

На правах рукописи

Калинкина
Наталья Михайловна

Экологические факторы формирования толерантности
планктонных ракообразных к минеральному загрязнению
(на примере водоемов северной Карелии)

03.00.16 – экология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Петрозаводск - 2003

Работа выполнена в Институте водных проблем Севера Карельского
научного центра РАН

Научный консультант

доктор биологических наук
Коросов Андрей Викторович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Виноградов Герман Александрович,
доктор биологических наук
Яковлев Валерий Анатольевич,
доктор биологических наук
Китаев Станислав Петрович

Ведущая организация

Институт озераведения РАН

Защита состоится " " ноября 2003 г. в 14 часов на заседании диссер-
тационного совета Д 212.190.01 при Петрозаводском государственном
университете эколого-биологическом факультете (185640, Респуб-
лика Карелия, Петрозаводск, пр. Ленина, 33)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Петрозаводского
государственного университета

Автореферат разослан " " октября 2003 г.

Общая характеристика работы

Актуальность проблемы

Опыт изучения экосистем показывает кардинально различную реакцию видов на один и тот же тип загрязнения. Для современной экологии и экологической токсикологии мало просто описать феномен, они предписывают проведение сравнительного изучения механизма этих реакций – только тогда появится целостная картина, охватывающая все причинно-следственные связи, детерминирующие динамику вида. При детальном рассмотрении вид предстает множеством уровней иерархии, реакция каждого из которых на загрязнитель может быть глубоко специфична: одни из них особенно подвержены токсическому нарушению, другие имеют существенные адаптивные ресурсы. Результирующая картина повреждающего действия токсиканта будет определяться множеством взаимосопряженных реакций различных уровней иерархии. Это значит, что исследование ответа вида на интоксикацию должно проводиться на нескольких уровнях организации: на уровне *экосистемы* (перенос и трансформация токсиканта), *сообщества* (видовой состав и структура трофических связей), *популяции* (динамика половозрастной структуры, репродуктивный потенциал, отбор на увеличение резистентности внутривидовых групп) и *организма* (резистентность и акклимация на разных стадиях жизненного цикла) (Безель и др., 1994; Моисеенко, 1999; Коросов, 2000). Предпринимая такого рода исследования, мы отдавали себе отчет в том, что прецеденты подобных полномасштабных эколого-токсикологических исследований крайне редки, а это потребует разработки ряда новых теоретических подходов и методических алгоритмов наблюдений, экспериментов и анализа данных.

В рамках рассмотренного экологического подхода центральное место должны занимать эколого-токсикологические исследования, т.е. анализ экологических последствий токсической нагрузки. Техника токсикометрического эксперимента служит инструментом описания по существу физиологических реакций, полученных для группы особей, поскольку индивидуально изучить видовую резистентность практически невозможно. В то же время известный показатель резистентности (среднесмертельная концентрация) есть характеристика группы особей и при выполнении ряда допущений может интерпретироваться как популяционная характеристика. Эколого-токсикологические исследования выступают в роли посредника, с помощью которого определенные популяци-

онные реакции можно объяснить организменными адаптациями. Это значит, что массовые целенаправленные токсикометрические эксперименты не могут не показать взаимосвязи между возможностями организма переносить токсикант и способностью популяции жить в загрязненном водоеме.

Более того, для полноценного отображения картины антропогенной трансформации экосистем недостаточно подобного функционально-экологического описания происходящих процессов. Необходимо понять причины различной резистентности видов к загрязнителю как отражение специфических адаптаций, сложившихся за историю развития вида. В связи с большой сложностью проблемы те эволюционные силы, которые ответственны за специфическую судьбу видов, как правило, не рассматриваются (Мейен, 1984). В то же время предполагается, что современные границы толерантности имеют отчетливую историческую обусловленность условиями жизни в прошлом (Пианка, 1981): приобретенные в ходе исторического развития адаптации определили современную картину распространения видов. В этом ключе предпринятый нами зоогеографический анализ выступает необходимым этапом для выяснения текущих преферентных условий и связанным с ними толерантным диапазоном, ограничивающим спектр потенциально переносимых сред. Реконструкция процессов происхождения и распространения пресноводных гидробионтов должна стать ключом к объяснению их современных реакций на минеральное загрязнение (избыточное количество "природных" веществ).

Природа не может не отреагировать на мощное воздействие промышленных предприятий, сбрасывающих миллионы тонн отходов (от деградации сообщества и вымирания популяции до перестройки его структуры со сменой доминантов и трофических связей). Тем более нам было интересно исследовать реакцию на минеральное загрязнение горнорудного производства со стороны типичных обитателей ультрапресных водоемов Фенноскандии. Прецедентов таких наблюдений нет, потому что массовые сбросы щелочных и щелочноземельных металлов необычны только для северных регионов и не имеют роли загрязнителей во внутренних водоемах прочих европейских горнорудных провинций.

Цель и задачи исследования

Цель нашего исследования состояла в том, чтобы объяснить различную реакцию популяций гидробионтов на минеральное антропогенное загрязнение с позиций экологической теории.

Для достижения цели решали следующие основные задачи:

- изучить геохимические факторы формирования качественного и количественного состава техногенных вод хвостохранилища Костомукшского горнообогатительного комбината;
- изучить уровни загрязнения, вызывавшие исчезновение видов зоопланктона из водоемов системы р. Кенти (север Карелии);

- изучить резистентность пресноводных ракообразных к разным факторам минерального загрязнения и их комбинациям в эксперименте;
- провести эволюционно-экологическое исследование механизмов устойчивости природных популяций пресноводных ракообразных к антропогенным нарушениям.

Научная новизна

Впервые проведен анализ многолетних рядов наблюдений (от 1981 до 2001 г.) за состоянием сообщества зоопланктона в 9 озерах системы р. Кенти в условиях загрязнения отходами горнорудного производства. Применение точных количественных методов (регрессионный, компонентный анализы) позволило на основе всего разнообразия наблюдаемых реакций вывести основные закономерности реагирования планктонных ракообразных на увеличение в воде концентрации основного загрязнителя (калия).

Впервые предложена классификация основных видов зоопланктона по характеру их реакции на нарушение ионного состава пресных вод.

Впервые статистически доказана положительная реакция некоторых видов зоопланктона (коловраток) на минеральное загрязнение.

Впервые экспериментально доказана связь реакции видов на минеральное загрязнение с их экологической валентностью и географическим распространением.

Впервые объяснение разной устойчивости видов к минеральным загрязнителям дано с точки зрения истории освоения гидробионтами пресных вод.

Впервые показана асимметрия кривых толерантности различных видов зоопланктона по отношению к фактору минерального загрязнения.

Впервые для оценки реакции рачков на токсическое действие смеси четырех природных компонентов (калий, натрий, кальций, магний) использован метод полного факторного эксперимента (ПФЭ). Впервые апробирована возможность использования ПФЭ в полевых условиях как экспрессного способа выявления возможных причин отравления гидробионтов в зоне сброса сточных вод.

Впервые выявлен эффект акклимации гидробионтов к калию, влияющий на проявление толерантности популяции к минеральному загрязнению в условиях длительного поступления отходов горнорудного производства.

Теоретическое и практическое значение

Показана эффективность использования гипотезы о разных сроках вселения гидробионтов в пресные воды (Старобогатов, 1970; Макрушин, 1979; Alekseev, Starobogotov, 1996) для объяснения различной реакции представителей планктонных ракообразных на минеральное загрязнение.

Получил развитие методологический принцип использования эксперимента в экологических исследованиях (Шварц, 1967): для объяснения

механизмов устойчивости популяций к действию загрязнителя применены токсикометрические опыты.

Разработан и успешно апробирован экспресс-метод оценки толерантности планктонных ракообразных в полевых условиях, который позволяет на ограниченной выборке диких животных получить на месте точные токсиметрические характеристики – среднесмертельную концентрацию и ее ошибку.

Построенная нами имитационная модель адекватно описывает процесс переноса загрязняющих веществ в озерах системы р. Кенти в пространстве и во времени, что позволяет реконструировать химические характеристики воды, численно воспроизвести динамику распространения разных объемов сбросов отходов, рассчитать вынос загрязняющих веществ за пределы реки в оз. Среднее Куйто.

Метод полного факторного эксперимента может быть применен для решения принципиально новой задачи – выявления действующего токсического агента из набора исследуемых, как показал наш опыт, ПФЭ позволяет идентифицировать компонент, оказывающий наиболее негативное влияние на фоне остальных факторов.

Выявлены индикаторные виды (*Bythotrephes longimanus* Leydig, *Holopedium gibberum* Zaddach, *Leptodora kindtii* Focke, *Eudiaptomus gracilis*, *Heterocope appendiculata* Sars, *Eurytemora lacustris* Poppe) для идентификации нарушения ионного состава воды в условиях загрязнения водоемов отходами горнорудного производства.

Введен в культуру вид *Simocephalus serrulatus* Koch, отловленный во временном водоеме на побережье Ладожского озера в 1994 г.; разработаны рекомендации по использованию этого тест-объекта в эколого-токсикологических исследованиях (Калинкина и др., 1998).

Результаты работы вошли в отчеты по фундаментальной тематике научно-исследовательской деятельности Института водных проблем Севера Карельского научного центра РАН, а также в отчеты по научно-прикладным исследованиям, выполненным по заказу Министерства экологии Республики Карелия для оценки экологической опасности отходов Костомукшского комбината и изучения состояния экосистемы р. Кенти.

Предложенные методологические подходы и методические приемы были воплощены в исследованиях, проводимых под нашим руководством и послуживших основой дипломных работ студентов эколого-биологического факультета Петрозаводского госуниверситета, а также кандидатской диссертации И.В. Пименовой, защищенной в 2002 г.

Разработанные приемы экспериментов вошли в методическое пособие "Количественные методы экологической токсикологии", которое используется для ведения Большого практикума по экологии в Петрозаводском государственном университете.

Основные защищаемые положения

1. Трансформация сообществ пресноводного зоопланктона в условиях минерального загрязнения обусловлена различной толерантностью видов к большому числу разнообразных экологических факторов: северные стенобионтные виды сменились эврибионтными видами.

2. Адаптация пресноводных гидробионтов к широкому спектру неблагоприятных факторов пресных вод оказалась преадаптацией, позволившей наиболее древним вселенцам в пресные воды выдерживать действие высокого уровня минерального антропогенного загрязнения.

3. Верхняя граница толерантности природной популяции пресноводных ракообразных к минеральному загрязнителю определяется комплексом индивидуальных и популяционных адаптаций, в частности акклимацией к токсикантам, повышенной плодовитостью, действием отбора на устойчивость.

4. Величину среднесмертельной концентрации (CL_{50}) следует рассматривать как точный и статистически обоснованный биологический показатель, характеризующий способность вида переносить экстремальное действие вещества. Эта величина позволяет проводить точные сравнения толерантности разных видов к повреждающим факторам среды.

5. Графики кривых толерантности популяций разных видов пресноводного зоопланктона имеют асимметричную форму: левая ветвь отражает многообразие путей увеличения численности популяции при улучшении условий обитания; правая ветвь одинакова для разных видов и характеризует пороговость реакции популяции при ухудшении среды.

Апробация работы

Основные положения и результаты исследований докладывались на региональных, всероссийских и международных конференциях, в их числе международная конференция "Современные проблемы гидроэкологии" (Санкт-Петербург, 1995), международная конференция "Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера" (Петрозаводск, 1995), VII Съезд Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996), Всероссийское совещание "Экологические проблемы Севера Европейской территории России" (Апатиты, 1996), международная конференция "Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, nature conservation)" (Петрозаводск, 1997), Всероссийское совещание "Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия" (Апатиты, 1998), международная школа молодых ученых "Биоиндикация-98" (Петрозаводск, 1998), международная конференция и выездная научная сессия Отделения общей биологии РАН "Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии" (Петрозаводск, 1999), международная конференция "Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии" (Петрозаводск, 2000), международная конференция "Проблемы гидроэкологии на рубеже веков" (Санкт-Петербург, 2000), VIII съезд Гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001), научная кон-

ференция, посвященная 10-летию РФФИ "Карелия и РФФИ" (Петрозаводск, 2002), всероссийская конференция "Современные проблемы водной токсикологии" (Борок, 2002).

По материалам диссертации были сделаны доклады на семинаре лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), на семинаре лаборатории экспериментальной экологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (п. Борок Ярославской области)

Работа выполнена при частичной поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 02-04-97514.

Публикации

Общее число публикаций автора – 88. К теме диссертации относятся 43 публикации, в том числе 2 монографии (в соавторстве), 1 учебное пособие, 18 статей, 22 тезисов докладов.

Структура и объем работы

Рукопись объемом стр. состоит из введения, семи глав, заключения выводов и приложения, содержит 156 таблиц, 66 рисунков и список литературы из работ, в том числе на русском языке.

Содержание работы

Глава 1. Литературный обзор

Дана биогеохимическая характеристика калия, натрия, кальция и магния, относящихся к основным минеральным компонентам биосферы и необходимым элементам для организмов. Рассмотрена роль основных катионов в нормальных процессах жизнедеятельности водных организмов и в патологических процессах (при загрязнении водной среды), а также в реакции стресса у пресноводных рыб. Показано, что ионы калия, натрия, кальция и магния являются наиболее распространенными в природных водах и наименее токсичными для водных организмов. Из четырех катионов наибольшую токсичность для разнообразных солоноватоводных и пресноводных организмов проявляют ионы калия, который в высоких концентрациях нарушает целостность клеточной мембраны и усиливает ее проницаемость для различных веществ. Показаны масштабы воздействия современного горнорудного производства разных стран на пресноводные водоемы. Отмечено, что основные факторы токсичности дренажных вод горнорудного производства – это высокая кислотность и тяжелые металлы. Дан обзор биологических характеристик фоновых видов пресноводного зоопланктона Карелии (а также стандартного тест-объекта *Daphnia magna* Straus): ареалы, сезонные явления, параметры репродукции, условия обитания (минерализация, pH, содержание органического вещества). Рассмотрены реконструкции филогенеза основных групп пресноводного рачкового зоопланктона (Cladocera, Calanoida, Cyclopoida),

последовательность их проникновения в пресные воды и глубина адаптаций к гипогалинной среде.

Глава 2. Материал и методы

2.1. Место и сроки исследования. Приводится эколого-географическая характеристика района работ: географическое положение озерно-речной системы р. Кенти, рельеф местности, климатические особенности, гидрологический режим и гидрохимическая характеристика природных вод. Экосистема р. Кенти располагается на севере Карелии и представляет собой 10 озер, последовательно связанных между собой порожистыми участками (рис. 1). Площади поверхности озер изменяются от 0.3 км² (оз. Окуневое) до 30.84 км² (оз. Кенто). Протяженность реки составляет 75 км. Река впадает в одно из крупных озер Карелии – Среднее Куйто. До начала загрязнения (1973-1977 гг.) вода озер характеризовалась чрезвычайно низким содержанием солей (16-20 мг/л) и гидрокарбонатно-кальциевым составом (Фрейндлинг, Харкевич, 1974; Харкевич и др., 1980).

2.2. Антропогенная нагрузка. В 1982 г. вблизи верхних озер системы р. Кенти был построен Костомукшский горнообогатительный комбинат, производственные возможности которого рассчитаны на ежегодную добычу 24 млн. т железной руды, получения до 9750 тыс. т железного концентрата и 8520 тыс. т окатышей. В соответствии с технологией производства после мокрой магнитной сепарации отходы обогащения ("хвосты") по пульпопроводу отводятся в искусственный водоем – хвостохранилище (бывшее оз. Костомукшское), отделенное от нижележащих озер дамбой. В 1982-1991 гг. в хвостохранилище ежегодно поступало около 14 млн. т железисто-кварцевых песков, в настоящее время их количество уменьшилось вдвое. Хвостохранилище Костомукшского ГОКа – одно из самых больших в России: его глубина достигает 27 м, площадь зеркала – 34.2 км², объем воды – 0.43 км³. Вода из хвостохранилища и обводных каналов поступает в оз. Окуневое и оз. Поппаяярви и далее распространяется по другим водоемам системы р. Кенти. До 1994 г. ежегодный объем поступающих техногенных вод составлял около 2 млн. м³, начиная с 1994 г. он увеличился до 9-23 млн. м³.

Формирование потоков загрязняющих веществ в водоемы системы р. Кенти изучали с позиций геохимического подхода. Минералогический анализ показал, что все силикатные минералы, входящие в состав "хвостов", являются источниками поступления в воду хвостохранилища щелочных и щелочноземельных металлов – калия, натрия, кальция, магния (табл.1). Поступление неорганических веществ из тонко перемолотых пород обуславливает весьма своеобразный состав техногенных вод, которые скапливаются в хвостохранилище. Так, в 1999 г. сумма ионов в воде хвостохранилища достигла 506 мг/л. Концентрация ионов в техногенных водах составила: калия – 125, натрия – 13, кальция – 26, магния – 12, хлоридов – 7, сульфатов – 110, гидрокарбонатных ионов – 145, нитратов – 7; кон-

центрация органического углерода – 3 мг/л. Повышенная жесткость воды хвостохранилища (около 90 мг $\text{CaCO}_3/\text{л}$), а также высокое содержание щелочных элементов и гидрокарбонатных ионов определяют щелочные условия: pH техногенной воды изменяется в пределах 8.2-8.4 (Морозов, 1998). Тяжелые металлы, содержащиеся в отходах, остаются в нерастворенном состоянии, поскольку щелочные условия, характерные для воды хвостохранилища, создают геохимический барьер для их миграции в воду.

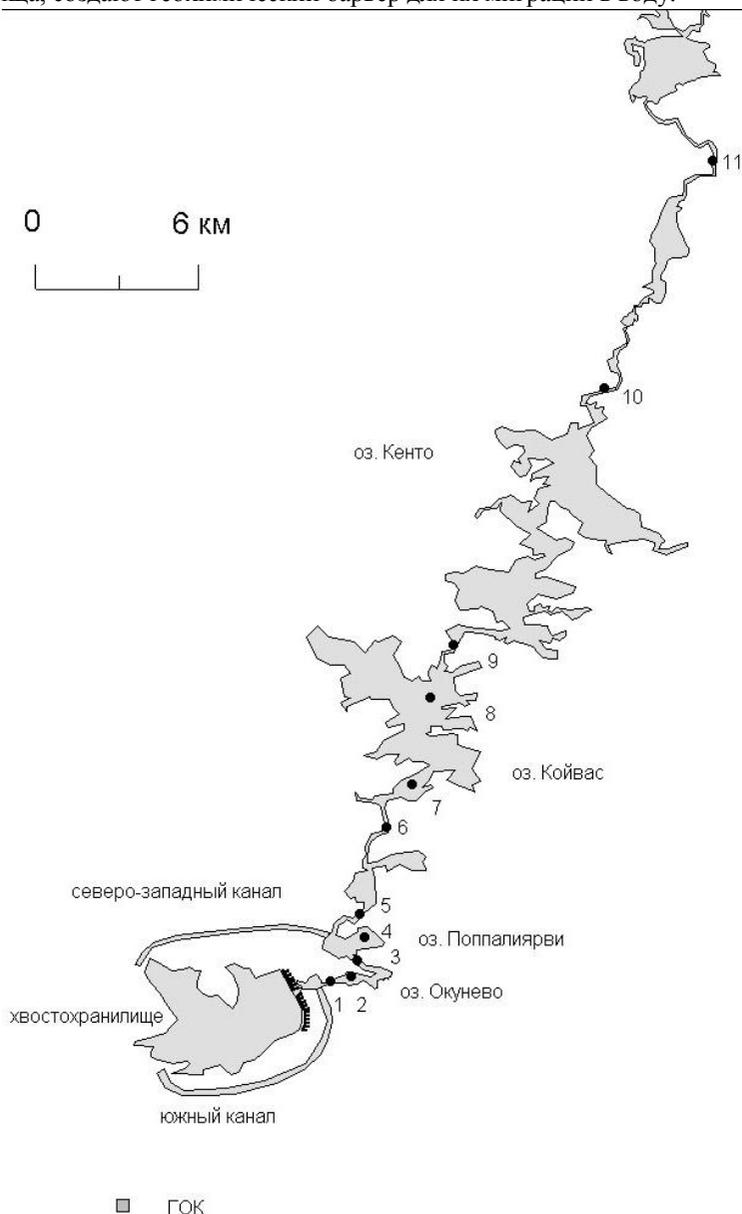


Рис. 1. Хвостохранилище Костомукшского ГОК и система р. Кенти

Концентрации цинка в техногенных водах варьируют в пределах 0.5-2.0; меди – 0.3-1.7; свинца – 0.01-0.65, кадмия – на уровне 0.03; никеля – 2.5-4.3, хрома – 1.4-3.6; кобальта – на уровне 0.3 мкг/л, что в 3-170 раз ниже предельно допустимых уровней для воды рыбохозяйственных водоемов (Морозов, 1998; Лозовик и др., 2001).

Таблица 1

Химический состав (вес.%) минералов из железистых кварцитов Костомукшского месторождения (Калинкина, Кухарев, Горьковец, Раевская, Морозов, 2002)

Оксиды	Биотит (Биотит-магнетитовый кварцит)	Биотит (Грюнерит-биотитовый кварцит)	Грюнерит	Щелочной амфибол	Роговая обманка
SiO ₂	37.08	34.60	49.03	54.92	44.88
TiO ₂	0.76	0.63	0.02	0.05	0.20
Al ₂ O ₃	11.96	16.80	0.22	0.53	10.21
Fe ₂ O ₃	7.07	2.86	0.52	17.89	6.66
FeO	11.98	26.24	42.37	4.78	13.78
MnO	0.13	0.14	0.44	0.02	0.16
MgO	17.62	5.25	4.89	11.85	9.31
CaO	не обн.	0.28	0.56	0.63	11.49
Na ₂ O	0.22	0.30	0.06	6.72	1.05
K ₂ O	9.14	7.48	0.08	0.14	1.00
H ₂ O	0.16	0.18	0.19	0.16	0.21
Потери при прокаливании	3.71	5.09	1.96	2.42	1.04
Сумма	99.83	99.85	100.34	100.11	99.99

Прослежены основные источники поступления загрязнения в систему р. Кенти (Костомукшское хвостохранилище, южный и северо-западный водоотводные каналы).

2.3. Изучение процессов переноса загрязняющих веществ. Проблема загрязнения водоемов системы р. Кенти детально изучается Институтом водных проблем Севера (ИВПС) Карельского НЦ РАН. Исследования проводились в 1970 г., 1973-1977 гг., 1981 г., 1984 г., а начиная с 1992 г. и по настоящее время – ежегодно.

На основе опубликованных данных, полученных в лаборатории гидрохимии ИВПС (Феоктистов, Сало, 1990; Пальшин и др., 1994; Сало и др., 1995; Морозов, 1998; Кухарев и др., 1998; Лозовик и др., 2001; Калинкина, 2002; Калинкина и др., 2002; Калинкина и др., 2003), нами были изуче-

ны процессы переноса загрязняющих веществ в семи озерах системы р. Кенти за период 1983-2001 гг.

Динамика распространения ионов калия изучалась на основе методологии имитационного камерного моделирования (Безель, 1987; Литвинова, Коросов, 1998), реализованного в среде MS Excel (Коросов, 2002).

2.4. Изучение состояния сообществ зоопланктона. Для написания раздела использованы архивные и опубликованные данные ИВПС, собранные в 1981-2001 гг., в том числе результаты исследований, проводимых в 1992-2001 гг. в рамках хозяйственных работ по заданию Министерства экологии Республики Карелия (ответственные исполнители раздела по изучению зоопланктона – Л.И. Власова, А.Р. Хазов, Н.М. Калинкина). Данные по зоопланктону, собранные в рамках проведения мониторинга за состоянием водных объектов Республики Карелия, были любезно предоставлены Т.П. Куликовой и Л.И. Власовой. Все определения видов во всех пробах за период 1981-2001 гг. были сделаны старшим гидробиологом ИВПС Л.И. Власовой. Пробы зоопланктона отбирались в летний период (июль-август). Для отбора проб использовали количественную сеть Джели (диаметр 18 см, размер ячеек 99 мкм). Пробы отбирали фракционно по слоям 0-2, 2-5, 5-11 м. На некоторых станциях (в отдельные годы) отбирали интегральную пробу, вертикально протягивая сеть от придонного горизонта до поверхностного. Для каждого года исследований данные усреднялись.

Материалы по численности и биомассе зоопланктона в девяти озерах системы р. Кенти за все годы наблюдений (1981-2001 гг.) были внесены в базу данных, организованную в среде MS Access, состоящую из 3 таблиц. Первая таблица включает описание 128 станций (год, место, орудие отбора); вторая таблица содержит данные по численности и биомассе зоопланктона разных видов; третья – характеристики 69 видов (зоогеографическая, таксономическая и др.). Общая база данных содержит около 4000 записей по 15 полям.

2.5. Методы экспериментальных исследований. Сроки проведения, объем работ, используемые в опытах виды планктонных ракообразных, данные по продолжительности экспериментов представлены в табл. 2. Всего за 1988-2000 гг. проведено 93 серии опытов, в которых было использовано 11683 экземпляров 10 видов рачков (половозрелые самки), отловленных из 10 озер Карелии и Архангельской области. В опытах использовали также лабораторные культуры 2 видов рачков – *Daphnia magna* Straus и *S. serrulatus*. Для вида *S. serrulatus* была разработана методика культивирования в лабораторных условиях (Калинкина и др., 1998; Калинкина, Пименова, 2003).

Исследование токсичности техногенных вод

Токсичность воды хвостохранилища для гидробионтов изучали в *хронических опытах* на партеногенетически размножающихся самках *D. magna* согласно "Методике биологических исследований по водной

токсикологии" (1971), методическим рекомендациям Л.А. Лесникова (1984) и методикам, разработанным ГосНИИОРХ (Методические указания по установлению предельно допустимых концентраций вредных веществ..., 1989) и ВНИРО (Методические рекомендации по установлению эколого-рыбохозяйственных нормативов..., 1998).

Таблица 2

Объемы, сроки работ и их доля, выполненная автором

Тема	Сроки	Вид и объем работ	Выполнение	
			автор %	соавторы, ФИО
Имитационное моделирование распространения загрязняющих веществ в системе р. Кентти	1996-2002	Обобщение данных по химическому составу 7 озер системы р. Кентти за 1983–2001 гг.; создание имитационной модели переноса веществ	50	А.В.Коросов А.К.Морозов
Состояние сообществ зоопланктона в озерах системы р. Кентти	1993-2002	Обобщение данных по 271 пробе зоопланктона, собранных из 9 озер системы р. Кентти за 1981–2001 гг.; создание базы данных по численности и биомассе 69 видов зоопланктона	80	Л.И.Власова Т.П.Куликова М.Т.Сярки А.В.Коросов А.А.Коросов
Разработка методики культивирования рачков в лабораторных условиях	1994-2002	Длительное содержание в аквариумах с групповой и индивидуальной посадкой рачков <i>S. serrulatus</i> в течение 8 лет	50	И.В.Пименова Н.В.Федорова Л.В.Дубровина
Токсичность воды хвостохранилища для дафний	1988-2000	Краткосрочные (3-14 суток) и длительные (28-30 суток) опыты с <i>D. magna</i> – всего 8 серий на 460 экз.; 3476 измерений рачков.	100	-
Токсичность воды хвостохранилища для планктонных рачков из водоемов Карелии	1992-1999	Объекты: <i>H. appendiculata</i> ; <i>E. gracilis</i> ; <i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg, <i>Sida crystallina</i> O.F.Müller; <i>H. gibberum</i> ; <i>Polyphemus pediculus</i> Linne; <i>Simocephalus vetulus</i> O.F.Müller; – 24-часовые опыты (всего – 25 серий на 1549 экз. рачков).	90	И.В.Пименова
Раздельное действие (калия, натрия, кальция, магния, лития) на планктонных рачков	1994–2000	Объекты: <i>H. appendiculata</i> ; <i>E. gracilis</i> ; <i>C. affinis</i> , <i>S. crystallina</i> ; <i>H. gibberum</i> ; <i>S. vetulus</i> ; <i>Macrocyclus albidus</i> Jurine; <i>Cyclops strenuus</i> Fisher; <i>S. serrulatus</i> ; <i>D. magna</i> ; 24- часовые опыты (всего 45 серий на 5244 экз. рачков).	90	С.А.Филенко
Комбинированное действие калия, натрия, кальция и магния в острых опытах	1999-2000	Объекты: <i>E. gracilis</i> ; <i>C. affinis</i> ; <i>H. gibberum</i> ; 48-часовые опыты (всего 8 серий на 2250 экз. рачков).	70	И.В.Пименова
Исследование роли кальция в формировании токсичности воды хвостохранилища	1999-2000	Объекты: <i>E. gracilis</i> ; <i>C. affinis</i> ; <i>H. gibberum</i> ; 96-часовые опыты (всего 5 серий на 670 экз. рачков).	70	И.В.Пименова

Тема	Сроки	Вид и объем работ	Выполнение	
			автор %	соавторы, ФИО
Акклиматизация рачков <i>S. serrulatus</i> к ионам калия	1996-1998	Две серии 15-20 суточных опытов на двух поколениях рачков <i>S. serrulatus</i> (всего использовано 1000 экз. рачков); Проведено 10 определений CL_{50} для разных групп животных.	70	И.В.Пименова
Комбинированное действие калия и кальция на рачков <i>S. serrulatus</i> в хронических опытах	1998-1999	22-суточные опыты на одном поколении лабораторной культуры рачков <i>S. serrulatus</i> (всего использовано 510 экз. рачков);	60	И.В.Пименова

Токсичность воды хвостохранилища изучали, кроме того, в *острых односуточных экспериментах* на двух видах планктонных рачках из лабораторных культур *D. magna* и *S. serrulatus*, а также на семи видах рачков, отловленных из разных водоемов Карелии. Оценку токсичности воды хвостохранилища давали по 4-балльной шкале согласно классификации Н.С. Строганова (1971).

CL_{50} как характеристика резистентности

Современное эколого-токсикологическое исследование основное внимание должно уделять судьбе биосистем в условиях антропогенного загрязнения среды, а значит – оперировать точными статистическими характеристиками их устойчивости к повреждающим факторам. Эту роль может играть среднесмертельная концентрация CL_{50} , которая характеризует среднюю групповую резистентность особей к действию изучаемого токсиканта (при определенной продолжительности опыта). Показано, что резистентность особей имеет логнормальное распределение и, помимо средней, может характеризоваться асимметричными значениями стандартного отклонения и ошибок средней слева и справа от нее. Оценка средней резистентности и параметров изменчивости осуществляется по кумулятивной кривой "доза-эффект" в форме табличного экспресс-метода В.Б. Прозоровского и М.П. Прозоровской (1980). В отличие от любых других токсикометрических показателей (порог хронического или острого действия) среднесмертельная концентрация является самым точным, статистически обоснованным показателем и позволяет эффективно сравнивать между собой резистентность видовых популяций, а также разных видов.

Техника токсикометрических методов

Действие основных компонентов воды хвостохранилища – ионов калия, натрия, кальция, магния и лития – изучали на 7 видах планктонных рачков из различных водоемов Карелии. В опытах использовали химически чистые реактивы – нитрат калия, хлорид натрия, хлорид кальция, сульфат магния, сульфат лития. Навески веществ готовили в лаборатории на аналитических весах, герметично запаковывали и в полевых условиях использовали для приготовления опытных сред в полевых условиях. Исходные (маточные) растворы готовили на дистиллированной воде. Далее

путем разбавления из маточных растворов готовили рабочие растворы, действие которых исследовали в опытах с гидробионтами.

Для проведения экспериментов в полевых условиях был специально разработан метод оценки резистентности гидробионтов по величине среднесмертельной концентрации CL_{50} (Калинкина, Коросов, 1995) на основе табличного метода (Прозоровский, Прозоровская, 1980). Опираясь на результаты регрессионного анализа кривой "концентрация–эффект", преобразованной к виду "логарифм концентрации – пробит" (в серии из 10 разведений для градиента концентрации в один порядок) были проанализированы возможные варианты откликов в минимальных группах животных по 2 экземпляра на каждое разведение. Результатом явилась таблица расчетных уровней и их ошибок для каждого типа отклика в каждом из разведений (Прозоровский и др., 1978). Применимость табличного метода для планктонных ракообразных была доказана нами в серии параллельных опытов по табличному методу и с помощью пробит-анализа (Калинкина, 1993).

Пробирки с растворами устанавливали в штативы, которые, в свою очередь, помещали в большую кювету с водой, которую укрепляли в прибрежной зоне у уреза воды. Для поддержания естественной температуры опытных сред воду в кюветах периодически заменяли на озерную. Кюветы помещали под тент.

Для унификации результатов все опыты по определению CL_{50} ставили в двух вариантах. В первом варианте использовали естественную разбавляющую воду (ЕРВ), которую отбирали из места обитания рачков. Для лабораторных культур в качестве ЕРВ брали отстоянную водопроводную воду (источник водозабора - Петрозаводская губа Онежского озера). Во втором варианте использовали искусственную разбавляющую воду (ИРВ), которую готовили по прописи (Vesitutkimukset, 1984) на дистиллированной воде, добавляя 4 соли, концентрации которых составили: 58.8 мг/л хлорида кальция, 24.7 мг/л сульфата магния, 12.9 мг/л бикарбоната натрия и 1.2 мг/л хлорида калия, величина рН 6.7–6.8. Все опыты ставили в двух повторностях.

Исследование комбинированного токсического действия минеральных веществ на планктонных ракообразных

Комбинированное действие четырех ионов (калий, натрий, кальций, магний) изучали в *острых четырехсуточных опытах*. Для решения этой задачи апробировали метод полного факторного эксперимента – ПФЭ (Адлер и др., 1976; Ганджумян, 1990). Достоинство этого метода организации опытов состоит в том, что дискретная схема приготовления сред с комбинациями факторов (реплика) позволяет по упрощенному алгоритму вычислять уравнения множественной регрессии – зависимости отклика (выживаемости) от совместного действия изучаемых факторов. Величина и знак коэффициентов регрессии полностью характеризуют характер влияния на величину отклика данного фактора в изученном диапазоне

(размах концентраций токсиканта). Исходно ПФЭ использовался для поиска таких уровней факторов, которые обеспечивают оптимальный выход некоего процесса (метод крутого восхождения). В нашем случае смысл полного факторного эксперимента состоял в поиске ярких эффектов взаимодействия токсических факторов (синергизм, антагонизм), а не в оптимизации функции отклика (выживаемости).

Опыты вели на трех видах рачков (*E. gracilis*; *C. affinis*, *H. gibberum*) из разных водоемов Карелии. С тем, чтобы получить наиболее контрастный отклик, в плане эксперимента верхний уровень факторов представляли концентрации катионов, вызывающие острый эффект, нижним уровнем служила слабая (фоновая) концентрация катиона в разбавляющей воде. Все опыты вели в двух повторностях. Точность приготовления исходных растворов с концентрациями катионов 5-50 г/л проверялась аналитически методом пламенной фотометрии в лаборатории гидрохимии ИВПС. Рабочие растворы готовили путем разбавления исходных. В приготовленные модельные смеси объемом 100 мл помещали по 5 экз. рачков. На 1 и 2 сутки учитывали выживаемость рачков. В опытах животных не кормили.

Изучение роли кальция в формировании токсичности воды хвостохранилища

Выявленная методом ПФЭ разная реакция видов на комбинированное действие калия и кальция послужила основой для методической разработки, позволяющей найти причины токсичности техногенной воды хвостохранилища. Исследовали реакцию трех видов рачков на добавки раствора хлорида кальция с исходной концентрацией 750 мг/л к воде хвостохранилища. На 10 мл воды хвостохранилища добавляли от 0.1 до 1 мл раствора кальция. В результате получали 11 различных вариантов опыта, в которых вода хвостохранилища содержала от 41 до 108 мг/л кальция. Опыты ставили в двух повторностях. В растворы объемом 10 мл, помещали по 5 экз. рачков. Ежедневно в течение 4 суток определяли выживаемость животных. Рачков кормили зелеными водорослями *Scenedesmus*.

Изучение акклимации рачков *S. serrulatus* к калию

Эксперименты ставили на двух поколениях партогенетически размножающихся самок *S. serrulatus*.

На первом этапе рачков помещали в растворы нитрата калия с концентрациями 10, 20, 50 и 60 мг/л на 15-20 дней (пять групп по 100 экземпляров двухдневных рачков в каждой). Корм (зеленые водоросли *Scenedesmus*) давали в избытке. Смену растворов на свежие производили через сутки. Ежедневно учитывали выживаемость взрослых рачков и количество появляющейся молодежи. В течение двухнедельного периода завершается акклимация организмов к новому фактору среды (Хлебович, 1974; 1981).

На втором этапе изучали результат акклимации рачков к калию. Выживших в растворах с разными концентрациями калия животных рассаживали в растворы калия с концентрациями от 55 до 150 мг/л по 6-10 экземп-

ляров животных и через сутки регистрировали их смертность. По результатам опыта методом пробит-анализа определяли среднесмертельную концентрацию (CL_{50}) ионов калия для каждой группы и ее ошибку (Прозоровский, 1962).

Изучение хронического комбинированного действия калия и кальция на *S. serrulatus*

Исследовали действие ионов калия в сублетальных и летальных концентрациях 40, 60, 80 и 100 мг/л без добавок и с добавками кальция (20, 30, 40, 50, 60, 80, 90, 100, 120 и 150 мг/л). Отношение молярной концентрации калия к молярной концентрации кальция в разных средах изменялось от 0.7 до 2.1. Рачков в возрасте 1-2 суток помещали в контрольную среду (отстоянная водопроводная вода) и 16 опытных сред. В рабочий раствор, объем которого составлял 100 мл, помещали по 10 рачков. Все опыты ставили в трех повторностях. Продолжительность опыта составила 22 дня. Ежедневно подсчитывали появившуюся молодежь. В конце эксперимента измеряли длину тела взрослых рачков.

Дозирование корма в хронических опытах

В хронических опытах рачков кормили определенной дозой суспензии зеленых одноклеточных водорослей *Scenedesmus*; задавали начальную концентрацию клеток водорослей на уровне 100000 клеток/1 мл среды согласно методическим указаниям (Строганов, Колосова, 1971). Для определения необходимой дозы корма численность клеток в культуре водорослей определяли прямым подсчетом с помощью камеры Горяева. На основе метода (Побегайло, Новосадова, 1983) нами был разработан экспресс-метод определения численности клеток водорослей в культуре по ее прозрачности (Калинкина, 1990; 2003).

Статистическая обработка полевых и экспериментальных данных проводилась общепринятыми методами – с использованием регрессионного, дисперсионного, корреляционного и кластерного анализов (Ивантер, Коросов, 1992). Кроме того применяли метод главных компонент (Коросов, 1996) и имитационное моделирование (Коросов, 2002).

Глава 3. Перенос загрязняющих веществ в семи озерах системы р. Кенти в 1983-2001 гг.

3.1. Постановка проблемы. Изучение экологических систем, находящихся в условиях возрастающего загрязнения, предполагает детальное знание картины распространения поллютантов от источника сбросов. Особенность изучаемой экологической ситуации состоит в том, что на протяжении 20 лет работы комбината антропогенная нагрузка на водоемы на системы р. Кенти все время возрастала. Фронт загрязнения довольно быстро продвигался вниз по течению, захватывая все новые озера, одновременно во всех озерах увеличивались концентрации загрязняющих веществ (Морозов, 1998).

Описать статически наблюдаемую общую картину загрязнения не представляется возможным. Для этого требуются иные методы, а именно имитационного моделирования, позволяющие дать динамическую картину распространения загрязняющих веществ в этих водоемах (Коросов, 2002). Модель предоставляет также возможность реконструировать химические показатели для тех озер, где в отдельные годы гидрохимические наблюдения не проводились.

3.2. Подходы к моделированию процессов распространения загрязняющих веществ в водоемах системы р. Кенти. Для описания разбавления техногенных вод в водоемах системы р. Кенти были предложены модели, построенные на основе водного баланса (Феоктистов, Сало, 1990; Сало и др., 1995.), но адекватно реконструировать процесс переноса загрязняющих веществ с их помощью не удалось. Расчетные концентрации калия были значительно ниже реально наблюдаемых: вследствие неполноты гидрологической информации модель не могла учесть эффектов перемешивания и расслоения вод по плотности (Пальшин и др., 1994). Построение подобной модели требует детального гидрологического исследования водоемов, что представляет отдельную проблему.

На наш взгляд, для выбора модели важна прежде всего конечная цель ее построения, а именно, изучение процессов переноса загрязняющих веществ в озерах системы р. Кенти. Подобный подход к объекту моделирования как к "черному ящику", когда исследователь не интересуется механизмами процесса, но стремится оценить параметры "на выходе" по исходным данным "на входе", применяется давно (Одум, 1975). Наиболее полно поставленным в нашем исследовании задачам отвечают принципы имитационного камерного моделирования (Безель, 1987; Коросов, 2002), позволяющие в явном виде отразить процессы переноса веществ в озерах системы р. Кенти. В нашем случае мы практически полностью игнорировали сложные процессы круговорота воды в системе водосбора и в самой р. Кенти, но описывали динамику переноса загрязняющего вещества из озера в озеро в этой озерно-речной системе безотносительно того, что этот перенос осуществляется водой.

Решаемая относительно простая задача реконструкции позволяет вести для модели следующие два основных допущения. *Первое* состоит в том, что оценки концентраций химических веществ в воде гидросистемы для летнего периода служат репрезентативными характеристиками концентраций загрязнителей за год в целом. Эмпирические наблюдения свидетельствуют о том, что, концентрация калия в летний сезон в каждом озере зависит не от концентраций этого иона в этот же сезон в соответствующем верхнем озере, а от всех процессов, идущих в течение всех сезонов по переносу загрязняющего вещества в следующее нижнее озеро. Следовательно, концентрация калия в летний сезон является кумулятивной характеристикой самых разнообразных процессов загрязнения за длительный предыдущий период. Исходя из этого, нас не интересуют

внутригодовые процессы перемещения загрязнителя и мы можем в качестве шага модели взять 1 год. Кроме того, такой шаг модели соответствует структуре отобранных гидрохимических и гидробиологических проб. Второе допущение состоит в том, что поступивший загрязнитель в течение года равномерно перемешивается в озере. Подтверждение этому состоит в том, что пробы, отобранные в разных частях каждого отдельного озера во все годы, когда проводились исследования, были практически идентичны друг другу по химическому составу. Поэтому мы принимаем точку на выходе из озера вполне представительной для всей ситуации на озере.

3.3. Структура модели переноса загрязняющих веществ в 7 озерах системы р. Кенти. Величину сброса калия в озера рассчитывали на основе данных об объемах техногенных вод, поступивших в систему р. Кенти из хвостохранилища, южного обводного канала, северо-западного обводного канала в 1983-2001 гг., и концентрации в них калия. Количество калия ($L_{ТВ}$, тонны), поступившего с техногенными водами в озера р. Кенти, рассчитывали как произведение концентрации калия в воде хвостохранилища или отводного канала ($[K_{ТВ}]$, мг/л) на их объем ($V_{ТВ}$, млн. м³): $L_{ТВ} = [K_{ТВ}] * V_{ТВ}$. Содержание калия в озерах (S_{O3} , тонны) рассчитывали как произведение концентрации калия в пробе воды из озера ($[K_{O3}]$, мг/л) на его объем (V_{O3} , млн. м³): $S_{O3} = [K_{O3}] * V_{O3}$.

Согласно принципам камерного моделирования, каскад озер системы р. Кенти можно представить в виде серии из 8 проточных камер разного объема: от оз. Окуневое до оз. Среднее Куйто. Связь между озерами выражается с помощью уравнений переноса калия. В простейшем случае проточной системы содержание вещества в каждой промежуточной камере (S_i) будет определяться тем количеством вещества, которое сохранилось в ней с предыдущего момента времени (S_{i-1}), поступило в камеру (S_{Pi}) и ушло из нее к текущему моменту времени (S_{Yi}): $S_i = S_{i-1} + S_{Pi} - S_{Yi}$.

Полная модель переноса калия в 7 озерах состоит из 7 алгебраических выражений:

$$\begin{aligned} S_{1i} &= S_{1i-1} + S_{XX} + S_{ЮК} - K_{1/2} * S_{1i}, \\ S_{2i} &= S_{2i-1} + K_{1/2} * S_{1i} - K_{2/3} * S_{2i}, \\ S_{3i} &= S_{3i-1} + S_{СЗК} + K_{2/3} * S_{2i} - K_{3/4} * S_{3i}, \\ S_{4i} &= S_{4i-1} + K_{3/4} * S_{3i} - K_{4/5} * S_{4i}, \\ S_{5i} &= S_{5i-1} + K_{4/5} * S_{4i} - K_{5/6} * S_{5i}, \\ S_{6i} &= S_{6i-1} + K_{5/6} * S_{5i} - K_{6/7} * S_{6i}, \\ S_{7i} &= S_{7i-1} + K_{6/7} * S_{6i} - K_{7/8} * S_{7i}, \end{aligned}$$

где S_{XX} – количество калия, поступающего со сбросами воды из хвостохранилища в оз. Окуневое;

$S_{ЮК}$ – количество калия, поступающего со сбросами воды из южного отводного канала в оз. Окуневое;

$S_{СЗК}$ – количество калия, поступающего со сбросами воды из северо-западного отводного канала в оз. Поппальярви;

$S_{1i}; S_{2i}; S_{3i}; S_{4i}; S_{5i}; S_{6i}; S_{7i}$ – количество калия в i -й год в озерах Окунеево, Куроярви, Поппалаярви, Койвас, Кенто, Юляярви и Алаярви (в камере 1–7, соответственно);

$K_{1/2}; K_{2/3}; K_{3/4}; K_{4/5}; K_{5/6}; K_{6/7}; K_{7/8}$ – константы переноса калия между озерами. В нашей модели перераспределение вещества в речной системе выражается с помощью этих констант переноса. Конечно, физически этот процесс обеспечивается переносом воды, но в уравнениях камерной модели гидрологическую компоненту можно целиком исключить, сохранив лишь результат – расчетное содержание изучаемого вещества в водоемах.

Построение имитационной модели проводили в среде Excell с помощью табличного программирования (Коросов, 2002), где по приведенным формулам и по увеличенному количеству сброса загрязняющих веществ с помощью констант переноса рассчитывали абсолютное содержание веществ в озерах. Величина констант переноса определялась на основе имеющихся эмпирических данных по содержанию веществ в водоемах. Параметры настраивали при сравнении расчетных данных с фактическими. Для этого использовали встроенную в программу Excell функцию оптимизации, которая, изменяя параметры модели, стремилась свести различия между модельными и расчетными значениями к нулю.

3.4. Результаты расчетов на основе имитационной модели переноса калия. Для всего набора данных ($n = 72$) модель адекватна при $p \ll 0.001$. Кроме того проверяли пригодность модели для описания переноса калия в каждом водоеме по отдельности. Оказалось, что для всех пар озер кроме пары оз. Алаярви - оз. Ср. Куйто модель адекватна при $p < 0.01$ (табл. 3). Последний случай можно объяснить нестабильным гидрологическим режимом оз. Алаярви: концентрации калия в этом водоеме близки к фоновым и широко варьируют в силу естественных причин (Морозов, 1998).

Константы переноса имеют определенный гидрологический смысл. Они обратно пропорциональны периодам условного водообмена, временному отрезку, за который объем воды в озере полностью обновляется (Григорьев и др., 1965). Небольшие озера Окунеево, Куроярви, Поппалаярви, Юляярви и Алаярви имеют наименьшие периоды условного водообмена, константы переноса калия из них оказались высокими. Крупные озера Койвас и Кенто имеют большие периоды условного водообмена, константы переноса калия из них были низкими.

Таблица 3

Константы переноса калия

Направление переноса	Константа переноса	Стандартная ошибка	p
Окунеево → Куроярви	0.97	0.001	<0.01
Куроярви → Поппалаярви	0.93	0.001	<<0.01
Поппалаярви → Койвас	0.88	0.001	<<0.01

Койвас → Кенто	0.58	0.005	<<0.01
Кенто → Юляярви	0.64	0.004	<0.01
Юляярви → Алаярви	0.93	0.003	<0.01
Алаярви → Ср. Куйто	0.99	0.006	0.2

Для примера расчетные и реальные значения содержания калия в оз. Поппалиярви представлены на рис. 2. Полученная модель, используя одни и те же константы переноса, реконструирует динамику распространения калия в озерах при разных режимах сброса техногенных вод – и при небольших объемах (до 1994 г.), и при массовых сбросах (после 1994 г.). Фактически динамика содержания калия в озерах по годам отражает изменения в режиме сброса техногенных вод.

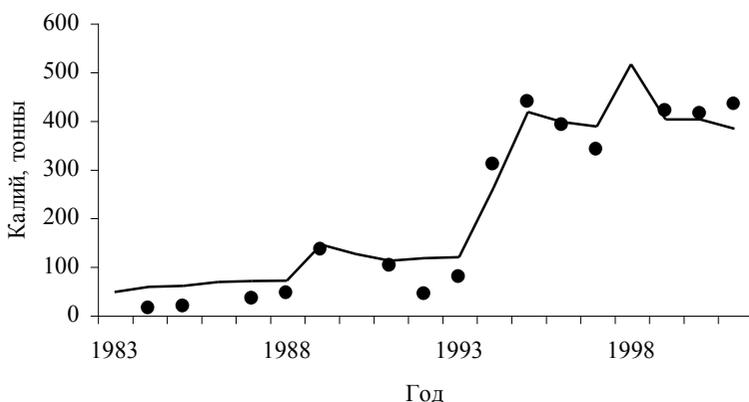


Рис. 2. Содержание калия (тонны) в оз. Поппалиярви в 1983-2001 гг.; (точки – эмпирические данные; линии – расчетные значения)

Кроме решения главной задачи, реконструкции гидрохимических данных, модель позволяет получить важную дополнительную информацию, необходимую для понимания механизмов процессов загрязнения, протекающих не только в водоемах системы р. Кенти, но и за ее пределами. В частности, был рассчитан вынос калия в оз. Среднее Куйто, в которое впадает р. Кенти. Всего за 1983-2001 гг. в водоемы поступило 30692 тонны калия, из них в пределах системы р. Кенти осталось 7736 тонн, значит в оз. Ср. Куйто поступило за исследуемый период 22956 тонн (около 70% от всего стока). Поступление такого большого количества калия привело к увеличению концентрации калия в оз. Среднее Куйто с 1.0 до 1.4 мг/л. Воздействие техногенных вод на оз. Среднее Куйто проявляется пока слабо вследствие большого разбавляющего эффекта (Морозов, 1998).

3.5. Изменение химического состава воды озер системы р. Кенти в 1992-2001 гг. Помимо роста содержания калия рассмотрен процесс накопления других щелочных и щелочноземельных элементов (натрия, кальция, магния), а также сульфатных, хлоридных, нитратных ионов; приведены материалы по содержанию тяжелых металлов в воде и донных отложениях озер системы р. Кенти.

Глава 4. Реакция сообщества зоопланктона водоемов системы р. Кенти на минеральное загрязнение в 1981-2001 гг.

Экосистема р. Кенти в силу сложившихся гидрохимических условий представляла собой уникальный водный объект, где в течение 20 лет проводился непровольный натурный эксперимент – постоянное нарастание содержания минеральных компонентов в водной среде. К 1992 г. в системе р. Кенти сложился градиент концентраций поллютантов: от сильно загрязненных верхних озер (сумма ионов до 300-400 мг/л) – к относительно слабо загрязненным водоемам в нижнем течении (20-70 мг/л).

4.1. Характеристика состояния фитопланктона в водоемах системы р. Кенти в условиях минерального загрязнения. На основании анализа литературных данных (Феоктистов и др., 1992; Чекрыжева, 1995, 2000) прослежены основные закономерности реакции фитопланктона на минеральное загрязнение. До антропогенного воздействия в составе фитопланктона озер преобладали диатомовые водоросли, средняя биомасса была на уровне 1.8 г/м^3 . На начальных этапах поступления минеральных отходов (1984 г.) биомасса фитопланктона верхних озер системы р. Кенти снизилась в три раза, при этом синезеленые водоросли практически заместили диатомовые. В 1987-1989 гг. произошло восстановление доминирующей роли диатомовых водорослей и увеличение их численности до 2.0-3.6 млн. кл./мл, существенно возросла роль мелкоразмерной фракции – золотистых, зеленых и синезеленых водорослей. В 1994 г. отмечены признаки адаптации сообщества фитопланктона к минеральному загрязнению и отсутствие влияния антропогенного фактора на формирование видового состава альгофлоры. Численность фитопланктона в период 1994-1996 гг., когда загрязнение уже распространилось по всем озерам системы р. Кенти, составляла 90-350 тыс. кл./мл; биомасса – $0.1-0.5 \text{ г/м}^3$, а наибольшее развитие и продукционные показатели фитопланктона (концентрация хлорофилла "а", суточная продукция) отмечались в верхних, самых загрязненных озерах системы. Трофические условия в водоемах системы р. Кенти оставались достаточно благоприятными для сообщества зоопланктона на протяжении всех этапов минерального загрязнения озер.

4.2. Динамика численности, биомассы и структуры зоопланктонных сообществ в 1981-2001 гг. За период исследований с 1981 г. по 2001 г. в составе озерного зоопланктона системы р. Кенти было обнаружено 69 таксонов, в том числе Cladocera – 27, Copepoda – 18, Rotatoria – 24.

До начала работы комбината (1981 г.) в водоемах наблюдались высокие показатели численности и биомассы: в озерах верхнего течения реки – 10.2–61.3 тыс. экз./м³ и 0.84-6.06 г/м³; в озерах среднего и нижнего течения – 4.5-10.4 тыс. экз./м³ и 0.15-0.35 г/м³. В составе зоопланктона в разные годы доминировали виды *E. gracilis*, *Thermocyclops oithonoides* Sars, *Daphnia cristata* Sars, *Bosmina obtusirostris* Sars, *Kellicottia longispina* (Kellicott). Во всех озерах отмечались характерные для данного региона виды: *B. longimanus*, *H. gibberum*, *L. kindtii*, *Polyphemus pediculus* Linne (Филимонова, 1965; Гордеева-Перцева, Гордеева, 1968).

После запуска комбината (начиная с 1982 г.) можно выделить два этапа, отражающих перестройку в сообществах зоопланктона. В течение первого периода (1984-1987 гг.), когда загрязнение озер было еще слабым, показатели общей численности и биомассы зоопланктона оставались на высоком уровне – 9.5-59.7 тыс. экз./м³ и 0.3-3.7 г/м³. Не отмечалось нарушений и в структуре сообществ – сохранялся комплекс видов зоопланктона, обычный для водоемов этого северного региона Карелии.

Второй период начался в 1992 г. и продолжается в настоящее время. В этот период нижние озера системы р. Кенти оставались еще относительно чистыми, численность и биомасса зоопланктона здесь были на уровне фоновых значений: 26.1-44.9 тыс. экз./м³ и 0.31-1.25 г/м³. В озерах верхнего и среднего участка р. Кенти в 1992-2001 гг., когда загрязнение озер возросло и в воде нарушилось природное соотношение основных ионов, отмечалась тенденция снижения численности и биомассы зоопланктона. В озерах Койвас и Кенто показатели развития снизились от 9.3-12.4 тыс. экз./м³ и 0.36-0.82 г/м³ (1992 г.) до 3.2-19.9 тыс. экз./м³ и 0.055-0.181 г/м³ (2000-2001 гг.). Наиболее ярко процессы угнетения сообщества зоопланктона были выражены в верхних озерах системы р. Кенти (Окуневое, Куроярви и Поппаллярви): численность и биомасса снижались от 11.8-19.6 тыс. экз./м³ и 0.75-0.80 г/м³ (1992 г.) до 0.52-4.5 тыс. экз./м³ и 0.012-0.16 г/м³ (2000-2001 гг.). Логарифмированные значения численности, биомассы и сумма ионов в верхних озерах системы р. Кенти в ряду наблюдений с 1992 г. по 2001 гг. достоверно ($p < 0.05$) коррелировали.

На фоне общего угнетения сообществ зоопланктона в верхнем течении р. Кенти в некоторые годы наблюдались вспышки численности отдельных видов, что приводило к резкому возрастанию общих показателей. Например, в 1995 г. в озерах Окуневое и Куроярви произошло возрастание численности до 70.8-82.4 тыс. экз./м³, биомассы до 0.56-1.54 г/м³ в основном за счет коловраток *Asplanchna girodi* Guerne, *Keratella quadrata* Müller, *Brachionus* sp. В 1996 г. в озерах Куроярви и Поппаллярви отмечали увеличение численности до 24.8-42.9 тыс. экз./м³ и биомассы до 0.38-0.63 г/м³, основную долю которых составляли всего два вида – *Bosmina longirostris* O. F. Müller и *Bosmina obtusirostris* Sars.

Кроме того, в озерах верхнего течения наблюдались признаки деградации сообществ зоопланктона – выпадение из его состава многих

видов. Типичные обитатели северных озер (*E. lacustris*, *B. longimanus*, *H. gibberum*, *L. kindtii*) исчезли из водоемов при минимальном загрязнении (концентрации калия 5-40 мг/л и сумме ионов 29-220 мг/л). На последующих стадиях загрязнения (при концентрациях калия 42-67 мг/л и сумме ионов 186-320 мг/л) из водоемов исчезли виды *E. gracilis* и *H. appendiculata*. Наибольшую устойчивость проявили *Daphnia cristata* Sars, *Daphnia longispina* O. F. Müller, *Th. oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti* Claus, *B. obtusirostris*, *B. longirostris*, а также коловратки *Bipalpus hudsoni* Imhof, *A. girodi*, выживающие при концентрациях калия до 100 мг/л и сумме ионов до 450 мг/л, но и их численность к 2000-2001 гг. в наиболее загрязненных верхних озерах сильно снизилась.

4.3. Динамика численности основных видов зоопланктона и анализ кривых толерантности к минеральному загрязнению

Все виды зоопланктона по характеру их реакции на увеличение содержания минеральных компонентов были разделены на пять групп (табл. 4). К первой группе были отнесены виды, которые проявили весьма низкую толерантность к нарушению ионного состава воды и исчезали из водоемов системы р. Кенти на самых первых этапах загрязнения. Виды второй группы (низкая толерантность) отмечались в водоемах до высоких уровней загрязнения, однако затем их численность быстро снижалась до нуля. В третью группу со средней толерантностью были отнесены массовые виды зоопланктона, численность которых неуклонно снижалась, но виды оставались в озерах даже при самом высоком уровне загрязнения. Наиболее яркой чертой динамики численности четвертой группы видов (высокая толерантность) является интенсивное их развитие на определенном этапе загрязнения водоемов, при этом наиболее сильные вспышки численности наблюдались в самых загрязненных озерах верхнего участка реки. В пятую группу вошли виды, численность которых никак не была связана с нарушением химического состава среды.

Наблюдаемые реакции (увеличение или снижение численности видов) были представлены в виде кривых толерантности, которые отражали изменение численности видов зоопланктона при постепенном нарастании содержания минеральных компонентов в среде обитания.

Для разных видов зоопланктона кривые толерантности имели примерно одинаковый ход; причем они проявили отчетливую асимметрию: при увеличении содержания минеральных веществ и улучшении условий обитания (левая ветвь кривой толерантности) численность в общем нарастала, но имела разную динамику и размах колебаний, динамика численности может быть выражена самым разными функциями (линейной, экспоненциальной). При дальнейшем нарастании концентрации веществ в среде и ухудшении условий существования (правая ветвь кривой) численность резко (гиперболически) падала, что отражало пороговость реакции популяции.

Например, для вида *K. quadrata* увеличение численности в оз. Окуневом (левая ветвь кривой толерантности) было аппроксимировано линейной зависимостью, отражающей постепенное нарастание численности при улучшении условий среды. Снижение численности *K. quadrata* в оз. Поппалиярви (правая ветвь кривой) было описано функцией гиперболы, отражающей катастрофически быстрое вымирание популяции при формировании непереносимых условий существования. При увеличении концентрации минеральных веществ в верхних озерах численность *D. longispina* возрастала, проявляя сильные колебания. При дальнейшем нарастании содержания веществ снижение численности *D. longispina* происходило резко и было описано с помощью уравнения гиперболы. Сходная картина наблюдалась и для других видов зоопланктона, численность которых снижалась на протяжении всего периода наблюдения. Для вида *H. appendiculata* падение численности при нарастании минерального загрязнения в верхних озерах системы р. Кенти было описано с помощью степенной и логарифмической функций; для вида *E. gracilis* – с помощью логарифмической.

Таблица 4

Классификация видов зоопланктона водоемов системы р. Кенти по их толерантности к нарушению ионного состава воды

Номер группы, характеристика толерантности	Виды	Реакция на загрязнение
1 Весьма низкая толерантность	<i>H. gibberum</i> , <i>L. kindtii</i> , <i>P. pediculus</i> , <i>B. longimanus</i> , <i>E. lacustris</i>	На начальных этапах исследования были встречены на большинстве станций, исходная численность – относительно невысокая (десятки-сотни экз./м ³), исчезновение из верхних озер системы на самых первых этапах загрязнения (с 1992 г.), в озерах среднего течения – исчезновение или сильное снижение численности
2 Низкая толерантность	<i>E. gracilis</i> , <i>H. appendiculata</i>	На начальных этапах исследования встречены практически на всех станциях при высокой численности (десятки, сотни и тысячи в кубическом метре), в верхних озерах – исчезновение в 1994-1999 гг., в озерах среднего течения – сильное снижение численности
3 Средняя толерантность	<i>Th. oithonoides</i> , <i>M. leuckarti</i> , <i>D. cristata</i> , <i>B. obtusiristris</i> , <i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	Массовые виды с начала наблюдений, снижение численности в верхних озерах, но виды не исчезают из водоемов даже при самом сильном загрязнении, сохраняют высокую встречаемость на всех станциях в течение всего периода наблюдения, в озерах среднего течения снижение численности или сохранение показателей на исходном уровне
4 Высокая	<i>D. longispina</i> , <i>B. longirostris</i> , <i>K. quadrata</i> , <i>A. girodi</i> ,	Невысокая численность в начальный период наблюдения или отсутствие в водо-

толерантность	<i>B. hudsoni</i>	емах, в наиболее загрязненных верхних озерах расцвет (увеличение численности до десятков тысяч экз./м ³) в период 1994-1997 гг., в последующие годы – снижение численности или сохранение на уровне десятков-сотен экз./м ³
5 Нейтральная реакция	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> O.F.Müller, <i>S. crystallina</i> , <i>Diafanosoma brachyrum</i> Lievin, <i>Limnospira frontosa</i> Sars, <i>Chydorus sphaericus</i> O.F.Müller, <i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	Малочисленные виды в течение всего периода наблюдений, нет закономерного изменения численности, спорадически обнаруживались на 20-50% станций озерно-речной системы; для некоторых видов в отдельные годы обнаруживали высокую численность (тысячи экз./м ³)

Сложный характер кривой толерантности видов свидетельствует о том, что в разных областях значений одного и того же фактора действуют разные законы. Улучшение условий обитания помимо стимуляции популяционного роста усложняют взаимоотношения в зооценозе и вызывают естественные колебания численности, но с большей амплитудой, чем ранее. Пороговая реакция падения численности при ухудшении условий среды является следствием нормального распределения организмов по резистентности: большинство особей в популяции имеет примерно одинаковую резистентность к действию токсиканта. На определенном этапе уровень загрязнения превышает пределы резистентности большинства особей, и численность популяции быстро снижается до нуля.

Мы предприняли попытку исследовать разнообразные реакции разных видов ракообразных на минеральное загрязнение, применяя токсикологический (глава 5), экологический (глава 7) и эволюционный (глава 8) подходы.

Глава 5. Факторы токсичности отходов горнорудного производства для планктонных ракообразных

Многокомпонентный состав воды хвостохранилища определил сложность задачи расшифровки факторов ее высокой токсичности для многих планктонных ракообразных; ее решение стало возможным лишь при условии использования в экспериментах не только стандартных тест-объектов, но и разных видов планктонных ракообразных из водоемов Карелии, причем только с помощью полевых токсикологических методов и эффективной методики полного факторного эксперимента.

5.1. Токсичность воды хвостохранилища для *D. magna*. Биотестирование воды хвостохранилища в острых и хронических экспериментах на протяжении 1988-1993 гг. показало ее безвредность для стандартного тест-объекта *D. magna*. В течение 30 суток дафнии выживали и нормально размножались как в неразбавленной техногенной воде, так и в различных ее разведениях и даже демонстрировали ускоренный рост

(Калинкина и др., 1995). Поскольку *D. magna* является наиболее чувствительной к действию тяжелых металлов среди других гидробионтов (Филенко, Хоботьев, 1976; Брагинский и др., 1987; Стом, Зубарева, 1993), безвредность для нее воды хвостохранилища позволила исключить тяжелые металлы из факторов токсичности техногенных вод. В этом контексте важно было сопоставить содержание тяжелых металлов с уровнем их хронической токсичности для дафний. Эти уровни были рассчитаны умножением CL_{50} тяжелых металлов (Филенко, Хоботьев, 1976) на коэффициент 0.1 (Дудоров, 1979). Пороги хронического действия оказались на 1-4 порядка больше концентраций тяжелых металлов в техногенных водах (табл. 5), поэтому они не действовали на выживаемость *D. magna*.

Таблица 5

Кратность отношения порога хронического действия тяжелых металлов ($0.1 \cdot CL_{50}$, мг/л) для *D. magna* к их концентрации в воде хвостохранилища

Элемент	CL_{50} мг/л	Порог хронического действия: $0.1 \cdot CL_{50}$, мг/л (Филенко, Хоботьев, 1976)	Концентрация в воде хвостохранилища, мг/л (Лозовик и др., 2001)	Кратность отношения порога к концентрации
Zn ²⁺	158	15.8	0.0005-0.002	7900-31600
Cu ²⁺	0.044	0.0044	0.001	4
Pb ²⁺	0.3	0.03	0.00033	91
Cd ²⁺	0.005	0.0005	0.00003	17
Cr ³⁺	2	0.2	0.0025	80
Co ²⁺	0.021	0.0021	0.0003	7
Hg ²⁺	0.013	0.0013	0.0005	3
Mn ²⁺	5.7	0.57	0.029	20
Fe ³⁺	5.9	0.59	0.28	2

Помимо дафний, нами также были определены пороги острой токсичности растворов сульфата цинка для вида *S. crystallina* – 0.4 мг/л (в пересчете на ионы цинка) и *P. pediculus* – 40 мг/л, что соответствует порогам хронической токсичности 0.04-4 мг/л (Дубровина, Калинкина, Лозовик, 1995). Кратность отношения порогов хронической токсичности для этих видов к концентрации ионов цинка в воде хвостохранилища равна 20-8000, что свидетельствует о нетоксических уровнях цинка в техногенной воде для обитателей водоемов системы р. Кенти.

Высокие концентрации гидрокарбонатных, сульфатных ионов, повышенная жесткость воды хвостохранилища служат своеобразным буфером, не позволяющим проявиться токсическим свойствам тяжелых металлов. Такие особенности химического состава позволяют исключить даже возможный аддитивный эффект при суммарном действии всех тяжелых металлов, содержащихся в техногенной воде.

5.2. Токсичность воды хвостохранилища и ее основных компонентов (калий, натрий, кальций, магний, литий) для планктонных ракообразных из водоемов Карелии. По результатам полевых экспериментов в 1992-1999 гг. вода хвостохранилища проявила остро токсичное действие на ви-

ды *H. appendiculata*, *E. gracilis*, *S. crystallina* которые погибали в первые часы и даже минуты опыта. Несколько более устойчивыми оказались виды *H. gibberum*, *P. pediculus*, *C. affinis*, *S. serrulatus*, *S. vetulus*: их выживаемость в первые сутки составляла 35-100%. Однако и эти виды через 3-4 суток погибли. За исключением *D. magna* для всех изученных видов рачков по классификации Н.С. Строганова (1971) вода хвостохранилища является сильно токсичной. Получен ряд устойчивости изученных видов к действию воды хвостохранилища: *H. appendiculata*, *E. gracilis*, *S. crystallina* < *H. gibberum*, *S. serrulatus*, *C. affinis* < *P. pediculus*, *S. vetulus*, *D. magna*.

Чтобы выявить причины высокой токсичности техногенной воды, изучали действие на гидробионтов ее основных компонентов (калий, натрий, кальций, магний).

Для калия (опыты на ИРВ) среднесмертельные концентрации приведены в табл. 6. Наибольшую уязвимость к этому иону проявили именно те виды, которые погибли в воде хвостохранилища в кратчайшие сроки (*H. appendiculata*, *E. gracilis*, *S. crystallina*, *H. gibberum*,). Большую устойчивость к калию проявили виды, более устойчивые и к действию воды хвостохранилища (*D. magna*).

Таблица 6

Среднесмертельная концентрация ионов калия (CL₅₀) для различных видов пресноводного зоопланктона

Вид	Место отлова	CL ₅₀ , мг/л	-m, мг/л	+m, мг/л
<i>H. appendiculata</i>	оз. Корпанги	63	12	15
<i>E. gracilis</i>	оз. Пертозеро	61	9	10
<i>E. gracilis</i>	оз. Вендюрское	71	9	10
<i>S. crystallina</i>	оз. Онежское	78	16	21
<i>S. crystallina</i>	оз. Вендюрское	61	9	10
<i>S. crystallina</i>	оз. Лекшмозеро	64	9	10
<i>H. gibberum</i>	оз. Ламба Безымянная	270	35	40
<i>H. gibberum</i>	оз. Урос	121	18	20
<i>H. gibberum</i>	оз. Корпанги	158	37	52
<i>D. magna</i>	лабораторная культура	165	28	35
<i>S. serrulatus</i>	лабораторная культура	101	14	15
<i>C. affinis</i>	оз. Ламба Безымянная	152	30	37
<i>M. albidus</i>	лабораторная культура	292	44	48
<i>C. strenuus</i>	временный водоем	447	58	65

Примечание: асимметричные стандартные ошибки – меньшая левая (-m) и большая правая (+m) – рассчитываются по табличному методу (Прозоровский, Прозоровская, 1980).

Для натрия величины CL₅₀ (опыты на ИРВ) варьировали в пределах 890-1780 мг/л. Планктонные рачки по возрастанию устойчивости к натрию образуют следующий ряд: *E. gracilis*, *S. crystallina*, *C. affinis* < *H. gibberum*, *D. magna*.

Для магния значения CL_{50} (опыты на ИПВ) варьировали от 46 до 574 мг/л. Ряд по устойчивости рачков к магнию: *C. affinis* < *H. gibberum* < *E. gracilis* < *D. magna*, *S. crystallina*.

К действию кальция виды также четко разделились по своей реакции (величины CL_{50} кальция в опытах на ИПВ варьировали в пределах 163-950 мг/л) и были ранжированы в следующий ряд: *H. gibberum* < *C. affinis* < *S. crystallina*, *E. gracilis*.

Неблагоприятное воздействие катионов, присутствующих в техногенных водах, определяется не столько их токсичностью, сколько их концентрацией. Высокие концентрации даже слабо токсичных ионов могут обеспечить ведущее место в общем негативном эффекте стоков.

Опасность данного иона для гидробионтов можно оценить с помощью показателя отношения порога хронического действия иона к его концентрации в воде хвостохранилища. Если содержание иона в воде хвостохранилища превышает порог чувствительности и оказывает вредное воздействие, значит, значение кратности отношения будет меньше 1. Для безвредных концентраций кратность будет больше 1.

Оказалось, что ведущую роль в формировании токсического эффекта сточных вод играют ионы калия, поскольку их концентрация в воде хвостохранилища чрезвычайно высока (его показатель опасности для всех видов много меньше 1, в среднем равен 0.10) (табл. 7).

Таблица 7

Кратность отношения порога хронического действия ($0.1 \cdot CL_{50}$, мг/л) к концентрации компонентов в техногенных водах для разных видов рачков

Ион	калий		магний		кальций		натрий	
	Порог	Кратность	Порог	Кратность	Порог	Кратность	Порог	Кратность
Концентрация в техногенной воде, мг/л	129		10		23		13	
<i>E. gracilis</i>	6.6	0.05	28.7	2.87	81.5	3.54	89	6.85
<i>H. gibberum</i>	20	0.16	12.5	1.25	17	0.74	129	9.92
<i>C. affinis</i>	16.3	0.13	4.6	0.46	35.5	1.54	112	8.62
<i>S. crystallina</i>	7	0.05	99.1	9.91	70.8	3.08	116	8.92
<i>D. magna</i>	16.5	0.13	44.7	4.47	230	10	178	13.69
В среднем		0.10		3.79		3.78		9.6

Другие катионы (магний, кальций) также оказывают существенно угнетающее воздействие, но только на те виды (*C. affinis*, *H. gibberum*), которые к этим катионам наиболее уязвимы. Токсические эффекты калия для этих видов превышают токсические эффекты магния и кальция в 4-5 раз (0.16 против 0.74 и 0.13 против 0.46). Иными словами, наибольшую опасность в техногенных водах для изученных животных представляет калий.

Еще одним способом обнаружения токсического эффекта разных компонентов воды хвостохранилища может стать расчет их концентраций в

техногенной воде, дающей эффект CL_{50} . Для этого использованы данные о выживаемости видов *E. gracilis* и *S. crystallina* в различных разведениях воды хвостохранилища. Были рассчитаны значимые ($p < 0.05$) уравнения связи между концентрацией воды хвостохранилища (H) и выживаемостью рачков (V):

$$\text{для } S. crystallina \quad H = 1016.7 - 7.5 \cdot V,$$

$$\text{для } E. gracilis \quad H = 973.3 - 7.6 \cdot V.$$

С помощью уравнений была определена концентрация воды хвостохранилища (H_{50}), вызывающая гибель 50% животных (в уравнения подставляли $V = 50\%$). Для *S. crystallina* и *E. gracilis* значения H_{50} равны 641 и 592 мг/л. Далее были рассчитаны концентрации всех ионов в остро токсичной техногенной воде, которые затем сравнивали с эмпирически установленными (по табличному методу) среднесмертельными концентрациями этих ионов.

Концентрации калия в воде хвостохранилища с эффектом CL_{50} составили 83-90 мг/л, а CL_{50} калия равна 61-80 мг/л (табл. 6). Эти расчетные и найденные опытным путем величины достоверно ($p < 0.05$) не различаются.

Расчетные концентрации магния, натрия и кальция варьировали в пределах 6-14 мг/л, т.е. были в десятки и сотни раз меньше уровня CL_{50} этих ионов, определенных в экспериментах (290-1160 мг/л).

Итак, вода хвостохранилища настолько же токсична как и чистый раствор калия. Это значит, что вредность техногенной воды обеспечивается почти исключительно ионами калия, а кальций, натрий и магний не оказывали токсического эффекта, поскольку их концентрации в воде хвостохранилища были слишком низки.

Техногенные воды Костомукшского хвостохранилища характеризуются щелочной реакцией – величина рН воды варьирует в пределах 8.2-8.4 (Морозов, 1998). Эти значения лежат в области безвредных для пресноводных гидробионтов (Алабастер, Ллойд, 1984). Концентрация микроэлемента лития в воде хвостохранилища (0.055 мг/л) на 1-2 порядка ниже его показателей острой токсичности для четырех видов рачков, и, значит, он не является фактором токсичности воды хвостохранилища для планктонных ракообразных.

5.3. Комбинированное токсическое действие калия, натрия, магния и кальция на планктонных ракообразных. Можно ожидать, что токсичность воды Костомукшского хвостохранилища зависит в том числе от аномального соотношения в ней катионов: известно, что несбалансированные среды, в которых пропорции катионов отличаются от природных, могут оказывать сильное токсическое действие на гидробионтов (Скадовский, 1955; Loeb, 1920). Добавки кальция и натрия к воде хвостохранилища снижали ее токсичность для видов *Eudiaptomus sp.*, *S. serrulatus* (Дубровина, Лозовик, 1998). Полный факторный эксперимент позволил нам изучить комбинированное действие четырех катионов (калий, натрий, кальций, магний) на три вида рачков – *E. gracilis*, *H. gibberum* и *C. affinis*.

Результирующие уравнения регрессии, описывающие влияние каждого катиона на выживаемость животных, были адекватны исходным данным ($p < 0.05$). Например, для *E. gracilis* оно составило (табл. 8):
 $V = 70 - 21.25 \cdot \text{код}[\text{K}^+] - 2.5 \cdot \text{код}[\text{Na}^+] - 5 \cdot \text{код}[\text{Mg}^{2+}] + 28.75 \cdot \text{код}[\text{Ca}^{2+}]$.

Как видно, основной вклад в общую токсичность модельных смесей для рачков *E. gracilis* вносят ионы калия (достоверный отрицательный коэффициент $b_1 = -21.25$), в то время как кальций ослабляет токсическое действие растворов (достоверный положительный коэффициент $b_4 = 28.75$). Сходное действие катионы оказали и на вид *C. affinis*.

Таблица 8

Коэффициенты регрессии в уравнении зависимости выживаемости двух видов ракообразных от концентрации четырех катионов при их комбинированном воздействии
 (значимые коэффициенты выделены жирным шрифтом)

Коэффициенты	Вид			
	<i>E. gracilis</i>		<i>H. gibberum</i>	
	опыт 1	опыт 2	опыт 1	опыт 2
b_0	70.00	62.50	21.25	25.00
$b_1 [\text{K}^+]$	-21.25	-25.00	-8.75	-10.00
$b_2 [\text{Na}^+]$	-2.50	-8.75	-7.50	-11.25
$b_3 [\text{Mg}^{2+}]$	-5.00	-6.25	-6.25	-7.50
$b_4 [\text{Ca}^{2+}]$	28.75	23.75	-21.25	-17.50

Опыты по схеме ПФЭ на рачках *H. gibberum* показали, что все катионы снижают выживаемость этого вида в модельных растворах, однако наибольший вклад в суммарную токсичность смеси вносят ионы кальция. Полученные результаты хорошо согласуются с опытами по изучению раздельного влияния катионов на *H. gibberum*, в которых нами было установлено, что этот вид является наиболее уязвимым к действию ионов кальция, на что были указания и в литературе (Зернов, 1949).

Результаты эксперимента свидетельствуют о различной роли кальция в формировании токсичности модельных растворов для различных видов рачков. Дополнительная серия опытов показала, что добавки кальция к воде хвостохранилища полностью снимали токсическое действие техногенной воды для рачков *E. gracilis*: если в исходной техногенной воде эти рачки погибали в течение нескольких часов, то после добавок кальция они выживали в течение 4 суток (выживаемость 80-100%).

Иная картина наблюдалась в опытах на *H. gibberum*: увеличение концентрации кальция в воде хвостохранилища не только не снижало, но в некоторых вариантах даже усиливало ее токсичность. Следовательно, кальций не является абсолютным антагонистом калия, но его роль как антитода видоспецифична.

Сопоставление данных гидробиологической съемки (глава 4) и токсикологических экспериментов (глава 5) показало, что под действием воды

хвостохранилища вымирают именно те виды, которые были наиболее уязвимы и к действию ионов калия (*E. gracilis*, *H. gibberum*). Для некоторых видов животных (*D. magna* и два вида циклопов *M. albidus* и *C. strenuus*) калий и вода хвостохранилища в целом не были опасны, данные виды и другие представители этих семейств (Cyclopidae и Daphniidae) выживали во всех загрязненных водоемах системы р. Кенти.

Итак, и экспериментальные, и полевые данные свидетельствуют о существовании больших различий в реакциях пресноводных планктонных ракообразных на минеральное загрязнение. Объяснить причины, ответственные за формирование столь различающейся резистентности видов, помогает эволюционный подход.

Глава 6. Исторические и экологические факторы формирования толерантности планктонных ракообразных к минеральному загрязнению

Согласно гипотезе о разных сроках вселения гидробионтов в пресные воды (Мартинсон, 1967; Старобогатов, 1970; Макрушин, 1979; Макрушин, 1992; Alekseev, Starobogotov, 1996), виды делятся на давно вселившиеся в пресные воды (палеолимнические), в более поздние сроки (мезолимнические) и относительно недавно вселившиеся (неолимнические). По мере освоения пресных вод виды заселяли сначала глубоководные озера с постоянным газовым, солевым и температурным режимом, затем небольшие озера и, наконец, пересыхающие мелкие водоемы. При этом у пресноводных видов вырабатывались все более глубокие адаптации к переживанию действия неблагоприятных факторов, характерных для временных водоемов (пересыхание, промерзание). Наибольшая степень адаптации характерна для палеолимнических форм, способных выживать даже в пересыхающих лужах.

Адаптации к высыханию водоемов, нестабильности температурного и солевого режимов, наличию вредных газов (сероводород, углекислый газ) мы рассматриваем как *преадаптации* к антропогенному фактору (Калинкина, 2002). Древние, наиболее совершенные адаптации палеолимнических видов к условиям пересыхающих водоемов, обусловят и наибольшую устойчивость этих видов к действию антропогенного фактора, например, изменению солевого состава среды. Напротив, мезо- и неолимнические виды, не имеющие всего комплекса приспособлений и обитающие только в постоянных водоемах, окажутся наиболее уязвимыми к действию загрязняющих веществ. Эти положения мы использовали для объяснения ситуации, которая сложилась на водоемах системы р. Кенти.

6.1. Толерантность видов планктонных ракообразных к минеральному загрязнению и история формирования их адаптаций к условиям пресных водоемов. Для верхних озер системы р. Кенти характерна общая картина: с возрастанием уровня загрязнения в водоемах снижалось количество систематических групп. В 1981 г. (когда отходы еще не поступали в озе-

ра) и в 1984 г. (при невысокой степени загрязнения) в водоемах были обнаружены представители 11 семейств ракообразных и класса Rotatoria. Например, в оз. Поппалиярви по мере нарастания минерального загрязнения воды в 1987 г. исчезли и более не встречались представители семейства Leptodoridae и Polyphemidae. Начиная с 1992 г., в этом озере более не встречались Cercopagidae, Holopedidae, с 1994 г. – Temoridae. После 1999 г. исчезли Diaptomidae и Sididae. В то же время представители семейств Cyclopidae, Daphniidae и Bosminidae, а также представители класса Rotatoria сохранялись в оз. Поппалиярви на протяжении всего периода наблюдения, однако их численность к концу наблюдения снижалась в 10-100 раз (табл. 9).

Объяснить наблюдаемую картину последовательного исчезновения представителей различных семейств помогают сведения об их экологических особенностях и истории формирования адаптаций к условиям пресных вод (Макрушин, 1979). Представители семейств Cercopagidae, Leptodoridae, Holopedidae и Polyphemidae, которые первыми исчезли из верхних озер (Окуновое, Куроярви и Поппалиярви) при небольшом уровне загрязняющих веществ, относятся к мезолимническим (Макрушин, 1992). Они никогда не встречаются во временных водоемах и не выводятся из сухих илов (табл. 10). Вследствие относительно недавнего вселения в пресные воды эти виды населяют только глубоководные непересыхающие водоемы и формирует латентные яйца, которые не способны выживать в условиях замерзания и пересыхания водоемов.

Виды палеолимнических семейств (Diaptomidae и Temoridae) – *E. gracilis* и *H. appendiculata* – исчезли из озер при существенно более высоких уровнях минерального загрязнения, чем предыдущие группы. Наибольшую устойчивость к минеральному загрязнению в озерах системы р. Кенти демонстрируют палеолимнические семейства ракообразных Daphniidae, Bosminidae, Cyclopidae, а также представители класса Rotatoria, имеющие пресноводное происхождение (Кутикова, 1970).

Компонентный анализ показал, что изменение численности большинства семейств в 1981-2001 гг. идет достаточно синхронно с ростом концентраций калия, натрия, кальция, магния, сульфатных, гидрокарбонатных ионов.

Нами были исследованы механизмы вымирания некоторых видов, представляющих рассмотренные семейства. В частности, сравнивалась устойчивость к загрязнению разных онтогенетических стадий – яиц, личинок и взрослых стадий, ориентируясь на уровни загрязнения, смертельных для них в природной среде и в эксперименте. Оказалось, что некоторые виды вымерли из-за низкой устойчивости яиц и личинок, а некоторые – из-за низкой устойчивости взрослых.

Например, *H. gibberum* исчез из водоемов при концентрации главного загрязнителя калия 6-40 мг/л, тогда как взрослые способны переносить около 200 мг/л (см. табл. 6); очевидно, что причиной вымирания этого мезолимнического вида стала низкая устойчивость яиц.

Противоположную реакцию проявил *E. gracilis*: уровень острой токсичности для взрослой стадии составил 61-71 мг/л (см. табл. 6), но вылупляющаяся из латентных яиц молодь встречалась в водоемах вплоть до 2001 г. (см. табл. 9), когда уровень загрязнения превышал даже 100 мг/л калия. Такая реакция представителя палеолимнических видов является переходной к видам, у которых все стадии высоко резистентны: и натурные наблюдения, и эксперименты показали, что представители Daphniidae, Bosminidae, Cyclopidae – переживают уровень загрязнения 100 мг/л калия и даже выше во всех онтогенетических формах.

Таблица 9

Численность различных групп зоопланктона в оз. Поппалярви в 1981-2001 гг. (экз./м³)

Группа	Год											
	1981	1984	1987	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1999	2000	2001
Rotatoria	12150.8	11453.8	2112.8	78.0	247.0	804.0	159.0	4383.6	113.3	3.3	31.6	21.3
Cyclopidae	12062.6	24116.6	2255.4	59.0	1129.5	715.5	4057.0	2648.0	1492.7	302.3	109.6	688.5
Daphniidae	5346.6	5989.4	2818.6	3500.0	536.0	2970.0	1284.0	125.6	451.1	66.7	218.6	28.3
Bosminidae	22142.6	1881.8	3751.0	186.0	509.5	635.0	80.0	34423.2	1792.9	229.3	148.2	0
Diaptomidae	122.0	1214.0	264.8	7410.0	1360.0	946.0	60.0	38.8	8.9	0	0	0
Temoridae	197.6	101.0	289.8	429.0	26.5	0	0	0	0	0	0	0
Holopedidae	42.2	122.0	331.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leptodoridae	0	29.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polyphemidae	0	29.4	0	0	0	250.0	0	0	0	0	0	0
Sididae	33.8	739.4	16.8	371.0	43.0	39.0	0	8.0	8.9	0	0	0
Cercopagidae	0	8.6	4.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chydoridae	0	25.2	4.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Науплии Cyclopoi- da	235.2	420.0	0	39.0	5.5	0	20.0	477.2	52.2	24.3	0	212.5
Науплии Calanoida	315.0	520.8	626.0	361.0	163.0	93.5	158.0	889.6	156.7	33.2	8.0	149.3
Общая численность	52648.4	46651.6	12475.8	12433.0	4020.0	6453.0	5818.0	42994.0	4076.7	659.2	516.0	1099.7

Экологические характеристики представителей подотряда *Cladocera* (Макрушин, 1979) и их встречаемость в загрязненных озерах системы р. Кенти

Семейства подотряда <i>Cladocera</i>	Экологические характеристики (число видов)			Наличие в загрязненных озерах системы р. Кенти (собственные данные)
	встречены в лужах (Мануйлова, 1964)	выведены из сухого грунта	перезимовавшие в активном состоянии в Западной Европе (Flossner, 1972)	
<i>Daphniidae</i>	13	26	13	присутствуют
<i>Bosminidae</i>	1	1	2	присутствуют
<i>Holopedidae</i>	-	-	-	отсутствуют
<i>Leptodoridae</i>	-	-	1	отсутствуют
<i>Polyphemidae</i>	-	-	-	отсутствуют
<i>Cercopagidae</i>	-	-	-	отсутствуют

6.2. Эколого-географическая обусловленность резистентности видов к загрязнению. Древние, наиболее совершенные адаптации палеолимнических видов к условиям пересыхающих водоемов обуславливают высокую устойчивость видов к широкому комплексу абиотических факторов, обеспечивая тем самым и широкое географическое распространение. Можно полагать, что виды с наиболее обширным ареалом будут и максимально устойчивы не только к природным абиотическим факторам, но и к серьезным антропогенным загрязнениям. Напротив, стенобионтные виды, имеющие адаптации к узким диапазонам действия факторов среды будут более уязвимыми и к антропогенным воздействиям. С этих позиций мы рассмотрели устойчивость к калийному загрязнению двух групп видов – группы А (типичных обитателей слабоминерализованных водоемов зоны тундры и тайги) и группы Б (эврибионтные виды, доминирующие обычно в водоемах с повышенной минерализацией из зоны широколиственных лесов) (Пидгайко, 1984).

Общую реакцию обеих групп видов, населяющих два верхних озера, на повышение концентрации загрязняющих веществ в 1992-2001 гг. изучали с помощью компонентного анализа, который в состоянии оценить эффекты общей и частной корреляции множества переменных.

Факторные нагрузки в первой компоненте, отражающей общий тренд изменения (общую коррелированность) всех переменных, демонстрируют отрицательную реакцию всех групп по численности и биомассе (нагрузки составили от -0.4 до -0.9) на увеличивающиеся концентрации всех ионов (нагрузки составили от $+0.8$ до $+1$) (табл. 11).

В то же время реакция группы Б оказалась не столь однозначной как реакция группы А: виды группы Б имели в первой компоненте самые низкие значения факторных нагрузок по численности и биомассе (-0.4 и -0.7), а во второй компоненте проявили и вовсе положительную корреляцию ($+1$ и $+0.8$) со всеми компонентами минерального загрязнения (от $+0.1$ до $+0.7$). Иными словами, рост общего загрязнения при определенных уровнях был для них явно благоприятен. Группа А реагировала на загрязнение однотипно отрицательно.

Таблица 11

Факторные нагрузки признаков в двух главных компонентах

Признак	Первая компонента	Вторая компонента
Общая численность	-0.6	0.9
Общая биомасса	-0.9	0.4
Численность группы А	-0.9	0.5
Численность группы Б	-0.4	1.0
Биомасса группы А	-0.9	0.1
Биомасса группы Б	-0.7	0.8
K ⁺	0.8	0.7
Na ⁺	0.8	0.4
Ca ²⁺	1.0	0.1
Mg ²⁺	1.0	0.3
HCO ₃ ⁻	0.9	0.4
SO ₄ ²⁻	0.9	0.2
Cl ⁻	1.0	0.3
NO ₃ ⁻	0.9	0.2
Вклад в общую дисперсию, %	68.0	21.0

Для некоторых стенобионтных (группа А) и эврибионтных (группа Б) видов удалось получить и непосредственные данные об их устойчивости к действию изученных минеральных загрязнителей: первые существенно менее устойчивы, чем вторые; значения CL_{50} для них в 2-3 раза ниже (например, среднесмертельные концентрации калия для видов группы А составили 52-310 мг/л, для видов группы Б – 137-512 мг/л) (табл. 12).

Таблица 12

Среднесмертельные концентрации (мг/л) катионов для некоторых видов зоопланктона

Катион	Группа			
	А		Б	
	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	<i>Holopedium gibberum</i>	<i>Daphnia magna</i>	<i>Cyclops strenuus</i>
K ⁺	52-81	103-310	137-200	389-512
Na ⁺	780-1020	1355-1735	1550-2080	-
Ca ²⁺	693-1128	143-204	1850-2760	1050-1480
Mg ²⁺	248-329	163-178	389-512	-

Эти материалы показывают закономерную смену северных, менее устойчивых видов – эврибионтными, более устойчивыми видами. Иными словами, чем к большему числу факторов адаптирован вид, тем шире его толерантный диапазон к новому загрязнителю.

Глава 7. Толерантность природных популяций ракообразных к минеральному загрязнению

Загрязнение природной среды техногенными водами нарушает сложившийся баланс между прошлыми условиями существования и комплексом адекватных им адаптаций биосистем. Наиболее эффективный путь количественного описания и объяснения подобных сложных природных процессов дает системный подход (Коросов, 2000). С его позиций

исследование биосистемы (популяции) должно идти на трех уровнях иерархии – надсистемы, системы и ее элементов. На уровне надсистемы изучается *требование среды*, предъявляемое к системе, в нашем случае, исследуются уровни загрязнения природных вод, еще позволяющих жить или заставляющие вымереть природную популяцию. Анализ этого явления описан в предыдущих третьей и четвертой главах. Изучая слагающие систему элементы и взаимодействие между ними, мы познаем свойства системы, т.е. *возможность существования* популяции, которая обеспечивается способностью организмов выживать (переносить токсикант) и размножаться в новых условиях. Часть исследований, выполненных в этом направлении, описана в пятой главе.

Смысл одновременного рассмотрения трех уровней иерархии состоит в дополнительности движения исследовательской мысли во встречных направлениях – от верхнего уровня к нижнему (от экосистемы к популяции) и от нижнего уровня к верхнему (от организмов к популяции). Тем самым устанавливается необходимое соотношение между информацией о требованиях, предъявляемых к популяции со стороны измененной среды (надсистемы), и знанием о возможностях популяции (системы) обеспечивать свое существование в этих условиях. Говорить о потенциях популяции можно, только тщательно изучив свойства слагающих ее элементов (организмов), что очень затруднительно при наблюдении и требует применения экспериментального принципа в экологических исследованиях (Шварц, 1967); в нашем случае – эколого-токсикологических методов.

7.1. Границы толерантности природной популяции к калийному загрязнению. Типичную реакцию на калийное загрязнение можно рассмотреть на примере наиболее детально изученного фонового вида *E. gracilis*, характерного для зоопланктона водоемов Карелии. Изучали зависимость между динамикой снижения численности вида и возрастающим уровнем загрязнения (1992-2001 гг.) в трех верхних озерах системы – Окуновое, Куроярви, Поппалярви (концентрации калия оз. Куроярви были реконструированы с помощью динамической модели, рассмотренной в третьей главе).

В каждом из озер численность *E. gracilis* плавно, но быстро по гиперболическому закону снижалась вплоть до его исчезновения (изредка отдельные экземпляры встречались в пробах и после этого момента, но мы рассматриваем их как заносных, а не представителей местной популяции); уровень корреляции по криволинейной зависимости составил для оз. Окуновое $r=-0.77$, оз. Куроярви – $r=-0.79$, оз. Поппалярви – $r=-0.87$. Эти достаточно жесткие связи позволяют оценить порог загрязнения калием озер, за которым последовало полное вымирание популяции. Для этого были построены значимые экспоненциальные и степенные уравнения зависимости концентрации калия в воде от текущей численности вида (использование подобных обратных уравнений оправданно статисти-

чески (Браунли, 1979) и применяется в гидробиологии (Моисеенко, 1999)). Для разных озер уравнения имели вид:

$$[K+] = e^{(4.32 - 0.00420 \cdot N)} \quad (\text{оз. Окуневое}),$$

$$[K+] = 50.89 - 0.870 \cdot N^{0.5} \quad (\text{оз. Куроярви}),$$

$$[K+] = e^{(3.89 - 0.000312 \cdot N)} \quad (\text{оз. Поппалярви}).$$

Подставляя в них нулевые значения численности, получили концентрации калия, при которых вид существовать не может (средняя с доверительным интервалом):

76 (63-91) мг/л (оз. Окуневое),

51 (39-63) мг/л (оз. Куроярви),

49 (33-72) мг/л (оз. Поппалярви).

Как же соотносятся между собой верхняя граница толерантности популяции, испытывающей действие загрязнения, и токсикометрические показатели подопытных животных, взятых из естественных чистых водоемов? Как было показано в главе 5, для нашего вида *E. gracilis*, из озер Вендюрское и Пертозеро средняя смертельная концентрация составила 61-71 мг/л (см. табл. 6). Иными словами, критические концентрации и среднесмертельные концентрации калия для нашего вида достоверно не отличаются ($p > 0.05$).

На первый взгляд, эти результаты противоречат друг другу. Длительное сохранение загрязнения при уровнях, даже существенно более низких, чем CL_{50} (установленной в суточных опытах), в скором времени безусловно вызовет полную гибель животных. У нас же полная гибель популяции наблюдалась после превышения порога CL_{50} . Это значит, что в загрязняемых водоемах вид мобилизовал дополнительные адаптивные способности противостоять загрязнению, по сравнению с нормальными условиями.

7.2. Оценка суточной смертности в популяции под действием калия.

Тонкий механизм процесса вымирания популяции в условиях загрязнения можно отследить, если найти оценки суточной смертности животных. В естественных многочисленных популяциях *E. gracilis* этот показатель варьирует в пределах от 3.3-22.9% в сутки (Иванова, 1985); видимо, такие темпы вымирания в природном водоеме вполне компенсируются естественным процессом размножения. Можно полагать, что дополнительная смертность выше этого порога будет приводить к неуклонному вымиранию популяции.

Специальные эксперименты позволили изучить интенсивность гибели *E. gracilis* из чистых водоемов (доля погибших D , %) под действием калия (K , мг/л), которая наблюдалась в острых опытах. Эта зависимость была выражена с помощью линейного уравнения:

$$D = -161.16 + 3.38 \cdot K.$$

Подставляя в уравнение концентрации калия в верхних озерах системы р. Кенти, рассчитывали возможную интенсивность суточной гибели

рачков в популяциях, подверженных действию техногенных вод. Так, для 9 лет наблюдений (1992-2001 гг.) в оз. Окуновое суточная гибель варьировала от 0 (первые годы) до 80-100% (последние годы). Сравнение с природной смертностью (максимум 23%) показало, что популяция *E. gracilis* в этом озере начинает интенсивно вымирать и должна полностью исчезнуть в 1993 году, когда интенсивность суточной гибели составляла 36%, а концентрация калия в этом озере достигла 48.5 мг/л. Аналогичные цифры для оз. Поппалиярви – 1994 г., 24%, 42.4 мг/л. Однако, фактически полная гибель популяции наблюдалась на 1-2 года позже расчетных: в оз. Окуновое – в 1994 г. ($K = 66.5$ мг/л); в оз. Поппалиярви в 1995 г. ($K = 60$ мг/л). Иными словами, популяция использует некие "внутренние" ресурсы, позволяющие ей некоторое время сохраняться при запредельных уровнях загрязнения. Из теории известны три способа: повышение индивидуальной устойчивости (акклимация), рост плодовитости и отбор на повышенную резистентность.

7.2. Акклимация планктонных рачков *S. serrulatus* к калию. Изучение эффектов привыкания к калию проводили на типичном обитателе слабоминерализованных вод – рачке *S. serrulatus*, которого удалось ввести в лабораторную культуру. В течение двух недель рачков (исходное поколение) выдерживали (акклимировали) в средах водных растворов калия от 10 до 60 мг/л. Такую же серию ставили с рачками (первое поколение), родившимися от исходного поколения в период акклимации. В растворах с возрастающими концентрациями калия наблюдалась частичная гибель: от 50 до 84% у исходного поколения и от 66 до 96% – у первого.

Выживших к концу двух недель особей использовали для оценки среднесмертельной концентрации калия. По сравнению с контрольной группой ($CL_{50} = 64$ мг/л) существенно возросла резистентность как исходного поколения (для разных концентраций акклимации CL_{50} составила от 87 до 132 мг/л), так и первого поколения (CL_{50} от 93 до 125 мг/л).

Для оценки возможного эффекта отбора были проведены специальные расчеты, показывающие в какой мере усекновение кривой доза-эффект сказывается на смещении средней арифметической резистентности (CL_{50}) вправо. Оказалось, что за счет наблюдаемой гибели слабо резистентных животных возможно увеличение средней резистентности лишь на 3-27% (в разных средах), тогда как реальное увеличение произошло на 103-188%. Таким образом, возрастание резистентности группы подопытных рачков произошло в основном не за счет гибели слабых особей (не за счет отбора), а в первую очередь, за счет повышения их индивидуальной устойчивости к действию калия (Пименова, Коросов, 1999).

Помимо этого у рачков исходного поколения (для среды 10 мг/л калия) и у рачков первого поколения (для сред 50, 60 мг/л) наблюдалось достоверное увеличение плодовитости: 0.65, 1.0, 1.3 против 0.41 экз./самку в сут. для контроля.

Экспериментальный подход показал, что на уровне особи (акклимация) и популяции (размножение) имеются резервы для пролонгированного существования в условиях загрязнения.

Общее увеличение резистентности особей обнаружено и для еще одного фонового вида *S. crystallina*. Если устойчивость к калию животных из чистых водоемов (Онежское озеро, оз. Лекшмозеро, оз. Вендюрское) была одинаковой (CL_{50} варьировала от 61 до 78 мг/л калия), то для животных из загрязненных водоемов (оз. Окунево, Поппалиярви, Кенто) она оказалась на 25-57% выше (81-141 мг/л). Очевидно, что и этот вид имеет как популяционные, так и организменные ресурсы для адаптации к минеральному загрязнению.

Увеличение толерантности популяций *E. gracilis* произошло за счет их акклимации к высоким концентрациям калия, а также отбора на повышенную резистентность. Видимо, некоторую роль сыграло возрастание плодовитости животных под действием подострых концентраций калия. По этим причинам экспериментальная CL_{50} (для чистых озер) совпала с критической концентрации калия для популяций из загрязненных озер. В нашем случае CL_{50} оказалась количественной характеристикой верхней границы толерантности природной популяции.

Заключение

Завершая обзор выполненной работы следует остановиться на проводимом нами важном методологическом принципе: изменении функции токсикологических исследований. В нашей работе токсикологические методы используются не для характеристики вредности веществ и оценки опасности загрязнения для человека и полезных видов гидробионтов (санитарно-гигиеническая и рыбохозяйственная токсикология). В рамках экологического исследования эти методики используются для сравнительной характеристики толерантности разных видов и видовых популяций к однотипному загрязнению и служат для раскрытия различных механизмов адаптации гидробионтов к новым экологическим условиям (экологическая токсикология) (Безель и др., 1984). При этом экспериментальное изучение резистентности особей внутривидовых групп позволяет объяснить источник и границы адаптивных потенциалов популяции в целом. Прием интеграции частных описаний, выполненных на одном уровне иерархии (организменном) для объяснения свойств других уровней иерархии (популяции, сообщества) далеко не нов в экологии: например, расчеты продукции водных экосистем базируются на знании законов жизнедеятельности особи (Балушкина, Винберг, 1979; Иванова, 1985; Алимов, 1989). Более того, эта идеология полностью соответствует идеям системного подхода, когда условия существования системы в данной среде (модель надсистемы) сопоставляются с возможностями ее функционирования (модель системы) (Коросов, 2000). Сравнение требований к системе со стороны среды с возможностями системы, обеспечен-

ных ее элементами, служит главным методом верификации наших знаний (точность этого сравнения обеспечивается количественным описанием; построение моделей – важное требование системного подхода). Совпадение аналитического и синтетического описания говорит о полноте наших знаний. Их отличие указывает на пробел и, тем самым, определяет направление дальнейших исследований. В этой связи важно отметить, что большинство затронутых проблем решалось нами именно с этих позиций, что позволило сопоставлять обобщенное (как правило, количественное) описание явлений с моделями процессов, лежащих в их основе. С помощью этого приема соотношение компонентов техногенных вод Костомукшского ГОК было объяснено специфическим составом горных пород; общая токсичность техногенных вод объясняется абсолютным преобладанием калия; показано, что относительно невысокий уровень загрязнения системы р. Кенти объясняется ее высокой проточностью несмотря на огромные объемы сброса техногенных вод. Гораздо интереснее случаи несовпадения аналитических и синтетических описаний. Реальное вымирание популяции в загрязняемых озерах состоялось на 1-2 года позже предсказанного по уровню суточной смертности. Исследование этого расхождения выявило эффекты индивидуальной и популяционной адаптации к загрязнителю. Граница толерантности (критические уровни вымирания) популяции оказалась в несколько раз выше, чем можно ожидать по данным токсиметрических опытов, что также указало на адаптивные ресурсы вида. Ширина ареала мезолимнических видов не всегда коррелировала с их экологической валентностью, что удалось понять сопоставляя резистентность разных онтогенетических стадий. Вышесказанное позволяет сделать общее заключение: экологический контекст переводит токсикологию в разряд перспективного научного направления (экологическая токсикология), позволяющего с помощью ее мощных и точных методических средств получать количественные оценки параметров толерантности природных популяций гидробионтов.

Выводы

1. Понятие толерантности видовой популяции к фактору загрязнения имеет более широкое содержание, чем простая констатация пределов выносливости вида. Смысл толерантности можно раскрыть, лишь реконструировав историю становления группы, связав ее с понятием экологической валентности и объяснив механизмы индивидуальной и популяционной модификации. Правая граница толерантности к минеральному загрязнителю является отражением длительной эволюции (преадаптацией) и в целом характеризует современную приспособленность вида к широкому комплексу факторов внешней среды.

2. В условиях минерального загрязнения толерантность природных популяций к поллютанту возрастает за счет привыкания (акклимации)

особей к токсиканту), повышения плодовитости и отбора на большую резистентность

3. Адаптивный ресурс природных популяций планктонных ракообразных (например, *E. gracilis* и *S. crystallina*) позволяет им существовать при интенсивности загрязнения на уровне остро токсичных концентраций. Средние смертельные концентрации калия для животных из чистых озер практически совпали с критическими концентрациями калия для природной популяции из загрязненных озер. Показатель CL_{50} может играть роль точной и статистически обоснованной верхней границы толерантности к данному типу загрязнения, а в отдельных случаях и численно совпадать с ним.

4. Минералогический состав пород (железистые кварциты), перерабатываемых в процессе обогащения и поступающих в хвосты Костомукшского ГОК, обусловили специфический химический состав воды хвостохранилища: высокое содержание калия, повышенные концентрации натрия, кальция, магния, сульфатных и гидрокарбонатных ионов; низкие содержания микроэлементов. В отличие от характеристик дренажных вод множества других горнообогатительных предприятий техногенные воды КГОК имеют высокие уровни pH (8.2-8.4), и вследствие геохимического барьера препятствуют переходу тяжелых металлов в растворимые формы и повышению их уровня до опасного.

5. Как показала имитационная камерная модель распространения загрязнителя, компоненты техногенных вод, не задерживаясь надолго в системе р. Кенти, выносятся в конечный водоем – Ср. Куйто; к настоящему времени туда поступило около 70% ионов калия от общего количества стоков за 1983-2001 гг. Интенсивность переноса калия зависит от периода водообмена данного озера; константы переноса из крупных озер (Койвас, Кенто) ниже, чем у более мелких озер (Окуневое, Куроярви, Поппалярви, Юляярви, Алаярви).

6. Вода хвостохранилища оказалась сильно токсичной для планктонных ракообразных. Главным фактором токсичности были ионы калия: их концентрация была в 6-20 раз выше, чем пороги хронической токсичности калия для всех изученных видов (из водоемов Карелии).

7. Загрязнение техногенными водами системы р. Кенти привело к снижению численности и биомассы и перестройке структуры сообщества зоопланктона. Одни виды исчезали (обитатели водоемов тундры и тайги стенобионтные мезо- и палеолимнические ракообразные, например *H. gibberum*, *E. gracilis*), другие лишь сокращали свою численность (обитатели водоемов зоны широколиственных лесов эврибионтные палеолимнические ракообразные *M. leuckarti*) или даже появлялись впервые за историю изучения водоемов (эврибионтные коловратки *K. quadrata*, *A. girodi*).

8. Изученные виды планктонных ракообразных демонстрировали различную реакцию на разные компоненты техногенных вод (ионы калия,

натрия, кальция, магния, лития) (например, для *E. gracilis* максимальной токсичностью обладал калий, для *C. affinis* – магний, для *H. gibberum* – кальций). Комбинированное действие катионов на разные виды также различалось (например, для *E. gracilis* негативное действие калия сильно ослаблялось присутствием кальция (антагонизм), а для *H. gibberum* – кальций усиливал токсичность раствора калия (аддитивное действие).

9. Технология полного факторного эксперимента может быть успешно использована для характеристики комбинированного острого токсического действия минеральных загрязнителей на гидробионтов.

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность за разностороннюю помощь в работе моему мужу и научному консультанту, А.В. Коросову; за всемерную поддержку – Э. В. Ивантеру, Т.П. Куликовой и Л. И. Власовой я выражаю огромную благодарность за любезно предоставленные данные, интересное сотрудничество на протяжении многих лет, ценные советы и рекомендации при описании проб зоопланктона. Я благодарна А.К. Морозову за ценные советы при анализе гидрохимических данных, а также за любезно предоставленные данные, М.Т. Сярки – за предоставленную ею программу, З.С. Кауфману – за советы при теоретическом осмыслении материалов, И.В. Пименовой – за плодотворный, интересный совместный труд в лаборатории и экспедиции; сыну А.А. Коросову – за помощь при математической обработке и работе с компьютерными программами. Благодарю организаторов и участников экспедиций на водоемы системы р. Кенти, без которых не были бы собраны эти уникальные данные – В.И. Кухарева, А.Р. Хазова, А.В. Рябинкина, М.В. Калмыкова, а также всех моих коллег, у которых я находила добрый совет, помощь и поддержку, без которых трудно было бы выполнить эту работу.

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Калинкина Н.М., Коросов А.В. Оценка естественных колебаний плодovitости в культуре *Daphnia magna* Straus // Биология внутренних вод (инф. бюллетень), 1988, № 78. С. 25-28.
2. Калинкина Н.М. Экспресс-метод определения численности клеток водорослей в культуре / Актуальные проблемы биологии и рационального природопользования. Петрозаводск, 1990. С. 40-41.
3. Калинкина Н.М. Токсикорезистентность дафний на ранних стадиях онтогенеза / Экологическая физиология водных организмов. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного университета, 1992. С. 83-86.
4. Кучко А.А., Сазонов С.С., Калинкина Н.М., Коломыщев В.А., Кравченко А.В., Курхинен Ю.П., Курапцева С.В., Белоусова Н.А., Андреев К.А. Экологическая ситуация в Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского научного центра РАН, 1993. 208 с.
5. Калинкина Н.М., Коросов А.В. Механизм формирования резистентности водных животных к действию неорганических соединений / Вестник Днепропетровского университета. Биология и экология. Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского университета, 1993. Вып. 1. С. 164.
6. Литвинова И.А., Калинкина Н.М. Опыт применения компонентного анализа для характеристики распространения загрязняющих веществ внутри водоема / Гидрологические исследования на водоемах Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1994. С. 29-33.
7. Калинкина Н.М., Коросов А.В. Исследование химической толерантности гидробионтов в полевых условиях методами водной токсикологии // Контроль состояния и регуляция функций биосистем. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 1995. С. 93-97.
8. Дубровина Л.В., Калинкина Н.М., Лозовик П.А. Факторы токсичности для гидробионтов техногенных вод Костомукшского ГОКа / Влияние техногенных вод горно-обогатительного комбината на водоемы системы реки Кенти. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1995. С. 15-25.
9. Калинкина Н.М. Прогноз последствий минерального загрязнения для планктонных ракообразных озер Северной Карелии / Современные проблемы гидроэкологии. Международная конференция. СПб., 1995. С. 25.
10. Калинкина Н.М., Дубровина Л.В. Сравнительная устойчивость планктонных ракообразных к действию неорганических компонентов и техногенных вод горнообогатительного комбината / Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Международная конференция. Петрозаводск, 1995. С. 134-135.
11. Калинкина Н.М., Власова Л.И., Хазов А.Р. Устойчивость популяций планктонных ракообразных озер северной Карелии к минеральному загрязнению / Экологические проблемы Севера Европейской территории России. Всероссийское совещание. Апатиты: Изд-во КолНЦ РАН, 1996. С. 97-98.
12. Калинкина Н.М., Дубровина Л.В., Федорова Н.В. Использование зоопланктонных организмов природных водоемов при биотестировании сточных вод / VII Съезд гидробиологического общества РАН. Казань, 1996. С. 65-67.
13. Kalinkina N.M., Vlasova L.I., Khasov A.R. The decreasing of biodiversity in zooplankton communities of Karelia northern lakes on the influence of mineral pollution // Biodiversity of Fennoscandia (diversity, human impact, nature conservation). Petrozavodsk, 1997. P.17-18.

14. Кухарев В.И., Калинин Н.М., Дубровина Л.В., Рябинкин А.В., Власова Л.И., Морозов А.К., Лозовик П.А. Комплексная оценка эколого-техногенной нагрузки (Костомукшский ГОК) на водные системы (р.Кенти) // Инженерная экология. 1998. № 6. С. 33 - 41.

15. Кухарев В.И., Власова Л.И., Калинин Н.М., Рябинкин А.В., Хазов А.Р., Чекрыжова Т.А. Исследование влияния техногенных вод Костомукшского ГОК на водоемы системы р.Кенти (бассейн р.Кемь) методами гидроэкологии / Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия. Всероссийское совещание. Апатиты, 22-25 июня 1998 г. Апатиты, 1998. С.68-70.

16. Калинин Н.М., Дубровина Л.В., Федорова Н.В. Сравнительная характеристика *Daphnia magna* Straus и *Simoscephalus serrulatus* Koch. как тест-объектов при биотестировании сточных и природных вод / Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия. Всероссийское совещание. Апатиты, 22-25 июня 1998 г. Апатиты, 1998. С. 71-72.

17. Калинин Н.М., Филенко С.М., Коросов А.В. Резистентность естественных популяций пресноводного зоопланктона к минеральному фактору / Проблемы экологической токсикологии. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного университета, 1998. С. 49-52.

18. Калинин Н.М. Власова Л.И. Соотношение численности эколого-географических групп зоопланктона как показатель изменения состояния загрязненных озер / Биоиндикация-98. Международная школа молодых ученых. 21-28 сентября 1998 г. Петрозаводск, 1998. С. 88-89.

19. Калинин Н.М. Контроль загрязнения водоемов / Экологические исследования природных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1999. С. 77-83.

20. Калинин Н.М. Два метода биотестирования сточных вод / Экологические исследования природных вод Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1999. С. 83-87.

21. Калинин Н.М. Роль соотношения основных катионов при адаптации гидробионтов к условиям водоемов Восточной Финноскандии / Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии. Международная конференция. Петрозаводск, 1999. С. 128-129.

22. Калинин Н.М., Пименова И.В. Аклимация гидробионтов из водоемов системы р.Кенти к повышенным концентрациям калия / Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финноскандии. Международная конференция. Петрозаводск, 1999. С. 129.

23. Хазов А.Р., Калинин Н.М., Власова Л.И. Стабильность сообществ гидробионтов и оценка их биологического разнообразия в условиях минерального загрязнения водоемов северо-запада Карелии // Экология. 1999. № 5. С. 373-374.

24. Калинин Н.М. Роль лигнинных веществ в процессах эвтрофирования Кондопожской губы / Онежское озеро. Экологические проблемы. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 1999. С. 228-238.

25. Калинин Н.М. Власова Л.И., Морозов А.К. Сравнительная толерантность эколого-географических групп пресноводного зоопланктона к соотношению главных катионов// Важнейшие результаты научных исследований КНЦ РАН. Петрозаводск, 1999. С. 33-35.

26. Калинин Н.М. Использование кривых летальности для прогноза состояния популяций гидробионтов в условиях минерального загрязнения// Сохранение биологического разнообразия Фенноскандии. Международная конференция. Петрозаводск, 2000. С.41-42.

27. Пименова И.В., Калинин Н.М. Причины токсичности отходов горнорудного производства для зоопланктона водоемов Карелии// Поморье в Баренц-регионе на рубеже веков: экология, экономика, культура". Международная конференция. Архангельск, 2000. С. 178-179.

28. Калинин Н.М., Пименова И.В. Влияние ионного состава воды на зоопланктон водоемов Карелии // Проблемы гидроэкологии на рубеже веков. Международная конференция. СПб, 2000. С. 68.

29. Калинин Н.М., Кухарев В.И. Реакция сообществ зоопланктона и зообентоса водоемов Карелии на увеличение минерализации и изменение ионного состава воды // VIII съезд Гидробиологического общества РАН (Калининград, 16-23 сентября 2001 г.). Т. 1. Калининград, 2001. С. 239.

30. Калинин Н.М. Прогноз состояния популяций гидробионтов при нарушении ионного состава воды // Экология, 2002. № 1. С. 32-35.

31. Калинин Н.М., Кухарев В.И., Горьковец В.Я., Раевская М.Б., Морозов А.К. Техногенное изменение состава природных вод севера Карелии // Геоэкология, 2002, № 4. С. 333-339.

32. Калинин Н.М., Пименова И.В. Увеличение резистентности *Simocephalus serrulatus* Koch при акклимации к повышенным концентрациям калия // Биология внутренних вод, 2002. № 3. С. 93-96

33. Калинин Н.М., Кухарев В.И., Коросов А.В., Горьковец В.Я., Раевская М.Б., Морозов А.К., Куликова Т.П., Власова Л.И. Оценка воздействия отходов Костомукшского ГОКа на водные экосистемы (анализ данных за 1981-2001 гг.) // Ресурсовоспроизводящие, малоотходные и природоохранные технологии освоения недр. Материалы первой международной конференции. Москва, Россия, 16-18 сентября 2002 г. Москва, 2002. С. 264-266.

34. Калинин Н.М. Эволюционный и эколого-токсикологический подходы к изучению состояния водоемов в условиях антропогенного воздействия // Карелия и РФФИ. Научная конференция, посвященная 10-летию РФФИ (1-3 октября 2002 г.). Петрозаводск, 2002. С. 30-31

35. Горьковец В.Я., Раевская М.Б., Калинин Н.М., Кухарев В.И., Морозов А.К. Источники поступления минеральных компонентов в техногенные воды Костомукшского ГОКа и их влияние на гидробионтов // Карелия и РФФИ. Научная конференция, посвященная 10-летию РФФИ (1-3 октября 2002 г.). Петрозаводск, 2002. С. 22-23.

36. Калинин Н.М., Пименова И.В. Применение методов экологической токсикологии при оценке состояния водоемов в условиях загрязнения отходами горнорудного производства // Современные проблемы водной токсикологии. Всероссийская конференция, 19-21 ноября 2002 г., Борок., 2002. С. 87.

37. Пименова И.В., Калинин Н.М. Реакция некоторых видов пресноводного зоопланктона на комбинированное действие калия, натрия, кальция и магния // Современные проблемы водной токсикологии. Всероссийская конференция, 19-21 ноября 2002 г., Борок, 2002. С. 119-120.

38. Калинин Н.М., Пименова И.В. Выращивание лабораторных культур ветвистоусых рачков *Daphnia magna* Straus и *Simocephalus serrulatus* Koch / Водная

среда Карелии: исследования, использование и охрана. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. С. 103-111.

39. Калинкина Н.М., Кухарев В.И., Морозов А.К., Рябинкин А.В. Современное состояние водоемов системы реки Кенти / Водная среда Карелии: исследования, использование и охрана. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. С. 53-59.

40. Калинкина Н.М., Кухарев В.И., Морозов А.К., Рябинкин А.В., Власова Л.И. Критические уровни минерального загрязнения экосистемы р. Кенти / Гидроэкологические проблемы Карелии и использование водных ресурсов. Петрозаводск: Изд-во Карельского НЦ РАН, 2003. С. 103-110.

41. Коросов А.В., Калинкина Н.М. Количественные методы экологической токсикологии. Методическое пособие. Петрозаводск: Изд-во Петрозаводского государственного университета, 2003. 50 с.

42. Калинкина Н.М. Куликова Т.П., Морозов А.К., Власова Л.И. Причины техногенного изменения сообщества пресноводного зоопланктона // Известия АН Серия Биологическая, 2003. № 6. С. 1-7.

43. Калинкина Н.М., Коросов А.В., Куликова Т.П., Власова Л.И., Морозов А.К. Эволюционная обусловленность реакции гидробионтов на загрязнение (на примере планктонных ракообразных // Биология внутренних вод. (в печати).