (7 млн кл./л на полигоне I и 3 млн кл./л на полигоне 5) (рис.6). На пелагическом полигоне 3 максимальное значение численности N.acicularis было существенно меньше - 0,2 млн кл./л в начале июня. Следует отметить, что максимум численности N.acicularis приходился на тот период, когда численность Cyclotella minuta имела минимальные значения (в некоторых пробах в это время клетки C.minuta не обнаружены совсем).

Из пиррофитовых водорослей самым многочисленным является Chroomonas acuta. В I988 г. на полигоне I сезонная динамика Ch.acuta характеризовалась тремя пиками. В мае наибольшее число составило 800 тыс.кл./л, в июле - 2 000 тыс.кл./л, в сентябре - 600 тыс. кл./л.На полигоне 5 после весеннего пика (290 тыс.кл./л) численность Ch.acuta снизилась и летом не превысила 226 тыс.кл./л, что почти в 9 раз ниже, чем на полигоне I (рис.7). Осенью максимальная численность 548 тыс.кл./л отмечалась в конце октября. В пелагической части озера (полигон 3) Ch.acuta развивалась более или менее стабильно, численность клеток колебалась в течение июля-ноября, достигая 927 тыс.кл./л, и к концу декабря снизилась до 27-74 тыс.кл./л. В I989 г. его сезонная динамика характеризовалась тремя пиками: весенним - в конце мая, летним - в июле и растянутым осенним - в сентябре-октябре (рис.8). На полигоне I максимальное число клеток в литре I I6I отмечалось летом. Весной и осенью численность не превысила 420 тыс.кл./л. На полигоне 5 весенний максимум составил 654 тыс.кл./л, летний - 797 тыс.кл./л, осенний - 458 тыс.кл./л. В пелагиали Байкала на полигоне 3 весенний максимум не зарегистрирован, хотя отмечено снижение численности в течение июня с 302 до 49 тыс.кл./л. Летний максимум соста-

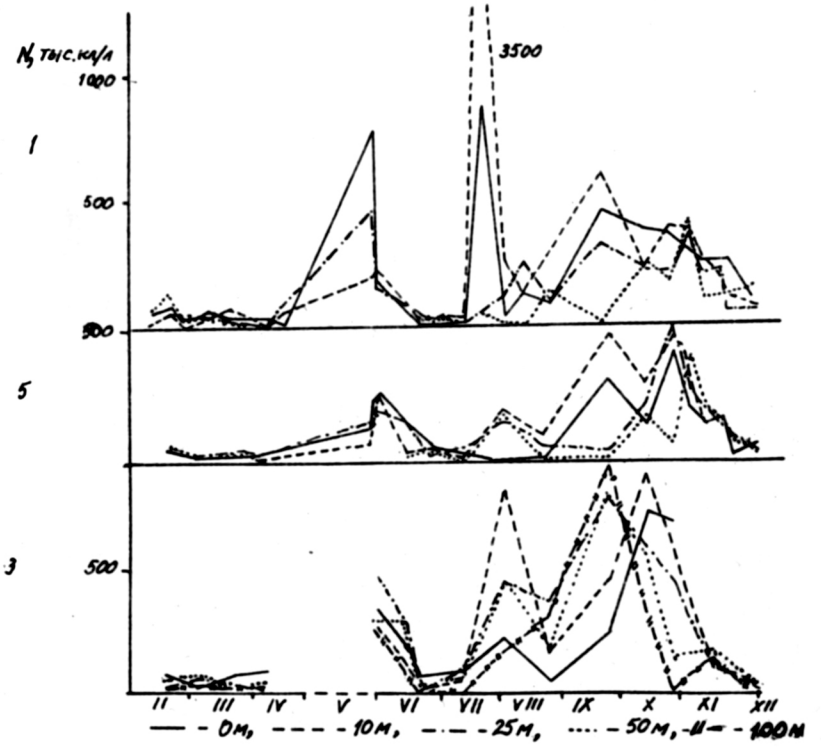


Рис.7. Сезонные изменения численности Chroomonas acuta (N) в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1988 г., тыс.кл./л

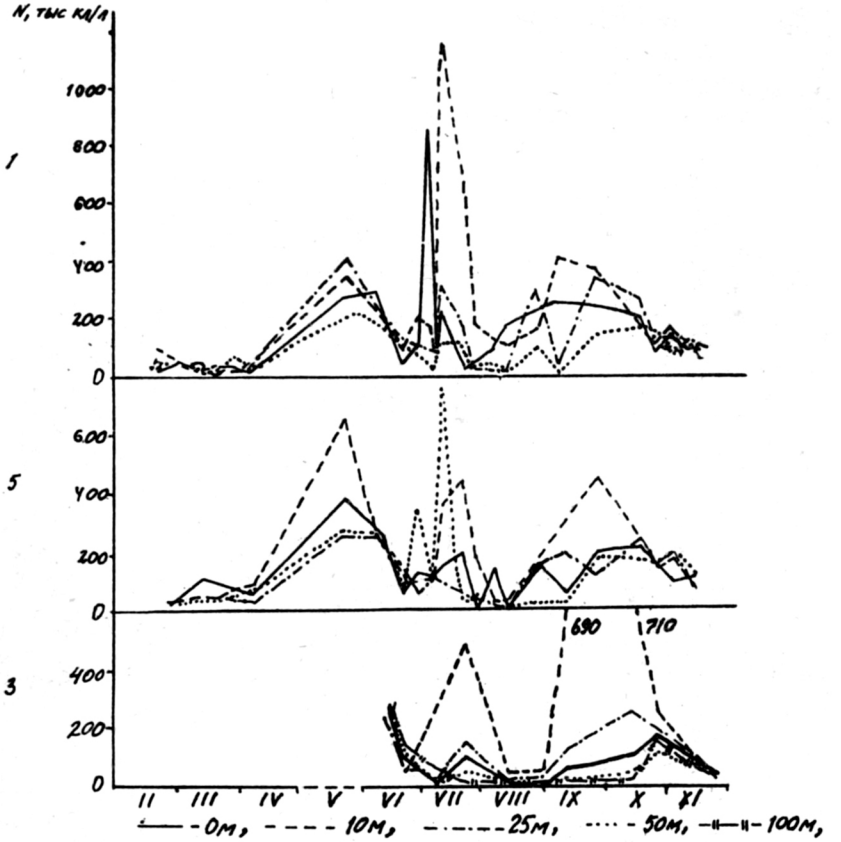


Рис. 8. Сезонные изменения численности Chroomonas acuta (N) в разных слоях воды оз.Байкал на полигонах I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1989 г., тыс.кл./л

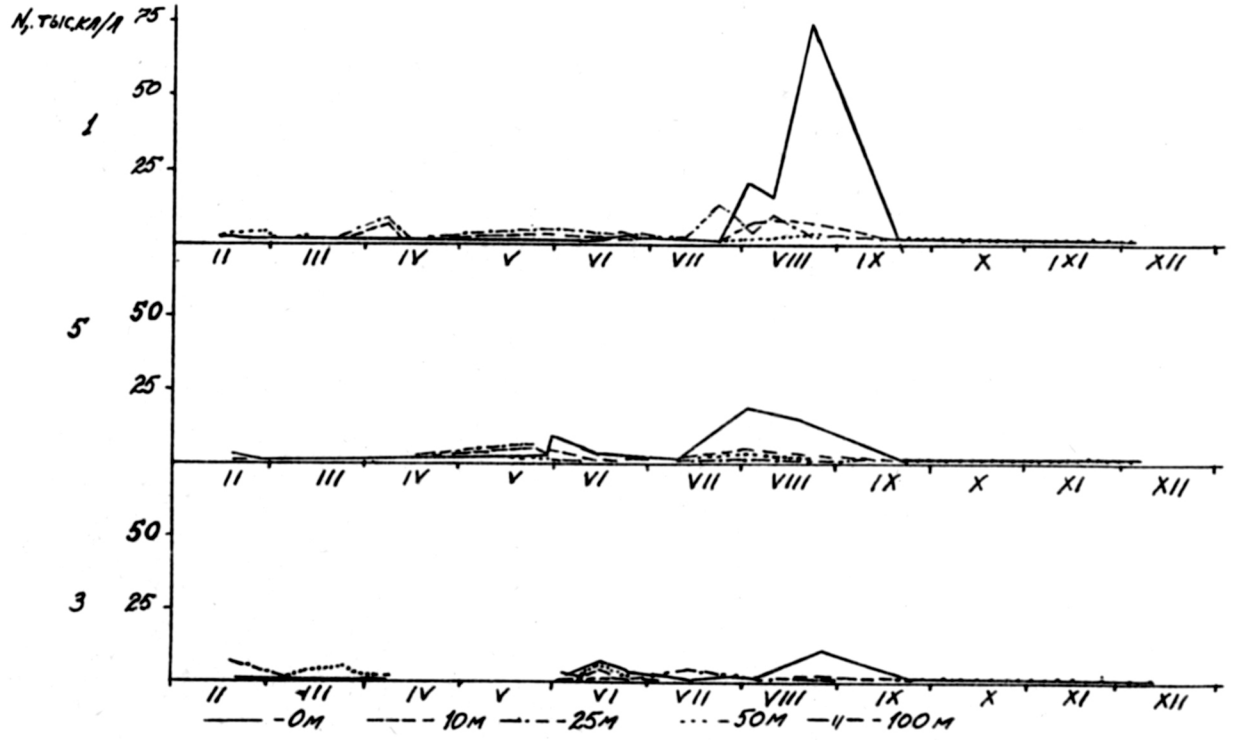


Рис.9. Сезонные изменения численности Glenodinium sp.1 в разных слоях воды на полигонах № I, 5, 3 в районе г.Байкальска в 1988 г., тыс. кл./л

вид 510 тыс.кл./л, а наибольшая численность водорослей отмечалась в октябре 735 тыс.кл./л.

В развитии Glenodinium sp. I четко выделялся летний максимум (рис.9). В 1988 г. он отмечался в августе и составлял на полигоне I - 75 тыс.кл./л, на полигоне 5 - 21 тыс.кл./л, на полигоне 3 - 11 тыс.кл./л. В остальное время Glenodinium sp. I встречался в незначительных количествах. Но если в феврале-июле его клетки находились почти в каждой пробе, то в сентябре-ноябре - лишь в единичных.

Вегетация других пиррофитовых водорослей - Gymnodinium sp. sp.(очевидно, 2 вида) в 1988 г. на прибрежных полигонах началась подо льдом. У сброса ПОСВ (полигон 5) она достигала максимума 9 тыс.кл./л в середине марта, на полигоне I - 25 тыс. кл./л в начале апреля (рис.10). После вскрытия Байкала в конце мая в развитии Gymnodinium sp.sp.отмечался новый максимум. На полигоне I он составлял 21 тыс.кл./л, а в районе сброса ПОСВ - 32 тыс.кл./л. В августе на полигоне I численность Gymnodinium sp.sp. возросла до максимального годового значения 92 тыс. кл./л, а на полигоне 5 в это время численность не превышала 9 тыс. кл./л. В дальнейшем число клеток снизилось до I тыс.кл./л. На полигоне 3 максимальное значение численности Gymnodinium sp.sp. отмечалось в конце июня - 15 тыс.кл./л.

Анализируя динамику развития не определенных нами организмов, называемых условно "шарообразные без хроматофора", очень трудно выявить какие-либо закономерности. Численность этих видов, разделенных на группы по количеству слагающих их клеток (одной, две, три и четыре), очень сильно колеблется в течение года. Наиболее многочисленны из этой группы организмы с одной и тремя клетками. В 1988 г. их максимальная численность достигала 330 тыс. кл./л. Максимум шарообразных с двумя клетками не превысил 135 тыс. кл./л, а шарообразных с четырьмя клетками - 157 тыс.кл./л. Различий на разных полигонах выявить не удалось.

Таким образом, наиболее многочисленными водорослями в районе г.Байкальска в 1988 и 1989 гг. были Synechocystis limnetica (до 222 млн кл./л), Nitzschia acicularis (до 75 тыс.кл./л) В развитии водорослей отмечалось обычно три пика: незначительный подо льдом или сразу после вскрытия озера, высокий в августе-сентябре и небольшой - поздней осенью.

Как видно, самой многочисленной водорослью в районе г.Бай-

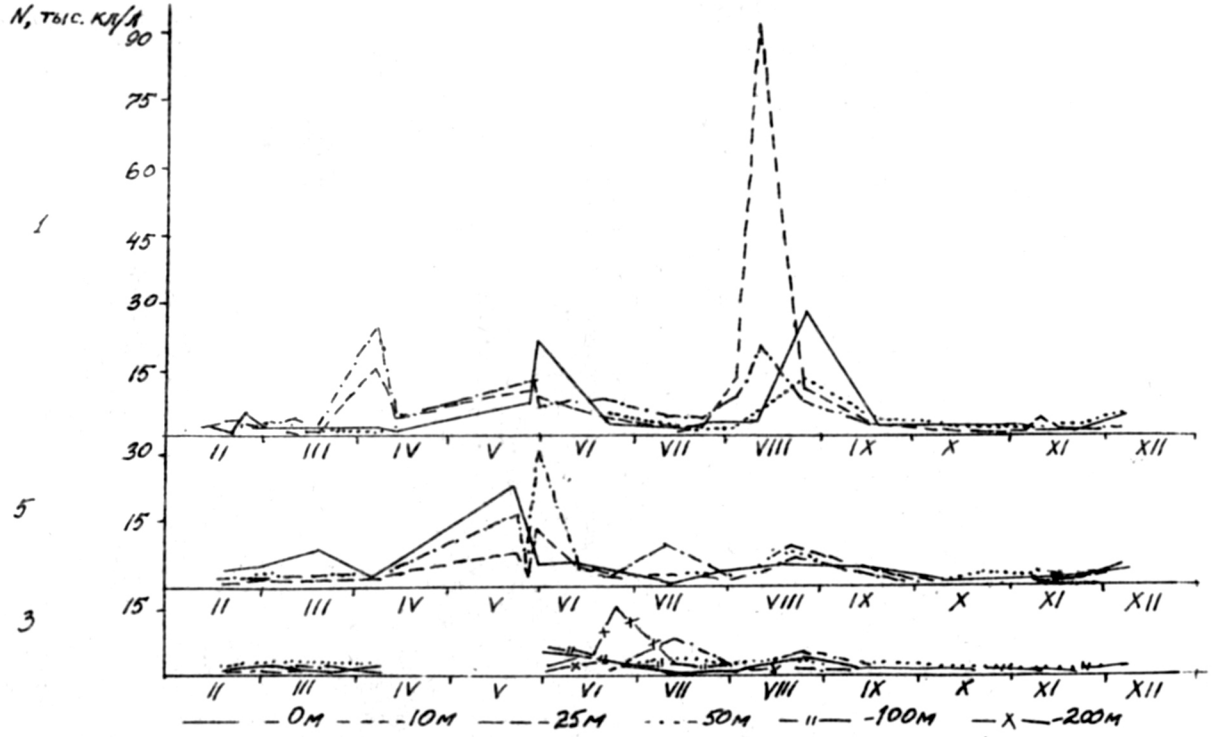


Рис.10. Сезонные изменения численности Gymnodinium в разных слоях воды на полигонах № I, 3, 5 в районе г.Байкальска в 1988 г., тыс. кл./л

кальска, как и везде в Байкале, является сине-зеленая Synechocystis limnetica. Основываясь на таком признаке как численность вида S.limnetica, количество которого на 2-3 порядка величин выше, чем других видов, характеризующихся высокой численностью, его можно отнести к супердоминантам. Его максимальная численность в пелагической зоне в 1986 г. (в июле) составляла 139 млн кл./л, 1987 г. (в октябре) - 68 млн кл./л, 1988 г. (в августе) - 222 млн кл./л, 1989 г. (в августе) - 110 млн кл./л. В шельфовой зоне максимум численности S.limnetica исчислялся таким же порядком величин: в 1988 г. он составлял 60 млн кл./л, в 1989 г. - 190 млн кл./л. В 1988 г. наиболее высокая численность S.limnetica отмечена в пелагической зоне (до 200 млн кл./л); в шельфовой зоне на полигоне 1 и 5 максимальные значения - 60 млн кл./л были сходными (как и сезонная динамика и вертикальное распределение), но меньшими, чем в пелагической. В 1989 г., напротив, максимум отмечен в шельфовой зоне на полигоне 1 (тоже до 200 млн кл./л), тогда как на полигоне 5, т.е. у сброса ПОСВ, численность S.limnetica была минимальной (75 млн кл./л). Несмотря на то, что указанные различия максимальных значений численности S.limnetica (в 3 раза) нельзя считать особенно существенными, все же видно, что наименьшими ее значениями характеризуется место сброса ПОСВ Байкальского ЦБК (полигон 5):

Год	П3	П1	П5
1988	220	60	60
1989	110	190	75

Наиболее высокие значения численности S.limnetica на всех полигонах характерны для периода открытой воды, особенно для июля-августа, и для слоя 0-10 м.

Судя по данным, полученным на шельфовом полигоне 1 1988 г., в подледный период численность S.limnetica в поверхностном слое воды была 11-28 млн кл./л (максимум 54 млн кл./л 17 марта на глубине 10 м). В мае его численность снизилась (6-8 млн кл./л), а к концу июля - началу августа достигла максимальных значений (21.07 на 0 м 57; 02.08 - 59 млн кл./л на 10 м). В течение августа-октября (до 2 ноября) численность S.limnetica хоть и колебалась, но не снижалась в том или ином слое ниже 29 млн кл./л, в ноябре была 11-19 млн кл./л, а декабре 7-10 млн кл./л.

Как видно, о наличии выраженного максимума численности S.limnetica в тот или иной период сказать трудно, но то, что числен-

ность его понижена в мае и декабре, видно достаточно хорошо. Таким образом, его макродинамика в принципе не отличается от таковой всего остального фитопланктона.

У сброса ПОСВ (на полигоне 5) диапазон концентрации синехоцистиса и общая динамика сезонного изменения численности в общем повторяет таковую на полигоне I: отмечена майская и декабрьская депрессии.

Рассматривая вертикальное распределение S.limnetica , можно увидеть, что чаще наибольшие его концентрации отмечаются в верхних слоях воды (0, 0 и I0, 0, I0 и 25 м, иногда I0 или 25 м).

Вторую группу видов составляют доминанты - их максимальная численность составляет несколько млн кл./л. В числе их нужно назвать Nitzschia acicularis(до 7 млн кл./л), Chrysidalis sp. (до 6 млн кл./л) и Chroomonas acuta (до 2 млн кл./л).

Наибольшая численность из группы доминантов, таким образом, отмечена у N.acicularis. Судя по данным I988 г., в шельфовой зоне, особенно на полигоне I; максимум отмечен в конце июля - начале августа. В пелагической зоне ее численность была ничтожно мала. Следовательно, N.acicularis можно отнести к летним (июльским), прибрежным видам.

Второй наиболее многочисленный вид из группы доминантных - золотистая водоросль Chrysidalis sp. Ее сезонная динамика была близка таковой у S.limnetica отличаясь меньшими абсолютными значениями численности. В I987 г. максимум численности Chrysidalis (до 7 млн кл./л) отмечен в июне-июле в шельфовой зоне. В пелагической зоне численность была до I млн кл./л. В I988 г. максимум на двух шельфовых полигонах (I и 5) составлял 6 млн кл./л, в I989 г. - был 6 и 5 млн кл./л соответственно. На полигоне 3 численность Chrysidalis sp. судя по данным I989 г., была меньше, чем на шельфовых, в три раза, т.е. составляла 2 млн кл./л. Кроме того, у Chrysidalis sp. практически не выражен подледный максимум численности. Его можно считать преимущественно летним, а точнее июльским видом, приуроченным к шельфовой зоне.

Максимальное число клеток пиррофитовой водоросли Chroomonas acuta составляло 2 млн кл./л и отмечалось на всех полигонах летом. В I988 г. наибольшее ее количество (до 2 млн кл./л) отмечено на полигоне I. На полигоне 5, т.е. у сброса ПОСВ, ее количество наименьшее. В I989 г. максимальное ее количество также обнаружено на полигоне I. Можно предполагать, что, тяготея в своем

развитии к шельфу, этот вид испытывает наибольшее угнетающее влияние ПОСВ. О сезонной динамике развития вида можно сказать, что он везде образует по крайней мере 3 максимума численности, практически не развиваясь в подледный период.

Следующая группа водорослей представлена Cyclotella minuta, Gymnodinium sp. и Glenodinium sp., максимальная численность которых составляет 0,08-0,2 млн кл./л.

Максимальные значения численности C.minuta в шельфовой зоне, как на полигоне I, так и у сброса ПОСВ (на полигоне 5), отмечались в конце мая-июне (весенний пик - 0,07 млн кл./л) и в конце ноября (основной осенний пик - 0,2 млн кл./л). Следует отметить, что численность C.minuta имела минимальные значения тогда, когда у других рассмотренных водорослей отмечались максимальные значения: это июль-август. Различия в динамике численности C.minuta на разных полигонах несущественны. Следовательно, C.minuta не испытывает отрицательного воздействия ПОСВ БЦБК.

О Gymnodinium (данные 1988 г.) можно сказать, что он тяготеет к шельфовой зоне, где образует несколько вспышек численности, в том числе одну в подледный период. Максимум отмечен в августе на полигоне I. На другом шельфовом полигоне 5 численность его в этот срок мала, что может быть свидетельством отрицательного влияния ПОСВ. В пелагической зоне Gymnodinium всегда существенно меньше.

Аналогична картина динамики и пространственного распределения Glenodinium sp.1: в шельфовой зоне его численность выше, чем в пелагической, а на полигоне I максимальна (конец июля - август 1988 г.).

Таким образом, анализ пространственно-временной динамики наиболее многочисленных водорослей в районе г.Байкальска свидетельствует, что наиболее разнообразен и многочисленен фитопланктон в июле-августе в шельфовой зоне. Для подледного периода характерно увеличение численности преимущественно Gymnodinium sp. Влиянием ПОСВ можно объяснить некоторое снижение численности в месте сброса S.limnetica, Ch.acuta, Glenodinium sp.1 и особенно Gymnodinium и N.acicularis. Но в целом сезонная динамика этих видов у сброса ПОСВ характерна таковой на полигоне I, т.е. на удалении от него на 5 км.

Полученные данные свидетельствуют о том, что несмотря на поступление в Байкал ПОСВ Байкальского ЦБК, существенные различия

в структуре фитопланктона в акватории их выпуска не обнаружены. Это согласуется с выводами, полученными по анализу хлорофилла "а" и других растительных пигментов.

3. ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА

УДК 574.587

Л.А.Ижболдина

3.1. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ БЕНТОСА БАЙКАЛА

Первые исследования бентоса оз.Байкал, выполненные в начале нашего столетия Б.Дыбовским, Е.Грубе, А.А.Коротневым, Б.А.Сварчевским, В.А.Линдгольмом, В.К.Савинским, К.И.Мейером и др., были связаны с изучением систематического состава его фауны и флоры. Были сделаны первые попытки горизонтального районирования Байкала на основании распределения отдельных групп гидробионтов (Верещагин, 1918; 1930; Дорогостайский, 1923; Савинский, 1915). Своеобразие донной флоры в отдельных районах озера отмечали В.Ч.Дорогостайский (Дорогостайский, 1906), Г.Ю.Верещагин (Верещагин, 1918, 1930), К.И.Мейер (Мейер, 1922, 1927, 1930) и другие исследователи (Месяцева и др., 1922, Развозжаев, 1988). Установлено наличие вертикальной зональности в распределении гидробионтов (Дорогостайский, 1923; Коротнев, 1901; Мейер, 1930; Савинский, 1915). Данные о продуктивности бентоса отсутствовали. Фаунистические исследования и в последующие годы опережали изучения структуры донных сообществ (Базикалова, 1945; Кожов, 1936; Линевич, 1981; Мазепова, 1978; Порфирьева, 1977).

Количественное изучение бентоса было начато на Байкальской лимнологической станции АН СССР в 1925 г. и на Биологической станции Иркутского университета в 1926 г. М.М.Кожов (Кожов, 1930), обследовавший в 1926-1928 гг. типичный участок западного побережья Южного Байкала, расположенный в пади Большие Коты, получил данные о систематическом составе фауны, плотности донного населения на разных грунтах и глубинах. Была разработана схема зональности в распределении бентоса. В 30-40-х гг. экспедициями Биолого-географического научно-исследовательского института под руководством проф.М.М.Кожова бентос был обследован во многих рай-

онах Байкала (заливы Баргузинский, Чивыркуйский, Провал, Посольский сор, Селенгинское мелководье, пролив Малое Море, район Горячинска). Результаты этих исследований опубликованы в работах М.М.Кожова (Кожов, 1934, 1936, 1942, 1947), В.С.Бурова (Буров, 1932, 1934), А.П.Скабичевского (Скабичевский, 1934).

Л.Г.Миклашевской (Миклашевская, 1935), проведшей анализ материалов, собранных в 1925-1933 гг. Байкальской экспедицией АН СССР, были получены данные по биомассе бентоса на мягких грунтах озера. Дана сравнительная характеристика биомассы бентоса разных типов грунта. Описание особенностей горизонтального распределения бентоса проведено Л.Г.Миклашевской с учетом предложенного Г.Ю.Верещагиным (Верещагин, 1930) районирования озера на основе совокупности гидрологических факторов. Отсутствием данных по биомассе бентоса каменистых грунтов можно объяснить заключение Л.Г.Миклашевской о том, что максимальная биомасса бентоса в Байкале характерна для глубин от 0 до 200 м. Р.С.Деньгиной (Деньгина, 1948) были получены первые данные о биомассе и численности бентоса абиссали. Ею же предпринята попытка количественного изучения фауны скалистых грунтов с применением водолазной техники. Все вышеперечисленные материалы, пополненные новыми данными, были обобщены и проанализированы М.М.Кожовым (Кожов, 1947, 1962). Им были описаны вертикальная зональность и особенности горизонтального распределения бентоса. Рассмотрены причины несмешиваемости в Байкале сибирского и байкальского комплексов фауны. Исследованиями М.М.Кожова (М.М.Кожов, 1947, 1962) и М.Ю.Бекман (М.Ю.Бекман, 1959) было показано, что сезонные колебания в количественном развитии бентоса незначительны и связаны в основном с процессами миграции. В сорах и прибайкальских озерах наблюдается двух- трехкратное увеличение биомассы от весны к осени. М.М.Кожов (Кожов, 1962) оценивал состояние изученности бентоса, указывал, в частности, на слабую изученность мейобентоса и отсутствие количественных данных по фитобентосу. Между тем исследования И.В.Вилисовой (Вилисова, 1959) в губах пролива Малое Море показали, что мейобентос богат, разнообразен и оригинален. Слабо изучены и процессы продуцирования массовых видов зообентоса (Базикалова, 1951; Бекман, 1954, 1959). Продукции массовых видов донных водорослей посвящены работы В.Н.Яснитокого, К.К.Вотинцева (Бочкарев и др., 1950; Вотинцев, 1961, 1963).

В 60-е годы на Байкальской биостанции БГНИИ под руководст-

вом профессора М.М.Кожова были начаты регулярные круглогодичные наблюдения за развитием донных биоценозов. Следует отметить, что М.М.Кожов не только руководил этими работами (составлял программы исследований, готовил специалистов и т.д.), но и принимал в них самое непосредственное участие. Он проводил определение моллюсков, консультировал своих учеников при определении видового состава многих групп гидробионтов, работал с аквалангистами. В эти годы Г.С.Каплина (Каплина, 1974) изучала сезонную динамику макрозообентоса каменистых грунтов на глубинах от 0 до 5 м. Были выделены четыре подзоны глубин, отличающиеся по биомассе бентоса и составу доминантных групп и видов. Сезонные изменения в количественном развитии бентоса наиболее четко выражены на глубинах от 0 до 1 м. Среди причин, обусловливающих сезонные колебания, Г.С. Каплина вслед за М.М.Кожовым (Кожов, 1947, 1962) и М.Д.Бекман (Бекман, 1959) рассматривает прежде всего горизонтальные миграции животных. В.А.Гомбрайх (Гомбрайх, 1988) провел картирование губок в литоральной зоне района Больших Котов. В 1965 г. Г.Л.Окунева начинает исследования мейо- и микрозообентоса, показавшие, что самой продуктивной для этой группы животных зоной является литораль. У уреза воды максимальные численность и биомасса животных наблюдаются весной, а на глубинах от 0,3 до 5 м эти показатели увеличиваются от весны к осени (Окунева, 1970; 1974; 1976). Отмечена тесная связь всех групп мейобентоса с периодичностью развития микрофитов и живущих на них микроскопических водорослей (Окунева, 1976; 1990). Многолетние круглогодичные наблюдения за развитием фитобентоса, начатые в 1961 г., выявили четкую сезонность в развитии макрофитов литоральной зоны (Ижболдина, 1970; 1990). В сублиторали, где развиты мелкие, медленно растущие и в большинстве своем многолетние водоросли, фитомасса резко снижается и сезонные колебания ее не выявлены (Ижболдина, 1990). Определена продукция рода массовых видов литоральных макрофитов (Ижболдина, 1978, 1979, 1984).

Особо следует остановиться на исследованиях, начатых в 1961 г. профессором М.М.Кожовым в связи со строительством на юго-восточном побережье озера целлюлозного завода, стоки которого согласно проекту планировалось спускать в Байкал. В результате исследований, проведенных до пуска завода, был изучен характер распределения глубин, грунтов, фито- и зообентоса на участке побережья между устьями рек Утулик и Хара-Мурин. Получены данные

об амплитуде межгодовых и сезонных колебаний фито- и зообентоса (Ижболдина, 1970; Каплина, 1970; Кожов и др., 1965, 1965 а, 1966, 1967, 1967 а, 1962, 1970). После пуска БЦБК в 1966–1968 гг. этими работами руководил М.М.Кожов, в 1969 г. – А.А.Линевич, а с 1970 г. – О.М.Кожова. Проанализировав данные первых лет работы БЦБК, М.М.Кожов установил, что стоки комбината вызывают изменение в составе фауны и флоры. Изменение качества грунта привело к нарушению структуры биоценозов на участках с загрязненным грунтом. Увеличилось количество детрито-ядов. Численность коренной байкальской фауны сократилась. Анализ последующих данных свидетельствует о том, что в районе сброса сточных вод на мягких грунтах, где накапливаются взвешенные вещества, осаждающиеся из промстоков, происходит перестройка донных сообществ (Антипина, 1978, 1982; Ижболдина, 1982; Кожов, 1971; Кожова и др., 1974, 1977, 1981; 1982, 1983; Кравцова, Кузнецова, 1989; Лезинская, Акиншина, 1983; Окунева, 1982; Самбурова 1982; Сахаровский и др., 1979). Было показано (Кожова и др., 1978), что целлюлоза и лигнин, входящие в состав взвешенных веществ сточных вод, оказывают токсическое действие на некоторые группы бентоса. Э.А.Ербаева, (Ербаева, 1988, Ербаева и др., 1988), проанализировав результаты наблюдений последних лет, отмечает, что несмотря на изменение структуры донных биоценозов, на грунтах с осадками в целом в районе сброса сохраняются основные черты зональности донной фауны, свойственные Байкалу. Большое видовое разнообразие бентоса в районе поступления стоков достигается за счет редких и малочисленных видов. В составе донной фауны преобладают эндемики. Загрязнение дна носит локальный характер. О.М.Кожова (Кожова, 1983) считает, что "увеличение покрытия Байкала такого рода очагами недопустимо. Каждое из таких, даже "точечных" загрязнений влияет на все озеро".

Отрицательное влияние взвешенных веществ сточных вод БЦБК на донные биоценозы Байкала было отмечено и при исследованиях ЛИНа (Бекман, 1983; Черепанов и др., 1979, 1983).

На твердых грунтах литоральной зоны в районе сброса наблюдается некоторое снижение биомассы бентоса, однако в некоторых пробах она достигает значительной величины (Антипина, 1982 ; Кожова и др., 1982), что не позволяет однозначно говорить об угнетающем действии промстоков. Наблюдения за состоянием донных фитоценозов свидетельствует о том, что для донного района характерна обычная для открытых побережий озера вертикальная зональность в распределении макрофитов (Ижболдина, 1970; Мейер, 1930).

Однако в 1972-1974 гг. в районе сброса не были обнаружены ассоциации с доминированием Draparnaldioides, а в 1981 и 1983 гг. отсутствовали Tetraspora и Draparnaldioides обычно доминирующие во втором (глубины от 1 до 1,2 м) и третьем (глубины от 1,2 до 3 и более метров) растительных поясах. Такие нарушения в структуре донных фитоценозов могут быть связаны с качеством стоков (1974 г.) и поступлением последних в поверхностные слои воды (1978-1982 гг.), что привело к длительному повышению их концентрации в зоне развития макрофитов. Исследования, проведенные А.Б.Отаровым (Отаров и др., 1983), свидетельствуют о том, что неразведенные сточные воды подавляют важные физиологические процессы водорослей. В неразведенных стоках через неделю содержание азота в талломах снижается до 40-60%. При пятидесятикратном разбавлении стоков подавляется фосфорный обмен. Отмечено, что в разные годы воздействие стоков на процессы ассимиляции неодинаково.

Через год после прекращения поступления стоков в литораль, структура донных фитоценозов начала восстанавливаться, что свидетельствует о ее устойчивости.

Исследования бентоса продолжались и в других районах Байкала. Не будем подробно останавливаться на работах Лимнологического института СО АН СССР, поскольку подробный обзор этих данных уже сделан А.П.Скабичевским (Скабичевский, 1978, 1987), В.В.Черепановым (Черепанов, 1978), М.Д.Бекман (Бекман, 1987). М.Д.Бекман (Бекман, 1969)обобщен и проанализирован весь имеющийся материал по биомассе бентоса, рассчитана средняя биомасса бентоса для разных глубинных зон Байкала, отмечена тенденция уменьшения биомассы с глубиной. При этом наибольший размах колебаний характерен для глубин от 0 до 20 м, а минимальный - на глубинах более 500 м. Впервые расчет средней биомассы зообентоса в литорали проведен с учетом горизонтального деления озера на 8 участков, отличающихся по уклону дна, преобладающему типу грунта, наличию речного стока и т.д. Эта схема наиболее близка к таковой, предложенной Г.И.Верещагиным (Верещагин, 1930), и согласуется со схемой распределения ландшафтов мелководной террасы открытого Байкала, предложенной Е.Б.Карабановым (Карабанов, 1990). Все исследователи, изучавшие характер распределения в Байкале донных беспозвоночных, отмечают различия между фауной северной и южной частей Байкала, указывая примерно одни и те же границы (Базикалова, 1945; Бекман, 1969, Верещагин, 1930, Кожов, 1936, 1947, 1967, 1972).

М.М.Кожов (Кожов, 1962) подчеркивает, что различия эти связаны как со своеобразием современных физико-географических условий, так и с геологической историей байкальской котловины.

Экспедициями НИИ биологии в период с 1961 по 1989 гг. обследован бентос вдоль всего побережья озера. Изучено флористическое разнообразие высшей водной растительности, основные черты горизонтального распределения ее (Паутова, 1973; 1974, 1975, 1988). Особое внимание в последнее время уделено изучению границ распространения в Байкале элодеи канадской и оценке ее влияния на байкальские биоценозы (Азовский, 1982, Зуева, 1987; Кожова и др., 1985; Кузьмич и др., 1985; Максимова и др., 1987, Неронов и др., 1981). В настоящее время элодея широко распространена в Байкале. Элодейные сообщества с высоким проективным покрытием дна развиты в основном в местах стоянок судов и в мелководных бухтах и сорах.

Исследования макрофитобентоса, представленного в Байкале в основном водорослями, проведены с учетом его вертикальной зональности. Выявлен характер горизонтального распределения донных фитоценозов (Ижболдина, 1990). Анализ данных, характеризующих распределение фитобентоса вдоль открытых побережий озера, позволил отметить следующее.

В литоральной зоне ассоциации макрофитов с максимальной фитомассой и многообразием эндемичных видов на глубинах более 1,5 м развиты в основном вдоль западного побережья, для которого характерен приглубный подводный склон, преобладание твердых незаиленных грунтов. Вдоль большей части восточного побережья фитомасса водорослей ниже и в роли субдоминантных и даже доминантных видов выступают широко распространенные водоросли. Очевидна тесная связь между структурой донных фитоценозов и характером подводного ландшафта. Однако, неполное совпадение границ отдельных ландшафтов и характерных для них ассоциаций свидетельствует о наличии массы других факторов, влияющих на структуру донных фитоценозов литорали. Следует отметить, что по структуре донных фитоценозов и количественному развитию макрофитов восточное и западное побережье отличаются более заметно, чем южная и северная части Байкала. В зимний период вдоль обоих побережий эндемичные виды играют в фитоценозах литорали подчиненную роль, а преобладают обычно синезеленые водоросли. В сублиторали вдоль большей части побережья доминантными видами являются эндемичные зеленые водоросли. Однако, и в сублиторали отдельные участки побережья не лишены своеобразия.

В результате исследований зообентоса изучен видовой состав и структура биоценозов в отдельных участках побережья (Акиншина и др., 1988, 1990;,Бекман, 1959; Кузьмич и др., 1988; Механикова и др. 1988; Окунева, 1988, 1989; Развозжаев, 1988).

В обобщающих работах, посвященных изучению бентоса озера Байкал, профессор М.М.Кожов (Кожов, 1932, 1942, 1947, 1962) определяет направление дальнейших исследований и ставит перед бентологами конкретные задачи, многие из которых и сегодня ждут своего решения.

Использованная литература

Азовский М.Г., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. К распространению Elodea canadensis Michx. в оз.Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Т.2. С.63-64.

Акиншина Т.В., Лезинская И.Ф. Олигохеты рыхлых грунтов Байкала в районе Утулик-Мурино как показатель его антропогенного изменения // Гидробиолог. и ихтиолог.исследования в Вост.Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1978. Вып.2. С.184-189.

Акиншина Т.В., Лезинская И.Ф. Олигохеты // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С.91-93.

Акиншина Т.В., Кравцова Л.С., Варыханова К.В., Рожкова Н.А. Зообентос притоков Южного Байкала // Иркут.ун-т. Деп. в ВИНИТИ 10 №. 10.88 № 7 300 В-88.

Акиншина Т.В., Кравцова Л.С., Варыханова К.В., Сафронов Г.П. Зообентос приустьевых участков рек Южного Байкала // Иркут.ун-т. Деп. в ВИНИТИ 26.03.90. № I 601 - В90.

Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал // Тр./ Байкальск.лимнолог.станция АН СССР. 1945. Т.II. 440 с.

Базикалова А.Я. Морфологические особенности молодых стадий байкальских амфипод // Тр./Байкальск.лимнолог.станция АН СССР. 1951. Т.13. С.120-205.

Бекман М.Д. Биология Lammarus lacustris Sars. прибайкальских водоемов //Тр./Байкальск.лимнолог.станция АН СССР. Т.14. С.263-311.

Бекман М.Д. Некоторые закономерности распределения и продуцирования массовых видов зообентоса в Малом Море // Тр./ Байкальск.лимнолог.станция АН СССР. 1959. Т.17. С.342-381.

Бекман М.Д., Деньгина Р.С. Население бентали и кормовые ресурсы рыб Байкала // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С.42-47.

Бекман М.Д. Амфиподы // Экология Южного Байкала. Иркутск, 1983. С.128-143.

Бекман М.Д. Экология и продуктивность бентоса // Путь познания Байкала. Новосибирск, 1987. С.226-242.

Бочкарев П.Ф., Вотинцев К.К., Яснитский В.Н. Об энергии фотосинтеза некоторых макрофитов оз.Байкал // Докл. АН СССР. 1950. Т.70, № 3. С.519-522.

Буров В.С., Кожов М.М. К распределению донной фауны в Малом Море на Байкале // Тр./Вост.-Сиб. (Ирк.) ун-т. - 1932. № 1. С.60-82.

Буров В.С., Кожов М.М., Талызин Ф.Ф., Тимофеев С.И. Материалы к распределению грунтов и фауны прибрежной полосы Северного Байкала // Изв.биол. географ.НИИ при ИГУ. 1934. Т.6. Вып.1. С.154-175.

Буров В.С. Продуктивность дна Чивыркуйского залива //Изв.биол.географ.НИИ при Вост.-Сиб.ун-те. 1934. Т.6. Вып.2-4. С.168-181.

Верещагин Г.Ю. Отчет о работах, произведенных на Байкале во время командировки от Императорской Академии Наук летом 1916 г. // Тр./Комиссия по изучению оз.Байкал. 1918. Т.1. Вып.1. С.1-53.

Верещагин Г.Ю. Маршруты Байкальской экспедиции Академии наук СССР 1925-1929 гг. // Тр./Комиссия по изучению оз. Байкал. Л., 1930. Т.3. С.227-266.

Вилисова И.К. К познанию микронектобентоса Малого Моря // Тр./Байкал.лимнолог.станция АН СССР. 1959. Т.17. С.305-312.

Вотинцев К.К. Гидрохимия озера Байкал // Тр./ Байкал.лимнолог.станция АН СССР. 1961. Т.20. 311 с.

Вотинцев К.К. Метод склянок и истинная продукция водорослей // Тр./Лимнолог.ин-т Сиб.отд. АН СССР. 1963. 3(23). С.113-119.

Деньгина Р.С. О бентосе абиссали Южного Байка-

ла // Докл.АН СССР. 1948. Т.60, № 1. С.149-152.

Дорогостайский В.Ч. Материалы для альгологии оз.Байкала и его бассейна // Изв.Вост.-Сиб.отд.Императорского Русск.геогр.о-ва 1904 (1906). Т.35, № 3. С.1-44.

Дорогостайский В.Ч. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны Байкала // Сб.тр.проф. и препод. Иркут.ун-т. - 1923. Вып.4. С.103-131.

Ербаева Э.А. Макрозообентос в районе Байкальского ЦБК // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск, 1988. С.150-166.

Ербаева Э.А. и др. О фауне донных животных района Утулик-Мурино в 1961-1984 гг. Иркутск, 1988. 27 с.

Зуева Н.И. Распространение Elodea canadensis Michx. в районе Больших Котов озера Байкал // У конференция молодых ученых вузов Иркутской области. Иркутск, 1987. Ч.2. С.34.

Ижболдина Л.А. Бентосные макрофиты открытых вод Южного Байкала // Бентос и планктон Южного Байкала. Иркутск, 1970. Т.23. Вып.1. С.13-41.

Ижболдина Л.А., Максимов В.И., Мурахвери А.М., Наумов Д.Г. Биомасса и продукция видов рода Draparnaldiella C.Meyer et Skabitsch.в Байкале // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1978. Вып.2. С.47-56.

Ижболдина Л.А., Максимова В.М. Биомасса и продукция ряда макрофитов, вегетирующих в озере Байкал в течение года // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Вост.Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1979. Вып.3. С.6-13.

Ижболдина Л.А. Макрофитобентос // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С.58-69.

Ижболдина Л.А., Верномудров А.Д., Максимов В.И. Биомасса и продукция Tetraspora cylinarica (Wahlenb) Aq.var. bullosa C.Meyer в озере Байкал // Экологические исследования озера Байкал и Прибайкалья. Иркутск. 1984. С.10-17.

Ижболдина Л.А. Макрофитобентос открытых побережий озера // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск, 1990. С. 2-165.

Каплина Г.С. Зообентос Южного Байкала в районе Утулик-Мурино // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1970. Т.23. Вып.1. С.42-65.

Каплина Г.С. Макрозообентос каменистых грунтов литорали оз.Байкал и его сезонная динамика (данные 1963-1968 гг., район Больших Котов) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.126-137.

Карабанов Е.Б. Структура подводных ландшафтов // Подводные ландшафты Байкала. Новосибирск, 1990. С.3-66.

Кожов М.М. К познанию фауны Байкала, ее распределения и условий обитания (по материалам Байкальской биолог.станции Иркутского биолого-географического научно-исследовательского института) // Изв.Биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1930 (1931). Т.5. Вып.1. С.3-170.

Кожов М.М. К познанию распределения донной фауны в Ольхонском проливе на Байкале и его заливах // Тр./ИГУ. 1932. Т.1. С.60-62.

Кожов М.М. Гидрологические и гидробиологические исследования в Баргузинском заливе на Байкале в 1932 г. (по материалам экспедиции БГНИИ) // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1933. 1934. Т.6. Вып.1. С.9-84.

Кожов М.М. Материалы по гидробиологии Малого Моря на Байкале и миграции омуля // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1936. Т.7. Вып.1-2. С.93-129.

Кожов М.М. Моллюски озера Байкал. Систематика, распределение, экология, некоторые данные по генезису и истории // Тр./Байкальск.лимнолог.станция АН СССР. М.-Л., 1936. Т.8. С.1-352.

Кожов М.М. Некоторые итоги и очередные задачи гидробиологических исследований в Восточной Сибири // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1942. Т.9. Вып.1-2. С.3-23.

Кожов М.М. Животный мир озера Байкал // Иркутск, 1947.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Кожов М.М., Ижболдина Л.А., Каплина Г.С., Шаповалова И.М. Бентос Байкала в районе возможного загрязнения вод промышленными стоками целлюлозной промышленности // Вопр.гидробиологии. 1965. С.218.

Кожов М.М., Ижболдина Л.А., Каплина Г.С., Шаповалова И.М., Черен-

к о в а В . И . Бентос литорали и сублиторали оз.Байкал вдоль юго-восточных берегов // Гидробиол.журн. 1965. Т.I. № 4. С.3-II.

К о ж о в М . М . , И ж б о л д и н а Л . А . , К а п л и н а Г . С . , О к у н е в а Г . Л . Распределение бентоса вдоль юго-восточного побережья Байкала // Совещание по биологической продуктивности водоемов Сибири (окт. 1966 г., Иркутск). Иркутск, 1966. С.154-156.

К о ж о в М . М . К вопросу о возможных последствиях загрязнений вод оз.Байкал промстоками целлюлозных предприятий // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1967. Т.20. С.3-8.

К о ж о в М . М . К вопросу о возможных последствиях загрязнений вод озера Байкал промстоками целлюлозной промышленности // Санитарная и техническая гидробиология. // Мат-лы I съезда Всесоюзн.гидробиол.об-ва. М., 1967. С.44-49.

К о ж о в М . М . (редактор), Б е к м а н М . Д . Биомасса донных организмов и ее использование рыбами (карта) // Атлас Забайкалья (Бурятская АССР и Читинская обл.). М.;Иркутск, 1967. С.92.

К о ж о в М . М . , И ж б о л д и н а Л . А . , К а п л и н а Г . , О к у н е в а Г . Л . Бентос юго-восточного побережья озера Байкал // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1962. С.29-37.

К о ж о в М . М . О бентосе Южного Байкала // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1970. С.192-201.

К о ж о в М . М . О современном состоянии фауны и флоры Байкала в районе сброса промышленных стоков Байкальским целлюлозным заводом (район Утулик-Мурино) // Исследования гидробиологического режима водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1971. С.3-9.

К о ж о в М . М . Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972.

К о ж о в а О . М . Межгодовые изменения в биоценозах района Утулик-Мурино Южного Байкала // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.160-172.

К о ж о в а О . М . Задачи НИИ биологии в организации исследований по экосистемному анализу и гидробиологическому мониторингу // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф.М.М.Кожова. Иркутск, 1977. Вып.I. С.19-27.

К о ж о в а О . М . , К о з л о в а А . Я . , К а п л и н а Г . С . Материалы по макрозообентосу и состоянию грунтов

в Южном Байкале (1972-1973 гг.) // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Чтения памяти проф. М.М.Кожова. Иркутск, 1978. Вып.2. С.160-178.

Кожова О.М. Биологические методы контроля состояния гидробиологических сообществ в условиях антропогенного воздействия // Гидрохимические мат-лы. Л., 1981. Т.82. С.3-16.

Кожова О.М., Ербаева Э.А., Саха-ровский С.И. Макрозообентос // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С.81-90.

Кожова О.М. Биологический мониторинг оз.Байкал и предложения по его усовершенствованию // Проблемы регионального мониторинга состояния озера Байкал. Л., 1983. С.12-31.

Кожова О.М., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. Элодея канадская в оз.Байкал // Гидробиол. журн. 1985. Т.20. № 1. С.82-84.

Коротнев А.А. Отчет по исследованию оз.Байкал летом 1900 года // 50 лет Сиб.отд.РГО. Фауна Байкала. Киев, 1901. С.13-28.

Кравцова Л.С., Кузеванова Е.Н. Пространственное распределение зообентоса в литоральной зоне Южного Байкала (район Утулик-Мурино). Иркутск, 1989. 16 с. Рук.деп. в ВИНИТИ 20.12.89 № 7562-В 89.

Кузьмич В.Н., Синицын Г.К. Сообщества донных животных Посольского сора в современный период // Проблемы экологии Прибайкалья. //Тез.докл. к 3 Всесоюз.научн.конференции. Иркутск, 1988.

Линевич А.А. Хирономиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск, 1981.

Лезинская И.Ф., Акиншина Т.В. Межгодовые изменения олигохетофауны в биоценозах района Утулик-Мурино // Водные малощетинковые черви. Тбилиси, 1983. С.46-53.

Мазепова Г.Ф. Циклопы озера Байкал. Новосибирск, 1978.

Максимова В.М., Модоголова Н.Н. Макрофитобентос Посольского сора оз.Байкал // Тез.докл. 5 конференция молодых ученых вузов Иркутской обл. Иркутск, 1987.

Мейер К.И. Материалы по флоре водорослей оз.Байкал // Журн.Моск.отделения Русск.Ботан.об-ва. М., 1922. № 4. С.1-27.

Мейер К.И. Введение во флору водорослей озера Байкал // Бюлл.Моск.об-ва испытателей природы. 1930. Т.39. Вып.3-4. С.176-396.

Механикова И.В., Тахтеев В.В. Амфиподы Северного Байкала // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. Ч.3. С.70.

Миклашевская Г.Л. Материалы к познанию биологической продуктивности дна Байкала // Тр./Байкальск.лимнолог. станция АН СССР. 1935. Т.6. С.99-196.

Неронов В.В., Майстренко С.Г. К проблеме "Элодея канадская в озере Байкал" // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. С.97-99.

Окунева Г.Л. Мезобентос Южного Байкала в районе Утулик-Мурино // Изв.биол.-географ.НИИ при Иркут.ун-те. Иркутск, 1970. Т.23. Вып.1. С.66-86.

Окунева Г.Л. Сезонные изменения мезобентоса на каменистой литорали (район пос.Большие Коты) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.137-152.

Окунева Г.Л. Мезо- и микробентос в районе Больших Котов (Южный Байкал) // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Иркутск, 1976. С.116-142.

Окунева Г.Л. Мезозообентос // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С.70-80.

Окунева Г.Л. Гарпактициды пролива Малое Море // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988. С.94-104.

Окунева Г.Л. Гарпактициды озера Байкал. Иркутск, 1989.

Окунева Г.Л. Микро- и мейозообентос в зарослях макрофитов озера Байкал. Иркут.ун-т. Иркутск, 1990. 12 с. Деп. ВИНИТИ 6.6.1990 № 3030-В-90.

Ошаров А.Б., Назарова Г.Д., Мыльникова Э.В., Алексеева Н.Р. Влияние промстоков БЦБК на физиологические показатели бентосных водорослей // Экология Южного Байкала. Иркутск, 1983. С.268-275.

Паутова В.Н. Высшая водная растительность на мелководьях озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Краткое содержание докладов. Иркутск, 1973.

С.142-143.

Паутова В.Н. Высшая водная растительность оз.Байкал // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.17-25.

Паутова В.Н. Высшая водная растительность на мелководьях озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Новосибирск, 1975. С.142-144.

Паутова В.Н., Кожова О.М. Изучение экологии гидрофитов // Долгосрочное прогнозирование состояния экосистем. Новосибирск, 1988. С.7-13.

Порфирьева Н.А. Планарии озера Байкал. Новосибирск, 1977.

Предварительный отчет о работах Байкальской экспедиции зоологического музея Московского университета летом 1917 г. И.Месяцева, Л.Зенкевича, Д.Россолимо // Тр./Комиссия по изучению оз.Байкал. 1922. Т.1. Вып.2. С.162-179.

Развозжаев М.С. Пространственная структура таксоценозов моллюсков и оценка динамики субаквальных ландшафтов // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. С.79.

Самбурова В.Э. Хирономиды // Состояние сообществ Южного Байкала. Иркутск, 1982. С.94-104.

Самбурова В.Э. К фауне хирономид литорали Байкала. Личинка Oliveria sp.(Diptera, Chironomidae)// Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988. С.94-104.

Сахаровский С.И., Кожова О.М., Ербаева Э.А. Макрозообентос участка Утулик-Мурино (Южный Байкал) в марте 1972-1977 гг. // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С.173-175.

Скабичевский А.П. О распределении донной растительности в губах Аля, Фролиха и Лаканда на Байкале // Изв. биол.-географ.НИИ при ИГУ. 1934. Т.6. Вып.1. С.103-116.

Скабичевский А.П. Флора и растительность // Проблемы Байкала. Новосибирск. 1978. С.146-157.

Скабичевский А.П. Донная растительность // Путь познания Байкала. Новосибирск, 1987. С.163-173.

Савинский В.К. Amphipoda оз.Байкал // Зоол. исследования Байкала. Киев, 1915. Вып.9. С.1-483.

Черепанов В.В. Экологическая структура и про-

дуктивность донного населения // Проблемы Байкала. Новосибирск, 1978. С.199-216.

Черепанов В.В., Камалтынов Р.М., Евстигнеева Г.Д., Никитин В.М., Судакова Н.Д., Хромешкин В.М., Штевнева А.И. Экология вод Южного Байкала // Проблемы экологии Прибайкалья. I. Продуктивность водных экосистем. Иркутск, 1979. С.171-172.

Черепанов В.В., Камалтынов Р.М., Наделяев И.Н. Зообентос // Экология Южного Байкала. Иркутск, 1983. С.122-128.

Яснитский В.Н. Некоторые результаты гидробиологических исследований на Байкале летом 1925 г. // Докл. АН СССР. 1928. № 18-19. С.353-358.

УДК 581.526.3 (282.256.341)

О.М.Кожова, Л.А.Ижболдина

3.2. ЭЛОДЕЯ КАНАДСКАЯ В БАЙКАЛЕ

В середине 70-х - начале 80-х гг. наше внимание привлекло обнаружение вначале в р.Ангаре и ее водохранилищах, а затем и в оз.Байкал элодеи (*Elodea canadensis Michx.*). Это явление важно было исследовать, исходя из нескольких соображений. Во-первых, это крупный экологический процесс расселения вида на евроазиатском материке; во-вторых, мощный антропогенный фактор, способный вызвать изменение уникальной экосистемы озера Байкал; в-третьих, возможный агент самоочищения воды.

Родина элодеи - Северная Америка, откуда она была завезена в Англию и менее чем за два столетия распространилась в Европе. Обнаружена она и в уральских озерах.

В Иркутском водохранилище элодея появилась, вероятно, после 1959 г. (заполнение водохранилища началось в 1956 г.), так как в 1956-1959 гг., когда О.М.Кожова исследовала растительный перифитон водохранилища (Кожова, 1964), элодея там не отмечена, а в 1974 г. уже развивалась в большом количестве. На участке р.Ангары между Иркутском и Братским водохранилищем обильное развитие элодеи описано по данным 1976 г., когда было обращено внимание на забивание ею и другими водными растениями (кладофора, уруть,

рдест) решеток водозаборных сооружений в районе г.Ангарска. Обильное развитие этих растений отмечено и в прибрежных небольших озерах на берегу Ангары и особенно в специальном канале, проложенном в районе г.Ангарска, где температура воды была на 3-4°С выше, чем в Ангаре. Возможно, этот фактор способствовал развитию элодеи и других растений (Кожова и др., 1985).

В Братском водохранилище при исследовании растительного перифитона в 1962-1967 гг. (Кожова, 1970) и высшей водной растительности в начале 70-х гг. элодея не найдена ни в транзитной части водоема, ни в его заливах. Но в 1974 г. плавающие в воде обрывки ее стеблей в массе встречались не только по судовому ходу, но и ниже зоны выклинивания подпора (Кожова и др., 1985). Это свидетельствует о вероятности расселения элодеи и в Братском и в ниже расположенных водохранилищах.

В Байкале элодея впервые отмечена в конце 70-х гг. в районе Селенгинского мелководья (Неронов, Майстренко, 1981).

В отношении путей проникновения элодеи в Байкал высказано несколько предположений. Одно из них - поступление теми или иными способами из Иркутского водохранилища, где массовое ее развитие было обнаружено раньше, чем в Байкале (в 1974 г.) (Кожова и др., 1985). Вторым источником проникновения элодеи в Байкал могла быть р.Селенга, как это предполагают Ю.В.Неронов и С.Г.Майстренко (Неронов, Майстренко, 1981). Но следует отметить, что в 1972-1973 гг. В.Н.Паутова (Паутова, 1974; 1974), обследовавшая Селенгинское мелководье Байкала, не указала элодеи в дельте р.Селенги. Следовательно, она, по крайней мере в массе, появилась здесь после 1973 г., вероятнее всего в 1974-1977 гг. (Кожова и др., 1985), так как в конце 70-х гг. она была обнаружена здесь в массе.

К ранее высказанным предположениям о появлении элодеи в Байкале путем заноса ее аквариумистами (хотя аквариумисты используют другой вид элодеи) или транспортными средствами, в том числе и из Иркутского водохранилища (Кожова и др., 1985), можно добавить еще одно - перевоз с акклиматизируемыми в Байкале рыбами, которых для поселения их в Байкале брали из Приуральских озер, где массовое развитие элодеи канадской было отмечено в начале XX в.

Если сравнить все сроки обнаружения элодеи в Байкале и Ангаре, что отмечали, когда она развивалась уже в массе, то видно, что это произошло почти одновременно - в середине 70-х гг. Это

заставляет сделать еще одно предположение - появление элодеи в Байкале и Ангаре шло "естественными" путями, как и по Европе и Уралу в целом.

Вскоре после того, как элодею обнаружили на Селенгинском мелководье, она найдена в южной части пролива Малое Море, в Посольском соре, в Чивыркуйском заливе (Азовский и др., 1982; Кожова и др., 1985). В 1981 г. элодея в проливе Малое Море, в его южной части (в мелководных заливах Мухор и Сарминский, в бухте Хужир-Нуго) образовывала сомкнутые поселения со 100%-м проективным покрытием дна. В 1982-1983 гг. элодея обнаружена уже во многих заливах и бухтах Малого Моря (Хужир-Нуго, Куркутская, Базарная, Тутайская, Загли). Элодея встречалась не только в защищенных от волнения глубоко врезанных бухтах и заливе Мухор, но и в прибрежной зоне вблизи мысов. Фитомасса элодеи в июле-августе достигала 2-5 кг/м^2 (Кожова, Тимофеева, 1986).

Элодея произрастает совместно с обычными для этих мест растениями. Как известно, в прибрежно-соровой зоне, мелководных заливах и бухтах Байкала, хорошо прогреваемых и защищенных от сильного волнового воздействия, растительность довольно разнообразна и представлена широко распространенными видами водных растений. Наиболее часты сообщества с доминированием Potamogeton perfoliatus (Азовский и др., 1983; Кожова и др., 1985; Паутова, 1973, 1974). В таких районах эндемичные байкальские водоросли, составляющие основную часть фитали открытого Байкала, отсутствуют, но в летний период обильно бывают развиты широко распространенные виды родов (Cladophora, Spirogyra, Oedogonium, Mougeotia). В некоторых местах элодея образует отдельные заросли, где другие растения отсутствуют. Это может свидетельствовать о том, что элодея подавляла распространенные в южной части пролива Малое Море рдестовые сообщества (Кожова, Тимофеева, 1986). Ю.В.Неронов и С.Г.Майстренко (Неронов, Майстренко, 1981) отмечают угнетающее действие E.canadensis на местные виды высших водных растений в Посольском соре. Вместе с тем в Посольском соре в 80-е гг. элодея произрастала под пологом рдеста (Кузьмич и др., 1985).

Несколько позднее появление элодеи отмечено и вдоль открытых побережий озера, где высшая водная растительность, как известно, развита слабо и представлена в основном Potamogeton pectinalis, P.perfoliatus, Ranunculus trichophyllum, Myriophyllum spicatum (Кожова и др., 1985). Основную фитомассу в фитали здесь

составляют донные водоросли. У юго-восточного побережья элодея встречена в районе пос.Утулик (Кожова и др., 1985), в районе станции Клюевка, у северо-западного побережья Южного Байкала - между устьями реки Большие Коты и ручья Жилище (Зуева, 1987; Ихболдина и др., 1984). Прижиться в открытых участках озера элодее позволяют корни, выполняющие функции органов прикрепления, удерживающие растение в прибойной зоне. Современное распространение элодеи вдоль байкальского побережья представлено на рис.1. Как видно, обычно она разрастается в глубоко вдающихся в берег мелководных бухтах, в том числе являющихся местами массовых стоянок судов, где фитомасса ее может достигать нескольких килограммов, а средневзвешенная составлять 200-300 г/м^2. Из таких участков элодея может расселяться вдоль открытых побережий озера.

Процесс расселения элодеи из мелководных закрытых участков в более открытые прослежен в районе пос.Большие Коты (юго-западное побережье Байкала). В начале 80-х гг. она была обнаружена в пирсе Байкальской биостанции (пос.Большие Коты). В 1983 г. разреженные заросли элодеи встречены за пределами пирса на глубине 3-6 м на заиленном песке, где элодея росла вместе с харовыми водорослями. Фитомасса ее в пирсе достигала 200 г/м^2, а за его пределами - на открытом участке 24 г/м^2. В 1986 г. элодея обнаружена в данном районе на глубинах от 1 (в пирсе) до 16 м. Высота ее плетей достигала 20-25 см, площадь зарослей составила 0,5 га, а средняя фитомасса 260 г/м^2 (Зуева, 1987). В 1989-1990 гг., по устному сообщению В.А.Гомбрайха, разреженные заросли элодеи стали встречаться на участке побережья между падью Черная (3 км южнее пос.Большие Коты) и мысом Кадильный (12 км севернее пос.Большие Коты).

Элодея растет в литоральной зоне на участках заиленного песка, обычно лишенных зарослей высших водных растений. Но на участках побережья, находящихся под защитой мысов, на иле или заиленном песке вместе с обычными для таких мест макрофитами (Кожов, 1931; 1947), элодея образует густые заросли. В тех местах, где на лежащих на песке камнях встречается ветвистая форма байкальской губки Lubomirskia baicalensis Dyb., плети элодеи обвивают губку. Таким образом, элодея осваивает и эти специфические для Байкала биотопы. Отрицательной реакции байкальской губки на эти поселения элодеи пока не обнаружено, но можно предполагать, что она существует, по крайней мере из-за затенения фотосинтезирую-



Рис.I. Схема распространения элодеи канадской в оз.Байкал: I - районы, в которых обнаружена элодея; 2 - элодея отсутствует

щей хлореллы, обеспечивающей зеленый цвет губки. Чаще элодея встречается вдоль западного побережья озера (см.рис.I).

В 1984-1988 гг. проведен специальный количественный учет элодеи в местах массового ее развития (Посольский Сор, пролив Ольхонские ворота, южная часть пролива Малое Море). Кроме того, с целью определения современных границ распространения элодеи в Байкале в июле-августе 1988 г. было обследовано все побережье озера (см.рис.I). Сбор проб проведен в летний период с помощью дночерпателя ($S = 0{,}025$ м^2), а в районах с обильным развитием элодеи - аквалангистами с помощью специального водолазного колокола с входным отверстием 0,25 м^2. Аквалангисты проводили отбор проб, определяли границы распространения зарослей элодеи и про-

ективное покрытие ею грунта, среднюю высоту и жизненность растений. Пробу фиксировали формалином. Вес водорослей определяли в лабораторных условиях. Поверхностную влагу удаляли путем обсушивания на фильтровальной бумаге. Всего проанализировано 400 количественных проб. Годовую продукцию элодеи вычисляли по формуле, предложенной И.М.Распоповым: $P = I,2\ B$, где B - максимальная надземная фитомасса (Распопов, 1973).

С целью определения продукции элодеи количественный учет ее был проведен в Посольском соре в 1984 г. в июне, т.е. в начале вегетации, и в сентябре, в период максимальной фитомассы. В июне элодея обнаружена на иле и заиленном песке в центральной части сора и вдоль кос, отделяющих сор от Байкала (рис.2). Растет она совместно с макрофитами, характерными для данного района. Высота побегов E.canadensis и Potamogeton perfoliatus в июне не превышает 10-15 см, а в центральной, более глубоководной части сора на вязком темном иле с большой примесью органических веществ высота молодых побегов больше и достигает 20-25 см. Фитомасса элодеи в разных участках сора колебалась от 0,2 до 68 г/м^2. Средневзвешенная ее величина 15,6 г/м^2, что в пересчете на всю площадь зарослей (1 063,8 га) составило 166 т воздушно-сырого веса растений, или 27,7 т сухого вещества или 10 т углерода (табл.).

В сентябре высота ветвящихся побегов была выше и достигала 60 см. В разных участках сора фитомасса элодеи колебалась от 0,9 до 437 м/м^2. Средневзвешенная ее величина составила 40 г/м^2, т.е. стала в 2,5 раза выше, чем в июне. Таким образом сезонные изменения в приросте биомассы элодеи обязаны росту побегов, длина которых, как и средняя фитомасса, возрастала от июня (до 20-25 см) к сентябрю (до 60 см) тоже в 2,5 раза. Общий вес элодеи в Посольском соре составил 425,5 т, а годовая продукция - 510,6 т воздушно-сырого веса растений, что соответствует 71 т абсолютно сухого веса или 25,7 т углерода. В.Н.Кузьмич и др. (Кузьмич и др., 1985), также изучавшие продуктивность элодеи в Посольском соре в 1984 г., отмечают, что заросли последней в сентябре были разрежены, а уровень развития низкий. Сырая фитомасса элодеи на площади зарослей определена ими равной 700 г/м^2. Наши исследования свидетельствуют о том, что площадь зарослей элодеи с фитомассой от 100 до 1 000 г/м^2 составила 11,7% от общей площади зарослей (см.табл), а средневзвешенная величина фитомассы значительно ниже приводимой данными авторами.

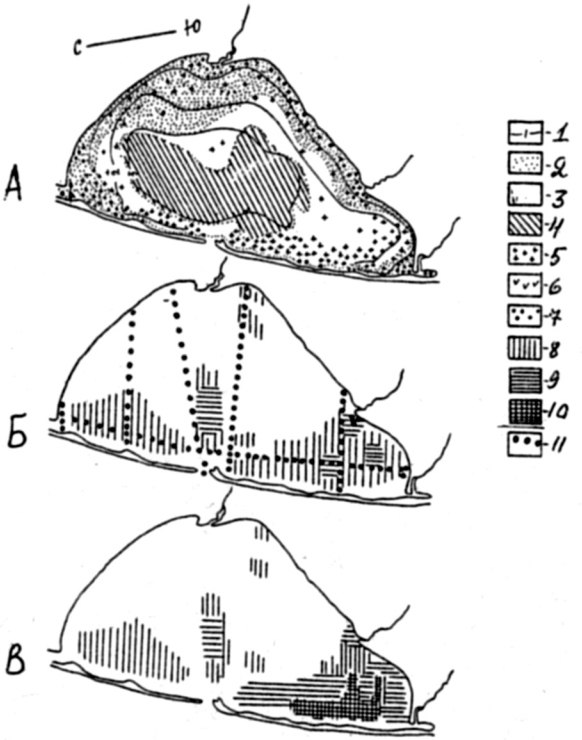


Рис. 2. Схемы распределения грунтов и макрофитов в Посольском соре озера Байкал и фитомассы элодеи канадской в июне и сентябре 1984 г.: I - изобаты; 2 - (А)(грунты): песок; 3 - заиленный песок, 4 - ил; (Б) Макрофиты: 5 - рдесты, уруть, роголистник; 6 - осока; 7 - гречиха, ежеголовник, кубышка; (В) - воздушно-сырой вес элодеи, г/м^2: 8 - от 0,I до I0; 9 - от I0,I до I00; I0 - от I00,I до I 000; II - разрезы (трансекты) (А, Б - по Кожову, Спелит, 1958)

Характеризуя распространение элодеи в Байкале в первые годы ее обнаружения, О.М.Кожова предполагала (Кожова и др., 1985), что в будущем возможна коренная смена растительности прибрежно-соровой зоны Байкала, где условия среды соответствуют экологическим оптимумам элодеи. В связи с этим интересно сравнение данных по расселению и интенсивности вегетации элодеи в Посольском соре, в котором массовое развитие элодеи, препятствующее заходу рыб на нерест, было констатировано в 1981 г.

Таблица

Площадь зарослей и фитомасса Elodea canadensis в проливе Ольхонские ворота и в южной части пролива Малое Море в 1984-1986 гг.

Месяц, год	Общая площадь зарослей, га	Общая фитомасса, т			Процент площади зарослей элодеи с фитомассой, г/м²				Средневзвешенная		
		1	2	3	от 0,1 до 10	от 10 до 100	от 100 до 1000	Более 1000	1	2	3
Июль 1984	963,4	2839,7	474,2	171,6	31,6	47,0	14,7	6,7	294,0	49,0	17,7
Август 1985	1261,4	3794,6	633,6	229,9	29,1	56,4	9,8	4,8	300,0	50,1	18,1
Август 1986	1189,4	3344,2	558,4	202,1	29,9	34,9	25,6	9,6	281,0	46,9	16,9

Примечание. 1 - воздушно-сырая фитомасса, 2 - абсолютно сухая, 3 - углерод.

В сентябре 1984 г. заросли элодеи едва ли могли препятствовать заходу рыб на нерест. Более того, трудно предположить, что заросли элодеи угнетающе действовали на обычные растения сора. E.canadensis росла под пологом Potamogeton perfoliatus, высота которого достигала 3-4 м. В.Н.Кузьмич и др. (Кузьмич и др., 1985) также отмечают, что фитомасса рдестов была вдвое больше, чем элодеи, сырая фитомасса которой на площади зарослей составляла 700 г/м^2. Очевидно, в 1984 г. уже начался спад в развитии E.canadensis в Посольском соре по сравнению с тем, что отмечалось в конце 70-х - начале 80-х гг. Срок массового развития элодеи в европейских водоемах составляет в среднем 40 лет, в уральских озерах 22 года (Мишин, Грибовская, 1960). Трудно допустить, что длительность вспышки массового развития элодеи в водоемах байкальского региона может быть существенно короче.

Распространение элодеи в проливе Ольхонские ворота и в южной части пролива Малое Море изучено в июле 1984 г., в августе 1985 г. и августе 1986 г. В июле 1984 г. мощные заросли элодеи обнаружены во внутренних частях бухт Хужир-Нуго и Шидэ, где проективное покрытие грунта элодеей составило 100%, а средняя фитомасса соответственно 1 800 и 4 260 г/м^2 (рис.3). В таких элодейных сообществах другие высшие водные растения отсутствуют или растут под пологом элодеи, высота которой достигает 1-1,5 м. Водоросли, характерные для этих районов, в ассоциациях с доминированием элодеи являются константными видами (встречаемость 50%), но роль их в общей фитомассе чрезвычайно мала. Вдоль материкового побережья пролива Ольхонские Ворота поселения элодеи прослежены от залива Мухор до мыса Обухан, где фитомасса ее не превышала 10 г/м^2. На Ольхонском берегу пролива разреженные заросли встречены лишь в районе старого пирса во внутренней части бухты Загли.

Общая площадь зарослей элодеи в этом районе Байкала в июле 1984 г. составила 963 га, а фитомасса 2 894 т, что соответствует 474 т абсолютно сухого вещества и 172 т углерода. Несколько более половины площади (56%) занимали заросли с фитомассой от 10 до 100 г/м^2. Средневзвешенная фитомасса элодеи на всей площади составила 294 г/м^2, т.е. 7,5 раза большую, чем в Посольском соре.

В августе 1985 г. отмечено дальнейшее распространение элодеи вдоль прибрежий пролива Ольхонские ворота. На материковом берегу элодея встречена восточнее мыса Обухан в небольшой бухте.

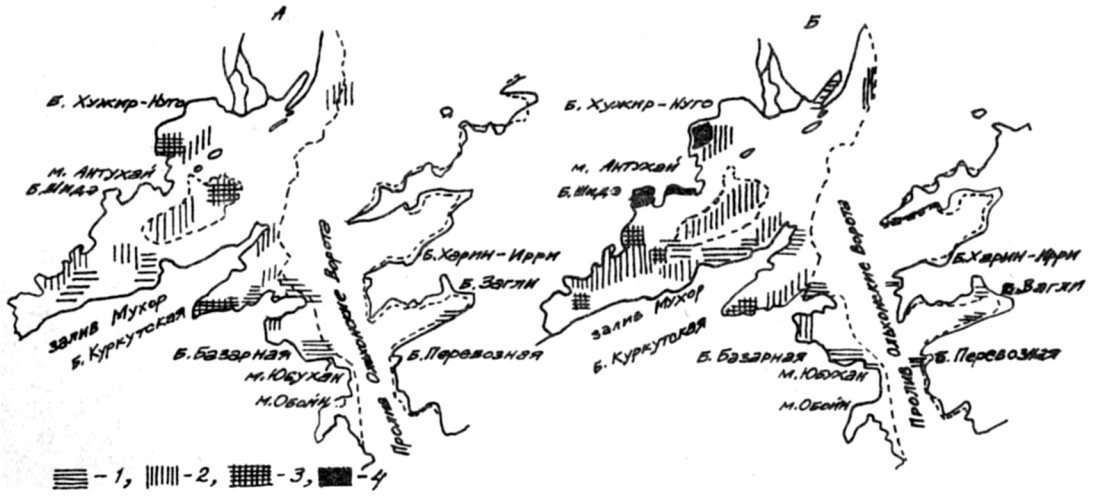


Рис.3. Схема распределения элодеи канадской в проливе Ольхонские ворота и в южной части пролива Малое Море в июле 1984 г. (А), в августе 1985 г. (Б): воздушно-сырой вес элодеи, г/м2: 1 - от 1 до 10; 2 - от 10 до 100; 3 - от 100 до 1 000; 4 - более 1 000

На ольхонском побережье она обнаружена в бухте Перевозной. Между этими бухтами существует паромная переправа, благодаря которой элодея, очевидно, как и в бухту Загли, была занесена на ольхонское побережье.

В проливе Малое Море элодея также продолжала осваивать новые акватории. В южной части Малого Моря элодейные сообщества со 100%-м покрытием дна кроме бухт Хужир-Нуго и Шидэ обнаружены и в небольшой бухте у мыса Антухай, где фитомасса элодеи составила I I50 г/м^2. Общая площадь зарослей элодеи в августе I985 г. по сравнению с июлем несколько увеличилась: с 963 га до I 260 га, а воздушно-сырая фитомасса ее составила 3 794 т (229,3 т углерода).

В августе I986 г. в проливе Ольхонские ворота вдоль материкового берега развитие элодеи, отмеченное как и в предыдущие два года, в вершине бухты Куркутской и на выходе из нее у мыса Бибетэ (I 724 г/м^2), стало более массированным (I 575 и I 724 г/м^2 соответственно), а в отдельных пробах вес элодеи достигал I0 600 г/м^2. Увеличился процент площади зарослей элодеи с фитомассой от I00 до I 000 г/м^2. Наблюдается продвижение элодеи и в сторону открытого Байкала до мыса Обойн (рис.4).

В проливе Малое Море распространение элодеи прослежено вдоль материкового берега на север до губы Курминской, где обнаружены отдельные плавающие ее веточки. Вдоль Ольхонского побережья пролива Малое Море она встречена у о.Угунгой и в районе бухты Шибетейской.

Общая площадь зарослей элодеи в обоих проливах составила в августе I986 г. I I89 га, а фитомасса 3 344 т (воздушно-сырой вес). Средневзвешенная фитомасса элодеи в I984-I986 гг. была 280-300 г/м^2, что значительно выше, чем в Посольском соре (40 г/м^2), и сравнимо с таковой вдоль открытого побережья Байкала в районе Больших Котов.

Вышеизложенное свидетельствует о широком распространении элодеи в Байкале. Элодейные сообщества с высоким проективным покрытием дна развиты в основном в местах стоянок судов и в мелководных бухтах и сорах, где элодея растет вместе с другими широко распространенными высшими водными растениями и водорослями. В процессе длительной эволюции эти растения не смогли приспособиться к условиям обитания, характерным для открытых побережий озера и в настоящее время занимают в Байкале участки, свободные от эндемичных видов водорослей (Кожов, I947). Элодея - молодой

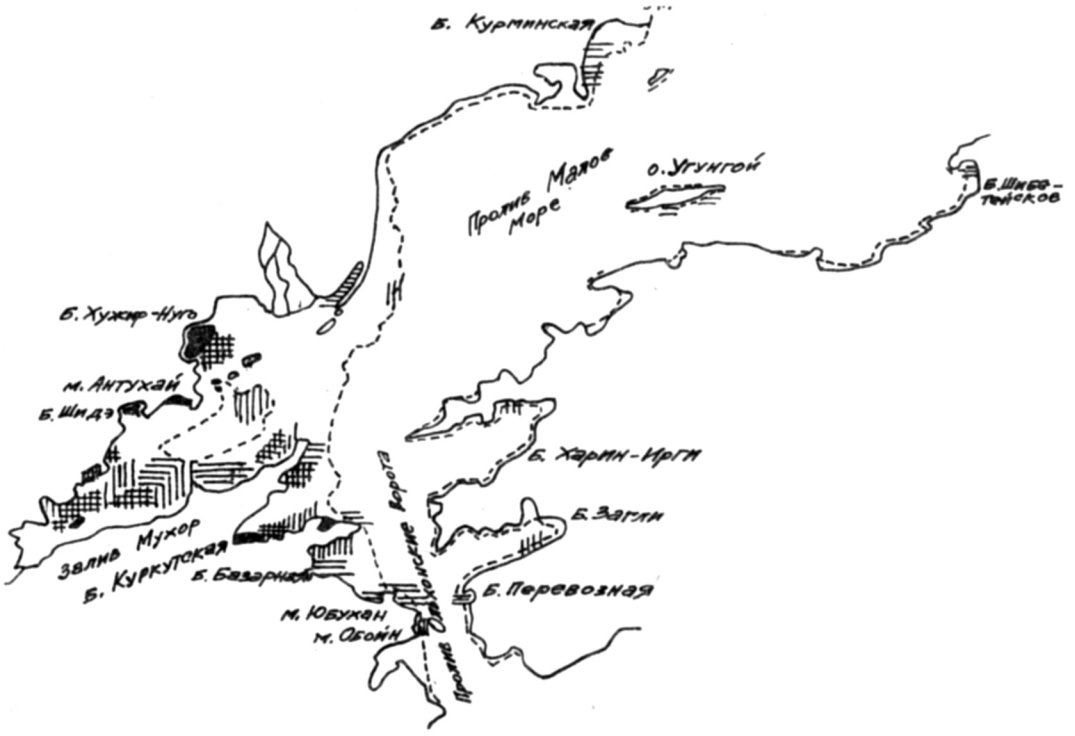


Рис.4. Схема распределения элодеи канадской в проливе Ольхонские ворота и в южной части пролива Малое Море в августе 1984 г.: условные обозначения см. на рис.3

вселенец, и экологическая ниша ее еще не определилась. Учитывая вышеизложенное, можно предположить, что какое-то время обильное развитие элодеи будет происходить в мелководных заливах и бухтах. Возможно распространение разреженных зарослей элодеи и вдоль открытых побережий Байкала, о чем свидетельствуют наблюдения в районе пос.Большие Коты.

Как видно по карто-схемам распределения зарослей элодеи, внешняя граница зоны ее распространения ограничивается изобатой 5 м, хотя в открытом Байкале в районе пос.Большие Коты она обнаруживается до глубины 16 м. Возможно, внешняя граница расселения определяется величиной прозрачности воды, так как известно, что она чувствительна к свету и, согласно данным Г.М.Мишина и И.Ф.Грибовской (Мишин, Грибовская, 1960), распространяется до глубин, близких к удвоенной величине прозрачности, определяемой по диску Секки. Тем более, что до такой глубины поселяется и растительный перифитон, как установлено О.М.Кожовой в Иркутском и Братском водохранилище. Элодея не обнаруживается у самого уреза воды. В проливе Малое Море она начинает встречаться с глубины 2 м, в Посольском соре - 1 м, в гавани в районе пос.Большие Коты 0,5 м. Элодея селится как на песчаных, так и на илистых грунтах, в том числе с присутствием большого количества органического вещества (центр Посольского сора), а также на каменистых, где обитает байкальская губка. Она встречается совместно с Potamogeton perfolistus и другими высшими растениями (Myriophyllum, Ceratophyllum, Lemna) и водорослями (Spirogyra, Aphanothece, Gloeothrichia).

Элодея отличается высокой конкурентной способностью. Она может перезимовать вмерзшей в лед; предпочитает воды с низкой минерализацией и высокой прозрачностью. Элодея может аккумулировать и метаболировать токсические вещества, характеризуясь высокой токсикорезистентностью, например, к фенольным соединениям. Элодея содержит фермент цианоаланинсинтазу, одним из субстратов которой являются меркаптосоединения, в частности, метил-, этил- и бутилмеркаптан. При использовании меркаптоэтанола как субстрата элодея может элиминировать его со скоростью 3 нМоля в минуту в расчете на 1 мг белка растения. При высокой естественной плотности зарослей элодеи (воздушно-сырой вес 5 кг/м^2) и содержании белка до 6% сухого веса элодея может стать мощным агентом обезвреживания меркаптосоединений. То же самое можно сказать в отношении фенолов (Кожова, Тимофеева, 1986).

Распространение элодеи по Байкалу безусловно может быть связано с судоходством, что, в частности, следует из выше приведенного описания закономерностей ее расселения в проливе Ольхонские ворота. Однако мощным фактором расселения являются и природные факторы, - особенно течения. В частности, поздним летом у западного побережья веточки элодеи часто встречаются в толще вод совместно с другими объектами, свидетельствующими о потоке селенгинских вод.

Прогнозируя изменение экосистемы Байкала, нужно учитывать быстрое распространение элодеи, ее высокую конкурентоспособность и метаболические возможности обезвреживать сточные воды. Вселение элодеи в Байкал - пример непредвиденного эффекта эвтрофирования озера, отклонения от нормы функционирования прибрежных сообществ. Такую экспансию элодеи можно считать катастрофическим явлением, которое не прогнозировалось, несмотря на то, что его действие охватило практически весь периметр Байкала.

Использованная литература

Азовский М.Г., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. К распространению Elodea canadensis Michx. в оз.Байкал // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. Т.2. С.63-64.

Азовский М.Г., Паутова В.Н., Ижболдина Л.А. К флоре гидрофитов озера Байкал // Ботан. журн. 1983, № 10. С.1392-1397.

Зуева Н.И. Распространение Elodea canadensis Michx. в районе Больших Котов озера Байкал // У конф.молод.ученых вузов Иркут.области: Тез.докл.Иркутск, 1987. С.34.

Ижболдина Л.А., Максимова В.М., Семейкин В.И., Гомбрайх В.А. Состояние макрофитобентоса в районе Больших Котов (Южный Байкал) по данным 1982-1983 гг. Иркутск, 1984. 20 с. Деп. в ВИНИТИ № 1804-85.

Кожов М.М. К познанию фауны Байкала, ее распределение и условия обитания // Изв.биол.-геогр.НИИ при Иркут.ун-те. 1931. Т.5. Вып.1. С.170.

Кожов М.М. Животный мир озера Байкал. Иркутск, 1947. 297 с.

Кожов М.М., Спелит К.К. Рыбы и рыбное хозяйство в бассейне озера Байкал. Иркутск, 1958. С.560-591.

Кожова О.М. Фитопланктон Иркутского водохранилища // Биология Иркутского водохранилища. М., 1964. С.41-114.

Кожова О.М. Фитопланктон и формирование гидробиологического режима Байкала-Ангарских водохранилищ. Автореф.дис.... докт.биол.наук. Харьков, 1970. 57 с.

Кожова О.М., Паутова В.Н., Тимофеева С.С. Элодея канадская в оз.Байкал // Гидробиол. журн. 1985. Т.20, № 1. С.82-84.

Кожова О.М., Тимофеева С.С. Роль и место элодеи канадской в экосистеме Байкала // Водные ресурсы. 1986, № 1. С.177-178.

Кузьмич В.Н., Моисеева Л.Г., Быстрова А.Н., Шипилова И.Г. Продуктивность элодеи канадской в Посольском соре оз.Байкал // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1985. С.52-54.

Мишин Г.М., Грибовская И.Ф. Экология канадской элодеи (Elodea canadensis) в водоемах Среднего Урала // Биол.науки. 1960, № 8. С.72-76.

Неронов В.В., Майстренко С.Г. К проблеме "элодея канадская в озере Байкал" // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1981. С.97-99.

Паутова В.Н. Высшая водная растительность на мелководьях озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск, 1973. С.142-143.

Паутова В.Н. Высшая водная растительность оз.Байкал // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.17-26.

Распопов И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. Л., 1973. С.123-142.

УДК 574.632 (282.256.341)

О.М.Кожова, Н.П.Мельчакова

3.3. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ БЕРЕГОУКРЕПИТЕЛЬНЫХ РАБОТ НА ДОННЫЕ СООБЩЕСТВА БАЙКАЛА

В 1988-1989 гг. сотрудниками лаборатории экологического мониторинга водных систем Байкальского филиала экологической токсикологии проводилось изучение структуры донных сообществ Южного

Байкала в районе станции Переемной возле устья р.Куркавочной в связи с проведением здесь берегоукрепительных работ в местах прокладки железнодорожной магистрали.

Для укрепления берега экономически выгодным и экологически адекватным по структуре материалом по сравнению с бетоном может служить масса естественных горных пород, образующихся в виде отходов при взрывных работах различного назначения. Поскольку проведение инженерных работ в этом направлении невозможно без предварительной проработки вопроса экологической безопасности намеченных мероприятий, было проведено изучение естественных гидробиоценозов в литоральной зоне Байкала, а также способности их к восстановлению на опытном участке после отсыпки горной массы.

Для восточных берегов Южного Байкала характерно, что дно в районе исследований полого спускается до глубины 20-25 м, а затем следует крутой свал (Кожов, 1972). Донные отложения литорали достаточно разнородны: от уреза воды до глубины 7-10 м распространяется зона камней, хотя уже с 3 м глубины встречаются пятна песка, количество и размеры которых увеличиваются с глубиной. На глубине более 10 м донные отложения в основном гравийные, песчаные, илистые, хотя отдельные камни обнаруживаются и на глубине 20-25 м. Для глубин 3 м и более характерно наличие большого количества угольной крошки, которая обнаруживается на всех исследованных нами глубинах.

Пробы зообентоса отбирали в сентябре-ноябре 1988 г. и в марте, июне, июле и сентябре 1989 г. на одном разрезе с глубин: у уреза воды, 1,5-2 м, 3-5 м, 7-10 м, 12-15 м, 20-25 м. Обработка проб проведена экспресс-методом, что дает результаты, отличающиеся от данных стандартного метода[x)]. Пробная отсыпка камней проведена в марте 1989 г. в районе р.Куркавочной. Камни отсыпали прямо на лед. В июле 1989 г. поверхность затопленных камней была покрыта илистым налетом, и только на некоторых из них развился улотрикс, среди нитей которого найдено 7 таксономических групп беспозвоночных (общая численность 8 200 экз./м^2, биомасса 8,0 г/м^2). Доминировали гаммариды (3 700 экз./м^2, 5,9 г/м^2) и хирономиды (2 300 экз./м^2, 2,0 г/м^2). Большую численность имели копеподы (1 400 экз./м^2, 0,003 г/м^2) и олигохеты 740 экз./м^2, 0,02 г/м^2). Единично встречены нематоды, ручейники, поденки.

В сентябре 1989 г. на камнях отсыпки развились диатомовая водоросль дидимосфения и улотрикс в виде редких нитей; зарегистриро-

Примечание. x) "Защита гидробионтов ..." Отчет № 02920002906 рук. О.М.Кожова

вано 7 таксономических групп беспозвоночных с общей численностью и биомассой I7 465 экз./м^2 и I,7 г/м^2. По численности здесь доминировали мелкие олигохеты (I0 6I9 экз./м^2) при сравнительно небольшой биомассе (0,24 мг/м^2). Наибольшую биомассу имели хирономиды 0,9 г/м^2, численность их была 4 II3 экз./м^2. Часто встречались копеподы – их численность достигала I 429 экз./м^2, а биомасса – ,03 г/м^2. Значительно увеличилось (по сравнению с июлем) количество нематод – до 550 экз./м^2 и 0,02 г/м^2, но меньше стало гаммарид –)I экз./м^3 при 0,5 г/м^2. В единичных экземплярах встречены остраоды и тихоходки.

Для сравнения с населением камней отсыпки и в качестве контроля в сентябре I989 г. нами были также взяты пробы обрастаний с амней-валунов, типичных для данного района и находящихся на той е глубине, что и камни отсыпки в 50 м восточнее места отсыпки. алуны были обильно покрыты улотриксом. Для населения этих камней ыло характерно большее видовое разнообразие (I0 таксономических рупп), чем на камнях отсыпки, больше были также численность и иомасса беспозвоночных (3I 389 экз./м^2, 9,0 г/м^2). По численности оминировали здесь копеподы – I2 865 экз./м^2, но биомасса их была евелика – 0,2 г/м^2. Менее многочисленную группу составляли хирономиды (8 564 экз./м^2, 2,5 г/м^2) и олигохеты (5 6I5 экз./м^2, 0,2 г/м^2). По биомассе доминировали гаммариды – 5,7 г/м^2 при численности 4 I00 экз./м^2. Довольно часто встречались остракоды – I09 экз./м^2, 0,003 г/м^2. Нематоды, плоские черви, личинки ручейников и веснянок встречены единично.

Таким образом, можно сказать, что существует ряд отличий в характере сообществ беспозвоночных камней отсыпки и камней-валунов, типичных для района исследований. На камнях-валунах видовое разнообразие и количественные характеристики беспозвоночных превышают таковые камней отсыпки. Вероятно, различия в населении камней отсыпки и валунов определяются прежде всего характером поселяющихся на них водорослей, что, в свою очередь, влияет на характер зообентоса.

Песчаные донные отложения

Зона малых глубин (0–7 м) в районе проведения исследований на открытых участках характеризуется преимущественно каменистыми грунтами, представленными камнями-валунами и крупной галькой, но для участков, где проводились берегоукрепительные работы и уста-

новлены бетонные бермы и боны, характерны песчаные наносы в форме лент, шириной в несколько метров. Вероятно, при определенных гидрологических условиях подобное явление может быть вызвано и искусственной отсыпкой камней. Так, в июне-сентябре 1989 г. подобную полосу песка мы наблюдали на участке пробной отсыпки в районе р.Куркавочной. Причем по мере подъема уровня Байкала и затопления камней сокращалась и полоса песка. Образование зоны песчанных наносов повлекло за собой замену литофильных биоценозов псаммофильными.

Глубина 1,5-2 м. Условия обитания на этих глубинах характеризуются большой изменчивостью в течение года (Каплина, 1974). До отсыпки на камнях этой зоны нами зарегистрировано 13 таксономических групп беспозвоночных, общая численность и биомасса которых в зависимости от сезона колебались в пределах 3 413-4 989 экз./м^2 и 0,3-0,7 г/м^2. В ноябре население камней было представлено большим количеством хирономид (1 377 экз./м^2, 0,1 г/м^2) и нематод (511 экз./м^2, 0,01 г/м^2). Несколько меньше было тихоходок и копепод (143-170 экз./м^2, 0,002-0,004 г/м^2), в небольших количествах (12-73 экз./м^2) встречались коловратки, олигохеты, остракоды, кладоцеры, личинки ручейников и гаммариды. Камни были покрыты улотриксом и ностоком. В марте эти камни обросли кладофорой, которую заселяли в основном нематоды (1 960 экз./м^2, 0,01 г/м^2) и полихеты (1 505 экз./м^2, 0,1 г/м^2). Численность олигохет, копепод, гаммарид и личинок хирономид колебалась в пределах 210-543 экз./м^2, биомасса - 0,01-0,5 г/м^2.

После отсыпки в июне 1989 г. на песчаных наносах зарегистрировано только 4 группы беспозвоночных, общая численность которых была 3 811 экз./м^2, а биомасса - 3,5 г/м^2. Основную часть донного населения составляли гаммариды, численность и биомасса которых достигали 2 447 экз./м^2 и 3,3 г/м^2 соответственно. Больших значений достигала численность олигохет - 751 экз./м^2 при биомассе 0,1 г/м^2 и копепод (415 экз./м^2, 0,01 г/м^2), реже встречались личинки хирономид (198 экз./м^2, 0,1 г/м^2). В июле и сентябре 1989 г. наблюдалось снижение общей численности зообентоса песчаных наносов вплоть до исчезновения хирономид и копепод. Численность гаммарид также уменьшалась от весны к осени, но благодаря росту особей, их биомасса в сентябре была довольно высокой - 4 г/м^2.

Таким образом, можно заключить, что первыми на песчаных наносах, сформировавшихся в результате отсыпки камня, поселяются в ос-

новном гаммариды и, в меньшем количестве, олигохеты. Копеподы, хирономиды и др. беспозвоночные малочисленны. Можно сделать вывод, что в Байкале возобновление биоценозов ("новое поселение") на песчаных грунтах осуществлялось не за счет хирономид, которые обычно первыми осваивают биотопы, например, в водохранилищах, а гаммарид. Разнообразие беспозвоночных было меньше, чем до отсыпки на каменистых грунтах этой зоны, но биомасса стала больше.

Глубины 3-5 м. До отсыпки на камнях в этой зоне зарегистрировано 12 таксономических групп беспозвоночных. Их общая численность изменялась от 56 452 экз./с^2 в сентябре 1988 г. до 555 экз./м^2 в марте 1989 г., а биомасса - от 13,3 г/м^2 до 0,1 г/м^2 соответственно. В сентябре 1988 г. на каменистых грунтах зарегистрировано 9 таксономических групп беспозвоночных, общая численность и биомасса которых были 56 452 экз./м^2 и 13, 3 г/м^2. Доминировали олигохеты и полихеты, численность которых была 7 595 экз./м^2 и 19 151 экз./м^2, а биомасса - 5,8 г/м^2. Довольно часто встречались хирономиды (1 090 экз./м^2, 0,2 г/м^2). Значительно меньше было гаммарид (225 экз./м^2, 0,5 г/м^2, еще меньше - моллюсков (87 экз./м^2, 0,2 г/м^2). Личинки ручейников встречены единично. В кустиках кладофоры значительных величин достигали численности нематод, остракод и копепод - 1 886-2 434 экз./м^2, но биомассу они давали небольшую - 0,03-0,5 г/м^2. В дальнейшем (в октябре 1988 г. - марте 1989 г.) в сообществах наблюдалось снижение численности и биомассы беспозвоночных, за исключением октября, где наблюдалось увеличение численности и биомассы моллюсков, они стали доминантной группой (243 экз./м^2 и 3,9 г/м^2). В марте доминировали гаммариды.

В июне 1989 г. на песчаных наносах на глубине 3-5 м зарегистрировано 7 таксономических групп беспозвоночных, общая численность и биомасса которых достигали 71 943 экз./м^2 и 29,2 г/м^2. Доминировали олигохеты - их численность и биомасса достигали 55 914 экз./м^2 и 12,8 г/м^2. Субдоминантами были гаммариды - 11 016 экз./м^2 и 7,6 г/м^2. Гораздо реже встречались хирономиды (369 экз./м^2, 0,05 г/м^2). С увеличением глубины увеличивался и размер частиц наносов. В крупнопесчаной пробе жили только моллюски (160 экз./м^2, 1,2 г/м^2) и более крупные, чем на мелком песке, олигохеты (80 экз./м^2, 0,2 г/м^2), на песчано-угольных наносах доминировали олигохеты (3 733 экз./м^2, 6,1 г/м^2 и гаммариды (511 экз./м^2 и 1,0 г/м^2).

В июле в результате затопления мелких камней отсыпки, после чего оставшиеся над водой одиночные крупные камни уже не могли

служить достаточным препятствием для волн, песок на глубине 3-5 м тонким слоем покрывал камни, поросшие кладофорой. Население беспозвоночных здесь было представлено 10 максономическими группами, суммарная численность и биомасса которых достигала 197 566 экз./м^2 и 14,11г/м^2. По численности и биомассе доминировали полихеты - 60 723 экз./м^2 и 6,9 г/м^2, а также нематоды - 96 949 экз./м^2 и 1,7 г/м^2. Много было мелких олигохет (15 570 экз./м^2, 0,1 г/м^2), остракод (9 100 экз./м^2, 0,3 г/м^2) и копепод (8 650 экз./м^2, 0,1 г/м^2). Численность хирономид и тихоходок достигала 3460 экз./м^2 и 2 595 экз./м^2 соответственно, но их биомасса была также невелика. Большую биомассу имели немногочисленные моллюски, гаммариды и ручейники (104-277 экз./м^2; 0,3-1,9 г/м^2).

В сентябре в наносах обнаружено большое количество угольной крошки и были представлены в виде отдельных пятен между камнями. В наносах зарегистрировано 5 таксономических групп беспозвоночных, общая численность и биомасса которых были 17 093 экз./м^2 и 42,7 г/м^2. По численности и биомассе доминировали гаммариды - 10 761 экз./м^2 и 28,7 г/м^2, несколько меньше было олигохет - 5 674 экз./м^2 при биомассе 11,6 г/м^2. Большую биомассу имели немногочисленные моллюски - 2,1 г/м^2, при численности 519 экз./м^2 Численность и биомасса плоских червей была 104 экз./м^2 и 0,2 г/м^2 соответственно. Единично встречены пиявки.

Таким образом, на глубине 3-5 м в связи с сезонным подъемс уровня воды с июня по сентябрь менялся характер донных отложений (уменьшалось количество наносов,увеличивалась доля крупнодисперсной фракции) и состав доминантных таксонов: в июне преобладали мелкие олигохеты, в июле они сохранились, но преобладали полихеты. В сентябре олигохет тоже было много (но более крупных, чем в июне), а доминировали гаммариды. Хирономид весь сезон было мало.

Глубины 7-25 м. Различия в плотности донных сообществ на глубинах, превышающих 7 м, были менее выражены, чем на глубинах 1,5-5 м. Особенно наглядно это проявляется при сравнении состояния донных сообществ в сентябре 1988 г. (до отсыпки) и в сентябре 1989 г. (после отсыпки). Для каменистых грунтов на глубине 7-10 м в 1988 г. было характерно менее интенсивное обрастание кладофорой, чем в 1989 г. Этим объясняется большое количество мелких беспозвоночных, обитающих в кладофоре (нематоды, мелкие олигохеты, полихеты и др.) в сентябре 1989 г., но численность и

биомасса доминирующих здесь видов были близки в оба года. Численность и биомасса моллюсков оставалась в пределах 297–335 экз./м^2 и 3,7–5,5 г/м^2, численность и биомасса гаммарид были 554–478 экз./м^2 и 0,9–03 г/м^2 соответственно, поэтому общая биомасса зообентоса на этой глубине в 1988 и 1989 гг. также были достаточно близки – 5,0 г/м^2 в 1988 г. и 6,4 г/м^2 в 1989 г.

Различия в плотности донных сообществ рыхлых грунтов также определялись главным образом различиями в составе грунтов и количестве водорослей в разные годы. Так, на глубине 12–15 м для проб, отобранных в сентябре 1988 г., был характерен более крупный гравий (диаметр частиц 5–1 мм), а для 1989 г. – более мелкий (2–1 мм), на котором селились и более мелкие организмы, чем в 1988 г., причем разница биомасс на грунтах с различными размерами частиц достигала 20–98%, что не противоречит нашим предыдущим наблюдениям.

По численности в сентябре 1988 и 1989 гг. на глубине 12–15 доминировали олигохеты – 5 831 экз./м^2 и 3 599 экз./м^2, а по биомассе – моллюски 25,3 г/м^2 и 12,3 г/м^2 соответственно.

Численность и биомасса беспозвоночных на угольно-песчаных отложениях на глубине 20–25 м в 1988 г. была в 2,2–2,5 раза меньше, чем в 1989 г., что, возможно, объясняется меньшей заиленностью отложений в 1988 г. По численности здесь и в 1988 г. и в 1989 г. доминировали олигохеты (2 318 экз./м^2 и 6 194 экз./м^2), по биомассе – моллюски (9,4 г/м^2 и 20,5 г/м^2 соответственно).

В целом для сентября 1989 г. для всех рассмотренных глубин и грунтов было характерно большее таксономическое разнообразие беспозвоночных, чем в 1988 г. В сентябре 1988 г. нами зарегистрировано 10 крупных таксономических групп беспозвоночных, а в 1989 г. – 15.

Таким образом, можно сделать вывод, что каменная отсыпка в качестве волногасящих берм может оказывать влияние на структуру донных сообществ малых глубин прибрежья (1,5–5 м), способствуя образованию новых биотопов, но на глубинах, превышающих 7–10 м , изменения плотности донных сообществ под влиянием каменной отсыпки не выражены.

Использованная литература

К о ж о в М . М . Очерки по Байкаловедению. Иркутск, 1972.

К а п л и н а Г. С. Макрозообентос каменистых грунтов литорали оз.Байкал и его сезонная динамика (данные 1963-1968 гг., район Больших Котов) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.66-81.

4. РЫБНОЕ НАСЕЛЕНИЕ БАЙКАЛА

УДК 597.583 (285.23)(571.5)

Т.Я.Завьялова, И.Г.Топорков, А.В.Пислегин

4.1. О СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ ВОСПРОИЗВОДСТВА БЫЧКА-ЖЕЛТОКРЫЛКИ И ЕГО РОЛИ В ЭКОЛОГИИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Сотрудники лаборатории ихтиологии НИИ биологии Иркутского госуниверситета, начиная с 1982 г., проводят режимные наблюдения за пространственным распределением и межгодовыми изменениями численности молоди желтокрылки в первые два месяца ее жизни в южной котловине оз.Байкал и в Малом море.

Полученные сведения ежегодных траловых съемок по учету численности молоди, по учету кладок икры на основных нерестилищах в этих районах, проведенному в 1987 и 1989-1990 гг. с помощью аквалангистов, а также данные по вылову нерестовых рыб на одно промысловое усилие, послужили основанием для составления характеристики, оценивающей современное состояние воспроизводства бычка-желтокрылки в исследуемых районах.

Учет кладок икры бычка-желтокрылки проведен в Малом Море с 1 по 10 июня 1987 г., в Южном Байкале - в первой декаде июня и в первой декаде августа 1989 и 1990 гг. с применением легкой водолазной техники, по методике ЛИНа СО АН СССР I (Сиделева и др., 1987). В период каждой съемки учет кладок икры проводился на постоянных разрезах - профилях, представляющих опытные площадки, размеченные при помощи линя от уреза воды перпендикулярно к берегу на всю ширину распределения валунов. Следуя с учетной рамкой вдоль профиля, аквалангист на каждом квадратном метре перевертывал и измерял все валуны, определял количество и видовую принадлежность кладок, расположенных под каждым валуном, отмечал наличие самцов, охраняющих кладки. Часть кладок аквалангист передавал на борт теплохода для уточнения видовой принадлежности икры, определения стадий развития и процента выживае-

мости зародышей. Вся информация от аквалангиста к ихтиологу поступала по телефонной связи.

Учет молоди бычка-желтокрылки проводился с борта теплохода типа "Ярославец" при помощи малькового трала Петерсена с площадью входного отверстия I $м^2$; размер ячеи сита в кутце - I мм, скорость траления - I м/сек. Концентрация или плотность личинок (N) определяли по формуле: $N = \frac{\text{Количество молоди в пробе}}{\text{Объем процеженной воды}}$,

где N - число экз./$м^3$. Уловистость трала принята нами равной 0,9. Пробы ихтиопланктона отбирали в поверхностном двухметровом слое по сетке разрезов и станций, охватывающей всю акваторию южной котловины Байкала и пролива Малое Море (количество тралений при каждой съемке не менее I20).

В связи с искусственным подъемом уровня воды в оз.Байкал после постройки плотины Иркутской ГЭС в I959 г., в период формирования берегов произошло разрушение их на длину I 800 км и поступление в озеро около 50 млн $м^3$ гравийно-песчаного грунта, который береговыми потоками разносился и размещался от уреза воды до глубины 3-5 м. (Пинегин, I978). Этот грунт заполнил все пространство между валунами, под которыми до подъема уровня бычок-желтокрылка майской субпопуляции организовывал гнезда и там нерестовал.

Таким образом, в период формирования берегов Байкала были выведены из строя в районе Култук-Танхой основные нерестилища майской субпопуляции бычка-желтокрылки, нерестующего в зоне глубин прибоя от 0,2 до 0,5 м.

Экологические условия на этих нерестилищах остались неблагоприятными для воспроизводства майской субпопуляции бычка-желтокрылки и до сих пор, вследствие постройки берегоукрепительных сооружений из бетона общей протяженностью 80 км, сброса промышленных стоков с Байкальского целлюлозно-бумажного комбината и хозяйственно-бытовых стоков с г.Байкальск, г.Слюдянка и других населенных пунктов, а также сбора икры рыбаками-любителями для лова хариуса и других нужд.

Так, например, внутренняя акватория на участках между волноломами и волноотбойными сооружениями занимает площадь шириной от I0 до 20 м и длиной от 250 м до 2,5-3,0 км. Таких участков в районе Култук-Боярск насчитывается 24, где наблюдается сильная заиленность дна и высокие показатели температуры, превышающие оптимальные значения на несколько градусов. Кроме того, за вол-

ноотбойными сооружениями снаружи наблюдается интенсивное вымывание мелких и средних фракций валунов, то есть здесь происходит разрушение естественных нерестилищ.

Как показали наши исследования, проведенные в 1989-1990 гг., на опытных полигонах в районе Сухого Ручья и Клюевки (юго-восточный берег) между берегоукрепительными сооружениями отход икры в кладках желтокрылки значительно больший, чем в контроле - на профилях вне зоны сооружений. Так, погибшая икра в кладках на участках внутри сооружений составила от 16 до 50%, в среднем 33,3%, в то время как в контроле от 6 до 20%, в среднем 8,9%, т.е. в зоне сооружений отход был в 3-4 раза выше, чем в контроле.

В южной котловине Байкала кладки желтокрылки занимают доминирующее значение среди остальных кладок рыб литоральной зоны. Так, по нашим данным, в прибрежной зоне южной оконечности Байкала на участке Сухой Ручей, являющимся типичным нерестовым районом подкаменщиковых рыб, в июне 1989 г. зарегистрированы кладки четырех видов бычковых рыб: кладки икры желтокрылки, каменной широколобки, песчаной широколобки и большеголовой широколобки. Кладки желтокрылки составляли здесь 87% от числа всех кладок, кладки каменной широколобки - 10,4%, песчанки - 2,0% и большеголовой широколобки - 0,6%. К третьей декаде июня соотношение кладок несколько изменилось: кладки желтокрылки составили 69,0%, каменной широколобки - 20,4% и песчаной - 10,6%. В августе на нерестилищах в Сухом Ручье найдены кладки исключительно одного вида - желтокрылого бычка. В июне 1989 г. максимальное количество кладок желтокрылки, зарегистрированное на этом участке под одним камнем, равнялось 11, на I $м^2$ - 24. Наиболее плотно были заселены нерестилища в июне. На I $м^2$ нерестовой площади в хорошо прогреваемых местах между берегоукрепительными сооружениями находилось в среднем 3,07 $\pm$ 0,36 кладок, в том числе 2,5 кладки желтокрылки, 0,44 - песчаной и 0,11 кладок каменной широколобки. В то же время на контрольном разрезе, вне зоны сооружений, плотность кладок на I $м^2$ была значительно меньшей и составляла в среднем 1,39 кладок на I $м^2$, в том числе 1,33 кладок бычка-желтокрылки и 0,06 кладок песчаной широколобки.

Несмотря на эти колебания в распределении кладок по участкам по сравнению с соответствующим периодом 1980 г., когда проводили исследования по учету кладок икры А.М.Мамонтов, С.Н.Косторнов, В.М.Яхненко, плотность заселения икрой в этом районе стала значительно большей, так как авторы указывали для этого райо-

на в 1980 г. плотность, равную 0,04 кладки желтокрылки на I камень или около 0,4 кладки на $м^2$.

По результатам учета кладок икры, проведенного нами в июне 1987 г., в Малом Море на трех участках островного побережья - Шебетей, Бурхан, Ушун, и на трех участках у коренного берега - Базарная, Антухай и Ходартуй, все эти нерестилища используются для откладывания икры наиболее интенсивно по сравнению с литоралью Южного Байкала. Максимальная плотность кладок икры на I $м^2$ нерестилищ бычка-желтокрылки зарегистрирована на участке Шебетей - 66 кладок на I $м^2$, на глубине 0,8 м, на двух крупных валунах размерами 50 х 40 х 25 см и 60 х 60 см. В среднем на I $м^2$ этого нерестилища (в прибрежье о.Ольхон) приходилось 9,3 кладки желтокрылки. Почти такая же высокая плотность кладок отмечена и у песчанки - максимальная 61 кладка на I $м^2$ и средняя 9,3 кладки на I $м^2$ у мыса Хадартуй, расположенного у коренного берега. В целом средняя плотность кладок икры подкаменщиков в Малом Море в июне 1987 г. составила 7 кл/$м^2$. Как и в южной котловине, на исследованных нерестилищах в июне основная часть кладок принадлежит бычку-желтокрылке,(89,1%) кладки песчаной широколобки составляют 10,1%, каменной - 0,7%, кладки большеголовой широколобки - 0,1%.

В годы исследований поверхностный ихтиопланктон южной котловины оз.Байкал представлен молодью пяти видов: Cottocomephorus grewingki (Dyb.) - желтокрылый бычок, Cottus Kessleri (Dyb.)- песчаная широколобка, Comephorus baicalensis (Pallas) - большая голомянка, Comephorus Dyb. Korotn.- малая голомянка и Cottocomephorus inermis (Jakowlew) - длиннокрылый бычок. В проливе Малого Моря молодь большой голомянки не обнаружена, ее заменяет другой вид - малая голомянка.

Интересно отметить, что после выклева личинок из икры вдоль юго-восточного побережья на участке Боярск-Выдрино, где раньше находились очень богатые нерестилища желтокрылого бычка, в последние годы мы не отмечаем устойчивых и плотных концентраций личинок желтокрылки, как это наблюдается на противоположном берегу - вдоль юго-западного побережья Байкала.

Максимальные концентрации майской субпопуляции бычка-желтокрылки отмечены в районе Ангосолки, в бухтах Средняя, Котинская, на мысе Кадильный, в бухте Песчанка и у мыса Орсо. Более высокие средние величины также наблюдаются вдоль западного берега (табл.).

В другом районе исследований - проливе Малое Море в послед-

Таблица

Межгодовые изменения плотности личинок желтокрылки в южной котловине Байкала, экз./м^3

Год	Субпопуляции					
	Мартовско-майская			Августовская		
	Дата отбора проб	Максимальная по станциям	Средняя по южной котловине	Дата отбора проб	Максимальная по станциям	Средняя по южной котловине
1982	25.06-28.06	0,32 Буровщина	0,05	21.09-23.09	0,295 Солзан	0,09
1983	Съемку не проводили			31.08-2.09	4,31 Клюевка	0,92
1984	Съемку не проводили			22.09-24,09	8,33 Маритуй	2,18
1985	1.08-5.08	8,46 Сенная	0,269	27,08-4.09	0,280 Песчаная	0,05
1986	20.06-10.07	6,24 Бугульдейка	0,550	18.08-28.08	0,260 м.Толстый	0,06
1987	30.07-1.08	1,48 Сухой Ручей	0,245	Съемку не проводили		
1988	5.07-11.07	5,13 Б.Коты	1,320	17.09-19.09	4,44 Ангасолка	0,956
1989	26.06-3.07	1,32 Солзан	0,203	12.10-17.10	0,153 Ангасолка	0,02
1990	3.07-10.07	13,84 Средняя	0,405	20.10-31.10	0,435 Боярск	0,04

ние годы в первой декаде июля молодь бычка-желтокрылки концентрируется в южных бухтах у Малых ворот - Загли, Халы, у о.Тойник и в северном створе на разрезе Зама-Хобой. Здесь ежегодно в это время отмечаются максимальные концентрации личинок, достигающие 34 экз./м^3, в то время как средняя часть Малого моря очень бедна личинками. Лишь в районе островной части, в заливах Шебеты, Елга, Харанцы наблюдаются хотя и значительные концентрации молоди, но не превышающие I экз./м^3.

Как показывают наблюдения, в соответствии с распределением личинок бычка-желтокрылки мигрирует и омуль, так как бычок-желтокрылка является уникальным видом экосистемы Байкала, формирующим значительную часть кормового фона омуля, хариуса и других рыб (Кожов, 1962).

В годовом рационе омуля в 1950-1954 гг., когда численность бычка-желтокрылки была высокой, молодь его в составе пищи занимала 38% (Потакуев, 1954), в 1966-1967 гг. она снизилась до 12% (Гурова, Пастухов, 1971), а в 1973-1975 до 0,2% (Волерман, 1977) (в годы наибольшей депрессии запасов бычка-желтокрылки). Как показали наши исследования последних лет (1982-1990 гг.), бычок-желтокрылка, начиная с 1983 г.,снова стал занимать ведущее значение. В 80-е гг. с повышением численности бычка на нерестилищах, увеличилось количество его молоди (см.таблицу), что не замедлило сказаться и на экологии омуля. Омуль, единично встречавшийся в южной котловине в 70-е гг., в последнее время стал дольше задерживаться в этих районах, и в составе его пищи нередко теперь отмечается молодь бычка-желтокрылки. Так, в Котинской губе (северо-западная литораль южной котловины Байкала), за летне-осенний сезон 1986 г. было отловлено и исследовано 174 экз.омуля в возрасте 5-7 лет в основном северобайкальской популяции (единично и посольской), в составе пищевого кома у которого в июле частота встречаемости молоди желтокрылки составила 89%, в августе 48%, сентябре 13%. Максимальное число личинок бычка в желудке омуля - 189 экз. наблюдалось в августе. Доля молоди от массы пищевого кома составила (в среднем) в июле 82,5%, в августе - 40,6%, в сентябре - 30,4%. Самые высокие индексы наполнения отмечены в июле, когда омуль наиболее активно питается молодью бычка. Интересно заметить, что в августе и сентябре в составе пищевого кома наблюдали почти исключительно молодь майской субпопуляции и лишь изредка молодь августовской субпопуляции, хотя численность ее в это время очень значительна. Очевидно, в данном случае омуль предпочитает потреблять более крупных, хотя и малочисленных личинок майской субпопуляции, масса которых в это время около 30 мг (в среднем), чем питаться мелкими августовскими, масса которых на порядок ниже (3-5 мг).

В годы с высокой численностью бычка (см.табл.) упитанность и жирность омуля заметно возрастает; в нагульном стаде, в последние годы стали появляться особи, коэффициент ожирения у которых достигает 3 и 4 балла, что в 1969-1979 гг. не наблюдалось.

Биологические показатели желтокрылки, по сравнению с 1981-1982 гг., на примере августовского стада, также изменились: увеличились длина тела, масса, упитанность. Эти показатели почти достигли тех величин, на которые указывает Е.А.Коряков (1972). Все изложенное свидетельствует о том, что стадо желтокрылки, хотя и

медленно, но выходит из состояния депрессии, в котором оно находилось с конца 70-х гг.

Использованная литература

Сиделева В.Г., Карабанов Е.Б., Фиалков В.А., Смирнов А.В., Зубина Л.В. Особенности распределения икры прибрежных видов подкаменщиковых рыб на нерестилищах. Морфология и экология рыб. Новосибирск, 1987. С.85-96.

Пинегин А.В. Основные закономерности формирования и динамики береговой зоны Байкала: Автореф. ...канд.геол.-минерал.наук. Иркутск. 1975, 27 с.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Потакуев Я.Г. Питание и пищевые отношения планктоноядных рыб озера Байкал: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Иркутск, 1954.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск, 1971.

Волерман И.Б. Питание Байкальского омуля в современный период // Круговорот вещества и энергии в водоемах: рыбы и рыбные ресурсы. Лиственичное на Байкале, 1977. С.262-266.

Коряков Е.А. Пелагические бычковые Байкала. М., 1972.

УДК 597.0/5-15

Л.А.Волкова

4.2. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ БАЙКАЛА

Научно-исследовательский институт биологии в общем комплексе биологических исследований по рациональному использованию и охране природных ресурсов оз.Байкал с 1957 г. начал систематические экспериментальные ихтиологические исследования на Байкальской биологической станции, необходимость в которых возникла еще в тридцатые годы, и первые эксперименты были проведены К.И.Мишариным (1942) и Я.Г.Потакуевым (1954) с молодью омуля.

С начала 60-х гг. с постройкой на Байкальской биостанции первой в Сибири аквариумной лаборатории эти исследования на важнейших промысловых рыбах Байкала проводятся круглогодично. Основоположником и руководителем этих исследований был профессор Михаил Михайлович Кожов - выдающийся байкаловед XX столетия. Он объединил группу в ту пору начинающих молодых исследователей-энтузиастов, которые поселились на Байкале в Больших Котах, и Байкальская биостанция стала для них родным домом на долгие годы. Михаил Михайлович проявлял исключительную заинтересованность к их работе и заражал всех своим оптимизмом и любовью к Байкалу. В своих книгах "Биология озера Байкал" (1962) и "Очерки по байкаловедению" (1972), подводя итоги важнейшим исследованиям живой природы Байкала и отмечая по праву это озеро одним из наиболее полно и всесторонне изученным, Михаил Михайлович считал "все эти достижения лишь этапом к более глубокому познанию такого выдающегося явления природы, как Байкал" (1962, с.291) и поставил масштабные задачи для будущих исследований. В их числе эколого-физиологические исследования поведения рыб Байкала.

Поведение животных, в частности рыб, рассматривается как сложнейший целостный комплекс двигательных актов, реакций и повадок, состоящий из врожденных и приобретаемых элементов и представляющий одну из важнейших универсальных адаптационных систем, сложившихся в процессе эволюции популяций данного вида (Мантейфель, 1980, 1981).

Изучение адаптивных свойств различных сторон поведения рыб и их механизмов наряду с изучением физиологии и морфологии органов чувств и сигнализации у рыб дает человеку теоретические основы для разработки способов управления поведением рыб. Знание особенностей поведения промысловых рыб Байкала, кроме нужд рыбного хозяйства, необходимо и для понимания экологии изучаемых видов.

Неотъемлемой частью экологии поведения является реакция рыб на свет. Благодаря высокой прозрачности вод Байкала, свет, несомненно, имеет громадное значение в жизни рыб этого уникального озера.

Нами изучалась фотореакция важнейших промысловых рыб Байкала в онтогенезе и разном физиологическом состоянии в условиях фотоградиента, рассматривалась способность их к цветовому восприятию, исследовались особенности реакции молоди некоторых ви-

дов рыб на искусственный свет в водоеме (Волкова, 1963, 1967 а, б; 1970, 1971, 1978 а, 1988). Положительная реакция рыб на свет установлена для личиночного периода развития, и смена положительной фотореакции на отрицательную - при переходе в мальковый период развития. Врожденная положительная реакция на свет, выявленная у молоди ценных промысловых рыб, имеет перспективу широкого рыбохозяйственного использования. Рекомендовано применение искусственного света в рыбных хозяйствах для создания больших скоплений подрощенных личинок ценных промысловых рыб с целью отлова их и заселения в другие водоемы. С помощью искусственного света можно проводить и селективный отбор рыб в целях очистки естественных соров или выростных водоемов.

В любом комплексе экосистемы биотические и абиотические факторы неразрывно взаимосвязаны между собой. Так, суточные изменения освещенности тесно переплетаются с активностью животных. В течение суток в связи с изменением освещенности наблюдаются изменения в пищевой и двигательной активности рыб разных экологических групп: отчетливо выявляются периоды усиленного питания и периоды затухания или почти полного прекращения активности, относительного покоя или отдыха рыб - сна (Волкова, 1977; 1989 а, б; Волкова, Кожов, 1966). В суточной ритмике жизнедеятельности байкальских рыб, включающей в себя очень сложные поведенческие акты, был затронут вопрос и об эндогенных ритмах ("биологические часы"). Эта экспериментальная часть исследований по изучению природы суточных ритмов в поведении пелагических и некоторых хищных рыб Байкала явилась продолжением многолетних экологических наблюдений профессора М.М.Кожова, который впервые высказал точку зрения о биологической основе суточных вертикальных миграций планктонных организмов (Кожов, 1947).

Поведение каждого животного в природе обычно связано не только с поведением его кормовых организмов, но и с поведением охотящихся за ним хищников - его потребителями. Создается тройственная пищевая связь, которую Б.П.Мантейфель (1961, с.11) назвал "триотрофом": "...каждая популяция животных имеет адаптации, направленные как на успешное питание кормовыми организмами, так и на успешную защиту от своих врагов, которые в свою очередь имеют такую же структуру адаптаций". Оборонительно-пищевое поведение занимает ведущее место при биотических взаимоотношениях рыб.

Поведение хищника и жертвы соответствует степени развития у них разных рецепторов. Этим в значительной мере определяются особенности оборонительно-пищевых взаимоотношений, от которых зависит и суточная ритмика их поведения. Рассматривая вопрос о доступности для рыб кормовых организмов в условиях различной освещенности, изучали функциональные особенности зрения важнейших промысловых рыб Байкала, так как свет является раздражителем прежде всего для зрительного анализатора, а также морфологические и функциональные особенности сейсмосенсорной системы некоторых рыб в онтогенезе (Волкова, 1971 а, 1972 а, 1976 а). Зрительные возможности рыб изучали по методу оптомоторной реакции (Протасов, 1962).

Младшие возрастные группы омуля, бычка-желтокрылки, хариуса, гольяна имели четкую оптомоторную реакцию, следовательно, зрение в жизни этих рыб играет немаловажную роль. У песчаной широколобки - донного бычка, оптомоторная реакция вовсе отсутствовала. У этого вида зрение не играет ведущей роли, а наиболее развиты другие рецепторы. Опытами установлено, что молодь рыб имеет меньшую чувствительность зрения, чем взрослые рыбы. Отмечена более высокая чувствительность зрения у желтокрылки по сравнению с омулем того же размера на ранних стадиях онтогенеза, что позволяет желтокрылке на ранних этапах развития использовать зрение [illegible] планктона с большей эффективностью. Увеличение чувствительности зрения рыб в онтогенезе, несомненно, имеет большое значение [illegible] защите от хищников, ориентации в пространстве, питании.

Проведены работы, дающие количественные показатели поисковых способностей рыб при питании на разных стадиях онтогенеза в условиях меняющейся освещенности (Волкова, 1973 а, 1981 а). Определены минимальные величины освещенности для эффективного питания, пороговые величины освещенности, ниже которых питание рыб практически прекращается. Омуль на ранних возрастных этапах, а бычок-желтокрылка в течение всей жизни - типичные планктофаги. При добывании пищи у них зрение имеет ведущее значение. Величины освещенности, необходимые для питания этих рыб, закономерно уменьшаются с их ростом. При освещенности ниже 0,1 лк наблюдается ослабление потребления кормовых организмов омулем и желтокрылкой всех возрастных групп старше двухмесячного возраста. При освещенности ниже 0,01-0,001 лк оно полностью прекращается или устанавливается на минимальной величине для молоди этих рыб соответственно двух- и трехмесячного возраста. В условиях мини-

мальной освещенности и в темноте, когда зрительный рецептор выключается, омуль со стадии сеголетка при длине 70 мм питается зоопланктоном, используя хеморецепцию. Это подтверждают морфологические исследования Т.М.Дмитриевой (1981) по вкусовой рецепции байкальского омуля. На поверхности языка омуля обнаружены сенсорные эпителиальные папиллы со смешанной хемотактильной функцией. Вкусовые рецепторы найдены на жаберных дужках и тычинках, что особенно интересно и характерно для планктоноядных рыб. Причем питание половозрелого омуля копеподным планктоном возможно при концентрации старших копеподитных рачков не менее 20 тыс.экз./м^3. При разреженных концентрациях зоопланктона омули до четырехлетнего возраста охотятся за рачками прицельно только на свету. Отсюда понятны более высокие показатели накормленности молоди омуля при питании зоопланктоном в природе по сравнению с половозрелыми особями (Волкова, 1972 б, 1979).

В отличие от омуля бычок-желтокрылка не может питаться веслоногими рачками при освещенности ниже 0,01 лк, но не прекращает питания в условиях ночной освещенности при наличии более крупных пищевых объектов - дафний, собственной молоди. Вероятно, использует при этом дополнительно сейсмосенсорную систему, топографическая структура которой у бычка-желтокрылки, по сравнению с омулем, представлена гораздо богаче (Волкова, 1976 а). Безусловно, все это примеры адаптации обоих видов рыб к наиболее полному освоению кормовой базы пелагиали (Волкова, 1988 а).

Представители другой экологической группы - донные бычки - наоборот, активно питаются в сумеречно-ночное время, когда стаи жертв-мальков начинают распадаться с понижением освещенности до десятых долей люкса, обнаруживая пищу с помощью хорошо развитой сейсмосенсорной системы (Волкова, 1976 а; Сиделева, 1982).

Типичные хищники - окунь и щука могут питаться практически в любое время суток, но максимум повышенной пищевой и двигательной активности окуней приходится все-таки на небольшой отрезок времени, не более 1 ч, в вечерние и утренние сумерки при освещенности порядка $10-10^{-1}$ лк. Хищник приспосабливается к ритму своих жертв - молоди планктоноядных рыб. Щука выедала в опытах сеголеток омуля наиболее интенсивно при 0,1-0,001 лк. Именно при этой освещенности стая сеголеток омуля распадается и перестает выполнять защитную функцию.

Защитная функция стаи в комплексе пищевых и оборонительных взаимоотношений в поведении рыб играет большую роль. В условиях

суточной смены освещенности важное значение имеет врожденное оборонительное приспособление - образование стаи днем и рассредоточение ее на ночь. Так, выклюнувшиеся из икры личинки омуля длиной II-I2 мм и массой 6-7 мг сосредоточиваются в поверхностной пленке воды, проявляя положительную фотореакцию и являясь в этот момент легко доступным кормом. На 2-3-й день личинки образуют небольшие нестабильные группы. В возрасте 7-8 сут. при длине I3-I4 мм и массе 8-I0 мг они плавают группами по 5-7 экз., которые быстро распадаются и вновь возникают. В возрасте двух недель личинки омуля длиной I5-I7 мм и массой 20-25 мг формируют прочную стаю со всеми проявлениями ее структуры в дневное время, которая уже способна реализовать свои преимущества в обороне от хищников. Возможности защитной функции стаи продолжают возрастать с дальнейшим ростом организма, так как величины освещенности, при которых формируется стая омуля утром и распадается вечером, постепенно уменьшаются с десятков до десятых и сотых долей люкса на последующих этапах развития - мальковом, сеголетковом и совпадают с таковыми у их потребителей - частиковых рыб. Нами установлены минимальные величины освещенности при образовании и распадении стаи для пелагических планктофагов, мирных бентофагов и хищных рыб Байкала и выделены ве личины начального и окончательного образования и распадения стаи (Волкова, 1971 б).

Проанализированы данные по пороговым величинам освещенности для проявления оптомоторной реакции, питания и распадения стай у омуля и желтокрылки на разных возрастных этапах. Они показывают, что стаи рыб разных размеров распадаются при разных значениях освещенности и при таких ее величинах, при которых рыбы способны ра: личать не только крупные ориентиры (полосы ширмы оптомоторной уст: новки шириной в 2 см), а, следовательно, и друг друга, но и более мелкие планктонные организмы. Эти опыты объясняют природу распаде ния стай на ночь и подтверждают, что дисперсное и неподвижное рас пределение пелагических рыб ночью является защитой от рыб-ихтиофагов, ночных и сумеречно-ночных, а не является только следствием потери зрительного контакта у рыб (Мантейфель и др., 1965). Освещенность выступает лишь регулятором этого биологического явления и, по нашим наблюдениям, разные и определенные ее величины имеют сигнальное значение для питания и оборонительного поведения рыб на разных стадиях онтогенеза. Это наглядно показано нами в виде схемы оборонительно-пищевых взаимоотношений разных по экологии рыб

Байкала типа рыба⇄рыба в зависимости от изменения освещенности на протяжении суток в пелагиали Байкала и его прибрежно-соровой системе, отражающей состояние стайности и пищевой активности "мирных планктофагов" и рыб - ихтиофагов (Волкова, 1973 б, 1981 б, 1984, 1988 б).

Наибольший хозяйственный интерес в плане добычи и искусственного воспроизводства представляют массовые виды, ведущие, как правило, стайный образ жизни. Известно, что многие эколого-физиологические характеристики (потребление кислорода, интенсивность питания, защита от хищников, выживаемость, пространственная ориентация и др.) значительно изменяются в зависимости от того, находятся рыбы в стае (группе) или поодиночке. Нами прослежены возрастные изменения в интенсивности питания и скорости переваривания пищи стайными и нестайными байкальскими видами рыб в стае и изоляции (Волкова, 1969, 1974, 1975, 1978 б). Установлен важнейший этолого-физиологический феномен - "эффект группы" при питании для стайных рыб Байкала, что указывает на большое положительное значение стаи в поисках пищи и питания рыб и не вызывает сомнения в адаптивной стороне преимущества стаи. Эксперименты по изучению скорости переваривания пищи байкальскими рыбами проводились также с учетом влияния роли группы на этот процесс. Оказалось, что у одиночных омулей скорость переваривания была всегда меньше, чем у рыб из стаи, т.е. присутствие соседних особей у омуля способствует более быстрому перевариванию пищи рыбами. При изучении особенностей групповой жизни рыб в достаточно широком эколого-физиологическом плане необходимы данные и по изучению ее механизмов. Эффективность мероприятий по интенсификации рыбного хозяйства и рациональному использованию рыбных ресурсов на Байкале будет в значительной степени зависеть от учета основных механизмов и закономерностей стайного поведения массовых промысловых видов рыб.

Обучение, подражание, взаимная стимуляция - все это сложные механизмы стайного поведения рыб, которые имеют и самостоятельно биологическое значение, обеспечивают и стимулируют важные жизненные функции (Радаков, 1972). Взаимная стимуляция особей обеспечивает интеграцию рыб в стаях. Присутствие соседних особей способствует наиболее адекватному реагированию на различные раздражители.

Исследования по взаимной стимуляции при питании байкальского омуля на разных стадиях онтогенеза выявили целый ряд интересных и

важных закономерностей: отсутствие взаимной стимуляции при питании на стадии личинки и малька; ее проявление, выражающееся в увеличении потребления корма изолированной особью, имеющей зрительный контакт с непитающейся группой рыб, со стадии трехмесячного сеголетка, усиление эффекта взаимной стимуляции у омуля при зрительном контакте с питающейся группой рыб; проявление эффекта взаимной стимуляции при питании рыб в группе из трех членов стаи; увеличение потребления корма омулем при увеличении числа стимулирующих особей до I2, не превышающее крайнего значения при наличии более многочисленных стимулирующих групп; уменьшение латентного периода после подачи корма и до начала интенсивного его потребления байкальским омулем на всех возрастных этапах развития у рыб, имеющих зрительный контакт с питающейся группой особей, по сравнению с рыбами, которые видят непитающуюся группу. Латентный период достаточно четко характеризует разницу в степени взаимной стимуляции при питании этих рыб. Подражание - главный из механизмов, обеспечивающих согласованность действий в стае байкальского омуля и повышенную интенсивность ее питания. Можно говорить о взаимной стимуляции при питании рыб через подражание. Групповое стимулирование пищевого поведения омуля определяется в основном зрительным каналом связи. Длительная изоляция рыб из стаи при сохранении зрительного контакта с нею - ситуация, безусловно, стрессовая для типично стайного байкальского омуля и приводит к отрицательному физиологическому эффекту, сказываяь на таких показателях жизнедеятельности организма, как размеры и масса рыб (Волкова, I98I в, I982, I983, I988 в).

Большой выход в практику рыбного хозяйства Байкала имеют эксперименты по групповому обучению рыб в стаях (Волкова, I976 б). В рыбоводной практике необходимо учитывать выработку оборонительных реакций на хищника у молоди ценных промысловых рыб, выращиваемых в искусственных условиях. Эксперименты по образованию оборонительных реакций у молоди омуля на хищников разного типа показали, что до 7-дневного возраста личинки омуля полностью беззащитны (УШ-IX этапы развития, по Ж.А.Черняеву, I982). Обучение личинок омуля путем зрительного восприятия начиналось лишь с момента их группирования при длине I3-I4 мм (X этап). Четкое формирование оборонительных реакций у личинок омуля вырабатывалось в момент прочного стаеобразования (длина I7-I9 мм, масса 28-35 мм, XI этап развития). Поэтому искусственно подрощенных двух-трехнедельных ли-

чинок омуля длиной I5-I8 мм, массой 20-35 мг, которые способны формировать стаю и успешно спасаться от хищников, можно считать подготовленными к выпуску в естественные водоемы. Это принесет большую экономию рыбоводным хозяйствам. При этом необходимо учитывать, что выпускать подрощенных личинок нужно в дневное время при освещенности не менее I00 лк, после предварительной адаптации к новым условиям, когда проявится стайное поведение. Наиболее благоприятным следует считать выпуск молоди омуля в конце личиночного периода развития (длина 22-25 мм, масса 58-I00 мг).

С установленными нами оптимальными сроками выпуска в естественные водоемы подрощенных в искусственных условиях личинок омуля полностью согласуются данные по участию хемокоммуникации в реализации взаимоотношений хищник-жертва (Волкова, Дмитриева, Воинова, I988; I989). Выявлен положительный эффект репеллента в оборонительных реакциях молоди омуля (хищник - гольян, жертва - омуль). Естественный репеллент из кожи гольянов очень сильно действует на самих гольянов, угнетает их. Гольяны надолго, на несколько минут, иногда до I ч и более, затаиваются, становятся малоподвижными. Эту репеллентную реакцию на сигнал тревоги (феромон тревоги) можно рассматривать как защитную реакцию для самих гольянов. В этот момент личинки омуля, способные формировать стаю, уходят от опасности. Несомненно практическое значение естественного репеллента в целях активного управления поведением рыб и повышения выживаемости сиговых на ранних возрастных этапах развития. Естественный репеллент из кожи карповых рыб (гольян) может быть рекомендован в рыбоводных хозяйствах системы Байкала как защитное средство от мелких хищников для личинок омуля с наибольшим эффектом на стадии формирования стаи (длина I5-I7 мм, масса 20-25 мг).

Использованная литература

Волкова Л.А. Материалы к биологии молоди байкальского омуля // Тр./Всесоюз.гидробиол.об-во. М., изд-во АН СССР, I963. Т.I3. С.225-234.

Волкова Л.А. О реакциях на свет Coregonus autumnalis migratorius (Georgi) - байкальского омуля и Cottocomephorus grewingki (Dyb.)- бычка желтокрылки и способность к цветовому восприятию // Вопр.ихтиологии. I967 а. Т.7. Вып.2. С.372-377.

В о л к о в а Л . А . Об изменении окраски тела рыб оз.Байкал в зависимости от цвета окружающей среды // Изв.биол.-географ. НИИ при ИГУ. 1967 б. Т.20. С.179-186.

В о л к о в а Л . А . Интенсивность питания некоторых байкальских рыб в составе стаи и одиночных // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С.53-57.

В о л к о в а Л . А . О поведении планктоноядных рыб оз.Байкал в разных условиях освещенности в зависимости от состояния накормленности // Вопр.ихтиологии. 1970. Т.10. Вып.1. С.143-156.

В о л к о в а Л . А . Поведение некоторых рыб Байкала в условиях различной освещенности // Изв.биол.-географ.НИИ при ИГУ. 1971. Т.25. С.3-12.

В о л к о в а Л . А . Изменение пороговой чувствительности зрения у байкальского омуля и бычка-желтокрылки в онтогенезе // Биологические основы управления поведением рыб в связи с применением рыбозащитных и рыбопропускных сооружений / Мат-лы симпозиума. М., 1971 а. С.7-11.

В о л к о в а Л . А . Суточные изменения в стайном поведении некоторых видов байкальских рыб // Вопр.ихтиологии. 1971 б. Т.11. Вып.4. С.707-719.

В о л к о в а Л . А . Некоторые адаптивные особенности поведения байкальского омуля // Поведение животных. М., 1972 а. С.123-124.

В о л к о в а Л . А . Некоторые данные о способах питания рыб-планктофагов оз.Байкал при различных концентрациях планктона // Рыбохозяйственное освоение водоемов Восточной Сибири. Иркутск, 1972 б. С.8-18.

В о л к о в а Л . А . Влияние освещенности на доступность кормовых организмов некоторым рыбам оз.Байкал // Вопр.ихтиологии. 1973 а. Т.13. Вып.4. С.709-722.

В о л к о в а Л . А . Поведение некоторых рыб Байкала в условиях различной освещенности: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Иркутск, 1973 б. 28 с.

В о л к о в а Л . А . Скорость переваривания пищи у байкальского омуля и бычка-желтокрылки // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск, 1974. С.245-261.

В о л к о в а Л . А . К физиологии питания планктоноядных рыб Байкала // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975. С.130-135.

В о л к о в а Л . А . Некоторые функциональные особенности

зрения и морфологические особенности строения системы органов боковой линии байкальских рыб // Новые материалы по фауне и флоре Байкала. Иркутск, 1976 а. С.144-157.

Волкова Л. А. Роль стаи в образовании оборонительных рефлексов у байкальского омуля Coregonus autumnalis migratorius (Georgi) // Вопр.ихтиологии. 1976 б. Т.16. Вып.3.С.540-545.

Волкова Л. А. Суточная ритмика поведения некоторых рыб Байкала // Ихтиологические и гидробиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск, 1977. С.98-126.

Волкова Л. А. Особенности привлечения молоди рыб Байкала на искусственный свет в водоеме // Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1978 а. С.63-75.

Волкова Л. А. Доступность кормового зоопланктона байкальскому омулю и бычку-желтокрылке в зависимости от его концентрации, освещенности и способов питания рыб // Пробл.экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Ч.1. С.179-180.

Волкова Л. А. Некоторые особенности пищевого поведения байкальского омуля // Тез.докл. II Всесоюз.совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981 а. С.35-37.

Волкова Л. А. Эколого-физиологические реакции некоторых пелагических рыб Байкала в онтогенезе //Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск. 1981 б. С.163-170.

Волкова Л. А. Групповое стимулирование в пищевом поведении рыб на примере байкальского омуля // Тез.докл.У Лимнолог. совещания по круговороту вещества и энергии в водоемах. Лиственичное на Байкале, 1981 в. С.14-16.

Волкова Л. А. О взаимной стимуляции при питании рыб на примере байкальского омуля // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. С.8-9.

Волкова Л. А. О механизме группового стимулирования при питании байкальского омуля // Поведение животных в сообществах. М., 1983. Т.2. С.42.

Волкова Л. А. Экологические аспекты поведения рыб оз.Байкал // Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. М., 1984. С.217-235.

Волкова Л. А. Доступность кормового зоопланктона планктофагам Байкала // Исследование рыб Восточной Сибири. Иркутск, 1988 а. С.114-124.

Волкова Л. А. Экология поведения байкальского омуля -

Coregonus autumnalis migratorius (Georgi) // Новое в изучении флоры и фауны Байкала и его бассейна. Иркутск, 1988 б. С.128-139.

Волкова Л.А. Зрительная сигнализация в поведении байкальского омуля // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988 в. Ч.3. С.101.

Волкова Л.А. Суточная ритмика поведения песчаной широколобки // Поведение рыб. М., 1989 а. С.111.

Волкова Л.А. Эколого-физиологические особенности поведения бычка-желтокрылки // Физиология морских животных. Апатиты, 1989 б. С.9.

Волкова Л.А., Кожов М.М. О поведении некоторых рыб оз.Байкал // Вопр.ихтиологии. 1966. Т.8. Вып.1. С.120-126.

Волкова Л.А., Дмитриева Т.М., Воинова И.В. Роль стаи и естественного репеллента в оборонительных реакциях молоди омуля // Пробл.экологии Прибайкалья. Иркутск, 1988. Ч.3. С.102.

Волкова Л.А., Воинова И.В., Дмитриева Т.М. Защитная функция стаи и естественного репеллента в оборонительных реакциях молоди омуля // Поведение рыб. М., 1989. С.111.

Волкова Л.А., Тугарина П.Я. О фотореакции байкальского хариуса в онтогенезе // Эколого-физиологические и биохимические исследования раннего онтогенеза рыб. Мурманск, 1988. Ч.1. С.42-43.

Дмитриева Т.М. Морфоэкологические особенности вкусовой рецепции у некоторых рыб озера Байкал // Рыбохозяйственное освоение прибрежно-соровой зоны озера Байкал. Иркутск, 1981. С.55-64.

Кожов М.М. Животный мир озера Байкал. Иркутск, 1947.

Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Кожов М.М. Очерки по байкаловедению. Иркутск, 1972.

Мантейфель Б.П. Вертикальные миграции морских организмов: Об адаптивном значении вертикальных миграций рыб-планктофагов // Тр. /Ин-т морфологии животных им.А.Н.Северцова. 1961. Вып.39. С.5-46.

Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М., 1980.

Мантейфель Б.П. Основные задачи и пути управления поведением рыб в целях развития рационального рыбного хозяйства // Современные проблемы ихтиологии. М., 1981. С.256-264.

Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лещева Т.С., Павлов Д.С. Суточные ритмы питания и активности некоторых хищных рыб Рыбинского водохранилища // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами. М., 1965. С.3-81.

Мишарин К.И. К биологии икры и молоди некоторых промысловых рыб из Байкала и р.Ангары // Тр./Иркут.ун-т. Иркутск, 1942. Т.П. Вып.3.

Потакуев Я.Г. Питание и пищевые взаимоотношения планктоноядных рыб оз.Байкал: Автореф.дис. ...канд.биол.наук / биол.-географ.НИИ при ИГУ. Иркутск, 1954.

Протасов В.Р. Изучение зрения рыб // Руководство по методике исследования физиологии рыб. М., С.262-276.

Радаков Д.В. Стайность как экологическое явление. М., 1972. 174 с.

Сиделева В.Г. Сейсмосенсорная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (Cottoidei). Новосибирск, 1982.

Черняев Ж.А. Воспроизводство байкальского омуля. М., 1982.

УДК 597.553:591

Н.И.Захарова

4.3. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГАМЕТОГЕНЕЗА БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ

Подавляющее большинство работ, посвященных изучению гаметогенеза и половых циклов рыб, выполнены на осетровых, лососевых и карповых. Такая крупная группа лососевидных рыб, как сиговые, оказалась слабо изученной в этом отношении.

Работ по изучению процессов гаметогенеза и половых циклов байкальского омуля практически нет. Завершающие стадии развития половых клеток (вителлогенез) описаны Н.С.Смирновой-Залуми (1971, 1981, 1988). Однако не выявлены специфические закономерности байкальского омуля в ходе гамето- и гонадогенеза и становления половых циклов.

Процессы раннего гаметогенеза и дифференцировки пола байкальского омуля представлены нами в предыдущих работах (Захарова, 1984); настоящая работа посвящена изучению половых циклов байкальского омуля.

Материалом для настоящей работы послужили созревающие и половозрелые особи байкальского омуля, отловленные в летний и осенний периоды 1986-88 гг. в Малом Море и р.Селенге.

Все полученные материалы обработаны согласно общепринятым ихтиологическим и гистологическим методикам. При определении стадий зрелости половых продуктов была использована методика О.Ф.Сакун и Н.А.Буцкой (1968), поскольку она учитывает не только внешний вид гонад, но и степень развития половых клеток.

Половые железы байкальского омуля (самки) находились в июне II и III, преимущественно III стадии зрелости, в сентябре - IУ стадии зрелости, в ноябре УI-II стадии.

Половые железы во II стадии зрелости представлены ооцитами периода превителлогенеза различных размерных групп. Нами выделены четыре размерные группы. Необходимо отметить, что в ооцитах 2-й и 3-й размерных групп наблюдаются зоны интенсивно окрашенной цитоплазмы, так называемые комплексы РНК-содержащего материала, которые отсутствуют у наиболее мелких (1-я размерная группа) и наиболее крупных (4-я) ооцитов. Такие зоны имеют у байкальского омуля сложную сетчатую структуру. Подобные образования были описаны и для других сиговых рыб (Иванова, 1980; Кошелев, 1984; Селюков, 1986).

Многими исследователями показано (Кондратьев, 1977; Jamamoto et al., 1965; Kessel, 1981; Wallace et al., 1981), что цитоплазматические скопления, состоящие главным образом из фибрилл, фиброгранулярного материала и рибосом, богатые РНК, нередко образуют локальные скопления в различных участках цитоплазмы. Такие скопления часто тесно соединены с другими органнелами клетки - митохондриями, аппаратом Гольджи, либо свободно расположены в матриксе. Большинство исследователей полагают, что цитоплазматические скопления состоят из материала, который перешел из ядра в цитоплазму, и тем самым представляют продукт ядерно-цитоплазматического транспорта.

Различные авторы по-разному трактуют значимость цитоплазматических образований в функциональном состоянии половых клеток. Одни авторы считают их часто сезонным явлением, отражающим сезонное изменение в функциональной активности ооцита, поскольку они появляются в ооцитах периода превителлогенеза в определенные сезоны года и исчезают в другие (Гербильский, 1939; Кузьмин, 1957; Кондратьев, 1977).

Другие придерживаются мнения, что отмеченные скопления и зоны являются обязательным структурным компонентом развивающегося ооцита, поскольку наблюдаются в ооцитах периода превителлогенеза во все сезоны года (та или иная конфигурация и расположение включений характерны для определенного этапа развития половой клетки) (Негоновская, 1967, 1986; Широкова, 1971; Шкарина, 1972).

По-видимому, РНК-содержащие участки могут формироваться только в ооцитах, достигших определенных размеров, т.е. отражают определенное функциональное состояние ооцитов, что было показано ранее для других лососевых (Персов, 1975; Захарова, 1984). Конфигурация "зон" может изменяться в зависимости от изменения условий обитания - температуры, режима питания, кислородного режима (Гербильский, 1939; Кузьмин, 1957; Кузнецов, 1975; Персов, 1968; Семенов, 1975; Захарова, 1984; Селюков, 1986), - но в пределах функционального состояния клетки, поскольку одновременно существуют ооциты периода протоплазматического роста, содержащие включения и без таковых.

Ш стадия зрелости была подразделена на три подстадии или фазы в соответствии со степенью развития половых клеток. Аналогичное подразделение этой стадии зрелости проводилось и другими авторами: на пеляди (Селюков, 1986), на чире (Кузьмин,1967), на муксуне (Иванова, 1980), на сиге (Семенов, 1975). В целом морфология половых клеток (Ш, IУ стадии зрелости) совпадают с таковой, описанной для других сиговых рыб (Лапицкий, 1949; Кузьмин, 1957, 1967; Решетников, 1967, 1980; Кошелев, 1978, 1984 и др.).

Однако необходимо указать на разновременность появления в ооцитах фазы вакуолизации липидных включений и периферических вакуолей; первые появляются несколько раньше. Это отмечали такие авторы как Б.В.Кошелев (1984) для сига, Н.С.Смирнова-Залуми (1971) для байкальского омуля, А.Г.Селюков (1986) для пеляди оз.Ендырь. Появление первых желточных зерен у байкальского омуля происходит при незавершенной вакуолизации ооцитов, как это наблюдали у других сигов (Кошелев, 1984).

Процесс активного вителлогенеза у байкальского омуля осуществляется в период с июня по сентябрь включительно, т.е. в пределах четырех месяцев. Отсюда по характеру развития половых клеток байкальского омуля следует отнести к рыбам с Ш типом гаметогенеза (Кошелев, 1984, 1986), который предполагает интенсивный вителлогенез незадолго до осеннего размножения рыб. Сезон-

ный характер гаметогенеза байкальского омуля, таким образом, сходен с таковым у отдельных высокоширотных осенненерестующих сигов.

При идентификации стадий зрелости половых желез необходимо руководствоваться не только внешними признаками строения гонад, но и процессами развития половых клеток. Это служит надежным основанием для определения степени зрелости половых продуктов.

Гистологическое определение стадий зрелости половых продуктов позволяет корректировать данные, полученные визуальным методом. Так, зачастую визуально определенные П и П-Ш стадии зрелости идентифицируются гистологически как П-Ша, Ша и Ша, Шб, либо Ша-Шб соответственно; IУ стадии зрелости как Шв-IУ, или IУ-У (в соответствии со смещением ядра и приобретением ооцитом полярности).

Таким образом, только гистологический анализ позволяет получить достоверные сведения о степени развития половых продуктов и, кроме того, лишь на основании гистологического анализа яичников можно определить принадлежность самок к группам неполовозрелых особей (пополнение), пропускающих нерестовый сезон и нерестующих в данном сезоне. Во всех случаях (кроме неполовозрелых особей) на гистологических препаратах яичника можно обнаружить следы прошедшего нереста и резорбционных процессов (группы клеток с липидными включениями, деформированные остатки от опустевших фолликулов).

В настоящее время гистологический метод находит все большее применение в ихтиологических работах, связанных с изучением развития половых желез рыб (Анпилова, I967; Решетников, I980; Кошелев, I984, I986).

Использованная литература

Анпилова В.И. Биология и разведение баунтовского сига // Изв.ГОСНИОРХ. I967. С.74-I24.

Гербильский Н.Л. Возрастные и сезонные изменения в ооцитах зеркального карпа//Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. I939. Т.2I. Вып.2.

Захарова Н.И. Морфофункциональные закономерности раннего гаметогенеза радужной форели при различном температурном режиме и рентгеновском облучении: Автореф.дис. ...канд.

биол.наук. Л., 1984.

И в а н о в а Е . В . Особенности гаметогенеза муксуна р.Лены и Яны// Тр./ГосНИОРХ. 1980. Вып.149. С.134-148.

К о ш е л е в Б . В . Исследование энолого-морфологических особенностей рыб в связи с изменениями среды. М., 1978. С.10-42.

К о ш е л е в Б . В . Экология размножения рыб. М., 1984.

К о ш е л е в Б . В . Особенности репродуктивных циклов рыб в водоемах разных широт. М., 1986.

К о н д р а т ь е в А . К . Функциональная морфология ооцитов периода превителлогенеза у сибирской стерляди в разные периоды ее годового биологического цикла//Вопр.ихтиологии. 1977. Т.17. Вып.5. С.912-921.

К у з ь м и н А . Н . Некоторые закономерности развития воспроизводительной системы и периодизация гаметогенеза у сиговых рыб // Изв.ГосНИОРХ. 1957. Т.104. С.17-27.

К у з ь м и н А . Н . Гаметогенез и сравнительный анализ развития воспроизводительной системы у пеляди, выращиваемой в различных климатических зонах // Изв.ГосНИОРХ. 1967. Т.63. С.9-40.

К у з н е ц о в Ю . К . О морфологии ооцитов протоплазматического роста у рыб с различным темпом полового созревания. Л., 1975. С.50-65.

Л а п и ц к и й И . И . Овогенез и годичный цикл яичников у сига лудоги // Тр./Лаб.основ рыбоводства. 1949. Т.2.

Н е г о н о в с к а я И . Г . Овогенез и овариальные циклы у различных рас севанской форели: Автореф.дис. ...канд.биол. наук. Л., 1967.

Н е г о н о в с к а я И . Г . Овогенез и шкала зрелости яичников севанской форели //Биол.журн.Армении. 1986. Т.19. С.58-71.

П е р с о в Г . М . Дифференцировка пола у рыб. Л., 1975.

Р е ш е т н и к о в Ю . С . О периодичности размножения у сигов//Вопр.ихтиологии. 1967. Т.7. Вып.6.

Р е ш е т н и к о в Ю . С . Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.

С а к у н О . Ф . , Б у ц к а я Н . А . Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. Мурманск, 1968.

С е л ю к о в А . Г . Оогенез и половые циклы самок пеляди оз.Ендырь //Вопр.ихтиологии. 1986. Т.26. Вып.2. С.302.

С е м е н о в В . В . Морфологические особенности ооцитов

периода протоплазматического и начала трофоплазматического роста у беломорской сельди. Л., 1975.

Смирнова-Залуми Н.С. Гетерохронии в оогенезе байкальского омуля//Докл.АН СССР. М., 1971. Т.188. № 4.

Смирнова-Залуми Н.С. Вителлогенез ооцитов и его изменчивость у байкальского омуля. Петрозаводск, 1981. С.89-90.

Смирнова-Залуми Н.С. Вителлогенез ооцитов байкальского омуля разных экологических групп. Иркутск, 1988.

Широкова М.Я. Гаметогенез и структура нерестовой популяции балтийской трески: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Калининград, 1971.

Шкарина Т.В. Гаметогенез, половые циклы и биохимическая характеристика нерестовых скоплений д/в корюшек: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. М., 1972.

Jamamoto K., Onozato M. Electron microscope study on the growing oocytes of the goldfish during the first growth phase// Mem. Fac. Fish. Hokkaid Univ., 1965.Vol.13, N.2.P.79-106.

Kessel R.G. Annulate Pamellae and polyribosomes in young oocytes of the rainbow trout, Salmo gairdneri// J.Submicrosc. Cytol., 1981.Vol.13,N2.P.231-252.

Wallace R., Selman R. Cellular and dynamic aspects of oocytes growth in teliosts// Amer. Zool., 1981.Vol.21,№ 2. P.325-343.

УДК 597.553:591

Л.Н.Рыжова

4.4. ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РЫБ БАЙКАЛА

В последнее время большое значение приобрело изучение крови рыб как интерьерного показателя, по которому судят о конституционных особенностях организма, его физиологическом статусе. Для рыб озера морфологическая характеристика крови, гемопоэза описана довольно полно во многих работах (Флоренсов, 1964, 1966; Черняев, 1964; Волков, 1968; Рыжова, 1971, 1979, 1981; Рыжова, Тугарина, 1971, 1979; Тугарина, Рыжова, 1970 а, б, 1971, 1975; Клец, 1972, 1973; Мамонтов, Яхненко, 1979; Козлова, 1981; Шара-

вина, 1973; Яхненко, 1979, 1981 а, б, 1984 и др.), где гематологические исследования считаются одними из наиболее объективных методов оценки состояния организма.

Исследование органов, участвующих в гемопоэзе рыб, позволило установить качественный состав и структурные особенности клеток крови на всех этапах развития (у 17 видов байкальских рыб). Изучен гемопоэз и классифицированы форменные элементы крови лососевых, хариусовых, бычковых, карповых, окуневых и др.

Норма реакции крови многих рыб оз.Байкал раскрыта через систему данных, характеризующих закономерные сезонные и межгодовые колебания в зависимости как от физиологического состояния, так и от экологических факторов в обычных условиях внешней среды. Колебания параметров крови исследованных рыб в отдельные годы, отличающиеся по совокупности экологических факторов, в интересующие нас периоды годового цикла рыб составляют диапазон естественных изменений границы физиологических сдвигов этих признаков.

По общей направленности сезонной динамики крови к весне у всех видов отмечается снижение концентрации гемоглобина, числа эритроцитов. Исследование сезонных изменений параметров крови сиговых рыб в пределах озера выявили прямую связь уровня изменчивости показателей крови в весенний период со степенью их вариабельности перед зимовкой, что во многом определяется экологическими условиями нагула и миграции. В преднерестовый и нерестовый периоды при повышении температуры воды и усилении интенсивности питания рыб активизируется эритропоэз, увеличивается количество эритроцитов и кислородная емкость крови. Активность лейкопоэза возрастает в нерестовый и посленерестовый периоды (Яхненко, 1984). Исключение в этом отношении - желтокрылка, у которой отмечено уменьшение интенсивности эритропоэза в период нереста, что, видимо, было следствием угнетения всех жизненных функций организма, приводящего его к гибели.

Прослежена возрастная динамика крови у лососевидных рыб от 0^+ до 9^+ лет. Выявлено, что у молоди (0^+ 2^+) происходят направленные возрастные изменения гематологических показателей. Наиболее высокие показатели красной крови у рыб, дифференцированные по полу. Сеголетки отличаются наибольшей вариабельностью значений по сравнению с молодью старшего возраста. Изменения показателей крови с возрастом во многом определяются периодом полового созревания в связи с кардинальными сдвигами в характере

обменных процессов. У половозрелых самок с возрастом последовательно снижаются гемоглобин и содержание эритроцитов, которые лучше оснащены дыхательным пигментом, чем у молодых рыб. Среди самцов наиболее обеспеченные гемоглобином и эритроцитами $4^{+}, 7^{+}$ летние. С возрастом наблюдается снижение функциональной активности крови.

Межгодовые различия обусловлены, в основном, изменениями в системе эритрона.

Анализ материала гематологических исследований рыб Байкала показал, что при оценке полового диморфизма параметров крови важно учитывать не только видовую принадлежность особей, но и их возраст и физиологическое состояние. Установлено, что в период нереста у самцов всех исследованных рыб достоверно выше, чем у самок, концентрация гемоглобина, объем эритроцитов, гематокрит и независимо от стадии развития половых продуктов.

При оптимальных условиях нагула и нерестовой миграции самцы в период размножения обладают более высокими потребностями организма в кислороде, по сравнению с самками. В случае достаточно хорошей подготовленности производителей к нересту, но при увеличении энергозатрат особями в период миграции, различий по крови между полами у сиговых не обнаружено, тогда как у хариусовых они выражены четко.

Анализируя объединенную за ряд лет выборку особей хариуса П, IУ, У и УI стадий зрелости следует отметить, что по мере созревания половых продуктов у самок наблюдается снижение гемоглобина с II,9±0,3 до I0,9±0,2 г%, эритроцитов с I64I±0,05 до I,29± 0,04 млн/мм^3. Отмеченная динамика параметров крови по мере созревания половых продуктов варьирует в зависимости от состояния экологических факторов. Наиболее лабильны, пластичны показатели красной крови и легче адаптируются. После нереста уровень показателей восстанавливается до исходных величин.

В отдельные годы возможны отклонения от отмеченной динамики гематологических параметров. Сопоставление параметров крови лососевых, сиговых, карповых IУ и У стадий зрелости в разные по условиям годы выявило общую направленность этих изменений. Межгодовые различия проявились в характере динамики показателей крови рыб после нереста.

Установлено, что на динамике показателей крови исследованных видов на разных этапах полового цикла отражаются как общие физио-

логические особенности системы крови, так и воздействие факторов среды. У отличающихся по экологии видов выявлена однотипная реакция крови на специфику условий размножения. Видимо, гетеротермность и примитивность организации рыб по сравнению с теплокровными животными определяют значительно более широкую норму их реакции. Определение диапазона нормы реакции у отдельных видов рыб Байкала на естественные изменения экологических факторов дало возможность характеризовать не только физиологическое состояние взрослых, но и прогнозировать жизнестойкость будущего поколения. Эти данные могут служить своеобразным эталоном для данных видов при прогнозировании реакции популяции на воздействие антропогенных факторов (нарушение гидрологического режима, загрязнение, стресс, акклиматизация, искусственное разведение). Использование полученных данных по состоянию крови рыб возможно при разработке нормативов заповедного режима для Байкала, а также для экологического мониторинга в связи с увеличивающейся антропогенной нагрузкой на водные экосистемы.

Успешно использованы параметры крови для изучения внутри и межвидовой дифференциации рыб оз.Байкал (Шаравина, 1973; Тугарина, Рыкова, 1975; Рыкова, 1981; Яхненко, 1984 и др.), а также в целях систематики и решения зоогеографических проблем. Для выявления филогенетической связи и внутривидовой дифференциации исследовались эритроцитарные антигены и белковые фракции сыворотки крови. Работы по акклиматизации некоторых рыб свидетельствуют о высокой лабильности их системы крови (Рыкова, 1981; Козлова, Рыкова, 1981).

Картина крови рыб при различных заболеваниях имеет также свои особенности. Она позволяет выявить у больных рыб неспецифические отклонения в картине крови. Гематологические исследования на Байкале использованы и для характеристики паразитохозяинных отношений. Из 30-ти показателей физиологического состояния организма рыб наиболее информативным оказался дифференциальный подсчет лейкоцитов (Иванова, 1970). В настоящее время определены пороговые уровни зараженности для ихтиофтириоза черного байкальского хариуса (Рыкова, 1979).

Итак, физиологический статус рыб Байкала следующий (табл.).

У осетра количество эритроцитов наименьшее по сравнению с другими исследованными рыбами, а размеры наибольшие (площадь поверхности и объем эритроцита).

Таблица

Средние гематологические показатели байкальских рыб (Яхненко, 1984)

Вид	Эритроциты, млн/мм^3	Лейкоциты, тыс./мм^3	Гемоглобин, г%	СГЭ, мкмк2
Осетр	0,74±0,05	20,69±1,33	10,78±0,33	156,2±17,9
Омуль	0,98±0,05	20,17±0,14	11,18±0,21	149,17±7,5
Сиг	1,03±0,05	13,74±0,64	11,57±0,16	105,8±7,6
Ленок	1,16±0,14	8,94±0,24	9,55±1,36	213,1±13,29
Хаймень	0,85±0,16	15,00±0,79	8,43±0,37	123,9±0,8
Хариус	1,66±0,09	21,53±4,44	12,39±0,19	118,7±8,4
Плотва	1,39±0,10	67,18±8,19	9,52±0,49	81,9±2,1
Окунь	1,09±0,07	32,98±2,18	8,80±0,35	75,3±16,7
Каменная широколобка	1,22±0,19	50,26±0,51	7,38±0,64	60,5±1,6
Желтокрылка	1,85±0,12	35,21±0,36	7,28±0,12	101,0±1,6
Голомянка большая	1,01±0,46	11,27±1,26	8,02±1,44	78,5±1,35

Из лососевидных рыб у хариуса и ленка, имеющих самые мелкие клетки крови, в 1 мм^3 крови содержится больше эритроцитов, чем у остальных представителей этой группы.

Самые высокие показатели красной крови у хариуса, из лососевых - у омуля и сига. У омуля сравнительно большое содержание гемоглобина в эритроците; у сига - меньше, чем у других лососевых. Это объясняется различным содержанием эритроцитов в единице объема крови.

У окуня и плотвы содержание гемоглобина в эритроците низкое и сродство гемоглобина к кислороду меньше, чем у лососевидных рыб.

Кровь рыб эндемичного "бычкового" комплекса характеризуется низкой концентрацией гемоглобина.

У активных, пелагических желтокрылки и длиннокрылки и прибрежно-донной каменной широколобки содержание эритроцитов больше, чем у малоактивных обитателей придонных слоев батрахокоттуса и пассивно парящих в толще воды голомянок.

Использованная литература

Волков И. В. Картина крови гольяна // Тез.докл.конференции молодых биологов Карелии. Петрозаводск, 1968. С.165-166.

Иванова Н. Т. Материалы к морфологии крови рыб. Ростов-на-Дону, 1970.

Клец Р. И. К морфологической характеристике крови байкальского омуля// Морфофункциональные связи тканей и органов мезенхимного происхождения с нейроэндокринной системой в нормальных и клинико-экспериментальных условиях. Иркутск, 1972. С.122-133.

Клец Р. И. О морфологии периферической крови некоторых видов рыб озера Байкал // Мезенхима и ее тканевые производные в эволюции и онтогенезе. Пермь, 1973. С.42-43.

Козлова Н. И. Морфология крови нерестового омуля озера Байкал // Рыбохозяйственное значение прибрежно-соровой зоны озера Байкал. Иркутск, 1981. С.50-54.

Козлова Н. И., Рыжова Л. Н. Морфологические особенности крови амурского сазана в озере Байкал // Эколого-физиологические исследования рыб Байкала. Иркутск, 1981. С.14-28.

Мамонтов А. М., Яхненко В. М. Некоторые особенности крови байкальского омуля // Гидробиологические и ихтиологические исследования в Восточной Сибири. Иркутск, 1979. С.188-192.

Рыжова Л. Н. Некоторые гематологические показатели черного байкальского хариуса в зависимости от экологических факторов: Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Иркутск, 1971.

Рыжова Л. Н. Картина крови хариуса при заражении ихтиофтириусом // Зоопаразитология бассейна озера Байкал. Улан-Удэ, 1979. С.129-130.

Рыжова Л. Н. Гематологическая характеристика некоторых лососевидных рыб озера Байкал // Вопр.ихтиологии. 1981. Т.21. Вып.2(127). С.356-365.

Рыжова Л. Н., Тугарина П. Я. Некоторые показатели крови черного байкальского хариуса в связи с оценкой условий его выращивания // Вопр.ихтиологии. 1971. Т.11. Вып.5. С.529-538.

Рыжова Л. Н., Тугарина П. Я. Гематологическая норма косогольского хариуса // Вопр.ихтиологии. 1979. Т.19. Вып.3. С.529-538.

Тугарина П.Я., Рыжова Л.Н. Возрастные особенности крови черного байкальского хариуса // Вопр.ихтиологии, 1970а. Т.10. Вып.3. С.486-498.

Тугарина П.Я., Рыжова Л.Н. Сезонные изменения крови черного байкальского хариуса // Вопр.ихтиологии, 1970 б. Т.10. Вып.6. С. 1079-1090.

Тугарина П.Я., Рыжова Л.Н. Эколого-физиологические основы воспроизводства ценных промысловых рыб Байкала. Иркутск, 1975.

Флоренсов В.А. Филогенез и онтогенез кроветворной функции лимфатических узлов позвоночных животных: Автореф. дис. ...д-р биол.наук. М., 1964.

Флоренсов В.А. Кроветворная функция лимфатических узлов в онтогенезе и эволюция позвоночных // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. 1966. Т.51. Вып.9. С.48-60.

Черняев Ж.А. Особенности раннего кроветворения у эмбрионов байкальского омуля и сига // Вопр.ихтиологии. 1964. Т.4. Вып.4. С.762-764.

Шаравина Г.И. Кроветворение у рыб озера Байкал и его сезонная динамика. Автореф.дис. ...канд.биол.наук. Иркутск, 1973.

Яхненко В.М. Сезонная динамика морфологии крови окуня озера Байкал // Пробл.экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. С.24-25.

Яхненко В.М. Сезонно-циклические изменения состава крови бычковых рыб озера Байкал // Рыбохозяйственное значение прибрежно-соровой зоны озера Байкал. Иркутск, 1981 а. С.37-49.

Яхненко В.М. Гематологическая характеристика байкальского осетра // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып.3. Иркутск, 1981 б. С.91-92.

Яхненко В.М. Морфологическая характеристика крови рыб озера Байкал. Новосибирск, 1984.

УДК 597.553.2

Н.И.Козлова

4.5. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ ФАКТОР В ЭКОЛОГИИ МОЛОДИ СИГОВЫХ РЫБ

Температура является одним из важнейших абиотических факто-

ров среды обитания. У рыб, как у пойкилотермных животных, температура тела близка к температуре окружающей среды, превышая ее не более чем на 0,5-I,0 °С за счет выделения тепла при обмене веществ. Поэтому изменение температуры воды оказывает сильнейшее влияние на все стороны жизнедеятельности рыб. У молоди и взрослых рыб существует сложный комплекс физиологических и поведенческих реакций на изменение температуры внешней среды. Прежде всего, осуществляются активные перемещения рыб из зон неблагоприятных в зоны благоприятных температур, изменение интенсивности метаболизма, накопление энергоресурсов, синтез антифризов для выживания при низких температурах и др. (Жукинский, I986).

В связи с этим оптимальные температурные границы для личинок и мальков различных видов рыб определяются по избирательной способности их в условиях экспериментально созданной температурной градации. Поэтому термопреферендум рыб является достаточно точным методом определения температурного оптимума на разных этапах постэмбриогенеза, так как рыбы сами выбирают предпочитаемую температуру воды. Исследования (Л.Ю.Бугрова, I988) показали, что при реализации температурного режима выращивания, моделирующего естественную биоритмику преференций, наблюдается увеличение темпа роста форели в I,4 раза и повышение выживаемости рыб.

Многими авторами (Мильштейн, I940; Вернидуб, I949; Шкорбатов, I966; Вовк, I974; Лебедева, I976; Мешков, Лебедева, I977) установлено, что каждый вид рыб имеет свой температурный оптимум, при котором благоприятно протекают все жизненные процессы организма. Устойчивость молоди рыб к температурным воздействиям у разных видов неодинакова, а у одного и того же вида она не остается постоянной в процессе развития и роста.

Наши исследования, проведенные на байкальской биологической станции по определению оптимальных температурных границ для молоди омуля, сига и пеляди, подтверждают наличие межвидовых и возрастных различий температурного оптимума. Оптимальные температурные границы для личинок и мальков сиговых рыб определяли по избирательной способности, в горизонтальном градиент-приборе Хартера, где экспериментально создавались температурные градации от 4 до 25°С. Для экспериментальных работ молодь рыб выращивали в стеклопластиковых бассейнах типа ИЦА-2 объемом по 2 м^3 каждый, на летней площадке, где средняя температура воды за летний период составляла I6,5°С, а в аквариумной лаборатории - 9°С. Плот-

ность посадки была 75 экз./м^3. Кормили молодь живым кормом, состоящим из кладоцер и коловраток.

Первый эксперимент по определению оптимальных температур на молоди омуля был проведен в возрасте 10 дней, длина личинок составляла 13 мм, а масса 9 мг. При свободном перемещении в градиент-приборе личинки избирали диапазон температур от 8 до 12°С, с наибольшим предпочтением 9-10°С. По мере развития и роста молоди, диапазон оптимальных температур изменяется. У молоди омуля в возрасте 38 дней (длина 33 мм и масса 162 мг) температурный оптимум составляет 12-15°С, в возрасте 65 дней интервал оптимальных температур достигает 14-17°С, с наибольшим предпочтением 15-16°С. Сеголетки омуля избирают более низкие температурные границы: 9-11°С, 6-7°С.

Личинки и мальки омуля, выращенные в одинаковых условиях одного возраста, но разного размера имеют незначительные изменения диапазона оптимальных температур. В основном границы избираемых температур у них совпадают, однако у мелких экземпляров рыб интервал оптимальных температур шире, чем у крупных и средних, в сторону понижения температуры на 2-3°С.

Рассматривая термопреферендум молоди сига и пеляди на ранних этапах постэмбрионального развития, также наблюдаем значительные изменения. На личиночном этапе развития в возрасте 13 дней диапазон оптимальных температур у пеляди составляет 10-15°С, в возрасте одного месяца 14-19°С, а в возрасте 5 месяцев 9-13°С. У молоди пеляди, выращиваемой в аквариумной лаборатории при температуре воды 8-12°С, диапазон оптимальных температур колебался от 6 до 17°С. В возрасте один месяц они предпочитали температуру воды 12-16°С, в два месяца 13-17°С, а в пятимесячном возрасте 7-10°С с наибольшим предпочтением 7-8°С в этот период. Рассматривая температурный оптимум одновозрастной, но разноразмерной молоди пеляди из аквариумной лаборатории, можно отметить, что молодь мелкой и средней длины в возрасте двух-трех месяцев избирает температуру воды на 1-2°С теплее, чем крупные экземпляры, а в возрасте пяти месяцев границы оптимальных температур у них совпадают.

Что касается сига, то мы наблюдали следующую картину. В личиночный период развития сиг наиболее чувствителен к изменению температуры воды, и температурный оптимум лежит в пределах 8-12°С. С 23-х дней и до двух с половиной месяцев диапазон избираемых

температур составляет II-I7°С, с наибольшим предпочтением I5-I6°С. В возрасте сеголетка (I35 дней) молодь предпочитает температуру воды 7-I4°С с наибольшим посещением 9-I2°С.

У молоди сига, выращиваемой в аквариумной лаборатории, также наблюдаются возрастные изменения границ оптимальных температур. В личиночный период развития сиг предпочитает температуру воды 8-II°С, затем температуру повыше (I2-I3°С), а в мальковый период развития снова низкую (6-9°С).

Результаты проведенных исследований по определению оптимальной температуры воды для молоди омуля, сига и пеляди показали, что наиболее чувствительными к изменению температуры воды являются личинки всех исследованных видов рыб, а мальки обладают повышенной терморезистентностью по сравнению с ними.

Возрастные и видовые различия также наблюдаются у молоди рыб при изучении верхних летальных температур методом критического термического максимума.

У личинок на раннем этапе развития отмечены более низкие показатели летальных температур, а у личинок на поздних и у мальков на ранних этапах развития наоборот - более высокие летальные температуры. В более старшем возрасте (сеголетки) снова наблюдается снижение этих показателей. Так, у личинок сига, омуля и пеляди на ранних этапах развития летальная температура определена в границах, соответственно: I9,5-25,4°С; 20,I-28,0°С и 23,0-27,4°С. У личинок на поздних и у мальков на ранних этапах развития - 29,0-30,I°С; 28,0-3I,I°С; 28,0-3I,0°С. В возрасте пять месяцев и старше - 26,8-28,0°С; 28,0-29,0°С и 27,0-29,0°С.

Таким образом, прослеживается общая закономерность у молоди омуля, сига и пеляди как при выборе предпочитаемых, так и летальных температур, заключающаяся в том, что личинкам на ранних этапах и малькам на поздних этапах развития свойственна более низкая температура, а личинкам на поздних и малькам на ранних этапах развития - более высокая. Это полностью согласуется с экологией их жизни на указанных выше этапах. Так, личинки выклевываются из икры в апреле-мае, когда температура воды на нерестилищах низкая (2-8°С). Затем они скатываются на нижние участки дельт нерестовых рек и в прибрежно-соровую систему, хорошо прогреваемую (до I7-I8°С) и высококормную зону и здесь нагуливаются продолжительное время. После этого они мигрируют в открытый Байкал, где среднемесячная

температура воды в сентябре-октябре держится на уровне 9,7-6,6°С.

Использованная литература

Жукинский В.Н. Влияние абиотических факторов на разнокачественность и жизнеспособность рыб в раннем онтогенезе. М., 1986.

Мильштейн В.В. Выращивание молоди осетровых // Рыбное хозяйство. 1940. № 6. С.12-17.

Вернидуб М.Ф. Критические периоды в развитии яиц и личинок рыб и их практическое значение // Вест.ЛГУ, 1949. № 4. С.56-78.

Шкорбатов Г.А. Избираемая температура и фототаксис личинок сигов // Зоолог.журн., 1966. Т.14. Вып.10. С.1515-1525.

Вовк П.С. Реакции эмбрионов и личинок белого амура на температурные воздействия // Разнокачественность раннего онтогенеза у рыб. Киев, 1974. С.191-226.

Лебедева О.А. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер Северо-Запада Русской равнины. Л., 1976. С.30-37.

Мешков М.М., Лебедева О.А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных рыб (Salmonoidea) // Эволюция темпов индивидуального развития животных. М., 1977. С.200-217.

УДК 597.553.591

Л.И.Тютрина

4.6. НЕКОТОРЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ БАЙКАЛЬСКОГО ОМУЛЯ В ПЕРИОД НАГУЛЬНОЙ МИГРАЦИИ

Байкальский омуль относится к полупроходным сиговым рыбам Сибири. Большую часть своей жизни он проводит в чистых водах Байкала, покидая их на короткий период нереста. В промысле байкальский омуль занимает ведущее место. Для рационального использования запасов байкальского омуля необходимы знания всех сторон его биологии. В настоящее время накоплены значительные материалы по его экологии (Кожов, 1934; Мухомедиаров, 1936, 1942; Мишарин, 1969, 1953; Егоров, 1976; Сорокин, Сорокина, 1977; Шумилов, 1967; То-

порков, 1963; Афанасьев, 1981), морфологии (Краснощеков, 1959, 1962; Мишарин, 1953; Мухомедиаров, 1942; Сорокин и др., 1978), питанию (Кожов, 1934; Потакуев, 1954; Гурова и др., 1974; Волерман, 1977, 1977 а; Дзюменко, 1977; Волкова, 1979; Кожов и др., 1979), размножению и эмбриональному развитию (Мишарин, 1937, 1953, 1969; Стариков, 1953; Топорков, 1964, 1972, 1985; Черняев, 1964; 1968, 1988; Олифан, 1965; Шумилов, 1967; Сорокин, 1968; Сорокин и др., 1977; Володин, 1978; Рыжова и др., 1985; Мужиков, 1985), поведению (Кожов, 1963; Волкова, 1979, 1985; Дмитриева, Остроумов, 1985), физиологическим особенностям (Рыжова, 1981, Рыжова и др., 1981; Шаравина, 1972; Яхненко, 1984; Козлова, 1985). Физиология омуля исследована в такие наиболее важные периоды, как нагул и нерест.

В настоящей статье приводятся некоторые особенности физиологического состояния омуля в посленерестовый период.

Материал собран в ноябре 1979 г. на р.Селенге (в районе пос. Мурзино). Отлов производителей осуществлялся ловушкой типа "Скипости". Для исследования брались только свежие рыбы. После полного биологического анализа (Правдин, 1966; Чугунова, 1959) у рыб брались навески (3-5 г) мышц, печени, гонад на биохимический анализ. Пробы высушивали в сушильном шкафу при температуре 105^{0}С до воздушно-сухого вещества. Жир экстрагировали в аппаратах Сокслета, белок определяли по содержанию сухого, обезжиренного остатка (Шульман, 1972; Сторожук, 1978). Для определения коэффициента жирности взвешивали весь полостной жир (Кублицкас, 1976). Все данные приведены в процентах на сырой вес ткани.

Наиболее активный ход рыбы наблюдался в утренние (4-8) и вечерние (20-24) часы. В улове присутствовал покатной омуль в массе селенгинской расы, с небольшим приловом посольской (13, 16%). Отнерестившееся стадо омуля состоит из особей семи-двенадцати лет. Основу улова составляли рыбы восьми-девяти лет. Сотношение полов близко 1:2 с преобладанием самцов. Биологическая характеристика исследованных рыб дана в табл.1.

Биохимическая характеристика омуля в этот период свидетельствует, что нерест омуля, как и у большинства рыб (Остраускас, Репечка, 1982; Репечка, 1982; Андросюк, Беденко, 1974; Пронин, 1980; Голованенко, Шуватова, 1979; Щепкина, 1981; Богоявленская, 1977), сопряжен с большими энергетическими затратами. Покатной омуль содержит низкий процент жира во всех органах и тканях, высока их оводненность. Полостной жир израсходован полностью, о чем свиде-

Таблица I

Биологическая характеристика байкальского омуля в период покатной миграции

	Селенгинская раса			Посольская раса		
	Число рыб	Длина по Смитту, мм	Масса, г	Число рыб	Длина по Смитту, мм	Масса, г
Самки	II	329,I0	3II,50	I	402,00	770,00
		240-380	220-540		-	-
Самцы	28	333,33	26I,72	4	350,00	482,50
		305-423	2I5-870		325-385	4I5-575
Оба пола	39	332,09	276,36	5	360,40	540,00
		240-423	2I5-870		325-402	4I5-770

Примечание: Числитель - среднее, знаменатель - колебания.

тельствует нулевой коэффициент жирности (табл.2). Следует обратить внимание на ярко выраженный половой диморфизм. Во всех случаях самки тратят значительно больше жира, чем самцы. Следовательно, у омуля, подобно большинству рыб (Мороз, I975; Куга, Дгебуадзе, I977; Лапина, I980; Остраускас и др., I982), процессы овогенеза более энергоемки, чем сперматогенез. Уровень резервных веществ (жира) находится в этот период на нуле. Уменьшение жира происходит до определенного минимума, при достижении которого начинает падать содержание белка. Наиболее низкое содержание белка отмечено в гонадах и печени (табл.3).

О высокой энергоемкости процессов нереста говорит сравнение биохимических показателей нагульного и покатного омуля (табл.4). Потери энергетического материала велики, они составляют в мышцах и печени более 50% и около 40% в гонадах. Полостной жир расходуется на I00%.

На сильное посленерестовое истощение указывает и минимальное содержание в организме белка, количество которого снижается (мышцы - I4,39%, печень - 8,69%, гонады - 5,78%). Велики затраты и в процентном отношении (табл.5). Использование организмом энергии диссимиляции белка указывает на напряженное состояние энергетического обмена. Для большинства производителей омуля посленерестовое истощение может явиться причиной естественной гибели. Процессы

Таблица 2

Жирность байкальского омуля в период покатной миграции, р.Селенга, ноябрь 1979 г.

Пол	Число рыб	Коэффициент жирности, %	Жир, % на сырое вещество			Вода, % на сырое вещество		
			Мышцы	Печень	Гонады	Мышцы	Печень	Гонады
Самки	II	0	0,53 0,19-0,99	I,46 0,46-3,0I	0,5I 0,50-0,52	87,22 84,05-90,6I	89,82 80,60-93,26	96,87 96,49-97,25
Самцы	28	0	0,82 0,27-I,65	2,08 I,08-4,0I	I,77 0,30-7,84	84,24 8I.84-86,I7	89,I3 86,05-93,08	90,59 7I,25-95,07
Оба пола	39	0	0,75 0,I9-I,65	I,93 0,46-4,0I	I,60 0,30-7,84	84,94 8I,84-90,6I	89,29 80,60-93,26	9I,49 7I,25-97,25

Примечание: см.табл.I

Таблица 3

Содержание белка у байкальского омуля в период покатной миграции, р.Селенга, ноябрь 1979 г.

Пол	Число рыб	Белок, % на сырое вещество		
		Мышцы	Печень	Гонады
Самки	11	12,34 8,41-15,77	8,83 5,34-16,72	3,02 2,30-3,71
Самцы	28	15,02 12,50-17,81	8,64 6,15-11,84	6,47 3,60-9,40
Оба пола	39	14,39 8,41-17,81	8,69 5,34-16,72	5,78 2,30-9,40

Примечание см.табл.1

посленерестового истощения в большей степени характерны для самок Процент затрат жира и белка у них гораздо выше, чем у самцов (см. табл.4,5).

Отнерестившийся омуль поздней осенью скатывается в Байкал, где и зимует. Омуль как короткоцикловая рыба с непродолжительным периодом жизни основную свою продукцию создает непосредственно перед наступлением половой зрелости. Доля повторно нерестующих рыб в нерестовом стаде мала, она не может дать высокой продукции (Сорокин, 1978), и все же для сохранения оптимального соотношения между остатком и пополнением генофонда популяций необходимо регулировать количество отлавливаемых покатников, а все проводимые природоохранные мероприятия направить на сохранение молоди и нерестовых рыб.

Таблица 4

Сравнительная характеристика нагульного и покатного байкальского омуля

Пол	Число рыб	Длина по Смитту, мм	Масса, г	Коэффициент жирности, %	Жирность, % на сырое вещество		
					Мышцы	Печень	Гонады
Самки	10 / 11	304,05 / 329,10	294,75 / 311,50	0,68 (100) / 0	1,76 (69,9) / 0,53	4,61 (68,3) / 1,46	2,63 (80,6) / 0,51
Самцы	13 / 28	313,85 / 333,33	281,25 / 261,72	0,92 (100) / 0	1,90 (56,8) / 0,82	3,57 (41,7) / 2,08	2,63 (32,7) / 1,77
Оба пола	23 / 39	310,25 / 332,09	288,00 / 276,36	0,82 (100) / 0	1,84 (59,2) / 0,75	4,02 (52,0) / 1,93	2,63 (39,2) / 1,60

Примечание. Числитель - нагульный, знаменатель - покатной, в скобках - процент затрат. Материалы по нагульному омулю собраны в Малом Море в июне 1978 г.

Таблица 5

Содержание белка у нагульного и покатного омуля

Пол	Число рыб	Белок, % на сырое вещество		
		Мышцы	Печень	Гонады
Самки	I0	I8,73 (33,64)	I8,84 (53,I3)	9,00 (66,44)
	28	I2,43	8,83	3,02
Самцы	I3	I9,47 (22,86)	I9,95 (56,69)	8,II (20,22)
	II	I5,02	8,64	6,47
Оба пола	23	I9,I5 (24,66)	I9,47 (55,37)	5,56 (32,48)
	39	I4,39	8,69	5,78

Примечание: см. табл.4

Использованная литература

Андросюк Л.М., Беденко А.В. Биохимическая характеристика производителя донского рыбца весеннего нерестового хода // Тр./ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. I974. Т.I03. С.242-250.

Афанасьев Г.А. Экология нерестового омуля р.Селенги // Экология, болезни и разведение байкальского омуля. Новосибирск, I98I. С.5-33.

Богоявленская М.П. Физиолого-биохимические особенности трески Северного моря // Тр./ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. I977. Т.I2I. С.73-8I.

Володин В.М. Качественный состав нерестового стада и воспроизводство запасов рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л., I978. С.22-42.

Волерман И.Б. О питании байкальского омуля // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, I977 а. С.I66-I8I.

Волерман И.Б. Питание байкальского омуля в современный период // Круговорот веществ и энергии в озерных водоемах. Рыбы и рыбные ресурсы. Иркутск, I977. С.262-266.

Волкова Л.А. Доступность кормового зоопланктона байкальскому омулю и бычку-желтокрылке в зависимости от концентрации, освещенности и способов питания рыб // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, I979. Вып.I. С.I79-I80.

Волкова Л.А. Экологические особенности поведения байкальского омуля и опыт его выращивания в бассейне Байкальской биологической станции. Тюмень, 1985. С.73-78.

Голованенко Л.Ф., Шуватова Т.В. Некоторые физиолого-биохимические показатели самок донского леща в период нерестовых миграций // Современные вопросы экологической физиологии рыб. М., 1979. С.145-148.

Гурова Л.А., Пастухов В.Д. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск, 1974.

Дзюменко З.М. Зоопланктон и питание молоди омуля в оз.Никиткино // Рыбы и рыбное хозяйство Восточной Сибири. Улан-Удэ, 1977. Т.1. Вып.1. С.38-47.

Дмитриева Т.М., Остроумов В.А. Использование естественных репеллентов для повышения выживаемости молоди сиговых рыб. Тюмень, 1985. С.192-193.

Егоров А.Г. Современное состояние и перспективы воспроизводства запасов байкальского омуля // Лососевидные рыбы (морфология, систематика, экология). Л., 1976. С.35-36.

Кожов М.М. К вопросу о питании промысловых рыб Байкала// Изв.Биол.-географ.НИИ при Вост.Сиб.ун-те. Иркутск, 1934.Т.VI.Вып.I.

Кожов М.М. О суточных ритмах в поведении пелагических животных оз.Байкал // Изв. СО АН СССР. Сер.биология. 1963. № 12. Вып.3. С.105-110.

Кожов М.М., Топорков И.Г., Помазкова Г.И. Современное состояние кормовой базы омуля и меры ее восстановления//Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск,1979. Т.I.С.200-201.

Козлова Н.И. Гематологические показатели посольского омуля в садковой базе и на естественных нерестилищах р.Большая речка. Тюмень, 1985. С.73-76.

Краснощеков С.И. Расы байкальского омуля как результат адаптации. Доклады совещания по общим вопросам биологии, посвященного столетию дарвинизма. Томск, 1959. С.225-227.

Краснощеков С.И. Численность омуля в озере Байкал и причины,вызывающие ее колебания// Вопр.экологии. Киев, 1962. С.106-108.

Кублицкас А.К. Методика изучения жировых веществ, мясистости и весовых соотношений частей тела рыб // Типовые методики исследований продуктивности рыб в пределах их ареалов. Вильнюс, 1976. С.104-109.

Куга Т.И., Дгебуадзе Ю.Ю. Сезонная динамика некоторых биологических показателей леща Камышлыбашских озер // Вопр. ихтиологии. 1977. Т.17. № 5. С.956-959.

Лапина Н.Н. Динамика некоторых физиологических показателей леща Рыбинского водохранилища на протяжении годового цикла// Вестник МГУ, сер.биологии. 1980. № 2. С.63-70.

Мишарин К.И. К биологии байкальского омуля Coregonus autumnalis migratorius (Georgi)// Изв.биол.-географ.НИИ при Вост.-Сиб.ун-те. Иркутск, 1953. Т.14. Вып.1-4. С.3-133.

Мишарин К.И. Биолого-морфологическая характеристика посольской расы омуля // Тр./Иркут.ун-т, Иркутск, 1953. Т.7. Вып.1-2. С.39-51.

Мишарин К.И. Динамика генераций нерестовой популяции посольского омуля в Байкале // Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969. С.215-225.

Мороз И.Е. Обмен веществ у осетров, скапливающихся у плотины Волгоградского гидроузла // Вопр.ихтиологии. 1975. Т.15. № 3. С.504-518.

Мужиков А.В. Изменчивость овулировавшихся икринок и качество потомства на ранних этапах постэмбрионального развития селенгинской расы байкальского омуля. Тюмень, 1985. С.104-106.

Мухомедиаров Ф.Б. Расы байкальского омуля, их морфологические и биологические особенности и роль в промысле // Изв. биол.-географ. НИИ при Иркут.ун-те, 1942. Т.П. Вып.3.

Олифан В.И. Закономерности возрастных изменений в физиологии личинок и мальков и их значение для рыбоводства // Теоретические основы рыбоводства. М., 1965. С.155-165.

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

Пронин Г.М. Показатели физиологического состояния производителей карпа в преднерестовый период.// Совершенствование биотехники прудового хозяйства. Тез.докл. М., 1980. С.202-204.

Репечка Р.Т. Изменения некоторых биохимических показателей рыбца бассейна р.Нямунас при нерестовой миграции // Тр./ III Гидробиол.конф.Лит.гидробиол.общества. Вильнюс, 1982. С.212-219.

Рыжова Л.Н., Тугарина П.Я., Тютрина Л.И. Некоторые гематологические и биохимические показатели онтогенеза байкальского омуля в условиях рыбоводного завода // Второе Всесоюз. совещание по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. Петрозаводск, 1981. С.86-87.

Рыжова Л.Н., Тютрина Л.И., Тугарина П.Я. Эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды развития омуля в условиях экологического оптимума. Тюмень, 1985. С.142-144.

Стариков П.С. Опыт учета выживаемости икры омуля на естественных нерестилищах Речки Большой // Изв. биол.-географ.НИИ при Иркут.ун-те. Иркутск, 1953. Т.14. Вып.1-4. С.134-148.

Сторожук А.Я. Возрастные особенности обмена веществ сайды // Вопр.ихтиологии. 1978. Т.18. Вып.4. С.744-755.

Сорокин В.Н. О состоянии икры байкальского омуля на нерестилищах р.Селенги // Рыбное хозяйство. 1968. № 8. С.18-19.

Сорокин В.Н. Условия воспроизводства омуля в р.Селенге // Материалы совещания по рыбоводно-мелиоративным мероприятиям, направленным на ускорение восстановления рыбных запасов в бассейне озера Байкал. Улан-Удэ, 1974. С.59-61.

Сорокин В.Н., Сорокина А.А. Воспроизводство селенгинской популяции омуля и экология ее молоди // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск, 1977. С. 41-155.

Сорокин В.Н., Сорокина А.А., Тавониус А.В. К морфологической характеристике омуля в первый год жизни // Экологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1978. С.76-79.

Топорков И.Г. Скат личинок байкальского омуля по Речке Большой в 1961-1962 гг. // Краткие сообщения о научно-исследовательских работах по биологии и почвоведению. Иркутск,1964. С.56-60.

Черняев Ж.А. Особенности раннего кроветворения у эмбрионов байкальского омуля и сига // Вопр.ихтиологии. 1964. Т.4. Вып.4. С.762-764.

Черняев Ж.А. Эмбриональное развитие байкальского омуля. М., 1968.

Черняев Ж.А. Воспроизводство байкальского омуля. М., 1982.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., 1959.

Шульман Г.Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., 1972.

Шумилов И.П. О значении повторного нереста байкаль-

ского омуля для сохранения его запасов // Рыбное хозяйство. – № 2. С.II-I5.

Щ е п к и н а А.М. Особенности липидного состава тканей азовской хамсы на протяжении годового цикла // Экология моря. Киев, I98I. № 6. С.69-73.

Я х н е н к о В.М. Морфологическая характеристика крови рыб озера Байкал. Новосибирск, I984.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЙКАЛА
И БАЙКАЛЬСКОГО РЕГИОНА

Сборник научных трудов

Ч.I

Редактор Л.П.Соколова
Художественный редактор Н.В.Алсуфьев
Технический редактор С.А.Бессольцева
Корректоры А.С.Меркурьев, Л.Н.Заступова

ИБ № 979
Подписано в печать 30.09.92. Формат 60x84 I/I6. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.печ.л. I3. Усл.кр.-отт. I3,2. Уч.-изд.л. I4,2. Тираж I000 экз. Темплан I992 г. Заказ I773.

Издательство Иркутского университета,
664000, г.Иркутск, центр, бульвар Гагарина, 36

Иркутский Дом печати,
664009, г.Иркутск, ул.Советская, I09

РЕФЕРАТЫ

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

И ж б о л д и н а Л.А. О жизненном пути профессора М.М.Кожова // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.6-12.

Описаны основные этапы жизненного пути профессора М.М.Кожова - ученого-байкаловеда с мировым именем. Отмечена его плодотворная научная и педагогическая деятельность, организаторский талант, большой вклад в дело охраны природы Байкала.

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

Т у г а р и н а П.Я. Вклад М.М.Кожова в отечественную гидробиологию // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.12-18. - Библиогр. 9 назв.

Обобщается многогранный вклад заслуженного деятеля науки РСФСР, доктора биологических наук, профессора Иркутского государственного университета М.М.Кожова в отечественную гидробиологию, в рыбохозяйственную науку, в развитие Высшей школы и подготовку кадров для Восточно-Сибирского региона.

УДК 574.5.001.5

С т а р о б о г а т о в Я.И., С и т н и к о в а Т.Я. Процесс видообразования в гигантских озерах // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. - С.18-53. - Библиогр. 48 назв.

Авторы статьи развивают идеи М.М.Кожова о видообразовании в зависимости от геоморфологических признаков водоема, возможности проникновения в него живых организмов извне, длительности существования благоприятного озерного режима и от неоднородности условий существования живых организмов в пределах озера. В работе представлены теоретические основы концепции авторов о процессах видо-

образования в гигантских озерах, основанные на сравнительном изучении видообразования у моллюсков Байкала, Каспия, Охрида и Танганьики.

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

М а з е п о в а Г.Ф. Вклад М.М.Кожова в проблему происхождения и истории фауны оз.Байкал // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та 1992. - С.54-61.

В статье рассмотрена проблема происхождения и истории фауны Байкала и тот вклад в ее решение, который сделал профессор М.М.Кожов своими научными исследованиями. В результате исследования особенностей байкальской фауны М.М.Кожовым было отмечено наличие в Байкале абиссальной фауны, аналога которой нет больше ни в одном пресноводном водоеме. Существование в Байкале несмешиваемости М.М.Кожов объяснял существованием различных таксонов в разных экологических условиях (температура, гидродинамика, источники питания). Рассмотрены также взгляды профессора М.М.Кожова на источники фауны Байкала, время и пути вселения ее представителей, а также на принципы и закономерности их дальнейшей эволюции.

УДК 574.5

З и л о в Е.А. Роль М.М.Кожова в развитии международных контактов в области изучения оз.Байкал // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992.- С.61-64.

В статье кратко рассматривается история международного сотрудничества в изучении флоры и фауны оз.Байкал, вклад М.М.Кожова в поддержание и развитие как традиционных форм контактов, так и новых. Перечислены конференции и конгрессы, на которых М.М.Кожов делал доклады, освещены другие формы работы.

УДК 574.3

К а т к о в а Л.С. О месте проблемы адаптации в экологических исследованиях // Экологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.64-68. - Библиогр. 10 назв.

Статья посвящена обсуждению проблемы индивидуальной и филогенетической адаптации животных и ее места в системе экологических исследований. Приводятся примеры влияния адаптации организмов к условиям существования на физиолого-биохимические параметры функционирования синаптических мембран мозга. Обсуждается возможность использования исследуемых механизмов адаптации для защиты организма от возможных повреждений.

УДК 574.5.001.5 (282.256.341)

П о м а з к о в а Г.И. Организация М.М.Кожовым режимных наблюдений на Байкале как гидробиологическая основа для развития современной системы экологического мониторинга // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. - С.68-81. - Библиогр. 68 назв.

Определено место долгосрочных наблюдений, организованных М.М.Кожовым в системе экологического мониторинга. Рассмотрены результаты исследования пространственно-временной изменчивости фито- и зоопланктона озера. Показано, что систематические исследования толщи вод Байкала позволяют установить структурно-функциональные особенности планктона и оценить состояние Байкала.

УДК 595.18:(282.256.341) (571.5)

А ф а н а с ь е в а Э.Л. Значение коловраток в зоопланктоне оз.Байкал и их межгодовая динамика // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.81-91. - Табл.2. - Ил.3. - Библиогр. 7 назв.

По многолетним наблюдениям охарактеризована численность и биомасса коловраток пелагиали открытого Байкала. Численность коловраток в отдельные сезоны и годы бывает довольно высокой, а иногда даже превосходит количество доминантной эпишуры в период максимального развития зоопланктона (в сентябре). Биомасса коловраток во время сентябрьских съемок примерно на 2 порядка величин ниже биомассы эпишуры, а продукция почти в 30 раз ниже. Коэффициент ПБ у коловраток в 3-4 раза выше, чем у эпишуры.

УДК 574.632 (282.256.341)

К о ж о в а О.М. К проблеме оценки состояния зоопланктона Байкала в районе Байкальского целлюлозно-бумажного комбината в подледный период // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.91-94. - Табл.1. Библиогр. 2 назв.

Рассмотрено вертикальное распределение эпишуры в пелагической и шельфовой зоне в подледный период, когда перемешивание промышленных очищенных сточных вод с байкальской водой выражено в меньшей степени. Приводятся данные о смертности эпишуры, ее вертикальном и пространственном распределении, их особенностях в зоне влияния БЦБК. Предлагается использовать особенности вертикального распределения эпишуры как критерий влияния сточных вод.

УДК 574.632 (282.256.341)

И з м е с т ь е в а Л.Р., У с е н к о Н.Б., Ш и м а р а е в а С.В., Р я п е н к о Л.Н. Оценка состояния пелагиали Байкала в районах антропогенного воздействия // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.95-106. - Табл.1. - Библиогр. 16 назв.

Приводятся результаты комплексных исследований (первичная продукция, деструкционные показатели, зоопланктон) в районе воздействия промстоков БЦБК. Установлено, что антропогенное влияние, проявляющееся на локальном участке, непосредственно прилегающем к трубам сброса, может в разные годы в значительной степени усиливаться или ослабляться естественными гидроклиматическими условиями. Наиболее выражены отклонения в численности гетеротрофов - в сторону их увеличения. Первичная продукция и концентрация хлорофилла "а", напротив, снижаются. Так же, как и численность эпишуры, возрастает смертность ее науплиальных стадий.

УДК 574.524 (282.256.341)

Л о п а т и н а Н.И., М а з у р е н к о Т.И., К о ж о в а О.М., И з м е с т ь е в а Л.Р. Функционирование автотрофно-

го звена пелагиали Байкала. Раннее лето 1990 г. // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.106-119. - Табл.4. - Библиогр. 5 назв.

Приводятся материалы, полученные в ходе совместной советско-американской экспедиции. Материал представляет интерес как с точки зрения интеркалибрации методов, используемых учеными разных стран, так и расширяет наши представления об интересном биологическом сезоне на Байкале - начале лета.

УДК 581.526.325.2 (282.256.341)

Кожова О.М., Изместьева Л.Р., Святенко Г.А. Динамика численности фитопланктона в районе г.Байкальска // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.119-137. - Ил.10.

Проанализирована пространственно-временная динамика массовых видов водорослей в шельфовой и пелагической зонах восточного побережья Южного Байкала. Установлено, что несмотря на поступление в Байкал промышленных сточных вод БЦБК, существенных отклонений в структуре фитопланктона не обнаружено.

УДК 574.587

Ижболдина Л.А. Результаты исследования бентоса Байкала // Биологические исследования Байкала и байкальского региона.- Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.137-151. - Библиогр.104 назв.

Представлен обзор литературных данных по исследованию бентоса Байкала, начиная с 1901 г. В начальный период проводилось качественное изучение бентали озера, с 1925 г. были начаты количественные исследования.Специальные мониторинговые исследования бентоса начаты в 60-е годы М.М.Кожовым. В настоящее время изучение бентали Байкала проводится вдоль всего побережья озера. Исследуется флористическое разнообразие высшей водной растительности, основные черты ее горизонтального распределения.

УДК 581.526.3 (282.256.341)

К о ж о в а О.М., И ж б о л д и н а Л.А. Элодея канадская в Байкале // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.151-165. - Ил.4. - Библиогр. 17 назв.

Появление Elodea canadensis в озере Байкал, а также в водохранилищах р.Ангары, отмеченное в 70-е годы, никем не прогнозировалось. Вместе с тем элодея, появившись в Байкале, стала играть существенную роль в местах ее обитания - в мелководных заливах прибрежно-соровой зоны, прилежащих к Селенгинскому мелководью и в Малом море.

Средневзвешенная воздушно-сырая фитомасса в период максимальной вегетации в Маломорском районе в 1984-1986 гг. составляла около 300 г/м^2, а максимальная 10,6 кг/м^2. В Посольском соре в эти годы средняя фитомасса была существенно меньше. В заливах прибрежно-соровой зоны элодея обитает совместно с обычными для нее высшими водными растениями, как правило, рдестами, в Посольском соре - под его пологом.

В течение десятилетия элодея расселилась вдоль всего периметра Байкала, особенно вдоль западного берега, и обитает в подветренных частях заливов и бухт. Элодея предпочитает заиленные пески и илы с большой примесью органического вещества, не развиваясь у самого уреза воды. Внешняя граница ее обитания соответствует примерно удвоенной величине прозрачности воды, отмечаемой в период максимума ее вегетации.

УДК 574.632 (282.256.341)

К о ж о в а О.М., М е л ь ч а к о в а Н.П. Оценка влияния берегоукрепительных работ на донные сообщества Байкала // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.165-172. - Библиогр. 2 назв.

Исследовано растительное и животное население литоральной зоны восточного побережья Южного Байкала в районах проведения берегоукрепительных работ. Установлено, что на глубинах до 5 м каменная отсыпка влияет на структуру донных сообществ, способствуя образованию новых биотопов. На глубинах, превышающих 7-10 м, изменения плотности донных сообществ не выражены.

УДК 597.583 (285.23)(571.5)

Завьялова Т.Я., Топорков И.Г., Письегин А.В. О современном состоянии воспроизводства бычка-желтокрылки и его роли в экологии байкальского омуля // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.172-178. - Табл.1. - Библиогр. 7 назв.

Рассмотрены материалы по учету кладок икры подкаменщиковых рыб на нерестилищах южной котловины озера Байкал и Малого моря, анализируются межгодовые изменения плотности их личинок в 80-е годы. Делается вывод о том, что стадо желтокрылого бычка, хотя и медленно, выходит из состояния депрессии, в которой оно находилось с конца 70-х годов.

УДК 597.0/5-15

Волкова Л.А. Эколого-физиологические исследования поведения рыб Байкала // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.178-190. - Библиогр. 48 назв.

Рассмотрены эксперименты по образованию оборонительных реакции на хищника у молоди омуля, выращиваемой в искусственных условиях. Установлено, что четкое формирование оборонительных реакций у личинок омуля вырабатывалось в момент прочного стаеобразования. Поэтому искусственно подрощенных двух-трехнедельных личинок омуля (15-19 мм) можно считать подготовленными к выпуску в естественные водоемы.

УДК 597.553:591

Захарова Н.И. Закономерности гаметогенеза байкальского омуля // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.190-195. - Библиогр. 29 назв.

Настоящая статья посвящена изучению процессов гаметогенеза и половых циклов байкальского омуля. Исследованы морфофункциональные закономерности завершающих стадий гаметогенеза, описаны стадии зрелости половых желез и способы их идентификации на основе гистофизиологического метода, охарактеризованы отдельные этапы полового цикла.

УДК 597.553:591

Рыжова Л.Н. Гематологическое исследование рыб Байкала // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.195-201. - Табл.1. - Библиогр. 23 назв.

На основании собственных исследований и литературных данных характеризуются эколого-физиологические особенности рыб Байкала (гематологическое исследование рыб Байкала).

УДК 597.553.2

Козлова Н.И. Температурный фактор в экологии молоди сиговых рыб // Биологические исследования Байкала и байкальского региона. - Иркутск: Изд-во Иркут.ун-та, 1992. - С.201-205. - Библиогр. 7 назв.

Определены границы оптимальных и летальных температур для личинок и мальков байкальского омуля, чивыркуйского сига и пеляди. Показано существование общей закономерности наблюдавшихся оптимумов температуры и величин летальной температуры для молоди всех трех изученных видов. Отмеченная закономерность объясняется автором особенностями экологии донных рыб на ранних этапах жизни.

УДК 597.553:591

Тютрина Л.И. Некоторые биохимические показатели байкальского омуля в период покатной миграции // Биологические исследования Байкала и байкальского региона - Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1992. - С.205-215. - Библиогр. 49 назв.

Для эколого-физиологической характеристики байкальского омуля в разные периоды жизненного цикла определены биохимические показатели в период покатной миграции (обеспеченность организма белком и жиром).