

15. Татарников О. М. Использование свойств геолого-геоморфологической среды при освоении человеком территории Псковской области в позднеледниковье в голоцене // Материалы межрегион. конференции «Запад России и ближнее зарубежье». – Псков: ПГПУ, 2005. – С. 153-156.
16. Якушко О. Ф. Озероведение (География озер Белоруссии). – Минск: Высшая школа, 1981. – 223 с.
17. Якушко О. Ф., Махнач Н. А. Основные этапы позднеледниковья и голоцена Белоруссии // Проблемы палеогеографии антропогена Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1973. – С. 76-94.
18. Beskow G. Erdflessa nad strukturboden der Hochgebirge im Lichte der Frosthebung // GeolForhanle, V. 52, h. 4, 1930. – P.44-55.
19. De Geer G. A geochronology of the last 12 000 years // Conite Rendus 11-th Int. Geol. congress, Stockholm, 1910. – Stockholm: 1912, V. 1. – P. 241-258.
20. De Geer G. Geochronology Suecica Principles // R. Svenska Vatenkops. Acad. Handl., 1940, ser. 3, V. 18. № 6. – 940 s.
21. Gross H. Das Allerod-interstadial als leithorizont der leitzten vereisung in Europe und America // Eiszeitalter und gegenwart, 1954, Bd. 4-5. – S. 100-115.

О. А. Лебедева, Г. П. Филиппова

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ТОЛЕРАНТНОСТЬ РЫБ ПСКОВСКО-ЧУДСКОГО ОЗЕРА

В настоящее время при усилении антропогенного воздействия на окружающую среду изучение пластических возможностей каждого вида на всех уровнях его организации и во все периоды жизни становятся важнейшей проблемой. Меняется окружающая среда, а вместе с ней меняется и понятие «нормы», так как выявляются все новые и новые ее модификации, новые уровни изменчивости, находящиеся в скрытом состоянии.

Особенно опасно неблагоприятное воздействие изменяющихся условий в раннем онтогенезе, так как строение и функции организма получают свое законченное выражение только в процессе развития, в последовательном разворачивании заложенной программы усложнения организации, осуществляемой морфогенетическими корреляциями, являющимися механизмом, определяющим стабильность исторически сложившегося морфогенетического пути развития каждого вида [20].

Антропогенные влияния сильнее естественных в силу своей интенсивности. Под влиянием антропогенных факторов происходит разрушение биоценологических связей популяции, изменяется их генотип. Антропогенный пресс представляет главную причину преобразования экосистем и процессов в природе, поэтому весьма важно выяснить адаптив-

ность организма, его толерантность к окружающей среде на ранних стадиях онтогенеза.

Экологическая толерантность (от лат. *tolerantia* – «терпение») – «означает выносливость вида по отношению к колебаниям какого-либо экологического фактора, причем диапазон между экологическим минимумом и максимумом фактора составляет предел толерантности. Толерантные организмы – это виды, весьма устойчивые к неблагоприятным изменениям окружающей среды» [2, с. 470]. Закон толерантности, открытый В. Шелфордом (1913) и дополненный Ю. Одумом [17] гласит, что лимитирующим фактором процветания может быть как минимум, так и максимум экологического фактора, однако организмы могут иметь широкий диапазон толерантности к одному экологическому фактору и низкий к другому. Организмы с широким диапазоном в отношении всех экологических факторов обычно наиболее распространены. Если условия к какому-либо экологическому фактору не оптимальны для вида, то диапазон толерантности может сузиться в отношении и других факторов [2, с. 207].

Численность популяций рыб зависит от ряда факторов, в числе которых значительную роль играет принадлежность к тому или иному фаунистическому комплексу.

Ихтиофауна Псковско-Чудского озера складывается из нескольких фаунистических комплексов: рыбы третичной фауны (щука, налим, плотва, язь, елец, пескарь, линь, голянь, голец, вьюн, щиповка, окунь, ерш, колюшка, карась, сиг, хариус), рыбы южного происхождения (жерех, густера, лещ, сырть, синец, чехонь, уклея, быстрянка, верховка, сом, судак, красноперка, голавль), рыбы северного происхождения, распространившиеся с Балтийского моря (ряпушка, снеток, корюшка, форель) и угорь, нерестающийся в Атлантическом океане [1, 16, 18].

Рыбы третичной фауны обладают большей толерантностью, чем южные мигранты. Это подтверждается высокой численностью окуня, ерша, плотвы и резким снижением запасов жереха, сырти, леща, сома и полным исчезновением из Псковско-Чудского озера синца.

При оценке термолабильности чрезвычайно важно знать границы оптимальной зоны, т.е. самую высокую и самую низкую температуру, при которой нормальное развитие невозможно.

Температурный режим рыб различных экологических групп различен (см. табл. 1): у зимненерестующих эмбриональное развитие длительное, протекает при постоянной низкой температуре, у весенненерестующих – относительно короткое при резких колебаниях тем-

пературы даже в течение суток. Поэтому и температурная реакция и адаптации развития у разных групп различны: у осенне-зимненерестующих более узкие, у весенненерестующих более широкие. Широкий диапазон адаптаций к внешним воздействиям (широкая норма реакции) являются едва ли не самым существенным из всех факторов, обеспечивающих размножение и развитие рыб [11].

В течение ряда лет нами проводились экспериментальные исследования по выяснению действия температуры, света, рентгеновского облучения, микроэлементов, сельхозудобрений, солей тяжелых металлов и других факторов на эмбриогенез рыб, населяющих водоемы России. В настоящем сообщении излагаются результаты действия температурного фактора на ранний онтогенез промысловых видов рыб Псковско-Чудского озера (чудской сиг, ряпушка, судак, снеток, лещ, плотва, налим, щука, ерш, окунь). В ходе эксперимента обращалось внимание на продолжительность и скорость развития, диапазон оптимальных температур, выживаемость эмбрионов, степень сформированности потомства. Результаты экспериментов сравнивались с данными наблюдений в натуральных условиях. Развитие прослеживалось от оплодотворения икры до перехода личинок на экзогенное питание.

Таблица 1

Зона толерантности рыб к температурному фактору

Вид рыб	Эмбриогенез		Примечание
	Длительность, сутки	Температура, °С	
Снеток	14 - 18	6 - 14	Более полные сведения о размножении и развитии рыб, населяющих водоемы Псковской области, представлены в монографии «Экологический мониторинг дельты реки Великой» [21, 22]
Чудской сиг	160 - 180	2 - 5	
Ряпушка	160 - 175	2 - 5	
Окунь	16 - 18	8 - 15	
Лещ	6 - 10	14 - 17	
Судак	8 - 12	14 - 20	
Плотва	8 - 14	8 - 17	
Налим	56 - 85	2 - 6	
Ерш	10 - 18	6 - 12	
Щука	12 - 25	4 - 18	

Весьма интересно было установить, какова скорость эмбриогенеза рыб в различных условиях инкубации. Полученные экспериментальные данные и наблюдения в природе позволили построить кривые, отражающие зависимость продолжительности, скорости развития, длины вылупившихся личинок и гибели эмбрионов от температурного фактора у снетка (рис. 1), чудского сига (рис. 2), ряпушки (рис. 3).

Анализ кривых (рис. 1) показывает, что продолжительность развития и вылупления эмбрионов снетка в водоеме и в опыте с повышением температуры уменьшается. Место пересечения этих кривых наблюдается в диапазоне температур 12-14⁰, что соответствует температурным условиям конца инкубации икры снетка в природе. Оптимум развития, если судить по выживаемости, также находится в этом диапазоне. На графике отчетливо

прослеживается стимулирующий эффект высоких и тормозной низких температур. Опыты показали, что адаптации снетка к условиям постоянных температур проявляются не только в изменении длительности, скорости эмбриогенеза и выживаемости потомства, но и сроков закладки органов, степени морфофизиологической дифференцировки эмбрионов и личинок [8, 9].

Если признать за норму развитие снетка в водоеме, то размах изменчивости при 12-14⁰ отвечает оптимуму, т.е. согласуется с кривыми, изображенными на рис. 1. Наибольшие изменения в последовательности прохождения стадий наблюдаются при низких температурах (2-8⁰), наименьшие – при высоких (14-20⁰).

Эмбрионы крайних вариантов менее жизнеспособны, поскольку они имеют большие отклонения от нормы. Модальная группа развивается благополучно, но и здесь имеет

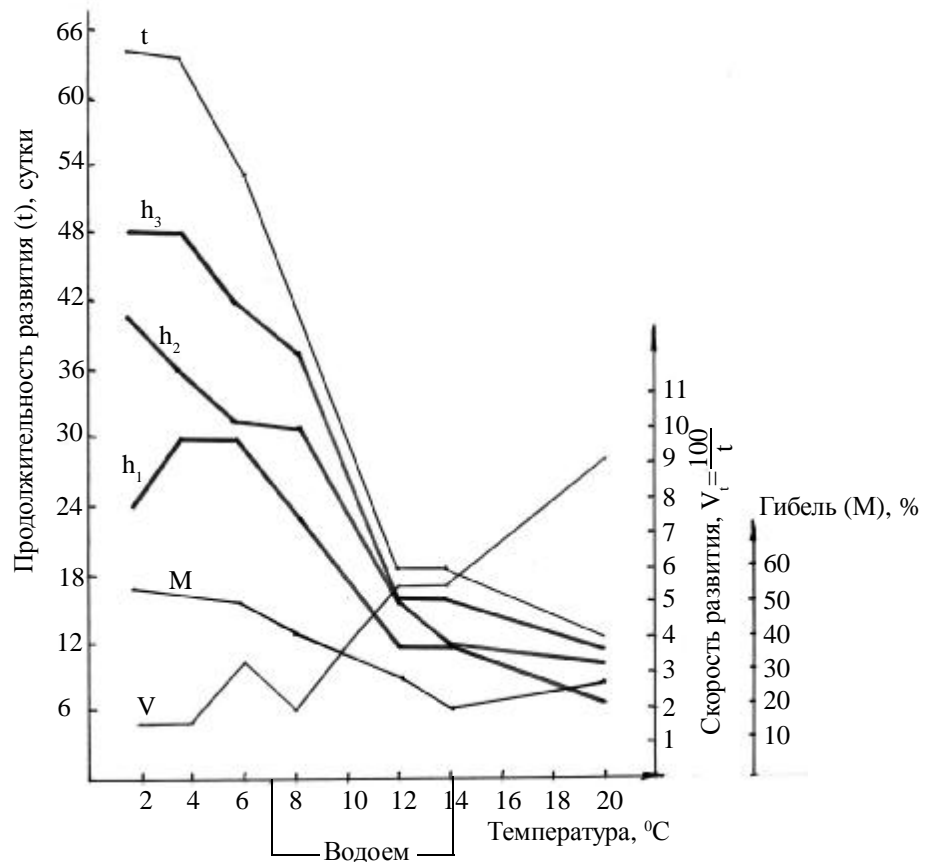


Рис. 1. Продолжительность (t), скорость развития (V), выживаемость (M) и время вылупления эмбрионов снетка (h – начало, h – массовое, h – окончание вылупления) в различном температурном диапазоне

место разброс в наступлении стадий. Широкий размах изменчивости, проявляющийся при изменении температурных условий, может служить своеобразным тестом для определения состояния икры и личинок снетка [7].

Продолжительность вылупления при различных постоянных температурах также не одинакова. Малая продолжительность вылупления в водоеме (до 4-х суток) обеспечивает объединение молоди в стаи и выход их в открытую часть озера [14]. При растянутом вылуплении этот процесс нарушается. Так, при температуре 2° вылупление продолжалось 40 суток, при 4° – 35 суток, при 8° – 28 суток, при 12° – 7 суток, при 14° – 7 суток и при 20° – 6 суток.

Вылупившиеся в разных температурных условиях эмбрионы снетка находятся на разных уровнях морфологической и физиологической дифференцировки. Вылупившиеся в водоеме личинки снетка по внешнему виду и дифференцировке органов более однообразны [9, 13], чем в условиях эксперимента, что вполне согласуется с дружным нерестом и вылуплением. Их выживаемость также будет определяться в основном температурным фак-

тором. Результаты действия экстремальных температур на развитие снетка представлены в одной из наших работ [7].

На основании проведенных экспериментов и наблюдений в природе можно заключить, что снеток – очень пластичная рыба, приспособляющаяся к широкому диапазону температурных условий. Диапазон температурных адаптаций снетка Псковско-Чудского озера находится в пределах 9-16°, но предпочитаемая температура развития составляет 12-14°. Личинки снетка выдерживают большие колебания температур. Таким образом, регулируя температурный режим, можно создать оптимальные условия для развития снетка.

Изучение температурного воздействия на ранний онтогенез сига и ряпушки позволило определить границы оптимума, при котором происходит нормальное развитие эмбриона. Диапазон оптимальных температур эмбриогенеза сига лежит в пределах +1,5-6° (наиболее благоприятны температуры +2-5°С), ряпушки – +1,5-7° (+2-5°С более благоприятны), что отчетливо прослеживается на графиках (рис. 2, 3). При этих температурах эмбри-

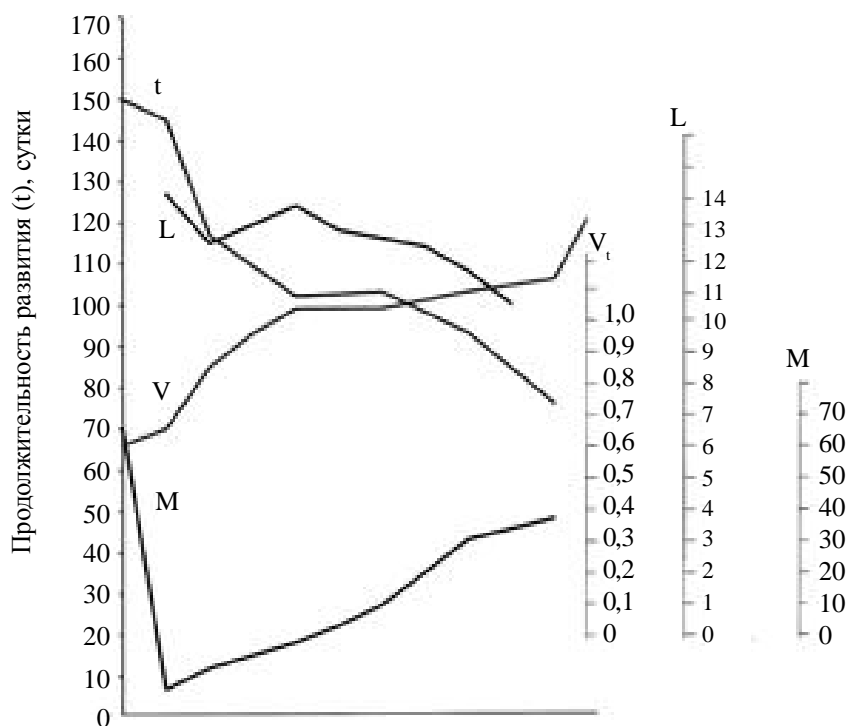


Рис. 2. Влияние температуры на развитие чудского сига – на продолжительность развития (t), его скорость (V) и результат (длину тела L) и гибель эмбрионов (M)

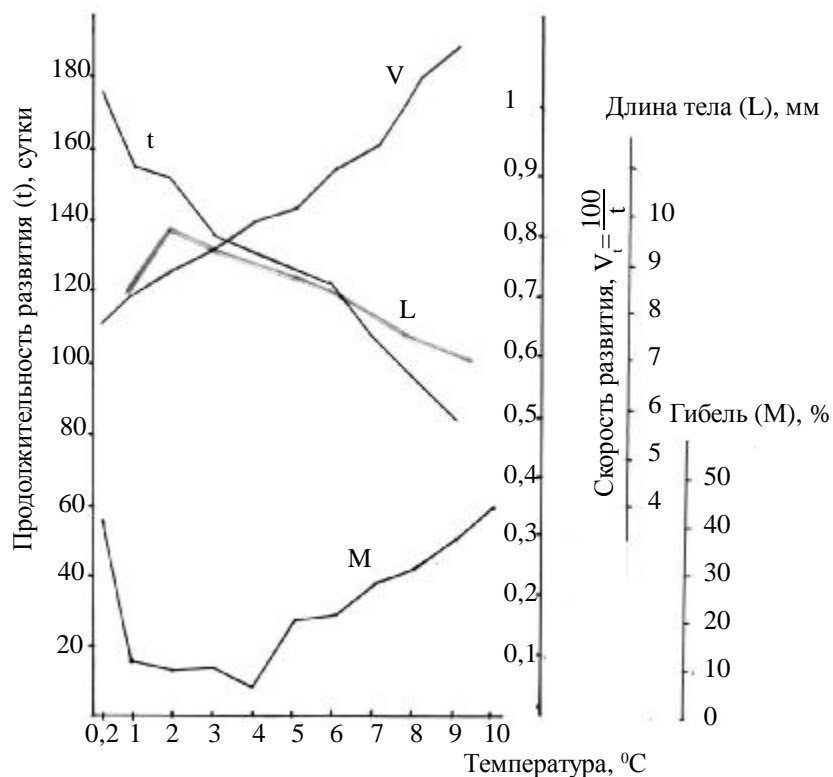


Рис. 3. Влияние температуры на развитие ряпушки – на продолжительность эмбриогенеза (t), его скорость (V) и результат (длину тела личинок, L и гибель эмбрионов, M)

оны вылупляются без каких-либо отклонений от нормы, а развитие личинок протекает без заметных нарушений.

Всеми опытами с икрой сига, как при низких температурах 0,2-1°С, так и при высоких 16-20°С подтверждается, что яркая икра, содержащая больше каротиноидных пигментов, всегда более стойка по сравнению с икрой светлой и погибнет позже. Однако в ходе исследований было подмечено, что при действии экстремальных температур икра гибнет на одних и тех же стадиях развития, независимо от количества содержащихся в ней каротиноидов [5]. В. М. Коровина отмечает, что реакция зародыша на один и тот же фактор зависит от степени его воздействия. Сильные воздействия тормозят эмбриональное развитие, вызывают цитоллиз, и зародыши погибают [3].

Таким образом, на основании наших экспериментов выясняется, что «норма реакции» (толерантности) сига находится в определенных температурных границах (+0,2-10°С), в промежутке между этими значения-

ми температур амплитуда ответной реакции организма может иметь самый различный характер, то увеличиваясь, то уменьшаясь.

Оказывает ли влияние на жизнестойкость потомства время закладки органов и прохождения стадий развития, вызываемая действием различных температур? Утвердительный ответ подтверждается тем, что как пониженные температуры (+0,2°, 1°), так и повышенные (+8-10°) действуют угнетающе на эмбрионов сига, вызывают уродства, приводят к значительной гибели. Личинки более стойки к изменениям температуры, чем эмбрионы. Зона их толерантности находится в пределах от +2°С до +24°С.

При изучении действия температурного фактора на морфогенез рыб были получены интересные результаты. Так, выяснилось, что низкие температуры оптимальной зоны способствуют увеличению роста рыб, а повышенные температуры оптимальной зоны несколько снижают рост зародыша, но ускоряют развитие (табл. 2, рис. 3).

Влияние температуры инкубации на рост эмбрионов

Вид	Температура, °С									
	Длина тела личинок при вылуплении, мм								Изменчивость по длине в диапазоне оптим. температур, мм	$\frac{L_{max}}{L_{min}}$
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Чудской сиг	11,6	11,7	12,4	12,3	11,8	11,6	11,5	10,8	11,6 – 12,4	
Ряпушка	8,2	9,02	9,0	8,6	8,5	8,2	7,8	7,4	7,8 – 9,02	

И. И. Шмальгаузен указывал, что изменение скорости роста вообще наиболее точно следует закону параболического роста, т.е. удельная скорость роста падает обратно пропорционально времени [19]. Наибольший размер вылупившихся личинок обнаруживается не при самом быстром развитии, а только в средней части температурного диапазона [4, 6]. Очевидно, при высокой температуре велика потеря вещества, связанная с процессами дыхания и выделения, при низкой температуре медленно увеличивается биомасса, поэтому только в средней части температурного диапазона остается больше пластического и энергетического материала для развития организма. Аналогичные результаты были получены в опытах с радужной форелью, с судаком [15]. Размеры взрослых особей в различных климатических регионах также увеличиваются при возрастании температуры от минимума до какого-то определенного значения, а затем уменьшаются по мере увеличения температуры [12].

При температурах выше и ниже оптимальной зоны увеличивается частота аномалий развития, и температура становится мощным тератогенным фактором. Выяснилось

также, что за пределами оптимума температур развития возникают сходные морфологические изменения у молоди исследуемых рыб [10]. Изменения в морфологии приводят к функциональным сдвигам, влияющим на рост эмбрионов, двигательную активность, эмбриональную моторику, ритм сердечных сокращений, чувствительность эмбрионов и личинок, на функционирование аппарата равновесия, процессы кроветворения, уровень основного обмена. Функциональный момент и экологический тесным образом связаны между собой. Действие сублетальных (10-11°) и летальных (14-20°) температур и ее изменение в ходе развития показало, что смена температур оказывает значительное влияние на проницаемость клеточных мембран, обмен веществ зародыша.

Для успешного осуществления работ по воспроизводству необходимо расширение экологоморфофизиологических исследований. Накопление материалов по развитию организмов в разных условиях среды, влиянию этих факторов на жизненные функции будет способствовать выяснению закономерностей адаптации организмов и популяций к новым условиям среды.

Литература

1. Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – Л.: Изд-во ГосНИОРХ. Т. I, 1932. – 543 с.
2. Вронский В. А. Экология: Словарь-справочник. Изд. 2-е. – Ростов-на-Дону: Феникс, 2002. – 576 с.
3. Коровина В. М. Изменение эмбриогенеза рыб и амфибий под влиянием некоторых внешних факторов // Проблемы современной эмбриологии. – М.: Наука, 1964.
4. Лебедева О. А. Сравнительная характеристика раннего онтогенеза сиговых рыб // Природа и хозяйственное использование озер Северо-Запада Русской равнины. – Л.: Ленингр. политехнич. ин-т, 1976. – С. 30-57.
5. Лебедева О. А. Температурные адаптации эмбрионов сиговых // Природа и хозяйственное использование озер Псковской и прилегающих областей. – Псков: ПГПИ, 1971. – С. 122-126.
6. Лебедева О. А. Экологическая толерантность сиговых рыб // Тезисы докладов второго Всес. совещ. по биологии и биотехнике разведения сиговых рыб. – Петрозаводск, 1981. – С. 13-17.
7. Лебедева О. А., Завьялова М. Н. Некоторые вопросы экологии снетка Псковско-Чудского озера. – Л.: ГосНИОРХ, 1983. Т. 209. – С. 79-92.
8. Лебедева О. А., Мешков М. М. Температурные адаптации эмбрионов рыб // Тез. докладов Межвузовской науч. конф. «Малые озера Псковской и смежных областей и их использование». – Псков: ПГПИ, 1966. – С. 55-58.

9. Лебедева О. А., Мешков М. М. Изменение сроков закладки органов и продолжительности эмбриогенеза сетка и щуки в зависимости от температуры // Темп индивидуального развития животных и его изменение в ходе эволюции. – М.: Наука, 1968. – С. 83-97.
10. Лебедева О. А., Мешков М. М. Индивидуальная изменчивость некоторых видов сиговых рыб на этапе вылупления // Внутривидовая изменчивость в онтогенезе животных. – М.: Наука, 1980. – С. 114-130.
11. Лебедева О. А., Мешков М. М. Разнокачественность потомства как важнейшая адаптация // Материалы XVI конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. – Петрозаводск, 1971. – С. 115-117.
12. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. – М.: Наука, 1976. – 291 с.
13. Мешков М. М., Лебедева О. А. Видовая специфика темпа индивидуального развития лососевидных // Эволюция темпов индивидуального развития лососевидных. – М.: Наука, 1977. – С. 200-216.
14. Мешков М. М., Сорокин С. М. Снеток Псковского озера (биология и промысел) // Уч. зап. Псковского пед. ин-та. Вып. 1. – Псков: Изд-во «Псковская правда», 1952. – С. 57-107.
15. Мунтян С. П., Резниченко П. Н. Зависимость длины тела зародышей судака от температуры инкубации // Эколого-морфологические и экологофизиологические исследования развития рыб. – М.: Наука, 1978. – С. 124-135.
16. Никольский Г. В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении ет анализа для зоогеографии // Зоол. ж. Т. 26. Вып. 3. 1947. – С. 221-232.
17. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
18. Петров В. В. Факторы формирования ихтиофауны Псковско-Чудского водоёма. – Л.: Изв. ВНИОРХ. Т. 26. Вып. 1. 1947. – С. 3-110
19. Шмальгаузен И. И. Определение основных понятий и методика исследований роста. Рост животных. – М.-Л.: Биомедгиз, 1935. – С. 74-84.
20. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном развитии: Избр. тр. – М.: Наука, 1982. – 383 с.
21. Экологический мониторинг дельты реки Великой. Ч. I // Под ред. О. А. Лебедевой. – Псков: ПГПИ, 2004. – 156 с.
22. Экологический мониторинг дельты реки Великой. Ч. II // Под ред. О. А. Лебедевой. – Псков: ПГПИ, 2004. – 121 с.

И. Г. Соколова

АДВЕНТИВНАЯ ФЛОРА г. ПСКОВА

Флора города – это совокупность всех видов растений, произрастающих на территории города. Среди видов, местных по происхождению, отмечены пришлые виды, появление которых, как правило, связано с деятельностью человека, их принято называть заносными, или адвентивными. Появление пришлых видов отражает современную особенность формирования флоры, обусловленную деятельностью человека, что представляет как научный, так и практический интерес. Изучение адвентивных видов позволяет предусмотреть вероятность вытеснения местных видов аборигенными и прогнозировать дальнейшее изменение флоры как отдельного региона, так и планеты в целом.

Для конкретного региона изучение заносных видов позволяет своевременно установить появление на территории вредных в том или ином отношении растений, принять надлежащие меры по их уничтожению и ограничить их дальнейшее распространение.

Адвентивные виды могут найти применение в формировании растительного покрова города, для этого важно знать их разнообразие.

По нашим данным, в составе флоры г. Пскова отмечено 396 адвентивных видов из 59 семейств, что составляет 28,5% от числа всех видов урбанofлоры Пскова.

В составе адвентивных видов лидируют представители семейств Сложноцветных – *Asteraceae* (53; здесь и далее в скобках указано число видов), Капустных – *Brassicaceae* (48), Злаковых – *Poaceae* (40); Розовых – *Rosaceae* (34), Маревых – *Chenopodiaceae* (28) и Бобовых – *Fabaceae* (22), значительна роль семейств Губоцветных – *Lamiaceae* (14), Зонтичных – *Apiaceae* (13), Бурачниковых – *Boraginaceae* (12). Следует отметить появление видов из семейств, которые не входят в число аборигенных: Мальвовые – *Malvaceae*, Кутровые – *Apocynaceae*, Луносемянниковые – *Menispermaceae*, Тыквенные – *Cucurbitaceae*, Амарантовые – *Amaranthaceae*