

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Коловраткам принадлежит существенная роль в жизни пресноводных экосистем. Количество коловраток может достигать 60-90% от общей численности зоопланктона в некоторых водоемах, а в условиях загрязненных или эвтрофных водоемов ими создается основная доля вторичной продукции (Алимов, 2000). Особенно возрастает доля коловраток в зоопланктоне с увеличением эвтрофирования водоема (Андроникова, 1980, 1996). В современных условиях, когда антропогенная трансформация экосистем стала повсеместным явлением, изучение коловраток приобретает особую актуальность. Благодаря своим небольшим размерам и высоким скоростям обмена, способности быстро наращивать численность путем партеногенетического размножения и пластичным жизненным циклам коловратки являются одним из наиболее чувствительных компонентов водных экосистем, способным быстро реагировать на изменение экологических условий.

Прогресс в понимании динамики численности планктонных животных в значительной степени связан с изучением их рождаемости и смертности (Полищук, 1986; Гиляров, 1987). Меньшее внимание до сих пор уделяется роли выхода из покоящихся яиц, хотя длительное существование коловраток, как и других планктонных животных, несомненно, обеспечивается наличием в их жизненном цикле покоящихся стадий (Богословский, 1969; Marcus, 1984; Kawabata & Ohta, 1989; De Stasio & Hairston, 1992; Ямпольский & Калабушкин, 1992; Ishikawa & Taniguchi, 1994; Brendonck & De Meester, 2003; Schröder, 2005). Крайне немногочисленны работы, в которых изучено соотношение между скоростью размножения популяции в толще воды (за счет партеногенетических яиц) и поступлением молоди из донных покоящихся яиц в природных условиях (Mnatsakanova & Polishchuk, 1996; Hairston, 2000). Отчасти это объясняется тем, что общепринятые методики учета выхода молоди из покоящихся яиц отсутствуют.

В водоемах с разными гидрологическими условиями роль покоящихся стадий может существенно различаться. Особую их роль следует ожидать в крайне нестабильных и непредсказуемых условиях, когда развитие и поддержание популяции в планктоне возможно только за счет пополнения из покоящихся яиц. «Депозит» покоящихся яиц на дне обеспечивает в этом случае «страхование рисков» (bet-hedging), связанных с воздействием неблагоприятных факторов среды в толще воды (Gilbert, 1998; Gilbert & Schreiber, 1998).

Очевидно, что только застав благоприятные условия для своего развития, вышедшая из донных покоящихся яиц молодь коловраток сможет образовать планктонную популяцию. Эта характерная черта жизненных циклов коловраток, позволяющая им непрерывно как бы тестировать условия среды в поисках подходящих условий, обеспечивает биологическое

процветание данной группы. Эта же особенность делает коловраток одним из наиболее чувствительных компонентов водных экосистем, способным быстро реагировать на изменения экологических условий, и она же позволяет с успехом использовать эту группу в целях биоиндикации. Коловратки широко используются как виды-индикаторы для определения качества воды (Sládeček, 1969, 1983; Макрушин, 1974). При этом обычно вычисляют индекс сапробности водоема, рассчитывая его как средний индекс сапробности населяющих водоем видов, с учетом их количественного развития. Попытки более тонкого анализа обычно затрудняются тем, что в большинстве озер, если только они не принадлежат к самым крайним точкам шкалы, гиперэвтрофным или олиготрофным, обитают как виды-индикаторы эвтрофности, так и виды-индикаторы олиготрофности, так что средний индекс сапробности оказывается не слишком информативным. Таким образом, индикаторные возможности коловраток используются еще не в полной мере. Более полное их использование требует разработки адекватных методов анализа присутствия/отсутствия в водоеме видов-индикаторов разного уровня трофности.

Цель и задачи работы. Цель работы – изучить динамику видового состава и численности и жизненные циклы коловраток в водоемах с различными гидрологическими условиями.

Были поставлены следующие задачи:

(1) Проследить динамику численности, рождаемости и смертности и установить роль притока из донных покоящихся яиц в динамике численности планктонных коловраток в водоемах с разными гидрологическими условиями

(2) Охарактеризовать тип жизненного цикла коловраток в водоемах с различными гидрологическими условиями

(3) Используя метод логистической регрессии, разработать новый, вероятностный подход к описанию динамики видового состава коловраток, позволяющий установить связь между вероятностью присутствия вида в планктоне и уровнем трофности водоема

(4) С использованием нового подхода проследить динамику видового состава коловраток и дать ретроспективную оценку изменения уровня трофности озера Глубокое (Московская область) за столетний период наблюдений

Научная новизна. Разработан новый метод анализа изменений видового состава коловраток, основанный на использовании логистической регрессии. Метод предназначен для изучения межгодовой динамики видового состава и показывает вероятность присутствия вида в водоеме в зависимости от величины индекса сапробности вида.

С помощью этого метода обнаружена статистически достоверная тенденция к олиготрофизации озера Глубокого и выявлен момент перехода пелагиали озера от одного трофического состояния к другому.

Для количественного учета притока особей со дна из покоящихся яиц разработана методика отбора ненарушенных колонок грунта с придонным слоем воды, наркотизации коловраток с помощью углекислого газа и кратковременной экспозиции колонок грунта в лаборатории или *in situ*.

С помощью этой методики установлено влияние притока вылупляющейся молодежи из донных покоящихся яиц для возникновения подъёмов численности в планктоне в одном из изученных водоемов.

В другом водоеме с крайне нестабильными межгодовыми и внутригодовыми условиями с использованием той же методики показано, что вылупление в этом случае имеет характер «испытаний среды». Коловратки вылупляются из покоящихся яиц небольшими порциями в течение летнего сезона и, только найдя для себя подходящие условия, развиваются в планктоне.

Практическая значимость. Показано, что индикаторные свойства коловраток в сочетании с адекватным математическим аппаратом (логистической регрессией) могут быть использованы для контроля изменений трофического состояния водоёма, при мониторинге и контроле за эффективностью мероприятий по снижению уровня трофности водоема и улучшению качества воды. Выявлена роль донных покоящихся яиц в существовании и поддержании популяций планктонных животных, что ведет к лучшему пониманию механизмов, обеспечивающих переживание неблагоприятных условий на стадии покоящихся яиц, и должно быть использовано при мероприятиях, направленных на сохранение биоразнообразия. Полученные результаты могут быть использованы при чтении соответствующих разделов курса гидробиологии для студентов университетов.

Апробация работы. Материалы диссертации были доложены на: III Всесоюзном симпозиуме по коловраткам (Борок, 1989); Международной конференции «Diapause in Crustacea» (Санкт-Петербург, 1994); IV Международной конференции по коловраткам (Борок, 2005); Международной конференции «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем» (Санкт-Петербург, 2006); III Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск, 2007); и заседаниях кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 3 в списке, рекомендованном ВАК.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, обзора литературы, пяти глав, выводов и списка литературы. Содержание работы изложено на 197 страницах текста, включает 49 рисунков и 7 таблиц. Список литературы содержит ссылки на 187 источников, из которых 109 на иностранных языках.

Материалом для работы послужили результаты обработки 430 проб и 32 серий опытов.

Глава 1. Обзор литературы

В системе животного мира тип Коловратки (*Rotatoria*) относится к низшим червям Плоскочервеобразных (*Platyzoa*) (Giribet, 2009). Внутри типа выделяют 2 класса: *Digononta* и *Monogononta*. Класс *Digononta* состоит из двух отрядов: *Bdelloidea* и *Seisonidea*. Отряд *Seisonidea* представлен одним родом *Seisona*, состоящим всего из трех видов, живущих как эпибионты на морских ракообразных рода *Nebalia*. Отряд *Bdelloidea* содержит 461 «вид» (Segers, 2008) и населяет преимущественно придонные и прибрежные зоны водоемов, а также почву и различные влажные местообитания. Наиболее разнообразны – включают 1570 видов (Segers, 2008) – коловратки класса *Monogononta*, к которым принадлежат все планктонные коловратки пресных вод. Систематика и филогения коловраток не находятся в неизменном состоянии, отражают разные точки зрения и дополняются новыми исследованиями на молекулярном уровне (Маркевич, 1990, 1993а,б; Markevich, 1993; Welch, 2000; Giribet et al., 2000; Sørensen & Giribet, 2006).

Моногононтные коловратки, наряду с ветвистоусыми и веслоногими ракообразными, являются одной из трех основных групп пресноводного зоопланктона. В силу высокой скорости размножения их численность может достигать 1000 экз/л. По своему происхождению коловратки – первично пресноводные организмы. Представители этой группы распространены практически всесветно и встречаются во всех типах пресноводных биотопов, от крупных постоянных озер до маленьких временных луж и интерстициальных и капиллярных местообитаний, от закисленных водоемов, оставшихся после горных разработок, до содовых озер, от ультраолиготрофных Альпийских озер до сточных канав и даже открытого океана (Segers, 2008).

Экологический успех коловраток обеспечивается их малыми размерами, высокой фенотипической пластичностью, высоко адаптивным аппаратом мастакса, а также наличием

покоящихся стадий, замечательным образом приспособленных к высушиванию и расселению как с помощью ветра, так и с помощью животных, последнее – из-за способности прилипать, например, к лапам птиц (Кутикова, 1970; Галковская и др., 1988; Hairston, 1998; Segers, 2008). Сочетание особенностей жизненного цикла, позволяющих с помощью партеногенетического размножения быстро наращивать численность в благоприятных условиях, а с помощью покоящихся яиц – переживать неблагоприятные условия (распространение во времени) и эффективно расселяться (распространение в пространстве), создает уникальные условия для биологического прогресса этой группы.

Для моногононтных коловраток характерна гетерогония, или чередование способов размножения. Большую часть времени популяция размножается партеногенетически, а затем в ней появляются самцы, и партеногенетическое размножение сменяется двуполым (рис. 1). В результате полового процесса образуются покоящиеся яйца, покрытые толстой оболочкой, из которых после более или менее продолжительного периода покоя (диапаузы) вылупляются самки, и цикл повторяется вновь (Segers, 2008). Стадия покоя (диапауза) может продолжаться от нескольких дней до многих лет (Nipkow, 1952; Pourriot & Snell, 1983). В течение вегетационного сезона число периодов двуполого размножения может варьировать от нуля (ациклия; популяция размножается исключительно партеногенетически) до одного (моноциклия) или нескольких (полициклия) (Birky & Gilbert, 1971; King, 1980; Virro, 2001).

Исследователи, изучающие диапаузу у моногононтных коловраток, уделяют основное внимание факторам, контролирующим процессы перехода к двуполому размножению и образования покоящихся яиц, а также факторам, влияющим на их выживаемость (Pourriot & Snell, 1983; Gilbert, 1993; общий обзор: Alekseev et al., 2007). В контексте настоящей работы основное внимание уделяется вылуплению из покоящихся яиц и притоку особей со дна в толщу воды. Эти процессы могут определять развитие популяции в планктоне в условиях межсезонной нестабильности, когда популяция в некоторый период в течение года («сезон») прекращает свое существование (например, в силу промерзания водоема зимой), а затем в начале благоприятного сезона воссоздается в планктоне за счет выхода из покоящихся яиц. После этого в течение более или менее длительного времени популяция существует в толще воды независимо или почти независимо от притока со дна, пока наступление очередного неблагоприятного сезона не прекратит ее существование в планктоне. С другой стороны, приток особей со дна может определять развитие популяции в планктоне в условиях внутрисезонной нестабильности, когда водоем испытывает нерегулярные неблагоприятные воздействия в течение сезона, например, летом, и длительное существование планктонной популяции невозможно. В этом случае в каждый данный момент «успех» вылупления из покоящихся яиц, связанный с возможностью развития популяции в толще воды, не

гарантирован, и лишь в некоторые моменты происходит развитие, обычно кратковременное, популяции в планктоне. Такое вылупление из покоящихся яиц играет роль «страхования рисков» (bet-hedging; Gilbert, 1998; Gilbert & Schreiber, 1998) и наиболее вероятно в условиях непредсказуемой среды (Ricci, 2001). Многократные выходы со дна как бы тестируют толщу воды на предмет ее благоприятности для последующего развития вида в планктоне. В главах 2-4 описаны исследования, проведенные нами на мелководных водоемах с неустойчивым гидрологическим режимом, вызванным вероятным промерзанием и заморами, паводками или нерегулярными пусками воды. Соответственно, в этих главах основное внимание уделено возможной роли вылупления из покоящихся яиц и выхода со дна в толщу воды в развитии популяции в начале благоприятного сезона или в «испытаниях среды». Напротив, глава 5 посвящена изучению большого, глубокого, постоянно существующего водоема. В этом случае основное внимание уделено многолетней динамике сообщества коловраток.

Глава 2. Динамика популяций массовых видов коловраток в пойменном озере с межсезонной нестабильностью (на примере озера Чиртово)

Предметом нашего интереса в этой и следующей главах будут коловратки, населяющие мелкий, богатый органикой водоем, находящийся в пойме реки. Временной масштаб нестабильности этого водоема – порядка одного года, поскольку зимой озеро на значительную глубину промерзает, а в оставшейся его части, вероятно, создаются заморные условия. В результате в начале каждого сезона планктонное население создается заново. Вдобавок в годы высоких паводков (которые случаются не каждый год) в водоем попадает рыба из реки. При этом таксономический состав планктонного сообщества зависит от уровня паводка: в годы, когда в водоем заходит рыба, в нем развиваются преимущественно коловратки, в годы, когда рыбы нет, – преимущественно ракообразные, которые подавляют развитие коловраток. Таким образом, планктонные коловратки испытывают двойной пресс нестабильности: прекращение существования в зимнее время и непредсказуемое развитие конкурирующих с ними ракообразных. Задачей настоящей главы было выявить приток из донных покоящихся яиц и пополнение планктонных популяций коловраток, исходя из наблюдений за рождаемостью и смертностью в планктоне.

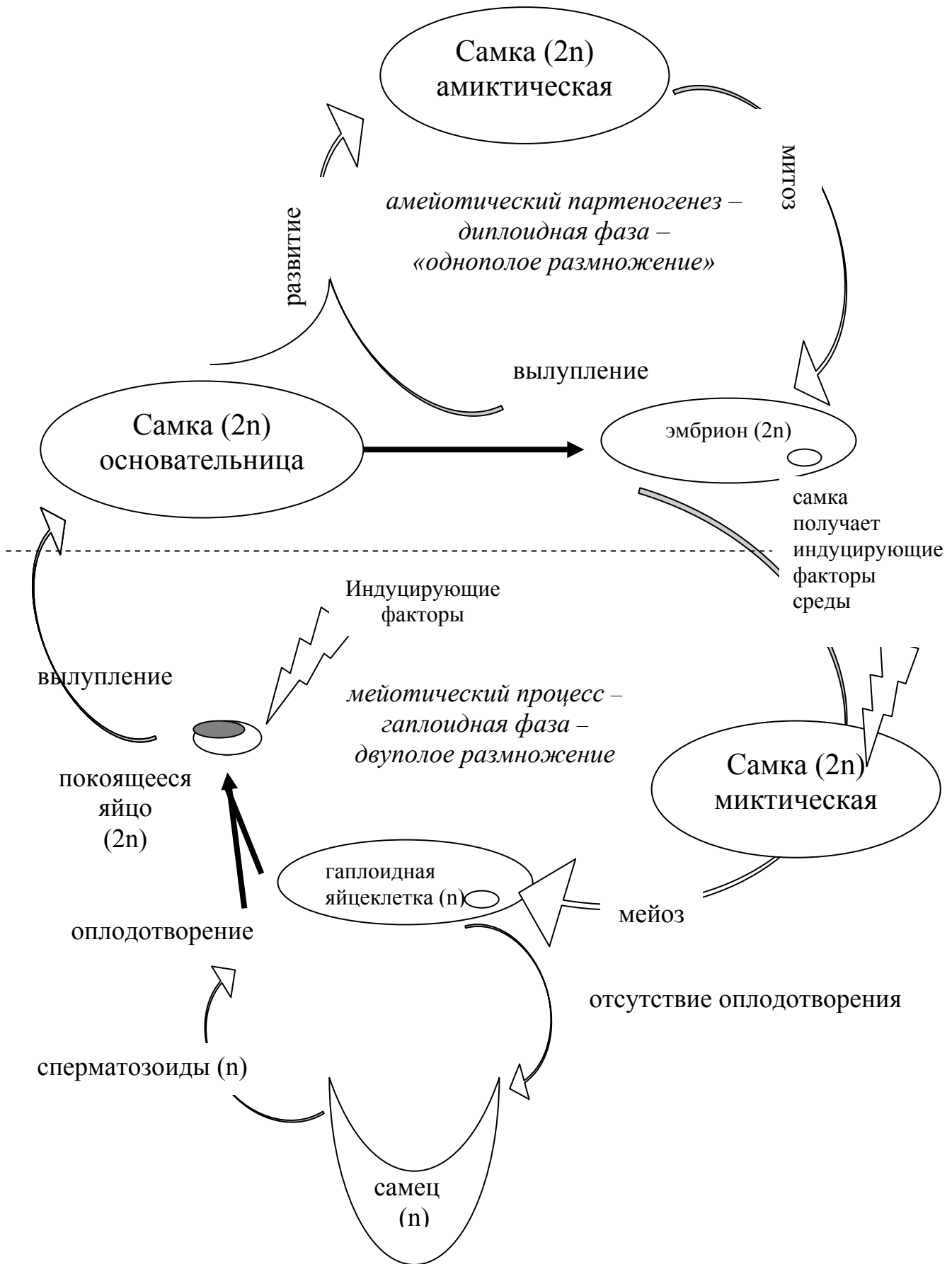


Рис. 1. Схема жизненного цикла моногоннтных коловраток (по Wallace & Ricci, 2002, с изменениями)

Материал и методика. Работу проводили на озере Чиртово (Нижегородская область), расположенном в пойме Оки. Хотя это водоем весьма протяженный (общая площадь 62 га), его ширина (примерно 100 м) и глубина (средняя – 1,5 м, максимальная – 2 м) невелики. В озеро поступают сточные воды с находящегося поблизости свиноводческого комплекса, поэтому в нем высоки концентрации биогенов (N-NH₄, 59 мг/л; P-P₂O₅, 15,5 мг/л; Ворошилов и др., 1985).

Для 9 массовых видов коловраток, развивавшихся в озере в 1986 г. в летние месяцы, был прослежен ход сезонных кривых численности, рождаемости и смертности, а также время появления и количество самок с покоящимися яйцами или яйцами на самца. Отбор проб производили сетью Джели с площадью входного отверстия 0,05 м² и диаметром ячеи сита 125 мкм согласно общепринятым методикам. Интервал между пробами – 3 дня – был по возможности близким к продолжительности развития яиц. Интервал равный времени развития яиц обеспечивает оптимальные условия для оценки рождаемости (Полищук, 1982).

Удельную (в расчете на одну особь) рождаемость рассчитывали по модели Эдмондсона-Палохеймо (Edmondson, 1968; Paloheimo, 1974):

$$b = (1/D) \ln(1 + E_0/N_0), \quad (1)$$

где E_0 и N_0 – численность (экз./л) соответственно партеногенетических яиц и особей в момент отбора пробы, D – время развития яиц (сут) от момента откладки до выхода новорожденной особи. Удельную скорость изменения численности популяции рассчитывали как $r = (\ln N_t - \ln N_0) / t$, где N_t – численность особей в момент отбора следующей пробы, t – интервал (сут) между последовательными отборами проб. Удельную смертность находили по разности между рождаемостью и скоростью изменения численности: $d = b - r$. Время развития яиц D (сут) рассчитывали для каждой из дат отбора проб по результатам измерения температуры воды T (°C), исходя из соотношения: $\ln D = 2,3279 + 1,2472 \ln T - 0,5647 (\ln T)^2$ (Bottrell et al., 1976).

В популяции, не испытывающей приток особей извне, величина смертности может быть только положительной (или равной нулю): $d \geq 0$. Однако в случае притока особей из донных покоящихся яиц прирост численности планктонной части популяции может превысить рождаемость, которая рассчитывается на основе только партеногенетических яиц, так что оценка смертности окажется отрицательной: $b - r < 0$ (Полищук, 1982). Поэтому о притоке особей из покоящихся яиц судили по факту появления отрицательных оценок смертности (так называемая «отрицательная смертность»).

Результаты. Поскольку после каждого зимнего периода планктонные популяции создаются заново, основное внимание было уделено выявлению отрицательных оценок смертности на начальном этапе развития популяции. Для шести (*Brachionus budapestinensis*, *B. calyciflorus*, *Epiphanes macroura*, *Filinia longiseta*, *Hexarthra mira*, *Polyarthra longiremis*) из наблюдаемых нами девяти видов нам удалось застать начальное развитие популяции в водоеме (рис. 2). У четырех видов (*B. budapestinensis*, *B. calyciflorus*, *F. longiseta* и *P. longiremis*) из этих шести перед началом первых пиков численности были отмечены отрицательные значения смертности (рис. 2), что свидетельствует о вылуплении особей из покоящихся яиц. При этом высокие значения рождаемости за счет партеногенетических яиц также вносят свой вклад в подъем численности. У двух оставшихся видов «отрицательной смертности» обнаружено не было, однако это относительно малочисленные виды, оценка смертности которых может быть сопряжена со значительной ошибкой. У видов *Asplanchna sieboldi* и *Keratella quadrata*, начало развития которых было пропущено, отрицательные значения смертности обнаружены для первых зарегистрированных пиков численности (рис. 2). Таким образом, у шести из девяти видов первым (или первым зарегистрированным) пикам численности предшествовали «отрицательные смертности», что указывает на поступление молоди со дна из покоящихся яиц. Наконец, у единственного вида, *F. longiseta*, который повторно развивался после длительного отсутствия в планктоне, «отрицательная смертность» предшествовала не только первому, но и второму появлению в планктоне (рис. 2). Следовательно, оба его появления были связаны с вылуплением из покоящихся яиц.

Глава 3. Роль партеногенетического размножения и притока из покоящихся яиц в динамике численности некоторых популяций коловраток

В предыдущей главе были представлены косвенные свидетельства того, что развитие популяций коловраток может быть вызвано притоком особей из покоящихся яиц. В этой главе на материале из того же озера Чиртово приведены прямые доказательства притока со дна, полученные в ходе экспериментов, выполненных по оригинальной методике. Эта задача особенно актуальна в свете того, что прямые оценки выхода со дна в природных условиях редки и относятся в большинстве случаев к ракообразным (De Stasio, 1989, 1990; Алексеев, 1990; Marcus et al., 1994; Alekseev & Fryer, 1996; Alekseev et al., 2007), а не к коловраткам. Вторая задача этой главы – дать количественную оценку и сравнить пополнение популяции за счет партеногенетического размножения и за счет вылупления из покоящихся яиц.

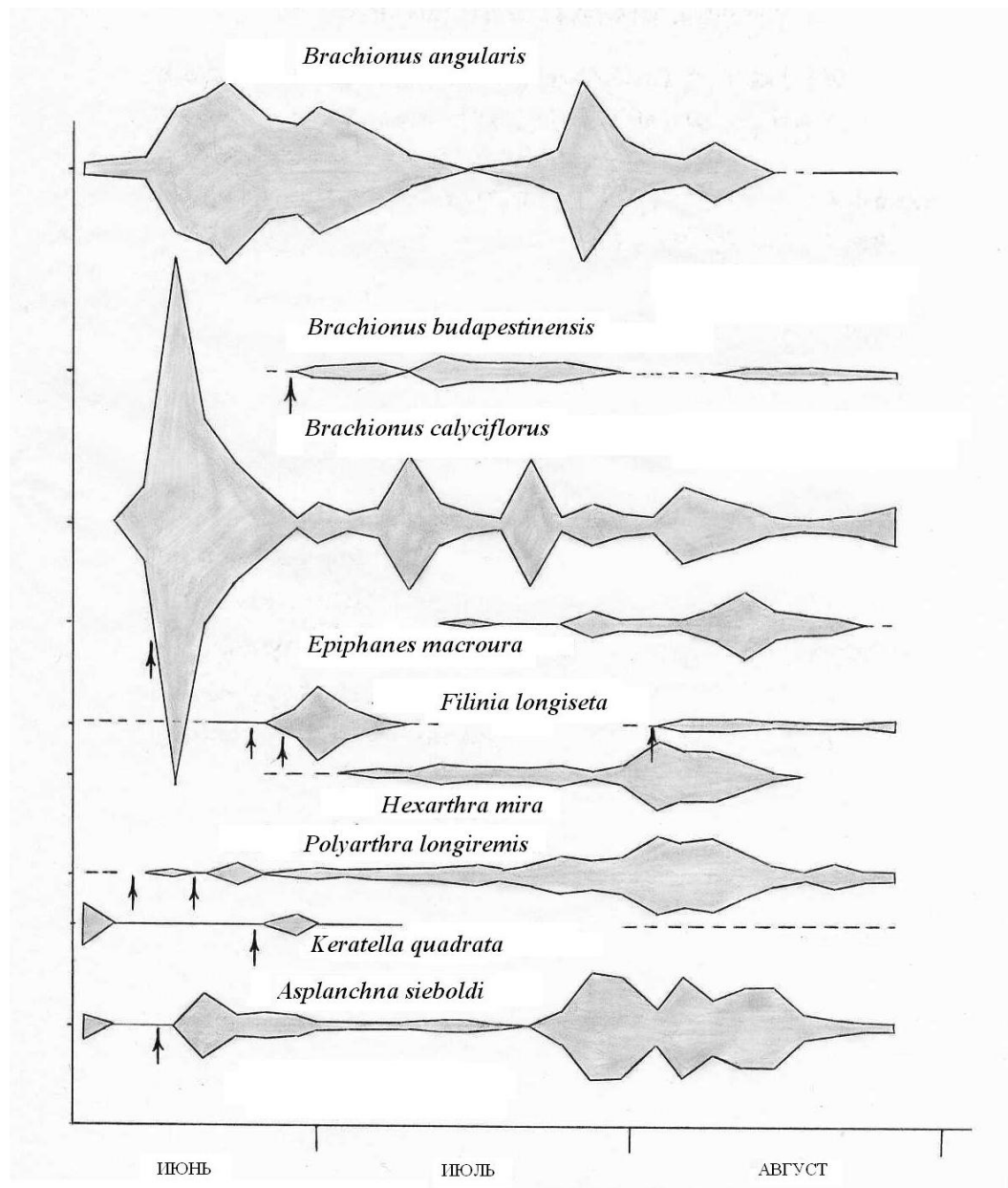


Рис.2. Изменение численности коловраток в оз. Чиртово в 1986 году. Стрелками показаны периоды «отрицательной смертности». По оси Y отложена плотность популяции в экз./л. Масштаб по оси Y: 7 мм = 250 экз./л.

Материал и методика. Методика сбора и обработки планктонных проб описана в предыдущей главе. Пробы отбирали в период с 23 мая по 21 июля 1987 г. каждые 3 дня. Данные по динамике численности в планктоне и по скорости вылупления из донных покоящихся яиц относятся к трем видам коловраток: *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis* и *B. urceus*.

Параллельно с отбором планктонных проб с 5 по 19 июня и с 3 по 22 июля 1987 г. были поставлены эксперименты по вылуплению особей из покоящихся яиц. Донные колонки грунта для этих экспериментов отбирали с помощью микробентометра С-1 конструкции

Ю.И. Сорокина (Чиркова, 1975). Техника постановки опытов подробно описана в нашей работе (Mnatsakanova & Polishchuk, 1996) и в соответствующей главе диссертации. Важно подчеркнуть, что при постановке опытов были предприняты все возможные усилия, чтобы условия вылупления были максимально близки к природным: (1) при отборе грунта слой осадка не перемешивался и не взмучивался, (2) трубки с колонками грунта экспонировали в лаборатории при температуре, близкой к температуре в водоеме, или непосредственно в водоеме, (3) время экспозиции было непродолжительным – 1-2 сут. Все вылупившиеся из покоящихся яиц коловратки определялись до вида и учитывались количественно. Колонки грунта отбирали каждый день либо через день с той же акватории, что и планктонные пробы.

Скорость вылупления коловраток из покоящихся яиц V (экз л⁻¹ сут⁻¹) определяли, зная по результатам опытов количество особей, вылупляющихся за сутки с известной площади поверхности грунта, захваченного трубкой, и глубину водоема в месте отбора проб, 2 м.

Для сравнения пополнения планктонной популяции за счет партеногенетических яиц и за счет вылупления из покоящихся яиц обе эти величины должны быть выражены в одинаковых единицах. Модель Эдмондсона-Палохеймо (уравнение 1, глава 2) для удельной рождаемости b дает мгновенные (не интервальные) оценки рождаемости. Напротив, скорость вылупления из покоящихся яиц V представляет собой эмпирическую величину и относится к конечному интервалу времени (1 сут). Для того чтобы сделать эти величины сравнимыми, обе они были приведены к интервалу времени $t = 3$ сут между отборами проб.

Пополнение планктонной популяции за счет покоящихся яиц за время t равно $H = V t$. Пополнение планктонной популяции за счет партеногенетических яиц за то же время, с учетом экспоненциальной модели роста численности, составляет:

$$B = \int_0^t b N dt = b (N_t - N_0) / r.$$

Поскольку величины H и B имеют одинаковую размерность (экз./л), их можно сравнивать между собой. В дальнейшем мы также будем сравнивать относительные вклады притока из покоящихся яиц и из партеногенетических яиц в прирост численности ΔN , $H/\Delta N$ и $B/\Delta N = b/r$ соответственно, где $\Delta N = N_t - N_0$. Поступления за счет выхода из покоящихся яиц со дна и за счет партеногенетического размножения были рассчитаны для каждого интервала между пробами, на котором наблюдался рост численности популяции.

Результаты. Особи *Brachionus calyciflorus* вылуплялись как в июне, так и в июле, тогда как *B. angularis* и *B. urceus* – только в июне. Этот факт находится в согласии с тем, что последние два вида не встречались в планктоне в июле. Средние значения скорости вылупления из покоящихся яиц составили: для *Brachionus calyciflorus* $1,64 \pm 0,26$ экз л⁻¹ сут⁻¹ с 5 по 19 июня

($n = 21$ измерение; \pm стандартная ошибка) и $0,59 \pm 0,11$ экз л⁻¹ сут⁻¹ с 3 по 22 июля ($n = 12$), для *B. angularis* $0,92 \pm 0,16$ экз л⁻¹ сут⁻¹ с 5 по 19 июня ($n = 14$) и для *B. urceus* $2,13 \pm 0,52$ экз л⁻¹ сут⁻¹ с 5 по 19 июня ($n = 17$).

В общей сложности для трех видов брахионусов имеется 10 приростов численности, для которых мы располагаем одновременно собранными данными по темпу пополнения популяции за счет партеногенетических и покоящихся яиц (табл. 1). Доля прироста численности, которая может быть объяснена за счет притока из покоящихся яиц, составляет не более 26%, причем три максимальных ее значения, от 9,5 до 26%, приходятся на периоды начального развития популяции каждого вида в планктоне. На эти же или близкие к ним интервалы приходятся отрицательные оценки смертности, полученные по разности между рождаемостью и скоростью изменения численности. Таким образом, подтверждается вывод, сделанный в главе 2, что «отрицательная смертность», возникающая на начальном этапе развития популяции, свидетельствует о притоке особей из донных покоящихся яиц. Среднее значение вклада притока из покоящихся яиц по всем 10 приростам численности составляет только 6,5%.

В отличие от вклада за счет покоящихся яиц, доля прироста численности, которая может быть объяснена за счет притока из партеногенетических яиц, в 3 случаях из 10 превышает 100%. То есть эти приросты могут быть целиком объяснены за счет партеногенетического размножения (превышение рождаемости над скоростью роста численности объясняется, очевидно, смертностью). Даже за вычетом этих трех случаев среднее значение вклада притока из партеногенетических яиц составляет 62%, что на порядок выше среднего вклада притока из покоящихся яиц.

Несмотря на значительный вклад партеногенетического размножения, в 7 случаях из 10, когда этот вклад меньше 100%, оно все-таки не позволяет объяснить наблюдаемый прирост численности. Мы попытались оценить, можно ли в этих случаях объяснить наблюдаемую «невязку» между приростом численности и притоком из партеногенетических яиц за счет вылупления из покоящихся яиц. В двух случаях из 7 вклад притока из покоящихся яиц в указанную невязку превышает 100% (табл. 1) и, таким образом, может рассматриваться как второй по значимости фактор, определяющий прирост численности. Тем не менее в остальных 5 случаях он не превышает 12%, составляя в среднем только 3,8%. Таким образом, в изученном нами водоеме, в котором после каждого зимнего периода планктонные популяции возникают заново, приток особей из донных покоящихся яиц не играет заметной роли в динамике численности популяции в течение сезона, когда эта популяция уже существует в толще воды. Однако он неизменно наблюдается на начальном этапе формирования популяции в планктоне и, по-видимому, «запускает» ее развитие.

Таблица 1. Вклад поступления из покоящихся яиц, H , и вклад поступления из партеногенетических яиц, B , в приросты численности планктонной популяции ΔN . Величина $G = \Delta N - B$ представляет собой «невязку» между приростом численности и притоком из партеногенетических яиц.

Интервал между пробами	ΔN , экз./л	H , экз./л	$H/\Delta N$, %	B , экз./л	$B/\Delta N$, %	G , экз./л	H/G , %
<i>Brachionus calyciflorus</i>							
30 мая-2 июня	22.1	4.86	22.0	19.7	89.1	2.5	> 100
2-5 июня	178.6	5.00	2.8	136.5	76.4	42.1	11.7
5-8 июня	433.9	4.77	1.1	554.4	> 100	< 0	---
7-10 июля	280.1	1.68	0.6	21.3	7.6	258.8	0.7
10-13 июля	736.8	1.47	0.2	339.1	46.0	397.7	0.4
<i>Brachionus angularis</i>							
30 мая-2 июня	29.3	2.78	9.5	27.5	93.9	1.8	> 100
5-8 июня	1318.6	2.64	0.2	670.9	50.9	647.7	0.4
<i>Brachionus urceus</i>							
2-5 июня	24.6	6.40	26.0	44.4	> 100	< 0	---
5-8 июня	410.3	6.56	1.6	295.8	72.1	114.5	5.7
8-11 июня	1103.4	6.62	0.6	1169.7	> 100	< 0	---

Глава 4. Роль притока из покоящихся яиц в динамике численности и видового состава коловраток во временном водоеме с внутрисезонной нестабильностью
(на примере пруда в Ботаническом саду)

Объектом настоящей главы является небольшой (площадь 900 м²), мелкий (глубина 2 м), временный пруд в Ботаническом саду МГУ. В отличие от также мелководного, но постоянно существующего пойменного озера, испытывающего межсезонную нестабильность, которое было рассмотрено в главах 2 и 3, пруд в Ботаническом саду отличается внутрисезонной нестабильностью. Он испытывает возмущающие воздействия многократно в течение сезона, поскольку его регулярно заливают водопроводной водой. Следовательно, можно ожидать, что условия в этом водоеме характеризуются крайним непостоянством. В силу этого пруд был выбран как пример водоема, в котором непостоянство условий может играть значительную роль в динамике численности и видового состава коловраток. Кроме того, в этом водоеме можно ожидать существенную роль притока со дна в качестве механизма «страхования рисков», т.е. поиска коловратками условий, благоприятных для развития популяции в планктоне. Задачами настоящей главы было, во-первых, проследить динамику видового состава, численности и плодовитости планктонных коловраток, во-вторых,

установить роль притока из донных покоящихся яиц в динамике численности в планктоне и, в-третьих, охарактеризовать жизненный цикл коловраток и сравнить его с жизненными циклами в постоянном, крупном глубоком водоеме, условия в котором контрастируют с условиями в пруду.

Материал и методика. Наблюдения и эксперименты по вылуплению коловраток из покоящихся яиц проводили в 2004-2006 гг. Материалы за 2005 г. более фрагментарны, поэтому в основном используются данные за 2004 и 2006 гг. Всего обработано 210 планктонных проб и поставлено 20 серий экспериментов. В планктонных пробах определяли численность и плодовитость коловраток. Методика экспериментов по вылуплению описана в главе 3. Для характеристики абиотических условий измеряли температуру, содержание кислорода в поверхностном и придонном слоях и концентрацию биогенов (нитратов, фосфатов и нитритов).

Результаты. Коловратки представлены формами, обычно массово развивающимися в прудовом планктоне – видами родов *Brachionus*, *Keratella* и *Polyarthra*, а также типичными представителями береговых зарослей – видами родов *Testudinella*, *Euchlanis* и *Lepadella*. Большинство видов – космополитические, обитающие в водоёмах различного типа (Кутикова, 1970). Всего в планктоне обнаружено 47 видов коловраток. Общая численность коловраток в 2004 г. не превышала 550 экз./л, а в 2006 г. достигала 2,1 тыс. экз./л. Сравнивая 2004 и 2006 гг., можно заключить, что в порядке появления и развития видов в планктоне в течение сезона не было повторяемости. Динамика численности видов определялась в основном партеногенетическим размножением, поскольку подъемам численности обычно предшествовали подъемы плодовитости.

Для более детального анализа представляют интерес только виды с прикрепленными (партеногенетическими и покоящимися) яйцами, поскольку только для них есть возможность проследить за партеногенетическим размножением, а также зафиксировать появление самок, несущих яйца на самца, и самок с покоящимися яйцами. Таких видов обнаружено 16 (из 47). Из них только восемь развивались в массовом количестве и только три – *Keratella valga*, *K. cochlearis* и *Hexarthra mira* – образовывали покоящиеся яйца. Соответственно, только для этих трех видов можно выявить закономерное чередование партеногенетического и двуполого размножения на достаточно массовом материале. Вид *Keratella valga*, наиболее массовый в пруду (плотность до 2000 экз./л в 2006 г.), образовывал покоящиеся яйца дважды за сезон и по типу жизненного цикла может быть отнесен к дициклическим, а виды *K.*

cochlearis и *Hexarthra mira* образовывали покоящиеся яйца один раз за сезон и могут быть отнесены к моноциклическим.

Из видов с прикрепленными яйцами только *Keratella valga* и *K. cochlearis* являются общими видами для пруда – небольшого временного водоема – и для другого изученного нами водоема, озера Глубокое, – крупного, глубокого, постоянно существующего, с более стабильными гидрологическими условиями. В озере, в отличие от пруда, оба этих вида обладают ациклическим типом жизненного цикла, т.е. не образуют покоящихся яиц и в течение всего сезона размножаются партеногенетически. Таким образом, у одних и тех же видов в непостоянных и непредсказуемых условиях среды (временный пруд) репродуктивные усилия направляются на образование донных покоящихся яиц, служащих для переживания неблагоприятных условий, а в более постоянных условиях (озеро) – на партеногенетическое размножение, обеспечивающее высокую численность вида в планктоне.

Существование вида в летнее время во временном водоеме с нестабильными условиями, каким является пруд, обеспечивается за счет выхода особей из донных покоящихся яиц. Такой выход может быть однократным (как правило, в начале сезона) и сопряженным с более или менее длительным существованием вида в планктоне. Эту стратегию можно ожидать, когда условия в течение сезона относительно стабильны, как, например, в пойменном озере, изученном в главах 2 и 3. Однако в непредсказуемых условиях успех такого выхода, т.е. заселение толщи воды, не гарантирован. Испытание среды может быть как успешным – тогда вид находит благоприятные условия и развивается в планктоне, так и неуспешным – тогда вид не находит подходящие условия и, соответственно, не развивается. Многократные выходы со дна представляют собой «страхование рисков» в непредсказуемых условиях среды. Мы предполагаем, что именно такая стратегия испытания среды реализуется в пруду. Для проверки этого предположения были поставлены многократные на протяжении сезона эксперименты по вылуплению коловраток из покоящихся яиц.

В 2004 г. обнаружено 10 и в 2006 г. – 14 вышедших из покоящихся яиц видов (за два года в общей сложности 19 видов). В каждый из сезонов наблюдения все виды по соотношению успешных и неуспешных испытаний среды можно разделить на три группы. У первой группы видов (один вид в 2004 г.: *Polyarthra longiremis* и семь видов в 2006 г.: *Synchaeta pectinata*, *Mytilina ventralis*, *Trichotria truncata*, *Lophoharis salpina*, *Testudinella patina*, *Lecane luna*, *Trichocerca longiseta*) каждый из выходов со дна сопровождался развитием вида в планктоне. У другой группы видов некоторые зафиксированные выходы со дна были успешными, т.е. сопровождались развитием вида в планктоне, а другие –

неуспешными, т.е. вид был найден в опытах по вылуплению, но отсутствовал в это время в планктоне (пять видов в 2004 г.: *S. pectinata*, *Brachionus calyciflorus*, *B. variabilis*, *B. urceus*, *Hexarthra mira* и два вида в 2006 г.: *S. tremula*, *Lepadella ovalis*; рис. 3). У третьей группы все выходы со дна были неуспешными (четыре вида в 2004 г.: *S. tremula*, *Testudinella patina*, *B. angularis*, *Encentrum mustela* и пять видов в 2006 г.: *B. urceus*, *B. calyciflorus*, *B. quadridentatus*, *Platias quadricornis*, *Monommata longiseta*). Очевидно, представители второй и третьей групп «ищут» подходящие для себя условия среды, и успех этого поиска не гарантирован.

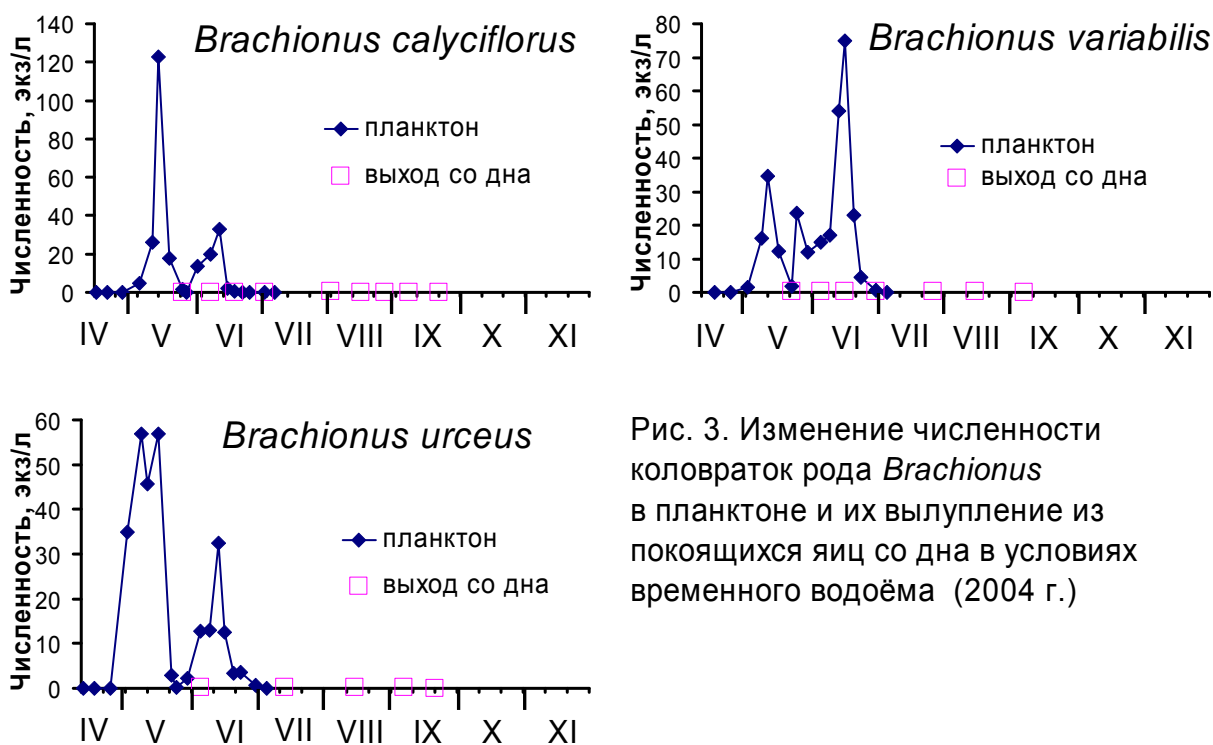


Рис. 3. Изменение численности коловраток рода *Brachionus* в планктоне и их вылупление из покоящихся яиц со дна в условиях временного водоёма (2004 г.)

Интерпретация поведения первой группы видов неоднозначная. С одной стороны, заселение толщи воды этими видами может интерпретироваться как поиск подходящих условий, завершившийся успехом. С другой стороны, тот факт, что ни в одном случае в этой группе не найдено неуспешного выхода со дна может означать, что для этих видов любые условия, которые они встретят в данном году, будут подходящими. То есть они, возможно, как бы не нуждаются в испытаниях среды. Соответственно, только виды второй и третьей групп, которые демонстрируют безуспешные попытки образовать планктонную популяцию, показывают стратегию, которую можно назвать «испытанием среды». Таких видов было 90% в 2004 г. и 50% в 2006 г. Если же хотя бы часть видов из первой группы также следует этой стратегии, то доля таких видов оказывается еще выше. Таким образом, в непредсказуемых условиях временного водоема не менее 90% видов в один год наблюдений и не менее 50% видов в другой год наблюдений следуют стратегии испытаний среды.

Виды рода *Brachionus* по-разному ведут себя в пойменном озере с межсезонной нестабильностью и во временном пруду с внутрисезонной нестабильностью. Хотя в обоих водоемах мы зафиксировали их вылупление из покоящихся яиц в течение длительного времени (нескольких месяцев), в первом водоеме, за исключением этапа развития планктонной популяции в начале сезона, выход со дна подпитывает уже существующую в планктоне популяцию. Если же особей этого вида нет в планктоне, то не наблюдается и их выхода из покоящихся яиц (*B. angularis* и *B. urceus* в июле, см. главу 3). Очевидно, в этом случае никакого испытания среды не происходит. Напротив, во втором водоеме каждый из трех видов брахионусов вылупляется из покоящихся яиц как в присутствии, так и в отсутствии представителей соответствующего вида в планктоне (рис. 3). Таким образом, только в водоеме с внутрисезонной нестабильностью мы наблюдаем стратегию «испытаний среды».

Глава 5. Столетняя динамика видового состава коловраток как показатель долговременных изменений трофического состояния водоема (на примере озера Глубокое)

По сравнению с другими изученными в нашей работе водоемами озеро Глубокое (Московская область) является примером большого (59 га), глубокого (средняя глубина 9,3 м, максимальная – 32 м), постоянно существующего водоема. Доминирующие виды коловраток, присутствующие в этом водоеме на протяжении длительного периода (десятков лет), демонстрируют ациклическое развитие (покоящиеся яйца не обнаружены). При изучении этого водоема мы сосредоточились не на сезонной динамике отдельных видов, а на многолетней динамике видового состава коловраток. Озеро Глубокое как мало какой другой водоем подходит для этой цели, поскольку его изучение насчитывает более чем столетнюю историю (Коровчинский, 1986; Смирнов, 1997), предоставляя нам уникальную возможность проследить за изменениями в сообществе коловраток за столь длительный период.

Эти изменения не были постепенными. В 60-е гг. 20-го века озеро подверглось мощному антропогенному воздействию. На окружающих его болотах были проведены мелиоративные работы, в результате которых существенно изменился гидрологический и гидрохимический режим водоема (Матвеев, 1975). Кроме того, в конце 20-го века произошло снижение хозяйственной активности, что могло привести к сокращению поступления в озеро биогенных элементов и – как следствие – к снижению уровня трофности водоема. Как известно, изменение концентрации биогенов и уровня первичной продукции находит отражение в составе населения (Семенченко, 2004; Шитиков и др., 2005). Планктонные коловратки являются группой, весьма информативной в отношении уровня трофности

водоема (Андроникова, 1980). Задачей этой главы было проследить изменения уровня трофности озера Глубокое за более чем 100 лет наблюдений, опираясь на разные показатели сообщества планктонных коловраток: видовой состав, суммарную численность, значения индекса сапробности населяющих водоем видов, а также вероятность присутствия вида в зависимости от его индекса сапробности.

Материал и методика. Материалом для работы послужили данные по видовому составу коловраток, собранные разными исследователями, работавшими на биостанции Глубокого озера в разное время: С.А. Зерновым (1897 г.), В. Фоминым (1898-1899 гг.), Н.В. Воронковым (1903-1904 и 1911-1912 гг.), М.А. Кастальской-Карзинкиной (1932 г.), А.П. Щербаковым (1949 и 1951 гг.), В.Ф. Матвеевым (1973-1974 гг.), Л.К. Матвеевой (1975-1978 и 1980-1984 гг.), а также собственные данные за 2004-2005 гг. Для оценки численности использованы данные Л.К. Матвеевой и собственные данные за указанные выше годы.

Для оценки уровня трофности водоема использовали два показателя: (1) индекс сапробности вида (индикаторная значимость) коловраток по В. Сладечку (Унифицированные методы..., 1977; Sladěček, 1983), S , и (2) рассчитанный аналогичным образом индекс сапробности вида на основе БПК₅, S_n . В отличие от S , при расчете S_n условные числовые значения, приписанные классам сапробности (1, 2, 3, 4), были заменены на объективные характеристики классов сапробности – значения БПК₅, поскольку каждому классу можно поставить в соответствие величину БПК₅ (Sladěček, 1969; Макрушин, 1974). Величину S_n рассчитывали как среднее значение БПК₅ с учетом встречаемости вида (т.е. его сапробной валентности) в водах с разным БПК₅. Чем более высокие значения индекса сапробности S и S_n имеют виды, населяющие данный водоем, тем выше уровень трофности этого водоема.

Для каждого года (или нескольких близких лет) рассчитали средние значения индекса сапробности S_{ave} и S_{n-ave} по всем видам, присутствующим в водоеме в данный год, и прослежена их динамика за 100-летний период наблюдений.

Наряду с оценкой уровня трофности водоема по индексу сапробности, нами предлагается новый подход, основанный на оценке вероятности присутствия видов-индикаторов определенного уровня сапробности в каждый данный год или короткий отрезок наблюдений. Эту вероятность рассчитывали с помощью логистической регрессии. Понятно, что в водоеме эвтрофного типа виды-индикаторы высокого уровня сапробности имеют большую вероятность присутствия, чем виды-индикаторы низкого уровня сапробности, а в водоеме олиготрофного типа - наоборот. Поскольку можно ожидать снижения уровня трофности водоема к концу 20-го века, мы предполагаем, что вероятность присутствия вида

в озере Глубокое в зависимости от индекса сапробности должна быть возрастающей функцией в начале периода наблюдений (когда / если озеро было преимущественно эвтрофным) и убывающей функцией в конце периода наблюдений (когда / если наметилась тенденция к олиготрофизации водоема). Для проверки этой гипотезы с помощью логистической регрессии для каждого года (или нескольких близких лет) наблюдений были построены зависимости вероятности присутствия вида в водоеме от его индекса сапробности (S и S_n) и прослежена динамика этих кривых за 100 лет изучения озера.

Результаты. Суммарная численность всех видов коловраток за период с 1976 по 2004 г. показала отчетливую тенденцию к спаду (рис. 4), что свидетельствует об олиготрофизации водоема (Haberman, 1996; Maemets et al., 1996). К сожалению, за предшествующий период сравнимые данные по численности отсутствуют.

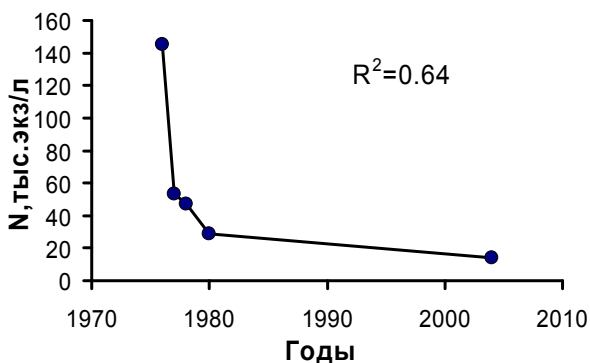


Рис. 4. Изменение суммарной за сезон численности коловраток за 1976 -2004 гг.

Средние по всем видам значения индекса сапробности, S_{ave} и S_{n-ave} , которые можно оценить за весь период наблюдений, с течением времени убывают, что также свидетельствует об общей тенденции к снижению уровня трофности водоема. Однако в силу большого разброса точек результат статистически недостоверен для S_{ave} ($r^2 = 0.27$,

$P = 0.19$) или находится на границе 5%-го уровня значимости для S_{n-ave} ($r^2 = 0.48$, $P = 0.056$). Кроме того, если предположить, что ситуация в водоеме радикально изменилась после проведения мелиоративных работ в 60-х гг. 20-го века, стандартный регрессионный анализ, включающий весь период наблюдений, не является адекватным средством для описания изменения трофности, поскольку он исходит из представления о ее постепенном изменении и не учитывает возможного скачкообразного характера этого процесса.

Анализ с использованием логистической регрессии имеет гораздо большую разрешающую способность, поскольку позволяет рассмотреть ситуацию по отдельным годам (или коротким отрезкам времени). Оба индекса сапробности вида, S и S_n , согласно показывают, что ситуация в водоеме в первой половине 20-го века и в конце 20-го-начале 21-го веков была различной (рис. 5, в автореферате представлены данные только для S_n). В первой половине 20-го века, с 1897 до 1949-1951 гг., в каждый год или короткий период наблюдений вероятность присутствия вида в водоеме увеличивалась с увеличением его индекса сапробности (кривые вероятности возрастающие; рис. 5, а-д), т.е. виды-индикаторы

высокого уровня трофности встречались чаще, чем виды-индикаторы низкого уровня трофности. Начиная с 1973-74 гг. ситуация меняется на обратную: теперь виды-индикаторы высокого уровня трофности имеют меньшую вероятность присутствия в водоеме, чем виды-индикаторы низкого уровня трофности (кривые вероятности убывающие; рис. 5, е-з), причем, хотя зависимость 1973-74 гг. недостоверна, близкая к ней по времени зависимость 1975-1984 гг. достоверна. Это свидетельствует об относительно высоком трофическом статусе водоема в начале и середине 20-го века и об относительно низком – в последней четверти 20-го - начале 21-го веков.

Изменение знака зависимости вероятности присутствия вида в водоеме с положительного на отрицательный происходит между 1949-1951 и серединой 1970-х гг. Таким образом, с помощью нового метода нам удалось не только статистически обосновать тенденцию к олиготрофизации озера Глубокое, но и выявить период, соответствующий началу этого процесса. Именно в этот период на водосборе озера были проведены мелиоративные работы, давшие, по-видимому, толчок процессу олиготрофизации.

На основании исследований, проведенных в середине 20-го века, озеро Глубокое было отнесено А.П. Щербаковым (1967) к водоемам мезотрофного типа и по большинству имеющихся в настоящее время данных – концентрации биогенов, первичной продукции, видовому составу фитопланктона (Садчиков, 1983; Чекрыжева, 1983; Васильева-Кралина, Тирская, 2005), а также видовому составу и численности коловраток (Матвеева, 1991; исключение составляют данные по бентосу: Соколова, Извекова, 1983), – остается мезотрофным. Наш анализ не свидетельствует о том, что озеро перестало быть мезотрофным и перешло в новое трофическое состояние, а позволяет выявить направление изменений уровня трофности. Эти изменения направлены в сторону олиготрофизации водоема.

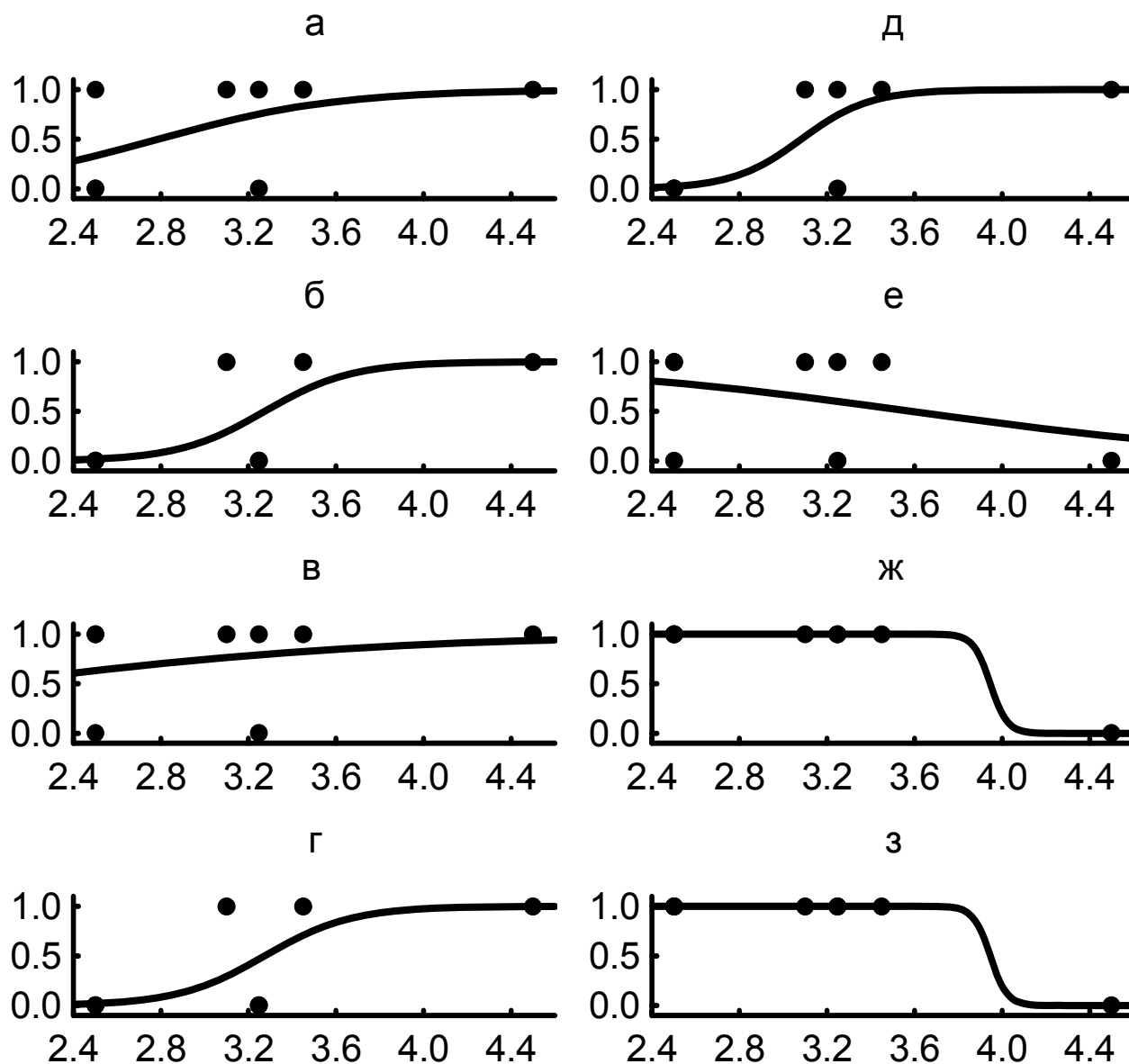


Рис. 5. Вероятность присутствия вида в водоеме в зависимости от индекса сапробности вида S_n по отдельным годам или за несколько близких лет с использованием логистической регрессии: (а) 1897 г., $P = 0.14$; (б) 1898-1899 гг., $P = 0.029$; (в) 1903-1904 и 1911-1912 гг., $P = 0.48$; (г) 1932 г., $P = 0.029$; (д) 1949 и 1951 гг., $P = 0.013$; (е) 1973-1974 гг., $P = 0.32$; (ж) 1975-1978 и 1980-1984 гг., $P = 0.014$; (з) 2004-2005 гг., $P = 0.014$. При $P < 0.05$ регрессия статистически достоверна на уровне значимости 5%. Точки на графиках соответствуют присутствию или отсутствию вида в данный год наблюдений, однако число точек меньше числа видов, поскольку некоторые виды имеют одинаковые координаты. Ось абсцисс: индекс сапробности вида S_n . Ось ординат: вероятность присутствия вида в водоеме.

Выводы

1. При межсезонной нестабильности условий в водоеме, когда планктонные популяции коловраток каждый год после зимнего периода воссоздаются заново, значительный выход из донных покоящихся яиц в толщу воды происходит однократно в начале сезона или, если развитие происходит позже, в момент появления популяции в планктоне. Пополнение из донных покоящихся яиц обеспечивает начальное развитие популяции в планктоне, тогда как дальнейшая динамика популяции в течение сезона определяется в основном пополнением из планктонных партеногенетических яиц, а также факторами смертности.

2. При внутрисезонной нестабильности условий в водоеме, как это имеет место в небольшом временном пруду, испытывающем в течение сезона многократные нерегулярные возмущающие внешние воздействия, пополнение популяций коловраток из донных покоящихся яиц происходит многократно на протяжении сезона. В этом случае выход со дна имеет характер «страхования рисков», когда популяция при каждом выходе со дна как бы испытывает среду и, если условия оказываются благоприятными, развивается в планктоне.

3. Виды *Keratella valga* и *K. cochlearis*, обитающие в небольшом временном водоеме (пруду) и большом, глубоком, постоянно существующем водоеме (озере), характеризуются ациклическим типом жизненного цикла (не образуют покоящихся яиц) в постоянном водоеме и дициклическим (*K. valga*) или моноциклическим (*K. cochlearis*) типом во временном водоеме. Таким образом, у одних и тех же видов в непостоянных и непредсказуемых условиях среды (временный пруд) репродуктивные усилия направляются на образование донных покоящихся яиц, служащих для переживания неблагоприятных условий, а в более постоянных условиях (озеро) – на партеногенетическое размножение, обеспечивающее высокую численность вида в планктоне.

4. При нестабильности условий в водоеме в масштабе десятилетий интерес представляют изменения видового состава и динамика сообщества коловраток, охватывающие длительный период. В этом отношении уникальную возможность дает озеро Глубокое (Московская область), история изучения которого насчитывает более 100 лет. Для количественного описания изменений видового состава коловраток с конца 19-го века по настоящее время, нами разработан метод анализа динамики видового состава с использованием логистической регрессии.

5. Анализ динамики видового состава коловраток с учетом их свойств как видов-биоиндикаторов показывает, что озеро Глубокое, начиная с 1970-х гг., испытывает тенденцию к олиготрофизации. Эта тенденция проявляется в том, что возрастает вероятность присутствия в озере видов-индикаторов низкого уровня трофности и уменьшается вероятность присутствия в озере видов-индикаторов высокого уровня трофности.

6. Новый метод анализа динамики видового состава позволил выявить период перехода водоема от более высокого уровня трофности к более низкому уровню трофности. Этот период пришелся на время между началом 1950-х гг. и серединой 1970-х гг. (более точно сказать нельзя, поскольку в промежутке между этими датами отсутствуют необходимые данные по видовому составу коловраток). Известно, что в 1960-е гг. на водосборе озера были проведены мелиоративные работы, что изменило гидрологический и гидрохимический режим водоема и, возможно, дало толчок процессу олиготрофизации.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Мнацаканова Е.А. Развитие коловраток *Brachionus calyciflorus* Pallas в озере, загрязняемом сточными водами свиноводческого комплекса // Влияние факторов интенсивного сельскохозяйственного производства на окружающую природную среду: Сборник научных трудов ВНИИприрода. М.: ВНИИприрода, 1986. С. 49-54.

2. Мнацаканова Е.А. Динамика популяций массовых видов коловраток в озере, загрязняемом сточными водами свиноводческого комплекса // Охрана природной среды при интенсификации сельскохозяйственного производства: Сборник научных трудов ВНИИприрода. М.: ВНИИприрода, 1987. С. 75-80.

3. Матвеев В.Ф., Мнацаканова Е.А. Пищевое лимитирование двух видов *Bosmina* (*Cladocera*, *Crustacea*) в озере умеренной зоны // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. № 3. С. 377-387.

4. Мнацаканова Е.А. Количественный учет коловраток, вылупляющихся из покоящихся яиц в природных условиях // Коловратки: Материалы III Всесоюзного симпозиума АН СССР. Л.: ЗИН, 1990. С. 33-41.

5. Мнацаканова Е.А. Сезонное изменение пространственного распределения двух совместно обитающих видов рода *Bosmina* (*Cladocera*, *Crustacea*) // Экология. 1990. №5. С. 59-67.

6. Мнацаканова Е.А. Изменение в сообществе коловраток озера Глубокого за 100-летнюю историю его изучения // Коловратки (таксономия, биология и экология): Тезисы и материалы IV Международной конференции по коловраткам. Борок: Институт биологии внутренних вод, 2005. С. 233-244.
7. Мнацаканова Е.А., Полищук Л.В. Являются ли изменения в сообществе коловраток озера Глубокого надежным индикатором антропогенных воздействий? Анализ с использованием логистической регрессии // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сборник материалов научной конференции. СПб.: ЛЕМА, 2007. С.255-261.
8. Мнацаканова Е.А., Полищук Л.В. Кратковременное антропогенное воздействие и долговременное изменение видового состава планктонных коловраток: анализ с использованием логистической регрессии // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Тезисы материалов III международной научной конференции. Минск: Издательский центр БГУ, 2007. С. 30.
9. Mnatsakanova E.A., Polishchuk L.V. The negative death rate: Methodological artefact or evidence of recruitment from the resting eggs? // Diapause in Crustacea (St.-Petersburg, Russia, 12-17 September 1994). Abstracts. 1994. P. 23.
10. Mnatsakanova E.A., Polishchuk L.V. Role of parthenogenetic natality and emergence from diapausing eggs in the dynamics of some rotifer populations // Hydrobiologia. 1996. V. 320. P. 169-178.