

На правах рукописи

Дубровина Людмила Викторовна

**Реакция некоторых водных беспозвоночных
(класс *Crustacea*) на катионы природных вод**

03.00.08 - зоология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**г. Петрозаводск
1999**

149856к

Работа выполнена в Институте водных проблем Севера Карельского
научного Центра РАН.

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Л.П. Рыжков

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Е.П. Иешко

кандидат биологических наук
М.В. Тимакова

Ведущая организация: Петрозаводский педагогический
университет

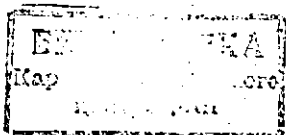
Защита состоится «___» _____ 1999 г. в ___ часов на
заседании диссертационного Совета Д063.95.02. в Петрозаводском
государственном университете по адресу:
185640 Республика Карелия, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета.

Автореферат разослан «___» _____ 1999 г.

Ученый секретарь Совета,
кандидат биологических наук

С.Д. Узенбаев



Актуальность работы

Воздействия на пресноводные экосистемы, в том числе и антропогенные, приводят к качественным и количественным изменениям фаунистического комплекса. При этом, устойчивость системы во многом определяется толерантностью доминирующих видов, однако в большинстве случаев непонятны сами истоки такой толерантности.

Особый интерес вызывает воздействие на экосистему естественных компонентов, приводящих к нарушению химического гомеостаза среды. Такими компонентами являются, в частности, главные катионы природных вод Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и Mg^{2+} , зачастую поступающие в водоемы со сточными и техногенными водами в концентрациях, значительно превышающих природный фон.

Реакция водных организмов на среды с высоким содержанием макрокомпонентов изучалась на протяжении многих лет, начиная с XIX столетия. Исследовалось влияние как отдельных элементов, так и их различных сочетаний. Было показано, что нет почти ни одного биологического процесса, который так или иначе не зависел бы от концентрации и количественного соотношения главных катионов, поскольку важнейшие реакции организмов на топищность среды исторически сформировались при их взаимодействии с древнейшим и самым распространенным на Земле раствором - морской водой.

Тем не менее, остается неясным вопрос, почему виды, относящиеся к одной таксономической группе и являющиеся экологическими аналогами, в частности, некоторые представители отряда *Cladocera* (класс *Crustacea*), имеют разную толерантность к тем или иным катионам. Можно предположить, что разная устойчивость организмов в определенной степени связана с условиями формирования вида. Одни из них являются первичноморскими, недавно вселившимися в пресные воды, другие, первичнопресноводными. В настоящее время отсутствует единая точка зрения на происхождение разных видов *Cladocera*. Изучение сравнительной реакции таксономически и экологически достаточно близких видов на изменение баланса основных катионов природных вод возможно даст дополнительную информацию. Предполагается, что знание филогенетического статуса организмов, населяющих конкретный водоем, позволит прогнозировать потенциальные изменения биоценоза - замещение одного фаунистического комплекса другим. Так, поступление техногенной высокоминерализованной воды из хвостохранилища Костомукшского горно-обогатительного комбината в озерно-

речную систему Кенто-Кенти (северная Карелия) вызывает значительные изменения как в химическом составе воды, так и в водном сообществе в целом (Кухарев и др., 1998).

В работе представлены результаты изучения сравнительной реакции водных беспозвоночных, устойчивость и галопреферентное поведение, на примере планктонных ракообразных *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch (отряд *Cladocera*, класс *Crustacea*) на повышенные концентрации катионов K^+ , Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} и изменение их баланса.

Цели и задачи

Основная цель работы - исследование возможных причин различной толерантности экологически близких организмов и относящихся к одной таксономической группе, к главным катионам природных вод (Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+}); поиск возможных критериев условий происхождения и формирования видов (первичноморские или первичнопресноводные формы).

В работе были поставлены следующие задачи:

1. Изучить сравнительную устойчивость таксономически и экологически близких форм водных организмов на примере *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch к средам с высоким содержанием главных катионов природных вод - Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} и их различным сочетаниям;

2. Сравнить преферентное поведения рачков в градиенте солей K , Na , Mg , Ca , а также морской соли;

3. Выяснить возможные причины некоторых особенностей галопреферентного поведения изучаемых водных беспозвоночных;

4. Выявить возможные условия происхождения модельных видов (первичнопресноводные, первичноморские формы) по полученным результатам и имеющимся данным;

5. Показать целесообразность использования разных по происхождению тест-организмов, первичнопресноводных, первичноморских в экспериментальных и мониторинговых исследованиях.

Научная новизна

В результате проведенных исследований показано, что различная реакция водных организмов на повышенные концентрации главных катионов природных вод - Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} может быть обусловлена различными условиями их происхождения. На примере *D. magna* пока-

зано, что древние, консервативные формы, недавние выходцы из моря, более устойчивы по сравнению с эволюционно молодыми организмами, в частности, *Simocephalus serrulatus*, имеющими явно пресноводное происхождение.

Впервые предпринята попытка в известной степени реставрировать условия происхождения и становления вида через выявленные особенности преферентного поведения в градиенте солей катионов природных вод.

Практическая значимость

Знание филогенетического статуса организмов, населяющих конкретный водоем, дает возможность определенного прогнозирования потенциальных изменений биоценоза при мониторинговых исследованиях - замещение одного фаунистического комплекса другим.

Показана необходимость обязательного использования в качестве сравнительных тест - объектов при токсикологических и различного рода экспериментальных исследованиях, в частности, зоологических и физиологических, животных, различающихся не только по современным экологическим требованиям, но и по происхождению.

Апробация: Материалы были доложены на отечественных и международных конференциях: «Вторая Всесоюзная конференция по рыбохозяйственной токсикологии», Санкт-Петербург, 1991; «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера» Петрозаводск, 1995; VII Съезд Гидробиологического общества РАН. Казань, 1996; «Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири» Томск, 1996; «Экологические проблемы Севера Европейской территории России». Апатиты, 1996; «Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия». Апатиты, 1998; «Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии». Петрозаводск, 1999, а также Ученом Совете Института водных проблем Севера КНЦ РАН.

Структура и объем работы: Работа состоит из введения, 4 глав и заключения. Включает 9 таблиц, 17 рисунков. Список литературы содержит 125 названий, в том числе 25 иностранных.

1. Обзор литературы

Изучению реакции водных организмов на катионы Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , и Ca^{2+} , а также их различные сочетания посвящены многочисленные исследования. Интерес к этому вопросу понятен, поскольку они являются главными катионами как морских, так и пресных вод. Значительным вкладом в исследования стали работы, относящиеся к концу XIX - началу XX века (Kuhne, 1864; Ringer, 1874; Buxton, 1885; Sainsbury, 1894; Fritche, 1916; Leb, 1925; Berger, 1929, цит. по Anderson, 1980). Было установлено, что нормальная возбудимость тканей определяется постоянством соотношения между суммой одновалентных и суммой двухвалентных ионов независимо от общей концентрации солей.

Изучение механизмов ионной регуляции показало, что выживание гидробионтов в водах различной солености зависит от осморегуляторных способностей организма, их адаптации к осмотической изоляции, а также устойчивости тканей к изменению в них давления и соотношения ионов (Бирштейн, 1949; Беклемишев, 1933; Скадовский, 1955; Aubert X., 1956; Shaw, 1958, 1960, 1961; Проссер, Браун, 1967; Croghan, A.P.M Lockwood 1968; Хлебович, 1977 и др.).

В результате эволюции у организмов появилась способность к поддержанию относительного постоянства водно-солевого состава внутренней среды, которое отличается от состава среды обитания. (Hutchinson, 1960; Croghan, 1961; Beament, 1961; Гинецинский, 1963; Карандеева, 1964, 1965, 1966; Хлебович, 1974, 1975, 1977). При этом высказывается предположение, что наиболее консервативные по своим морфологическим признакам формы, близкие к предполагаемым морским исходным предкам, обладают наиболее высоким внутренним осмотическим давлением (Shaw, Sitcliffe 1961; Croghan, Lockwood, 1968; Виноградов 1973, 1981, 1987, 1990; Клерман 1987, 1989, 1992 и др.).

Впервые объяснение сходной реакции на повышенную соленость среды у пресноводных и морских форм (на примере моллюсков) условиями происхождения была предпринята Д. Беудантом (Beudant, 1816). Он также связывает вопросы адаптации организмов с их эволюцией.

Н.М. Калинкиной с соавторами (1998) исследовались сравнительные реакции некоторых видов планктонных ракообразных (*Daphnia magna*, *Sida crystallina*, *Eudiaptomus sp.*, *Cyclops sp.*) на изменение концентраций ионов калия. Отмечено, что наибольшей устойчивостью обладали рачки *Cyclops sp.* Эти различия, по мнению авторов, обусловлены неодинаковыми сроками вселения в пресные водоемы.

Т.А. Медведевой (1927) на примере волжских *Corophium curvispinum* G.O.Sars было показано, что толерантность организмов связана с их распространением в естественном галоградиенте от дельты Волги до ее среднего участка.

Значительное место эволюционным основам в предпочтении организмами тех или иных градиентов солености отводится в работах Б.З. Кауфмана (1985, 1989, 1995, 1996, 1999). Им приводится анализ преферентного поведения беспозвоночных, непосредственно не связанных в настоящее время с морской средой, в градиенте морской соли. Галопреферендум - активный выбор животными концентраций соли, элементарная поведенческая реакция, направленная на поддержание организмом осмотического гомеостаза. Было показано, что типичные представители современных пресноводных форм избирают в градиенте не пресную, как можно было ожидать, а слабосоленую (около 3 ‰) воду. Избираемая соленость может отличаться и у систематически близких видов, что объясняется их принадлежностью к двум различным группам: к первичнопресноводным, отрицательно реагирующим даже на минимальную соленость, и первичноморским - недавно вселившимся в пресные воды и активно избирающим ту или иную соленость. Объяснить это чисто экологическими причинами нельзя, так как представители обеих групп зачастую встречаются в одних и тех же биотопах. Эволюционные особенности животных, входящих в состав двух выделенных по отношению к солености групп позволило высказать предположение о проявлении изначально сформированной, фоновой реакции вида на соленость, т.е. выбора зоны, в известной степени отражающей соленостные условия формирования вида.

Несмотря на большое количество разнообразных исследований реакций гидробионтов, связанных с соленостью среды (Зубов, 1962; Jonsson, 1967; Davenport, 1972; McLusky, 1970; Серегин, 1986 и др.), внимание уделяется главным образом преферендумам морских форм. Поведению пресноводных организмов посвящены лишь единичные исследования (Постникова, 1938; Кауфман, 1985, 1989, 1996).

Таким образом, накоплен большой фактический материал, посвященный реакции водных организмов на главные катионы природных вод. Однако исследования причин различной толерантности по отношению к этим катионам единичны и в основном носят декларативный характер.

2. Материал и методы исследований

2.1. Объекты исследования

Основными объектами исследований послужили два вида планктонных беспозвоночных рачки *Daphnia magna* Straus и *Simoccephalus serrulatus* Korph, из отряда *Cladocera*, класс *Crustacea*.

Daphnia magna - обитатели временных водоемов, прудов, мелких пресноводных и солоноватых озер, являются пелагическими формами. Встречаются повсеместно, кроме Заполярья и Дальнего Востока. *Simoccephalus serrulatus* обитают в прибрежье крупных водоемов, прудах, болотах. Предпочитают кислые воды. Имеют всесветное распространение.

В связи с тем, что в работе изучается реакция организмов на повышенные концентрации компонентов в среде, целесообразно было использование классических методов водной токсикологии. Выбор организмов был также обусловлен тем, что *D. magna* является стандартизированным тест-объектом и широко используется в различного рода экспериментальных исследованиях. Однако он практически не встречается в водоемах северо-западного региона. В то же время, *S. serrulatus* обитает в наших водах и хорошо культивируется в лабораторных условиях.

При биотестировании техногенных вод горно-обогатительного комбината (ГОК) были дополнительно использованы представители зоопланктона системы р.Кенти, подверженной воздействию сточных вод: *Daphnia longispina* Muller, *Sida crystallina* Muller (отряд *Cladocera*), *Heterocope appendiculata* Sars, *Eudiaptomus* sp. (отряд *Colonoida*).

В опытах по сравнительной реакции организмов на главные катионы природных вод (устойчивость и преферендум) дополнительно исследовались экологически близкие организмы, также относящиеся к классу *Crustacea*, - *Ceriodaphnia quadrangula* Muller, *Chydorus sphaericus* Muller (отряд *Cladocera*), *Ostracoda* sp. (отряд *Podocopida*). Последние два вида выбраны в качестве дополнительных объектов исследования в связи с тем, что имеются палеозоологические данные о приблизительном времени прохождения близких к ним предковых форм. К тому же известно, что *Ostracoda* - первичноморские организмы. *Ceriodaphnia* наряду с *D. magna* рекомендован к использованию в качестве тест-объекта в токсикологических исследованиях (Методическое руководство..., 1990).

Токсикологические эксперименты проводились по общепринятой в водной токсикологии методике для острых опытов (Строганов, 1971; International standard, ISO 6341: 1989 (E)...). Критерием токсичности служила выживаемость в течение 96 часов. В ряде случаев использовался среднесуточный показатель выживаемости организмов, который рассчитывался как сумма выживаемости в 1, 2, 3, 4 - ые сутки, деленная на количество суток (Лозовик и др., 1998). Наряду с этим применялся показатель среднесмертельной концентрации за определенный период наблюдения (CL50). Контрольной средой служила дехлорированная водопроводная вода Онежского озера и искусственная вода, приготовленная по стандартным методикам (International standard, 1989) Температура в опытных средах поддерживалась на уровне 19 ± 2 °C. Токсикологические эксперименты можно разделить на три группы, в зависимости от условий приготовления опытных сред и поставленных целей.

В первой использовалась водопроводная вода из Онежского озера, как аналог вод с низкой минерализацией и техногенная вода хвостохранилища Костомукшского ГОКа (ХВХ), как аналог вод с высокой суммой ионов и содержанием калия. В воде ХВХ в небольшом количестве обнаружены цианосодержащие вещества (0.004-0.007 мгCN/л). Из микрокомпонентов повышено, по сравнению с фоновыми значениями, литий (0.057 мг/л). Наличие тяжелых металлов (Zn, Cu, Ni, Pb, Co, Cd, Cr) ниже предельно допустимой концентрации (ПДК).

В опытах по изменению ионного баланса в техногенной воде к ней добавлялись соли натрия (NaCl) и кальция (CaCl₂) до получения определенного баланса эквивалентов катионов металлов (табл. 1).

Таблица 1
Наблюдаемая концентрация катионов и их соотношение в техногенной воде и с добавками к ней солей натрия и кальция, мг/л

Среды	K	Na	Ca	Mg	Na* K	Ca+Mg* Na+K
ХВХ1	120	11,5	40,8	14,7	0,16	0,48
ХВХ2	120	14,3	40,8	14,7	0,20	0,46
ХВХ3	120	35,4	40,8	14,7	0,50	0,36
ХВХ4	120	70,8	40,8	14,7	1,00	0,27
ХВХ5	120	35,4	60,4	14,7	0,50	0,48
ХВХ6	120	70,8	90,0	14,7	1,00	0,48
ХВХ7	120	70,8	168,8	14,7	1,00	0,80
ХВХ8	120	11,5	127,2	14,7	0,16	1,08
Контр	0,78	2,1	10,0	3,78	4,50	3,90

Примечание: * - отношение эквивалентных форм

Во второй группе на воде из Онежского озера с применением метода ионного обмена были получены растворы, содержащие один из главных катионов (K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) и растворы с их различным соотношением (табл. 2,3).

В третьей группе исследовалась сравнительная реакция организмов на повышенные концентрации солей катионов Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} по показателю CL_{50} за 48 часов. Среда готовилась на родниковой воде путем простого разведения соответствующих солей по методике, разработанной Перссоне (Standard Operation Procedure..., 1996). Всего в токсикологических опытах использовано 4800 организмов из лабораторных культур и 800 из природных водоемов.

Таблица 2.
Реакция среды и ионный состав воды хвостохранилища
Костомукшского ГОКа и модельных растворов

Опыт	Характеристика растворов	pH	Σи мг/л	K^+ мг/л	$\frac{[Na^+]}{[K^+]}$	$\frac{Ca^{2+}+Mg^{2+}}{[Na^++K^+]}$
ХВХ	Техногенная вода	8.4	410	119	0.11	0.47
PI-1	Искусственный раствор, не содержащий Ca^{2+} и Mg^{2+}	6.7	413	156	0.00	0.00
PI-2		6.7	407	142	0.10	0.00
PI-3		6.8	392	129	0.20	0.00
PI-4		6.8	391	104	0.50	0.00
PI-5		7.1	380	78	1.00	0.00
PII-1	Искусственный с содержанием $[Ca^{2+}+Mg^{2+}]=0.5$ мг-экв/л	7.8	440	175	0.00	0.11
PII-2		8.1	433	160	0.10	0.11
PII-3		7.6	426	146	0.20	0.11
PII-4		7.8	416	117	0.50	0.11
PII-5		7.9	404	88	1.00	0.11
PIII-1	Искусственный с содержанием $[Ca^{2+}+Mg^{2+}]=1.0$ мг-экв/л	7.7	429	156	0.00	0.25
PIII-2		7.8	423	142	0.10	0.25
PIII-3		7.6	418	131	0.20	0.25
PIII-4		7.7	408	103	0.50	0.25
PIII-5		7.8	397	78	1.00	0.25
PIV-1	Искусственный с содержанием $[Ca^{2+}+Mg^{2+}]=2.0$ мг-экв/л	7.3	407	117	0.00	0.67
PIV-2		7.4	402	107	0.09	0.67
PIV-3		7.5	399	98	0.20	0.67
PIV-4		7.4	391	78	0.50	0.67
PIV-5		7.3	383	59	1.00	0.67
PV-1	Искусственный с содержанием $[Ca^{2+}+Mg^{2+}]=3.0$ мг-экв/л	7.3	385	78	0.00	1.50
PV-2		7.3	382	70	0.10	1.50
PV-3		7.5	379	64	0.20	1.50
PV-4		7.3	374	53	0.50	1.50
PV-5		7.3	369	39	1.0	1.50

Эксперименты по изучению преферентного поведения в градиенте растворов солей проводились по методике, разработанной В.В. Хлебовичем, Т.Г. Львовой (1975), Т.А. Тогобецкой (1982), Б.З. Кауфманом (1985). Градиент представляет собой систему сообщающихся лунок, заполненных растворами солей в различных концентрациях. Растворы готовились с использованием стандартной морской соли и солей основных катионов ($NaCl$, KCl , $CaCl_2$, $MgSO_4$) в концентрациях от 1.13 до 35 ‰. На протяжении эксперимента поддерживалась постоянная температура и освещенность. Всего в экспериментах по галлопреферендуму использовано 2000 организмов.

При статистическом анализе результатов применялись пакеты программ Excel и SISTRAT, а также руководство Э.В. Ивантера и А.В. Коросова (1992, 1996). Уровень значимости принимался равным 0.05.

3. Результаты и их обсуждение

3.1. Реакция организмов на катионы природных воды изменение их баланса на примере техногенной воды горно-рудного производства

Изучение сравнительной реакции *Daphnia magna* и *Simoscephalus serrulatus* по отношению к техногенной воде горно-рудного производства показало их различную толерантную реакцию. При этом наибольшей устойчивостью обладали особи *D. magna* (выживаемость 100%). Рачки *S. serrulatus* выживали в опытных растворах только при 10-20-ти кратном разведении.

В связи с тем, что техногенная вода характеризуется прежде всего высоким содержанием ионов калия, была исследована реакция рачков на повышенное содержание в контрольной воде этого катиона. Реакция каждого организма на воду ХВХ и растворы соли калия совпадала. Дополнительные исследования, проведенные на *Daphnia longispina*, *Sida crystallina*, *Heteroscope appendiculata*, *Eudiaptomus sp.*, позволили получить ряды устойчивости организмов по отношению к компонентам, присутствующим в техногенной воде в концентрациях, превышающих фоновое содержание (Li^+ , цианосодержащие вещества, тяжелые металлы). Было показано, что ответ опытных животных на эти вещества не адекватен их реакции на исследуемую воду. Однако совпадение реакции подопытных организмов на воду ХВХ и ионы K^+ позволило выделить его в качестве компонента, определяющего негативный эффект. Следует отметить, что определение причин токсичности техногенной воды не входило в задачу наших исследований. Тем не менее, необ-

ходимо было показать, что различная реакция рачков *D. magna* и *S. serrulatus* была обусловлена наличием в воде именно ионов калия.

Доминирование одного из катионов в воде ХВХ привело к изменению соотношения сумм ионов $[Ca^{2+}+Mg^{2+}]/[Na^{+}+K^{+}]$ - явление, которое может неблагоприятно сказываться на жизнедеятельности водных организмов и привести к перераспределению видов в экосистеме. В связи с этим была проведена серия опытов по изменению баланса сумм ионов путем добавления в техногенную воду растворов солей натрия и кальция - антагонистов калия. Кривая выживаемости *S. serrulatus* на рис. 1 свидетельствует о снижении негативного эффекта опытной среды. В экспериментах, когда, наряду с натрием в растворы добавлялся кальций и достигался баланс ионов $[Ca+Mg]/[Na+K] = 0.8$, показатель выживаемости *S. serrulatus* составил 80%. Для *D. magna* благоприятным соотношением было 0.48, наблюдаемое в техногенной воде и 0.27, которое получено при добавлении ионов натрия.

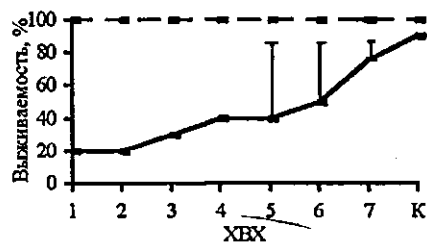


Рис. 1. Выживаемость опытных организмов в исходной техногенной воде при добавлении к ней солей натрия и кальция. ХВХ1-7 см. табл.1; К - контроль; $\uparrow$ - max. значен. --- *D. magna*; — *S. Serrulatus*

Таким образом, для изучаемых организмов оптимальное значение сумм катионов было различным. Для *S. serrulatus* этот показатель был выше, чем для *D. magna*.

3.2. Сравнительная реакция организмов на повышенные концентрации главных катионов природных вод и изменение их соотношения в модельных средах.

Поскольку оба рассматриваемых вида рачка весьма близки между собой, то их разная реакция на присутствие в воде ионов калия порождает целый ряд вопросов, тем более, что калий является одним из важнейших минеральных компонентов природных вод. В связи с этим возник интерес к реагированию этих рачков на повышенное содержание

всего ряда катионов. Рачки помещались в растворы с каким либо одним из катионов: калия, кальция, магния и натрия. Опытные среды оказали негативное воздействие на оба вида. При этом животные проявили наибольшую чувствительность к ионам калия, наименьшую - к ионам кальция (рис. 2).

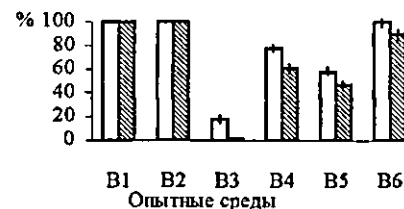


Рис. 2. Средние значения выживаемости рачков в опытных растворах B1 - контроль; B2 - искусственный раствор с соотношением катионов как в контрольной воде; B3 - K^{+} ; B4 - Mg^{2+} ; B5 - Na^{+} ; B6 - Ca^{2+} □ - *D. magna* ■ - *S. serrulatus*

В результате была выявлена последовательность катионов по степени их воздействия на изучаемые организмы: $K > Mg > Na > Ca$. Полученный ряд совпадает с последовательностью величин их ПДК (1.28, 3.29, 5.22, 9.0 мг-экв/л, соответственно). Важно, что существует обратная зависимость полученной закономерности с распространением этих катионов в природных слабоминерализованных водах: Ca^{2+} , Na^{+} , Mg^{2+} , K^{+} (Алекин, 1948; Никаноров, 1989).

Наши наблюдения показали сходную в качественном отношении реакцию рачков на исследуемые катионы. Между тем толерантность рачков по отношению к каждому из отдельных компонентов была различной. Так, наибольшую чувствительность проявили *Simoccephalus*. Различия в показателях выживаемости рачков достоверны по всем катионам ($t_{кр.} = 2.2$, $t = 8.1$ - K^{+} ; $t = 2.5$ - Na^{+} ; $t = 8.8$ - Ca^{2+}), за исключением магния ($t = 0.4$).

Была прослежена реакция на изменение соотношения катионов, достигавшиеся добавлением соответствующих солей в катионированную воду (табл. 2). При этом и *Daphnia*, и *Simoccephalus* отреагировали на изменения среды положительно, однако, количественный характер ответа у них был различным (рис. 3). Для *D. magna* баланс ионов близкий к оптимальному, находился в пределах от 0.1 до 1.0 (выживаемость 80-100%). Для *S. serrulatus* эти значения располагались в диапазоне от 0.8 до 1.0. Обращает на себя внимание, что при добавлении к техногенной воде солей натрия и кальция, соотношению сумм катионов, равному 0.8

соответствует значению выживаемости *S. serrulatus* также, близкое к 80%. (рис. 1).

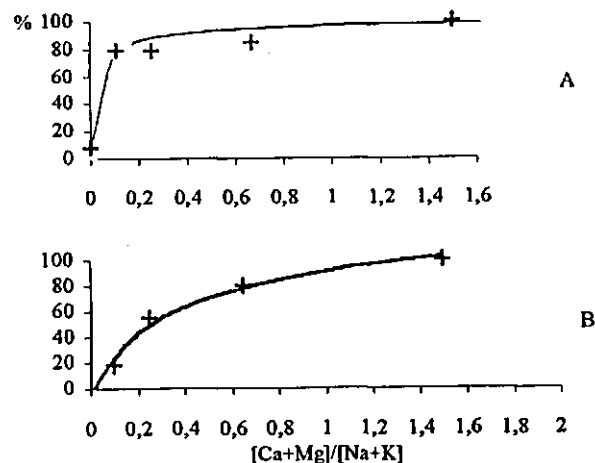


Рис. 3. Зависимость показателя выживаемости *S. serrulatus* (A), *D. magna* (B) от концентрации главных катионов и их соотношений

К наиболее интересным из полученных результатов относится разная устойчивость рачков *D. magna* и *S. serrulatus* как к повышенным концентрациям основных катионов так и к изменению их баланса. Можно предположить, что наблюдаемая реакция определяется различными условиями их обитания. Так, индифферентное отношение *D. magna* на среды с высоким содержанием катионов возможно определяется требованием к высокой минерализации, что подтверждается их географическим распространением, тогда как популяции *S. serrulatus*, используемые нами в экспериментах, адаптированы к ультрапресным водам. Об экологической приуроченности этой популяции к водоемам низкой минерализации убедительно свидетельствует значение экологически-допустимой концентрации (ЭДК) (Лозовик, 1996, 1998), соответствующее региональному ПДК калия - 10 мг/л. ЭДК получена нами на основе предельных значений отношений $[Ca^{2+}+Mg^{2+}] / [Na^{+}+K^{+}]$, при которых в среде отсутствует токсическое действие калия для рачков *S. serrulatus*. Значение ЭДК позволило определить экологически допустимый объем сброса техногенных вод из ХВХ в ультрапресные воды озерно-речной системы Кенто-Кенти, а также недействующую кратность разбавления техногенных вод природными водами исследуемого рай-

она. Эмпирически найденное значение показателя кратности разбавления, равное двадцати, соответствует полученному экспериментальным путем.

Тем не менее, *S. serrulatus*, как вид, должен обладать, в целом, широким диапазоном толерантности к минеральным компонентам среды, поскольку встречается как в ультрапресных водоемах северных широт, так и в южных, высоко минерализованных водах (Мануйлова, 1964) и, следовательно, может обитать с *D. magna* в одном водоеме. Совпадение полученного ряда последовательности катионов по степени токсического воздействия на исследуемые организмы также указывает на экологическую близость исследуемых видов. Таким образом, разную устойчивость *D. magna* и *S. serrulatus* к повышенным концентрациям изучаемых катионов и к изменению их баланса объяснить исключительно экологическими причинами нельзя. Возможно, что различная толерантность видов может объясняться разными условиями их происхождения. В связи с этим были проведены опыты по изучению преферентного поведения в градиенте морской соли и солей главных катионов, что, как было показано ранее, в определенной степени может свидетельствовать об условиях при которых происходило формирования вида.

3.3. Галопреферентное поведение особей *D. magna* и *S. Serrulatus*

Данные экспериментов по галопреферентному *D. magna* и *S. serrulatus* в градиенте морской соли (0 - 35‰) показали существенное различие в поведении рачков этих видов (рис. 4).

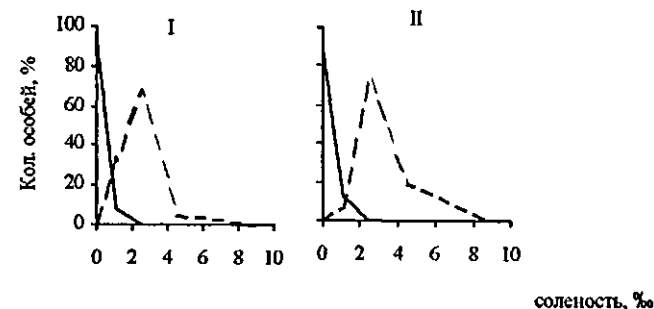


Рис. 4. Галопреферентное поведение подопытных организмов в растворе морской соли через 4 часа (I) и 6 часов (II).

— *S. serrulatus*; ---- *D. magna*

Рачки *S. serrulatus* максимально концентрировались в зоне с нулевой солёностью - 88-92% особей находилось в пресной воде ос-

тальные в концентрации 1.1‰. *D. magna*, в отличие от *S. serrulatus*, предпочитали диапазон от 2.5 до 5‰. При этом достоверной зависимости поведения от длительности экспозиции не отмечалось. Выбор последними аналогичных концентраций соли в экспериментальных гало-градиентах уже отмечался ранее при использовании как NaCl (Постникова, 1938), так и морской соли (Кауфман, 1996).

Таким образом, поведение, непосредственно не связанных в настоящее время с морской средой беспозвоночных в экспериментально созданном градиенте, показало, что они относятся к двум различным группам. Одни из них отрицательно реагируют даже на минимальную из предлагаемых соленостей - *S. serrulatus*, другие - *D. magna*, активно избирают зону с относительно высоким значением солености. Установленные особенности галопрерферентного поведения исследуемых организмов в растворе морской соли отчасти объясняет особенности распределения рачков в градиентах отдельных солей (рис. 5).

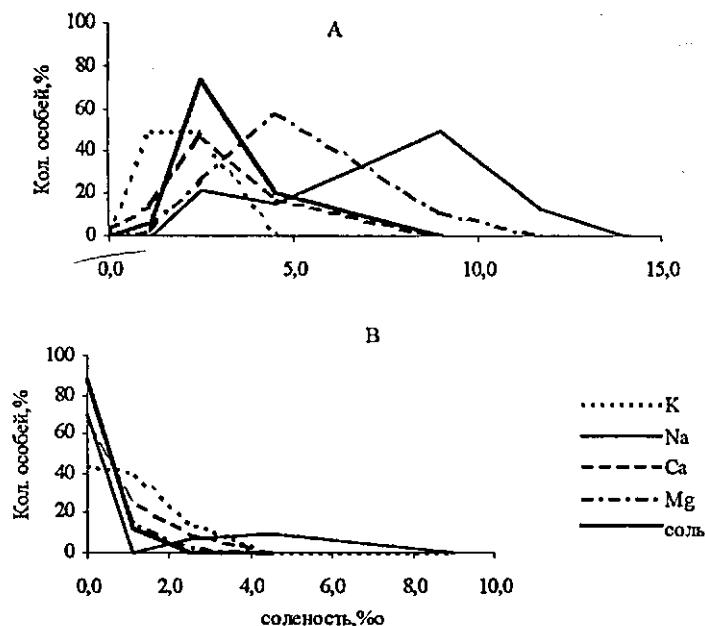


Рис. 5. Галопрерферентное поведение *D. magna* (А) и *S. serrulatus* (В) в растворах солей Na, K, Ca, Mg и растворе морской соли.

Так, сравнение средних значений преферендумов показало различную последовательность предпочитаемых катионов: Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} - *S. serrulatus*; Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ - *D. magna*. Очень важным, на наш взгляд, является тот факт, что последовательность выбора катионов дафниями совпадает с последовательностью этих катионов в морской воде.

Распределение рачков в градиенте концентраций раствора морской соли, которая была принята в качестве контрольной среды, в целом коррелирует с распределением их в градиентах отдельных солей. Реакция *S. serrulatus* совпадала полностью, а в поведении *D. magna* наблюдались некоторые особенности. Максимальное совпадение отмечено между поведением последних в градиентах морской соли, солей Ca^{2+} и K^+ . Более высокие значения преферендума - в растворах соли Mg^{2+} и Na^+ . Полученное распределение дает основания предположить либо совпадение концентраций данных элементов в современной морской воде и в воде периода происхождения предковой формы, либо их ведущую роль в выборе условий.

4. Возможные эволюционные основы толерантной реакции изучаемых водных беспозвоночных

Вопросы происхождения и эволюции водных организмов тесно связаны с физиологическими адаптациями к изменению осмотического давления и ионного состава среды (Hutchinson, 1960; Croghan, 1961; Beament, 1961; Гинецинский, 1963). Осмотическая концентрация гемолимфы и величина общей потери солей существенно различаются у видов филогенетически удаленных друг от друга. Величина осмотического давления полостной жидкости в определенной степени отражает эволюционное положение вида: наиболее консервативные по своим морфологическим признакам формы, близкие к предполагаемым морским исходным предкам, обладают наиболее высоким внутренним осмотическим давлением. (Виноградов, 1990). Согласно Я.А. Бирштейна (1949) величина осмотического давления полостной жидкости гомеосмотических животных стабильна и мало зависит от перемены среды обитания данным видом в течение его филогенеза.

В то же время существует точка зрения, что ионный состав внутренней среды водных организмов отражает ионный состав воды в период их происхождения (Mac-Callum, 1926). В связи с этим предполагается, что солевой состав жидкостей тканей организмов может дать

ключ к расшифровке состава древних морей и стать одним из критериев происхождения и формирования вида (Беляев, 1944; Бирштейн, 1949; Посохов, 1981). «Условия прошлого - фильтр, через который некоторые сочетания признаков просочились в настоящее; но, видимо, организмы адаптированы («пригнаны») к условиям нынешним постольку, поскольку последние сходны с условиями прошлыми» (Бигон, Ханпер, Таусенд, 1984).

О химическом составе вод в ранний период Земли известно немного. Существует представление о том, что с момента образования Мирового океана в результате эволюции природных вод происходила дифференциация их ионного состава (Ронов, 1964; Спиро, Вовк, 1961; Еременко, Панкина, 1970; Посохов, 1981; Холленд, 1989 и др.). Следовательно, каждому периоду исторического развития Земли может соответствовать определенное соотношение катионов.

О морском или пресноводном происхождении организмов, а также о времени становления вида может в определенной степени свидетельствовать изучение галопрерферентного поведения животных в градиенте морской соли и солей основных катионов. Сравнение избирательной тем или иным видом солености с соленостью его внутренней среды показывает, что эти величины довольно близки. Усвоение солей из окружающей среды и регуляция минерального состава полостной жидкости тесно связаны с осморегуляторными способностями, следовательно одной из причин такой реакции может быть потенциальная возможность выравнивания осмотического давления (Беляев, 1950).

Б.З. Кауфман предлагает одно из объяснений механизма закрепления галопрерферентной реакции теорией «дремлющих генов» и «фенотипических окон» (Цукеркандль, Поллинг, 1964; Лабас, Хлебович, 1976). Согласно этой теории, возможно функционирование генов, возникших в ходе эволюции в ответ на действие определенного фактора среды, но затем при изменении условий существования перешедших в неактивное состояние, однако, сохранившихся в геноме. Предполагается, что пробуждение «дремлющих генов» может провоцироваться возвращением в древний покинутый биотоп (Лабас, Хлебович, 1974). Проявление изначальных реакций может стимулироваться также стрессовыми условиями эксперимента.

В пресной воде беспозвоночные всегда находятся в состоянии большей или меньшей гипертонии. В поддержании гиперосмотической регуляции основная роль принадлежит натрию. В связи с этим можно

предположить, что наибольшее значение предпочтительных концентраций элемента будет свидетельствовать о высоком внутреннем осмотическом давлении у животных. И наоборот, чем меньше значение преферендума, тем меньше внутреннее давление. В наших экспериментах более высокие значения преферендума по отношению к катиону натрия отмечены у *D. magna* (6.9 ‰). Г.Н.Беляев (1950) считает, что именно у дафний (*Daphnia magna*, *D. pulex*) в отличие от некоторых других низших ракообразных, оптимум осмотической концентрации лежит вблизи верхнего предела ее колебаний, наблюдающихся в естественных условиях. Высокую устойчивость к осмотическому фактору у дафний (*D. magna*, *D. pulex*) отмечают А.Н.Зубов (1960), F.B.Taub (1964), W.R. Stampfer (1969), A. Buikema (1980). При этом ряд авторов (Клерман, 1989; Виноградов, 1990) указывают на высокую степень сродства у *D. magna* к натрию и, соответственно, способность адсорбировать его при ничтожных концентрациях в среде.

Интересно, что кривая распределения *D. magna* в градиенте натрия четко двухвершинна. Первый пик приходится на 2.5‰, второй, наибольший - на 9‰ (рис.5). Руководствуясь вышесказанным, можно предположить, что первый максимум отражает наиболее благоприятные условия при которых энергетические затраты для поддержания внутреннего осмотического давления минимальны, поскольку *D. magna* относится к эвригалинным формам и встречается в водоемах с соленостью от 3‰ и выше (Мануйлова, 1964). Второй пик максимальной солености свидетельствует о том, что дафнии еще сохранили информацию о высокой солености первичной среды обитания возможно потому, что они сравнительно недавно перешли в пресные воды.

Значение преферендума в градиенте соли натрия у рачков *S. serrulatus* значительно ниже, чем у *D. magna* (рис. 5). Однако отмечено предпочтение *S. serrulatus* несколько более высоких концентраций Na^+ , по сравнению с другими солями. Данные по степени сродства к натрию у *S. serrulatus* нам не известны. Остается только предположить, что это свойство также характерно и для последнего, что, как известно, способствует проникновению животных в ультрапресные водоемы. При этом, согласно Д. Шай (Shaw, 1961) В. Потс (Potts, 1964) и А.К. Клерману (1989), более низкая осмотическая концентрация свидетельствует о высокой степени адаптации к существованию в пресных водах.

Несмотря на различия в поведении организмов, вызванные, по нашему мнению, различием в осмотическом давлении, стратегия фи-

логенетической адаптации к гипосмотической среде обитания, будь то при переходе в пресные воды у *D. magna* или в ультрапресные воды у *S. serrulatus*, по-видимому, сходна.

Предпочтение *D. magna* высоких концентраций ионов калия может быть вызвано ориентацией животных на потенциальную концентрацию в среде катионов антагонистов (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Более высокий уровень содержания последних в морской воде и позволяет *D. magna* избирать более широкий диапазон в градиенте калия. Тем более, что, согласно Ю.В. Наточина (1981), достижение определенного баланса ионов между внешней и внутренней средой клетки имеет важное значение в процессе адаптации организма к повышенному содержанию калия.

Выбор рачками *D. magna* высоких концентраций Mg^{2+} также можно объяснить особенностями условий их происхождения. Известно, что в южных, более древних морях, содержание Mg^{2+} повышено (Ясаманов, 1985). *D. magna* - ярко выраженный термофил.

Таким образом, проведенные исследования показали, что предпочтение организмами каких либо из катионов (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}) может быть одним из критериев условий формирования вида. В связи с этим результаты галопреферентного поведения особей в градиенте морской соли и солей основных катионов позволяет предположить морское происхождение предковых форм *D. magna* и пресноводное - *S. serrulatus*.

Для того чтобы получить подтверждение возможной взаимосвязи толерантных реакций с условиями формирования вида, были проведены дополнительные эксперименты. Подопытными организмами служили экологически близкие ракообразные для которых имеются палеозоологические данные, подтверждающие особенности их происхождения: *Ceriodaphnia quadrangula* Muller, *Chydorus sphaericus* Muller и *Ostracoda* sp.

Результаты изучения их толерантности по отношению к главным катионам природных вод продемонстрировали наибольшую устойчивость у рачков *Ostracoda* sp., наименьшую - у *C. quadrangula*. Распределение этих организмов в растворах морской соли (рис. 6) показало, что наиболее высокие значения преферендума в течение всего времени наблюдения отмечены у представителей отряда *Ostracoda* (3.4 ‰), затем следуют *C. sphaericus* (2 ‰) и *C. quadrangula* - (0.6-2 ‰)

Кривая распределения *Ostracoda* имеет два пика - нулевая соленость и 2.5 ‰. При этом распределение рачков в градиенте морской

соли максимально совпадает с их распределением в растворах солей магния и кальция и минимально - калия и натрия. Выбор высоких значений кальция можно объяснить его ролью в минерализации покровов остракод. Интересно, что в Онежском озере, по сравнению с Ладожским, фауна *Ostracoda* представлена намного беднее, что объясняется крайне низкой минерализацией вод с малым, в 1.5 раза ниже, содержанием кальция (Курашев, 1997).

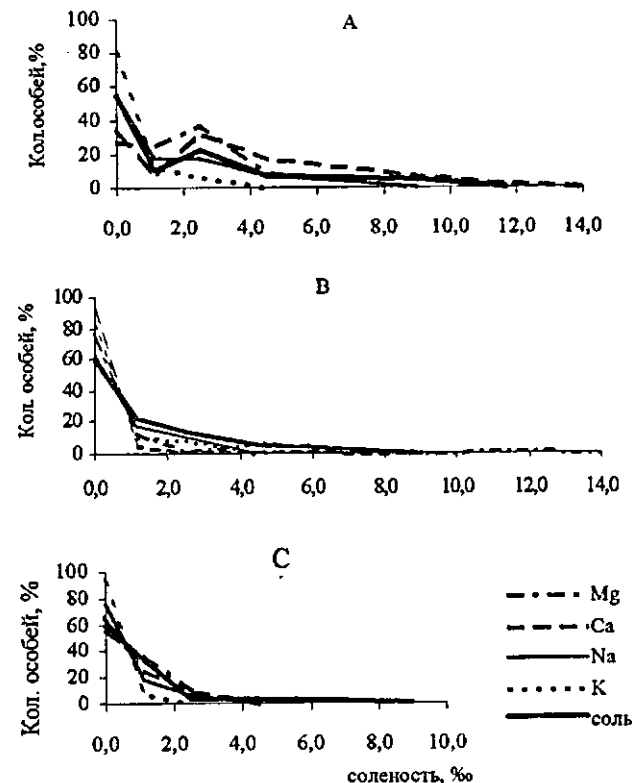


Рис 6. Галопреферентное поведение *Ostracoda* sp. (A), *Chydorus sphaericus* (B), *Ceriodaphnia quadrangula* (C) в растворах солей Na, K, Ca, Mg и морской соли

Катион магния - второй в ряду последовательности главных катионов морской соли. Предпочтение этого катиона организмами может иметь объяснение, приведенное ранее для дафний. Относительно невы-

ские значения преферендума в градиенте соли натрия и калия, по-видимому, также обусловлены периодом происхождения этих рачков. *Ostracoda* имеют морское происхождение, их первое описание относится к Нижнему палеозою (Бирштейн, 1960) - периоду с более низким содержанием калия и натрия в морской воде, по сравнению с современным океаном (Посохов, 1967), на что, возможно, и указывают полученные нами результаты.

Более низкие значения галопреферендума остракод по сравнению с дафниями, позволяют так же предположить, что первые иммигрировали в пресные воды раньше.

Относительно *Chydoridae* известно, что они достигли сильного развития в плейстоцене (верхний кайнозой). Их остатки найдены в илах древних пресных озер (Смирнов, 1975). Сведения по *C. quadrangula* нам не известны, однако результаты галопреферентного поведения могут свидетельствовать в пользу пресноводного происхождения и *C. sphaericus* и *C. quadrangula*.

Выбираемые организмами соленостные условия соответствуют имеющимся палеонтологическим данным об их происхождении: первичноморское - *Ostracoda sp.*, первичнопресноводное - *Chydoridae*, чем, соответственно и обусловлена их различная толерантность к главным катионам природных вод.

Изучение вопросов происхождения животных предполагает обязательное использование данных палеозоологии. Однако достоверные ископаемые остатки кладоцер не найдены. Возможно, что к этому отряду принадлежат *Lynceites ornatus* Goldenberg, листоногие из каменноугольных отложений Западной Европы (Чернышева, 1960). Исключительно пресноводные ныне листоногие в кембрийский период обитали только в море. На древность происхождения *Cladocera* указывает их широкое распространение по всему земному шару, от стран как с холодно-умеренным, так и жарким климатом, разорванность ареалов и специфика фауны различных зоогеографических областей, а также наличие большого числа монотипических родов (Мануйлова, 1964).

Относительно кладоцер высказывались противоположные точки зрения: одни относят их к первичнопресноводным формам (Gibitz, 1922; Мануйлова, 1964; Аладин, 1982), другие - к морским. Так, Ремане и Шлипер (Remane, Schlieper, 1977) считают, что дафнии - это пресноводные неотенические личинки морских кладоцер.

Отсутствие достоверных палеонтологических свидетельств предполагает обращение к косвенным данным, которые, на наш взгляд, могут в определенной степени подтвердить морское происхождение *D. magna*. Например, известно, что свойства предковых форм проявляются на личиночных или просто ранних стадиях развития. У ювенильных рачков *D. magna* обнаружено наличие "шейного" или "затылочного" органа в качестве провизорного, отвечающего за ионотранспортную функцию. Он исчезает при появлении типично хлоридных клеток во взрослом состоянии. Подобный орган существует на науплиальной стадии у гипергалинных пресноводных рачков и у некоторых морских форм. Интересно так же, что под яйцевой оболочкой партеногенетических яиц *D. magna*, в отличие, например, от *Simocephalus vetulus*, общая осмотическая концентрация жидкости внутренней среды поддерживается на уровне, соответствующем солености 2.5 ‰, а под плотной оболочкой латентных яиц общая осмотическая концентрация жидкости внутренней среды поддерживается на более высоком уровне, соответствующем солености 4.2 ‰ (Аладин, 1982).

В пользу морского происхождения *D. magna* может свидетельствовать тот факт, что эти организмы имеют высокое осмотическое давление, тогда как, высоким внутренним давлением обладают формы, близкие к предполагаемым морским исходным предкам. (Бирштейн, 1949; Клерман, 1989; Виноградов, 1973). Согласно этим же авторам, нонтранспортная система дафний сходна с таковой у высших раков, недавних вселенцев в пресные воды.

Известно, что морские воды имеют более щелочную реакцию среды, по сравнению с пресными. Интересно, что градиент предпочитаемых *D. magna* значений pH находится в диапазоне от нейтральной до слабощелочной (Кауфман, 1997), тогда как *S. serrulatus* является ацидофилом (Мануйлова, 1964).

Дополнительным свидетельством морского происхождения *D. magna* может служить выбор организмами в экспериментально созданном градиенте высоких значений солености. Кроме того, совпадение последовательности выбора организмами катионов о соотношении солей в современную эпоху, дало возможность предположить, что переход дафний в пресные воды мог произойти геологически сравнительно недавно. В пользу последнего говорит и тот факт, что максимально предпочитаемая организмами концентрация натрия имеет довольно высокие значения (9 ‰).

Поскольку поведение организмов в растворах солей катионов можно рассматривать как один из критериев происхождения вида, обращает на себя внимание наличие пика преферендума у *D. magna* по отношению к натрию с концентрацией 2.5‰, что, по-видимому, свидетельствует так же и об условиях происхождения наиболее древних предковых форм, когда содержанию Na^+ было значительно ниже, чем в современном океане, соответствуя нижнему палеозою (Посохов 1981; Холленд, 1989). К этому периоду относят и повышенное содержание в воде ионов калия, которое получило отражение в современной преферентной реакции, наблюдающейся у *D. magna*.

Таким образом, ряд косвенных данных и установленные особенности галопрерентного поведения в растворах морской соли и солях Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} могут свидетельствовать в пользу морского происхождения предковых форм *D. magna* и пресноводного *S. serrulatus*. *D. magna*, как более древняя, консервативная форма, по в то же время недавний выходец из моря, более устойчива к повышенным концентрациям солей - основных катионов как пресных, так и морских вод. *S. serrulatus*, как все первичнопресноводные, эволюционно более молодой, проявил высокую чувствительность к этим солям. Очевидно, что и соотношение ионов в воде, благоприятное для конкретного вида так же определяется условиями, при которых происходило его становление.

Отсутствие достоверных палеонтологических данных оставляет открытым вопрос о происхождении изучаемых видов. Однако наши исследования так же показали, что происхождение ветвистоусых ракообразных нельзя считать монофилетическим (Gibitz, 1922; Мануйлова, 1964; Аладик, 1982).

Заключение

Таким образом, на примере видов *Daphnia magna* и *Simoccephalus serrulatus* - таксономически и экологически близких форм, показано, что различная реакция на повышенные концентрации главных катионов природных вод - Na^+ , K^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} может объясняться различными условиями происхождения организмов. Результаты проведенных исследований позволяют заключить, что выявленные различия толерантности представляет собой адаптивный процесс, т.е. процесс, обусловленный адаптивным диапазоном, сформированным в процессе происхождения и становления видов.

Часто организмы могут выступать как экологические аналоги, обитающие в одном водоеме, и доминирование каких-то из них определяется, в том числе, и химическим составом среды. Его качественные и количественные изменения при антропогенном воздействии приводят к оптимизации условий развития представителей одного из комплексов. Знание видового состава, экологических связей между компонентами и, что самое главное, филогенетического статуса организмов, населяющих конкретный водоем, дает возможность определенного прогнозирования потенциальных изменений биоценоза - замещение первичноморского фаунистического комплекса первичнопресноводным или наоборот. Наконец, такой подход указывает на целесообразность использования в качестве сравнительных тест - объектов в зоологических, токсикологических и других исследованиях животных, различающихся не только по современным экологическим требованиям, но и по происхождению.

Выводы:

1. *D. magna* и *S. serrulatus* имеют разную устойчивость к повышенным концентрациям главных катионов природных вод: K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} . *D. magna* более устойчивы, по сравнению с *S. serrulatus*. Значения соотношений суммы ионов $[\text{Ca}+\text{Mg}]/[\text{Na}+\text{K}]$, при которых условия существования особей становятся наиболее благоприятными для *D. magna* и *S. serrulatus* так же различны;
2. *S. serrulatus* в градиенте морской соли отрицательно реагируют даже на минимальную из предлагаемых соленостей, *D. magna*, активно избирают зону с высоким значением градиента солености, что позволяет отнести изучаемые виды к двум различным группам;
3. Распределение *D. magna* и *S. serrulatus* в градиентах солей (0-35‰) K^+ , Na^+ , Mg^{2+} и Ca^{2+} показали качественное различие реакций: последовательность предпочитаемых катионов для *S. serrulatus* - Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} ; для *D. magna* - Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} , K^+ ;
4. Распределение *D. magna* в градиенте морской соли и в растворах солей дает основание предположить либо совпадение концентраций данных элементов в современной морской воде и в воде периода происхождения предковой формы, либо их ведущую роль в выборе условий;
5. Установленные особенности галопрерентного поведения организмов в морской соли и солях основных катионов, а так же ряд данных

- могут свидетельствовать в пользу морского происхождения предковых форм *D. magna* и пресноводного - *S. serrulatus* ;
6. На примере *D. magna* показано, что более древние консервативные формы организмов, недавние выходцы из моря, более устойчивы к главным катионам природных вод. Эволюционно более молодые, в частности, *Simocephalus serrulatus*, имеющие явно пресноводное происхождение, проявили высокую чувствительность к изменению ионного состава среды;
 7. Показана целесообразность использования разных по происхождению тест-организмов, первичнопресноводных, первичноморских в экспериментальных и мониторинговых исследованиях.

Список публикаций

1. Факторы токсичности для гидробионтов техногенных вод Костомукшского ГОКа // Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водные системы реки Кентти. Петрозаводск, 1995. С.15-25 (соавторы Калинкина Н.М., Лозовик П.А.)
- 2.Изменение некоторых биохимических параметров липидного обмена прудовиков при нарушении в воде соотношения катионов// Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на систему реки Кентти. Петрозаводск, 1995. С.34-43 (соавтор Регеранд Т.И.)
- 3.Аномальное соотношение главных катионов - фактор токсичности среды для водных организмов//УП Съезд Гидробиологического общества РАН. Казань, 1996. С. 23 (соавторы Лозовик П.А., Регеранд Т.И.)
4. Расчет нагрузки на водоемы от источников загрязнения по химическим и токсикологическим показателям//Задачи и проблемы развития рыбного хозяйства на внутренних водоемах Сибири. Томск, 1996. С. 94-95.
- 5.Роль липидных компонентов в адаптации моллюсков при нарушении минерального состава воды// Всероссийское совещание «Экологические проблемы Севера Европейской территории России». Апатиты, 1996. С.18 (соавтор Регеранд Т.И.)
6. Биотестирование сточных вод//Современное состояние водных объектов республики Карелия. Петрозаводск, 1998. С. 27, 37, 69, 129
7. Сравнительная характеристика *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch как тест-объектов при биотестировании сточных и природных вод//Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия. Апатиты, 1998. С. 71-72 (соавторы Калинкина Н.М., Федорова Н.В.)
8. Комплексная оценка эколого-технологической нагрузки (Костомукшского ГОК) на водные системы (р.Кентти)//Инженерная экология. М., 1998. С.32-48

(соавторы Кухарев В.И., Рябинкин А.В., Калинкина Н.М., Морозов А.К., Лозовик П.А.)

9. Влияние соотношения катионов и минерализации на токсичность катионов калия//Экологическая химия № 4, С-Пб, 1998. С. 14-18 (соавтор Лозовик П.А.)
- 10.Сравнительная характеристика *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch как тест-объектов при биотестировании сточных и природных вод// Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия. Апатиты, 1998 (Калинкина Н.М., Федорова Н.В.)
- 11.Некоторые особенности галопреферендума как критерий условий происхождения видов//Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск, 1999. С. 131 (соавтор Кауфман Б.З.)
12. Филогенетические построения и экологический мониторинг пресноводных экосистем// Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финляндии. Петрозаводск, 1999. С. 132 (Соавтор Кауфман Б.З.)