

УДК 591.12:595.14(282.256.341)

Ю. М. Зверева, И. Б. Мизандронцев, Е. П. Зайцева,
О. А. Тимошкин

**ДЫХАНИЕ ВОДНЫХ ОЛИГОХЕТ (ANNELIDA,
OLIGOSCHAETA) И ОСОБЕННОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ
КИСЛОРОДА ЭНДЕМИЧНЫМИ ENCHYTRAEIDAE
ОЗЕРА БАЙКАЛ¹**

Получены данные по интенсивности и скорости потребления кислорода в зависимости от массы тела для байкальских эндемичных энхитреид *Mesenchytraeus bungei* Michaelsen в условиях эксперимента. Эти результаты вместе с литературными данными для других видов олигохет использованы для получения двух обобщающих уравнений. В стандартной форме приведены уравнения регрессии, описывающие дыхание водных малощетинковых червей: $Q = 0,097W^{0,72}$, и отдельно представителей сем. Enchytraeidae: $Q = 0,098W^{0,86}$. Также в данной работе обсуждается влияние различных факторов на скорость и интенсивность потребления кислорода для разных видов олигохет.

Ключевые слова: интенсивность и скорость потребления кислорода, интенсивность обмена, дыхание олигохет, Enchytraeidae, Mesenchytraeus bungei, Байкал.

Изучение особенностей дыхания как одной из важнейших функций организмов необходимо для понимания их физиологии и аутоэкологии. По скорости потребления кислорода чаще всего судят об интенсивности обмена, а с ней в той или иной форме связаны скорости всех жизненных процессов организма. Интенсивность обмена для аннелид класса Oligochaeta изучена достаточно хорошо. В исследованиях Л. В. Камлюк [10] и К. Каспрзак [17] — самых крупных обобщающих работах по данной тематике — дается анализ собственных и литературных данных и рассчитаны параметры для уравнений связи интенсивности обмена и массы тела. В [10] приведено полученное ранее Г. Г. Винбергом и В. С. Ивлевым уравнение для всего класса Oligochaeta. Экофизиологии дыхания исключительно представителей семейства Enchytraeidae посвящен ряд исследований [18, 24 и др.].

Семейство Enchytraeidae является одним из наиболее богатых по количеству видов среди олигохет. Несмотря на то, что большая часть представите-

¹ Работы проведены в рамках госбюджетного проекта № VI.51.1.10 «Современное состояние, биоразнообразие и экология прибрежной зоны озера Байкал» (рук. О. А. Тимошкин).

© Ю. М. Зверева, И. Б. Мизандронцев, Е. П. Зайцева, О. А. Тимошкин,
2015

лей данного семейства — обитатели почвы [23], водные энхитреиды также многочисленны и распространены по всему миру. Они населяют различные типы водных (пресные, солоноватые, соленые водоемы) и полуводных (грунтовые воды, морская литораль) биотопов [16; 21]. Представители этого семейства играют важную роль в функционировании водных экосистем, но по признанию специалистов, исследованием озерных энхитреид довольно долго пренебрегали [18]. На настоящий момент установлено, что в некоторых озерах эти черви формируют целые комплексы эндемичных видов [21], а в арктических озерах олигохетофауна может полностью состоять только из энхитреид [21].

Необходимо отметить, что многие представители сем. Enchytraeidae способны жить в «полуводных» условиях [16]. Примером могут служить *Enchytraeus albidus* Henle и *Lumbricillus lineatus* (Müller) — типичные обитатели супралиторали морей. На морских побережьях, в частности на Белом и Баренцевом морях, под валом выброшенных волнами гниющих водорослей, *E. albidus* и *L. lineatus* образуют довольно крупные скопления [1]. На Байкале наблюдается аналогичное явление: олигохеты этого семейства занимают подобную экологическую нишу [15].

Для оз. Байкал олигохеты сем. Enchytraeidae считаются одними из наименее изученных [12, 22]. По нашим данным [8, 15] и результатам исследований других авторов [4 и др.], эндемичная энхитреида *Mesenchytraeus bungei* преобладает по биомассе и численности в сообществах макрозообентоса зоны заплеска оз. Байкал. В общей численности олигохет на долю энхитреид здесь приходится в среднем 93% [8].

Зона заплеска на Байкале, подверженная значительному воздействию ветро-волновой активности, представляет собой аналог морской супралиторали [14]. Существует ряд характерных для нее особенностей, среди которых, например, подвижность ее границ и монодоминантность таксоценозов [14]. Как упомянуто выше, типичным обитателем данной зоны является энхитреида *M. bungei* [4, 8]. Литературные сведения по распространению вида в озере противоречивы. С одной стороны, этот вид считается одним из самых массовых видов байкальских олигохет и распространен повсеместно в литоральной зоне озера [12]. С другой — имеются сведения о том, что он обитает в озере от уреза воды и до глубин 300—500 м [13]. Трудно представить, что массовый вид, обитающий главным образом в зоне заплеска, столь же успешно может жить в таком широком диапазоне глубин. Проверка правильности двух этих утверждений требует дополнительных исследований.

Изучению особенностей интенсивности потребления кислорода именно этой эндемичной байкальской энхитреиды из зоны заплеска посвящена данная статья. Половозрелая особь *M. bungei* — червь желтоватого цвета, максимальная длина которого 4 см при размере в поперечнике чуть более 1 мм. Подробное морфологическое описание этого вида приводится в монографии В. П. Семерного [12], а также в статье Т. Тимма [22]. Представителей данного вида олигохет легко можно обнаружить под крупной галькой и валунами у уреза воды, либо в береговых скоплениях детрита (БСД) в период с июня по октябрь [15].

Для байкальских представителей семейства Enchytraeidae до настоящего времени остаются неизученными не только видовой состав, но и жизненные циклы, пищевой спектр и другие особенности физиологии и биологии, что обусловлено, вероятнее всего, сложностью их определения. Полученные нами данные в дальнейшем можно использовать для исследования продукционных процессов и мониторинга состояния прибрежной зоны оз. Байкал.

Материал и методика исследований². Исследования проводили в течение августа и сентября 2011 г. Район исследований — бухта в окрестностях пос. Большие Коты (северо-западное побережье южного Байкала, в 20 км к северо-востоку от истоков р. Ангары).

Червей для экспериментов собирали под камнями на расстоянии 50 см выше уреза воды, на пляже напротив стационара ЛИН СО РАН. Концентрацию кислорода и температуру воды измеряли с помощью установки, состоящей из пластиковой емкости, портативного прибора YSI Invironmental DO 200 (США) и электромешалки. Подобная методика применялась при изучении особенностей дыхания байкальских турбеллярий [7]. В ряде случаев концентрацию кислорода устанавливали стандартным методом Винклера.

В емкость с бутилированной байкальской водой (производство ООО «Вода Байкала», г. Иркутск), выдержанной при комнатной температуре, помещали 100 одноразмерных особей олигохет. Также в сосуд помещали сетку (в качестве субстрата для закрепления), а сверху накрывали крышкой с отверстием для датчика кислородомера и мешалки. Перед экспериментом червей в течение суток выдерживали в байкальской воде, чтобы они опорожнили кишечник и адаптировались к комнатной температуре.

Объем воды в установке составлял 1,96 л. Продолжительность опытов составляла 6—24 ч, показания прибора регистрировали каждый час. Всего было проведено семь экспериментов с применением прибора DO 200, а также — четыре эксперимента с измерением концентрации кислорода по Винклеру. В последнем случае брали 6—8 емкостей с водой, в которые помещали червей (одна емкость без червей использовалась как контроль). В каждой емкости находилось по 20—50 одноразмерных особей *M. bungei*. В течение суток через каждые 3—4 ч в одной из емкостей измеряли концентрацию кислорода. В связи с тем, что интенсивность дыхания гидробионтов зависит от концентрации кислорода [6], измерения проводили при содержании кислорода более 2 мг/л.

Для получения параметров дыхания *M. bungei* в естественных условиях обитания мы использовали блок данных по температуре воды в приурезовой зоне. Температуру воды в озере регистрировали логгерами TidBit Log-

² Помощь при проведении экспериментов и организации экспедиций оказали сотрудники ЛИН СО РАН: О. В. Медвежонкова, Е. А. Волкова, А. Г. Лухнев, к. б. н. Н. В. Потапская, к. б. н. А. Л. Новицкий. Авторы благодарны к. б. н. Н. В. Максимовой за ценные советы и рекомендации.

gers (США), в автоматическом режиме с интервалом 30 мин. Логгеры устанавливали на дне в метре от уреза воды на глубине около 40 см.

Результаты исследований и их обсуждение

Полученные нами данные для сопоставления с литературными были пересчитаны для стандартной температуры 20°C. Кроме того, все данные других авторов, выраженные в различных единицах измерения, были приведены к единой форме (мг O₂/г·ч), которую использовал для представления результатов в своих работах Г. Г. Винберг [5].

В ходе экспериментов установлено, что особь *M. bungei* со средней массой 12,4 мг потребляет 0,11 мг O₂ за сутки. Скорость потребления кислорода для «средней» особи составляет 0,45·10⁻² мг O₂/ос·ч, а интенсивность — 0,36 мг O₂/г·ч.

На основании показателей интенсивности потребления кислорода были рассчитаны параметры дыхания энхитреид *M. bungei* в естественных условиях обитания (рис. 1). Как и у большинства животных, у олигохет количество кислорода, потребляемого в единицу времени находится в прямой зависимости от температуры среды [10]. Потребление кислорода при температуре t° рассчитывали по формуле:

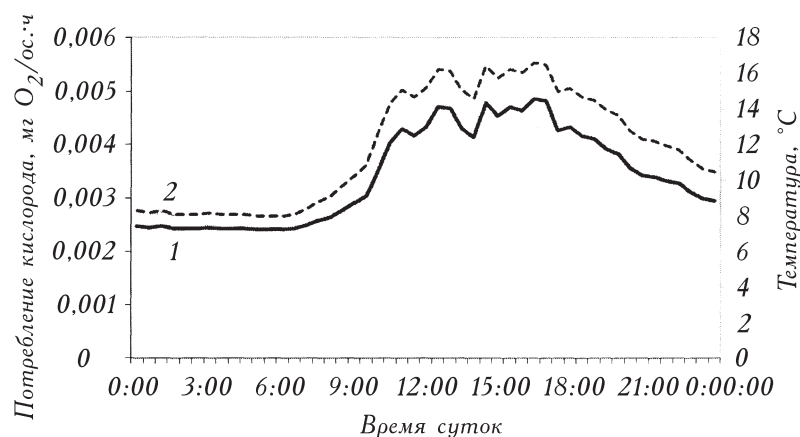
$$Q(t^{\circ}) = Q(20^{\circ}) \exp[8,11 \cdot 10^{-2}(t^{\circ} - 20^{\circ})], \quad (1)$$

где $Q(20^{\circ})$ — показатель основного обмена при 20°C; $Q(t^{\circ})$ — дыхание при температуре среды.

Полученные нами экспериментальным путем для байкальского эндемика *M. bungei* характеристики потребления кислорода и данные по другим видам олигохет, которые впоследствии были использованы для получения обобщающих уравнений, приведены ниже (таблица).

Эти данные были использованы для нахождения зависимости скорости общего обмена от массы тела для водных олигохет (рис. 2). За основу обобщения взята работа Л. В. Камлюк [10], в которой собраны многие имевшиеся на тот момент сведения о зависимости между скоростью обмена и массой для водных малощетинковых червей. Эта работа была дополнена данными Н. Уильямса с соавторами [24], расчетом И. Б. Мизандронцева на основе данных М. Ю. Бекман [3] и собственно нашими данными.

Точка 10 (см. рис. 2) характеризует зависимость скорости обмена от массы для олигохет — обитателей абиссальной зоны (глубина более 250 м) южной и средней котловин оз. Байкал. Параметры дыхания в данном случае были получены не экспериментальным путем, а на основании модельных расчетов по потреблению кислорода донными отложениями и плотности поселения олигохет в слое грунта [3], при этом было учтено количество кислорода, потребляемое аэробной микрофлорой илов [11]. В абиссали озера обитают черви из разных семейств, но основу олигохетофауны составляют Tu-



1. Пример изменения интенсивности потребления кислорода олигохетой *M. bungei* в течение суток (3.08.2011): 1 — скорость потребления кислорода, мг O₂/ос·ч; 2 — температура воды, °C.

bificidae и Lumbriculidae. Наиболее широко в этой зоне распространены *Rhyacodrilus isossimovi* Čecanovskaja, *Rhyacodriloides abyssalis* Čecanovskaja, *Lamadrilus bazikalovae* (Čecanovskaja), *Tasserkidrilus taediosus* (Čecanovskaja), *Rhynchelmis brachycephala* Michaelsen, *Svetlovia maculata* Čecanovskaja, виды рода *Stylodrilus* [12].

Зависимость скорости газообмена водных олигохет от массы тела описывается степенным уравнением:

$$Q = 0,097W^{0,72}, n = 85, \sigma_a = 0,14. \quad (2)$$

Стандартной формой для выражения связи между скоростью газообмена и массой тела является предложенное Г. Г. Винбергом [6] степенное уравнение вида $Q = aW^b$, где Q — скорость дыхания; константа a — величина обмена у животного, масса которого равна единице; b — константа скорости изменения обмена при увеличении массы организма; W — масса тела организма. Положительное значение константы b свидетельствует о закономерном повышении обмена с увеличением массы тела водных олигохет.

Уравнение (2) близко к приведенному в работе Л. В. Камлюк: $Q = 0,105W^{0,75}$ [10] и отличается от вычисленного Г. Г. Винбергом и В. С. Ивлевым: $Q = 0,131W^{0,86}$ [10]. Отличие можно объяснить тем, что уравнение Г. Г. Винберга и В. С. Ивлева описывает зависимость для всего класса Oligochaeta (то есть учитывает и крупные почвенные формы) в большом интервале масс (от 0,1 до 100 мг), тогда как уравнение (2) обобщает имеющиеся данные лишь для водных представителей класса. По утверждению А. Ф. Алимова [2], закономерность, описывающая зависимость уровня обмена от массы тела остается неизменной в пределах таксонов высокого ранга (например, класса). Поэтому такое обобщенное уравнение можно рассматривать как некий показатель общего уровня организации [2].

Скорость и интенсивность потребления кислорода олигохетами разных видов

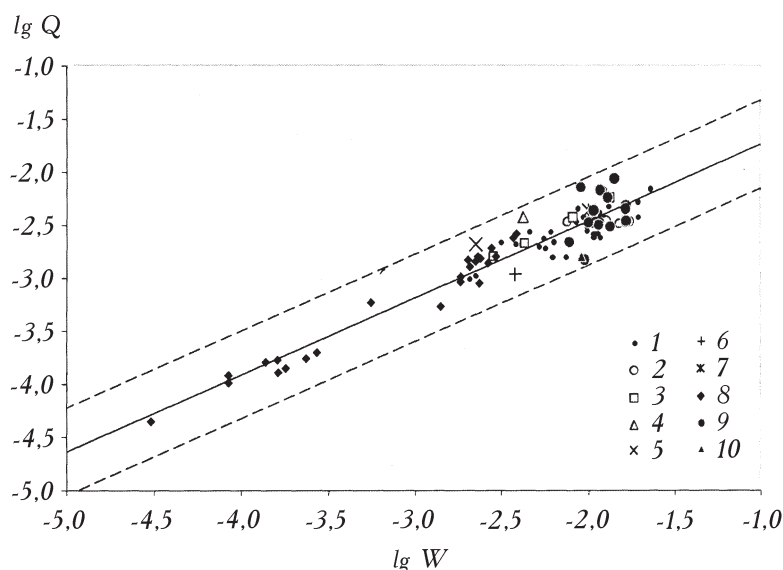
Виды	Средняя масса 1 ос., мг	Скорость дыхания (общий обмен), мг O ₂ /ос.·ч	Интенсивность дыхания, мг O ₂ /г·ч	Литературные источники
<i>Achaeta eiseni</i> (Vejdovský)	0,1	0,48·10 ⁻⁴	0,80	[17]
<i>Cognettia cognettii</i> Issel	0,2	0,13·10 ⁻³	1,08	[17]
<i>Enchytraeus albidus</i> Henle	12,7	0,15·10 ⁻²	0,51	[10]
<i>Fridericia bulboides</i> Nielsen & Christensen	0,7	0,16·10 ⁻³	0,40	[17]
<i>F. perrieri</i> (Vejdovský)				
<i>F. striata</i> (Levinsen)				
<i>F. bulbosa</i> (Rosa)				
<i>F. leydigi</i> (Vejdovský)				
<i>F. galba</i> (Hoffmeister)				
<i>F. bisetosa</i> (Levinsen)				
<i>F. ratzeli</i> (Eisen)	0,2	0,14·10 ⁻³	0,74	[17]
<i>F. bisetosa</i>				
<i>Henlea ventriculosa</i> (d'Udekem)	0,5	0,24·10 ⁻³	0,48	[17]
<i>H. nasuta</i> (Eisen)				
<i>H. perpusilla</i> Friend				
<i>Henlea</i> sp.				
<i>Limnodrilus newaensis</i> (Michaelson)	7,1	0,33·10 ⁻²	0,49	[10]
<i>L. udekemianus</i>	13,0	0,34·10 ⁻²	0,29	[10]
<i>Lumbricillus rivalis</i> Levinsen	1,6	0,97·10 ⁻³	0,77	[24]
<i>L. rivalis</i>	4,2	0,37·10 ⁻²	0,89	[10]
<i>L. rivalis</i>	0,7	0,42·10 ⁻³	0,67	[17]
<i>L. viridis</i> (Stephenson)				
<i>L. lineatus</i>				
<i>E. albidus</i>	9,3	0,30·10 ⁻²	0,36	[10]
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller)				
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Claparède				
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)				

Продолжение табл.

Виды	Средняя масса 1 ос., мг	Скорость дыхания (общий обмен), мг O ₂ /ос.·ч	Интенсивность дыхания, мг O ₂ /г·ч	Литературные источники
<i>Mesenchytraeus armatus</i> (Levinsen)	0,8	0,28·10 ⁻³	0,37	[17]
<i>M. flavus</i> (Levinsen)				
<i>M. glandulosus</i> (Levinsen)				
<i>M. bungei</i>	12,4	0,45·10 ⁻²	0,36	Ориг. данные
<i>Oconnorella cambrensis</i> (O'Connor)	0,1	0,44·10 ⁻⁴	0,73	[17]
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	3,8	0,11·10 ⁻²	0,29	[10]
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller)	10,0	0,43·10 ⁻²	0,43	[10]
<i>T. tubifex</i>	2,3	0,21·10 ⁻²	0,93	[10]
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube)				
Олигохеты из абиссали оз. Байкал	0,2	0,16·10 ⁻²	0,18	[11]

Необходимо отметить, что, по мнению Л. В. Камлюк [10], минимальная и максимальная масса подопытных животных должна отличаться не менее чем на два порядка, чтобы параметры уравнений связи между массой и скоростью обмена были получены с достаточной точностью. Полученное нами уравнение, по сравнению с предыдущими работами, основано на большем наборе данных и охватывает диапазон значений массы в четыре порядка, что позволяет считать данное уравнение для водных олигохет статистически достоверным.

Нами был построен отдельный график, иллюстрирующий зависимость интенсивности дыхания от массы тела только для представителей семейства Ecnhytraeidae (рис. 3). В данном случае также было использовано несколько блоков данных. Один из них — работа Н. Уильямса и соавторов [24]: из 60 точек на графике около половины приведено для *Lumbricillus rivalis* (точки 2 на рис. 3). Этот вид энхитреид обычно обитает в водоемах и водотоках с высоким содержанием органического вещества [20], например в приведенной выше работе изучалось дыхание *L. rivalis* из очистных сооружений для сточных вод. Несомненным преимуществом использования результатов [24] является то, что данное исследование охватывает довольно большой размерный диапазон для червей (примерно от 0,007 до 6—7 мг), тогда как мы в своих экспериментах использовали половозрелых особей *M. bungei* только самых крупных размеров.



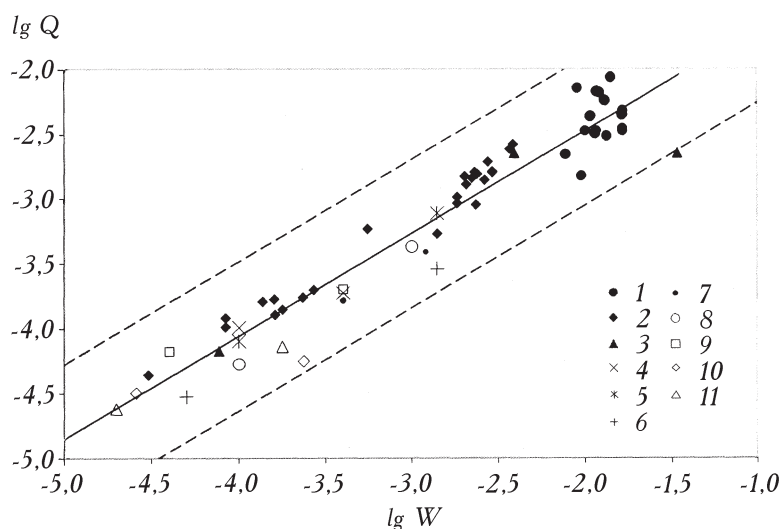
2. Зависимость скорости обмена от массы тела водных представителей класса Oligochaeta: 1 — *Lumbriculus variegatus*, *Limnodrilus udekemianus*, *Stylaria lacustris*; 2 — *L. udekemianus*; 3 — *L. newaensis*; 4 — *Lumbricillus rivalis*; 5 — *Tubifex tubifex*, *Psammoryctides barbatus*; 6 — *Potamothrix hammoniensis*; 7 — *T. tubifex*; 8 — *L. rivalis*; 9 — *Mesenchytraeus bungei*; 10 — олигохеты из абиссали оз. Байкал (см. описание в тексте). На графике: средняя линия регрессии по обобщенным данным, пунктиром отмечены границы $\pm 3\sigma_a$.

Все имеющиеся в нашем распоряжении данные были использованы для получения уравнения регрессии, которое в случае энхитреид имеет следующий вид:

$$Q = 0,098W^{0,86}, n = 60, \sigma_a = 0,19. \quad (3)$$

К сожалению, мы не можем сравнить полученное уравнение с чьими-либо результатами, так как в литературе нами не было найдено других подобных обобщений для семейства Enchytraeidae.

Все точки на рисунке 3 хорошо укладываются в пределы $\pm 3\sigma_a$ и лишь значение для *E. albidus* немного выходит за пределы крайних отклонений (точки 3 на рис. 3). Данный вид энхитреид, широко известный как «горшечный червь» или белый энхитрей, примечателен тем, что хотя он считается обитателем почвы, но в то же время его можно обнаружить в пресных и солоноватых водах, а также в зоне морской литорали [9]. Этот вид, очень часто используемый как объект лабораторных исследований, в настоящее время считается не одним видом, а группой из нескольких видов [20]. К границе значений $\pm 3\sigma_a$ приближаются *Oconnorella cambrensis* (точки 10 на рис. 3) вместе с видами р. *Fridericia* (точки 6 на рис. 3), которые также считаются обитателями разных типов почв [20]. Такое положение дел, казалось бы, дает возможность предполагать, что скорость потребления кислорода у почвенных и водных олигохет должна отличаться, поскольку сам процесс газообмена в этих двух средах различен. Оценки других авторов по этому пово-



3. Зависимость скорости обмена от массы тела у представителей семейства Enchytraeidae: 1 — *Mesenchytraeus bungei*; 2 — *Lumbricillus rivalis*; 3 — *Enchytraeus albidus*; 4 — *Fridericia bisetosa*; 5 — *L. rivalis*, *L. viridis*, *L. lineatus*, *E. albidus*; 6 — *Fridericia bulboides*, *F. perrieri*, *F. striata*, *F. bulbosa*, *F. leydigi*, *F. galba*, *F. bisetosa*, *F. ratzeli*; 7 — *M. armatus*, *M. flavus*, *M. glandulosus*; 8 — *Henlea ventriculosa*, *H. nasuta*, *H. perpusilla*, *Henlea* sp.; 9 — *Cognettia cognettii*; 10 — *Oconmorella cambrensis*; 11 — *Achaeta eisei*. На графике: средняя линия регрессии построена по обобщенным данным, пунктиром отмечены границы $\pm 3\sigma$.

ду разнятся. В работе К. Каспрзак [17] находим сведения о том, что почвенные олигохеты потребляют меньше кислорода, чем водные виды. В то же время И. В. Ивлева утверждает, что у *E. albidus* потребление кислорода в воде на 50—75% ниже, чем в почве [9]. Несмотря на то, что *E. albidus* может долгое время жить в воде, более привычны для него почвенные условия. Возможно, с помещением в некомфортную среду связаны заниженные показатели потребления кислорода в эксперименте. Помимо этого, И. В. Ивлевой также было измерено дыхание *E. albidus* на воздухе где значения потребления оказались самыми высокими. Скорее всего, высыхание на воздухе вызывает у червей сильный стресс, что и обусловило получение наиболее высоких значений скорости дыхания.

В то же время у других видов, обитающих в почве, таких как *Cognettia cognettii* и видов р. *Henlea* не наблюдается заметного отклонения от общего тренда (точки 8, 9 на рис. 3). Возникает вопрос о том, насколько существенно деление олигохет на почвенных и водных при определении уровня обмена. Нам не известно, по какой причине Л. В. Камлюк [10] для представления данных разделила олигохет по принципу среды обитания. Возможно, причина в большой разнице между массой почвенных и водных олигохет или в старой классификации, которая делила Oligochaeta на Limicola и Terricola (или Microdrili и Megadrili) [19].

Мы попытались использовать такое же деление (см. рис. 2) по принципу местообитания, но при работе с энхитреидами это оказалось весьма пробле-

матичным. Многие из них, как уже упоминалось, обитают в полуводных условиях, а другие виды часто обнаруживаются и в водной, и в почвенной средах. Также не для всех видов энхитреид имеются точные данные по их экологии. По этим причинам результаты для сем. Enchytraeidae обобщены без деления по экологическому принципу (см. рис. 3).

Судя по имеющейся литературе, вопрос влияния экологических условий на особенности дыхания разных организмов рассмотрен недостаточно. Наиболее четко выявлено влияние на интенсивность дыхания трех основных факторов: массы тела, температуры и концентрации кислорода [6]. Однозначно ответить на вопрос, насколько отличается уровень обмена у почвенных и водных олигохет и имеют ли различия, характерные для разных сред обитания, вообще какое-то существенное влияние, судя по всему, пока невозможно. Кроме того, уровень обмена у морских и пресноводных животных не отличается [6], что было показано, в частности, для двустворчатых моллюсков [2].

Анализ данных по скорости и интенсивности потребления кислорода для 30 видов олигохет показал, что провести сравнение между видами с разной экологией довольно сложно. Дело в том, что нередко скорость обмена у одной особи одного вида отличается не меньше, чем скорость обмена у разных видов. К тому же, сложно судить о том, в какой мере эти различия обусловлены методикой и условиями измерений, а в какой — действительно различиями между видами. Количественные характеристики общего обмена сильно зависят от условий эксперимента и количества измерений [6]. Интенсивность обмена может заметно изменяться в зависимости от сезона года, времени суток и физиологического состояния подопытного животного [6]. Влияние многих факторов не поддается учету, а избежать этого можно лишь используя большое число измерений, выполненных при разных условиях [6]. Из сказанного можно сделать вывод, что современный уровень знаний по дыханию олигохет недостаточен, и это препятствует проведению сравнительного анализа по дыханию видов из разных экологических и таксономических групп.

Заключение

В статье обобщены литературные данные по скорости и интенсивности потребления кислорода для 30 видов малощетинковых червей. Получены первые сведения, характеризующие обмен эндемичных олигохет оз. Байкал, а именно — скорость и интенсивность дыхания массового вида зоны заплеска — *M. bundgei*. На основании модельных расчетов были также получены параметры дыхания олигохет из абиссальной зоны озера.

Весь набор сведений по данному вопросу можно разделить на две группы: одни определенно относятся к водным олигохетам, вторые — к амфибиотическим. К сожалению, в литературе не всегда четко указаны условия обитания разных видов олигохет, особенно сем. Enchytraeidae. Именно поэтому нами получено два уравнения для каждой из этих групп видов, причем сведения по байкальским энхитреидам использованы в обоих случаях.

Зависимость скорости газообмена водных олигохет от массы тела выражается степенным уравнением вида: $Q = 0,097W^{0,72}$. Оно близко к приведенному в работе [10], но за счет использования большего количества измерений его можно считать более достоверным.

Чтобы охватить всю имеющуюся информацию по потреблению кислорода энхитреидами, нами выведено второе уравнение. Оно имеет следующий вид: $Q = 0,098W^{0,86}$. Необходимо отметить, что в литературе нами не найдено других подобных обобщений. Оба полученных уравнения как вместе, так и порознь послужат основой для будущих исследований интенсивности газообмена олигохет вообще и энхитреид в частности.

**

*Одержано дані щодо інтенсивності та швидкості споживання кисню залежно від маси тіла для байкальських ендемічних енхитреїд *Mesenchytraeus bungei* Michaelson в умовах експерименту. Ці результати разом з літературними даними для інших видів олигохет використано для одержання двох узагальнюючих рівнянь. В стандартній формі наведено рівняння регресії, які описують дихання водних малоцетинкових черв'яків: $Q = 0,097W^{0,72}$, і окремо представників род. *Enchytraeidae*: $Q = 0,098W^{0,86}$. Також в даній роботі обговорюється вплив різних факторів на швидкість та інтенсивність споживання кисню для різних видів олигохет.*

**

*First data on respiration ($mg O_2/spec \cdot h$) and rate of oxygen uptake ($mg O_2/mg \cdot h$) as related to body size for Baikal endemic enchytraeid *M. bungei* were obtained experimentally. On the basis of model computations we got respiration characteristics for Baikal abyssal oligochaetes. These results including cited data for other oligochaete species were used for two generalizing equations calculating. Authors gave two regression equations in standard form: the first one describing oxygen uptake for aquatic oligochaete worms (2) and the second one was for *Enchytraeidae* family (3). Also in the paper influence of different factors on *Oligochaeta* species respiration is discussed.*

**

1. Агарова И.Я., Воронова М.Н., Гальцова В.В. и др. Распределение и экология донной фауны на литоральной отмели Дальнего пляжа // Экологические исследования песчаной литорали: Тр. АН СССР. — Апатиты, 1976. — С. 95—186.
2. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков // Тр. ЗИН АН СССР. — Л.: Наука, 1981 — Т. 96. — 248 с.
3. Бекман М.Ю. Экология и продуктивность бентоса // Путь познания Байкала. — Новосибирск: Наука, 1987. — С. 226—242.
4. Вейнберг И.В., Камалтынов Р.М. Сообщества макрозообентоса каменистого пляжа озера Байкал. 1. Фауна // Зоол. журн. — 1998. — Т. 77, № 2. — С. 158—165.
5. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб // Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1956. — Т. 120. — 253 с.

6. Винберг Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных // Журн. общ. биологии. — 1976. — Т. 37, № 1. — С. 56—70.
7. Зайцева Е.П., Мизангронцев И.Б., Юма М., Тимошкин О.А. Особенности потребления кислорода массовыми видами мелководных планарий (*Turbellaria*, *Tricladida*) озера Байкал и водоемов Прибайкалья // Зоол. журн. — 2008. — Т. 87, № 7. — С. 771—778.
8. Зверева Ю.М., Тимошкин О.А., Зайцева Е.П. и др. Особенности экологии *Mesenchytraeus bungei* (Annelida, Oligochaeta) — массового вида олигохет зоны заплеска озера Байкал // Изв. Иркут. ун-та. Сер. Биология. Экология. — 2012. — Т. 5, № 3. — С. 123—135.
9. Ивлева И.В. Дыхание белого энхитрея (*Enchytraeus albidus* Henle) // Зоол. журн. — 1960. — Т. 39, № 2. — С. 165—175.
10. Камлюк Л.В. Энергетический обмен у свободноживущих плоских и кольчатых червей и факторы, его определяющие // Журн. общ. биологии. — 1974. — Т. 35, № 6. — С. 874—885.
11. Мизангронцев И.Б. Донные отложения // Элементы экосистемы Байкала. — Новосибирск: Наука, 1983. — С. 46—90.
12. Семерной В.П. Олигохеты озера Байкал. — Новосибирск: Наука, 2004. — 528 с.
13. Семерной В.П. Визуальные наблюдения грунтов Байкала и изучение обитающих в них малощетинковых червей (Oligochaeta) // Изв. Иркут. ун-та. Сер. Биология. Экология. — 2010. — Т. 3, № 2. — С. 87—89.
14. Тимошкин О.А., Сутурин А.Н., Бонгаренко Н.А. и др. Биология прибрежной зоны озера Байкал. Сообщение 1. Заплесковая зона: первые результаты междисциплинарных исследований, важность для мониторинга экосистемы // Там же. — 2011. — Т. 4, № 4. — С. 75—110.
15. Тимошкин О.А., Томберг И.В., Куликова Н.Н. и др. Биология прибрежной зоны озера Байкал. Сообщение 3. Сезонная динамика инфауны береговых скоплений; гидрохимическая, микробиологическая характеристика интерстициальных вод зоны заплеска // Там же. — С. 92—110.
16. Healy B., Bolger T. The occurrence of species of semi-aquatic Enchytraeidae (Oligochaeta) in Ireland // Hydrobiologia. — 1984. — Vol. 115, N 1. — P. 159—170.
17. Kasprzak K. The respiratory metabolism of Annelida. Part 1 // Biología. — 1983. — Vol. 38, N 2. — P. 95—103.
18. Lindegaard C., Hamburger K., Dall P.C. Population dynamics and energy budget of *Marionina southerni* (Černosvitov) (Enchytraeidae, Oligochaeta) in the shallow littoral of Lake Esrom, Denmark // Hydrobiologia. — 1994. — Vol. 278 — P. 291—301.
19. Rodriguez P., Reynoldson T.B. The pollution biology of aquatic oligochaetes. — Springer, 2011. — 265 p.
20. Schmelz R.M., Collado R. A guide to European terrestrial and freshwater species of Enchytraeidae (Oligochaeta) // Soil Organisms. — 2010. — 82(1). — 176 p.

21. *Timm T.* Enchytraeids (Oligochaeta, Enchytraeidae) as lake-dwellers // Newsletter on Enchytraeidae. — 1996. — Vol. 5. — P. 47—55.
22. *Timm T.* Some Enchytraeidae from the shore of Lake Baikal // Ibid. — 2003. — P. 1—9.
23. *Timm T.* A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia* 66. — Mauch, 2009. — P. 1—235.
24. *Williams N.V., Solbé J.F. de L.G., Edwards R.W.* Aspects of the distribution, life history and metabolism of the enchytraeid worms *Lumbricillus rivalis* (Levinsen) and *Enchytraeus coronatus* (N&C) in a percolating filter // *J. of applied ecology*. — 1969. — Vol. 6. — P. 171—183.

Лимнологический институт
Сибирского отделения РАН, Иркутск, РФ

Поступила 12.02.15