

Орф
Борок
8/11
А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

06
И-5/5

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

Труды. Выпуск 8(11)

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

11215
А. С. ...
Г. С. ...



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1965 ЛЕНИНГРАД

Главный редактор
доктор биологических наук *Б. С. КУЗИН*

Редактор изданий
доктор биологических наук *Б. К. ШТЕГМАН*

**ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства *Ю. С. Павлухин*
Технический редактор *О. А. Мокеева*
Корректоры *Л. М. Бова, Ш. А. Исанова и С. Н. Овчарова*

Сдано в набор 25/III 1965 г. Подписано к печати 29/V 1965 г. РИСО АН СССР № 2-115В.
Формат бумаги $70 \times 108^{1/16}$. Бум. л. $4^{1/8}$. Печ. л. $9^{3/4} = 13,35$ усл. печ. л. Уч.-изд. л. 12,58.
Изд. № 2424. Тип. зак. № 167. М-29764. Тираж 1700. ТП 1965 г. № 732. Цена 88 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука», Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ ИНFUЗОРИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Простейшие в большинстве случаев не учитываются при гидробиологических исследованиях. Для того чтобы выяснить значение простейших, в частности инфузорий (*Ciliata*), в водохранилищах, в 1961 г. нами были организованы их специальные регулярные сборы.

Сборы инфузорий производились с декабря 1961 по октябрь 1962 г. на трех постоянных станциях в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища у Борка, в поверхностном и придонном слое, и с мая по октябрь 1962 г., каждые две недели, на 6 станциях в открытой части водохранилища в поверхностном слое (рис. 1, 2). Все пробы отбирались батометром Руттнера по 0.5 л в высокие цилиндры. Вода фиксировалась жидкостью Утермёля. Всего взято 198 проб. Инфузории определялись живыми. Для количественного учета применялся отстойный метод с последующей концентрацией пробы до 20—30 см³. Инфузории подсчитывались два-три раза в камере Коквитца.

Материалы, характеризующие распределение инфузорий в Рыбинском водохранилище, были собраны в специальном рейсе в июне 1962 г. По вертикальному распределению инфузорий собрано три серии проб: в июне и августе 1962 г. — в Волжском плёсе водохранилища у с. Коприна, а в июне — в центре водохранилища, в районе затопленного с. Наволоки.

Некоторые дополнительные материалы были собраны также в пруду в парке Борка.

Видовой состав инфузорий

В водохранилище было обнаружено 24 вида инфузорий:

<i>Mesodinium acarus</i> St.	<i>Oligotricha</i> sp.
<i>Mesodinium pulex</i> Clap. et. Lachm.	<i>Tintinnidium fluviatile</i> St.
<i>Lacrymaria olor</i> O. F. Müller	<i>Tintinnidium semiciliatum</i> Stokes.
<i>Dileptus anser</i> O. F. Müller	<i>Tintinnopsis lacustris</i> Entz.
<i>Coleps hirtus</i> O. F. Müller	<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kofoid-Campbell
<i>Trachelius ovum</i> Ehrb.	<i>Stentor polymorphus</i> Ehrb.
<i>Frontonia leucas</i> Ehrb.	<i>Vorticella monilata</i> Tatem.
<i>Holotricha</i> sp.	<i>Vorticella</i> sp.
<i>Strombidium viride</i> Stein	<i>Epistylis rotans</i> Svec.
<i>Strombidium sulcatum</i> Clap. et Lachm.	<i>Zoothamnion limneticum</i> Svec.
<i>Strombidium conicoides</i> (Leeg.)	<i>Staurophrya elegans</i> Zach.
<i>Strombidium velox</i> Faure-Fr.	<i>Podophrya</i> sp.

Основной комплекс планктонных инфузорий Рыбинского водохранилища имеет примерно такой же состав, как и в озерах Глубоком (Щербаков, 1963) и Балатоп (Sebestyen, 1953). Широко распространенный космополитизм подавляющего большинства пресноводных простейших, в частности инфузорий, не только в пределах одного материка, но и в водое-

мах разных материков отмечен уже давно Эренбергом (Ehrenberg, 1838) и В. Шевяковым (1893). В. А. Догель (1951) объясняет это прекрасной приспособленностью простейших переносить неблагоприятные условия с помощью цист.

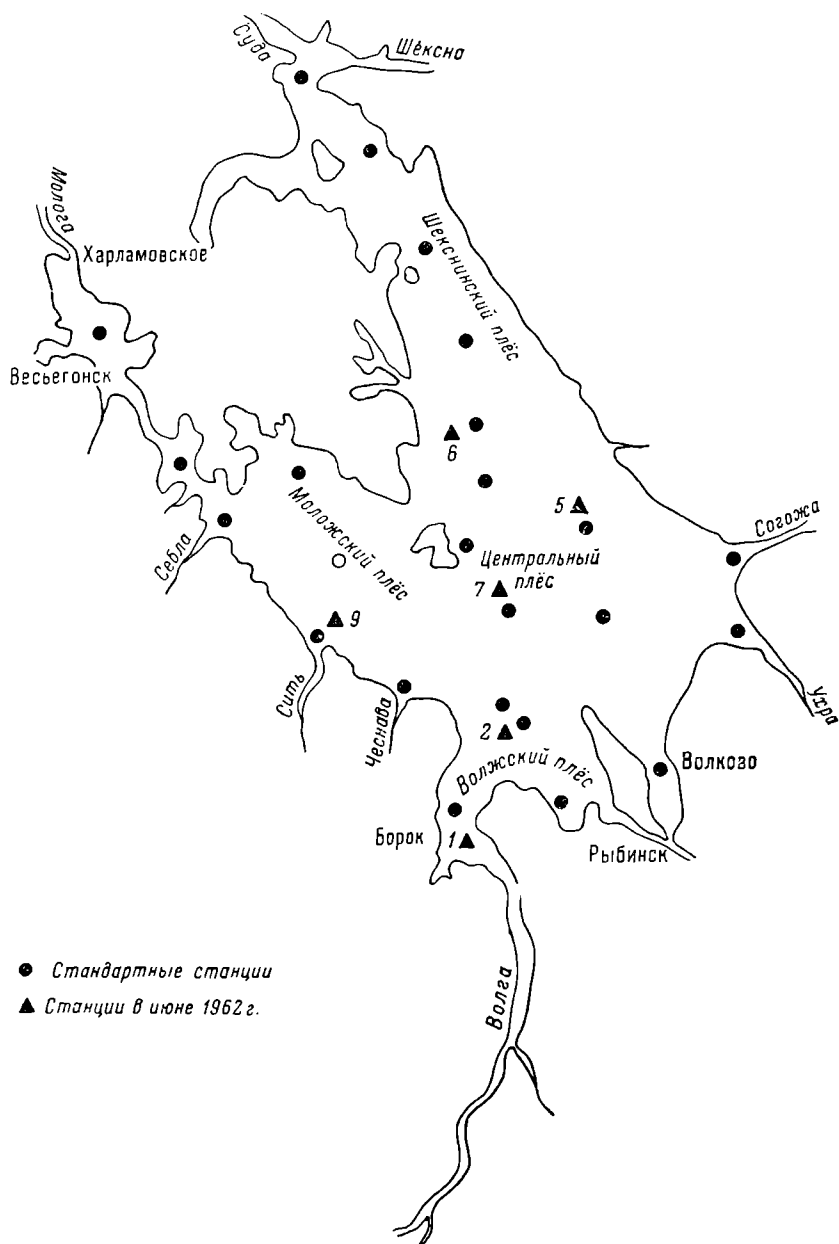


Рис. 1. Расположение стандартных и июньских станций в Рыбинском водохранилище (1962 г.).

В общем видовой состав инфузорий, населяющих пелагическую и прибрежную части водохранилища (с глубиной 2—3 м), достаточно однороден.

Наиболее широко распространены виды родов *Strombidium* и *Tintinnidium*. В водохранилище обитает несколько видов этих родов. Однако

определение некоторых из них, особенно мелких *Strombidium* (длиной 0.021 мм), чрезвычайно затруднительно, так как они очень быстро двигаются и их трудно отловить живыми, а в фиксированном состоянии они сильно меняют свою форму. Чаще других встречался *Strombidium viride* Stein. Определение *Tintinnidium*, как и *Tintinnopsis*, осложняется из-за непрозрачности их домиков. Наиболее распространенный вид — *Tintinnidium fluviatile* St.

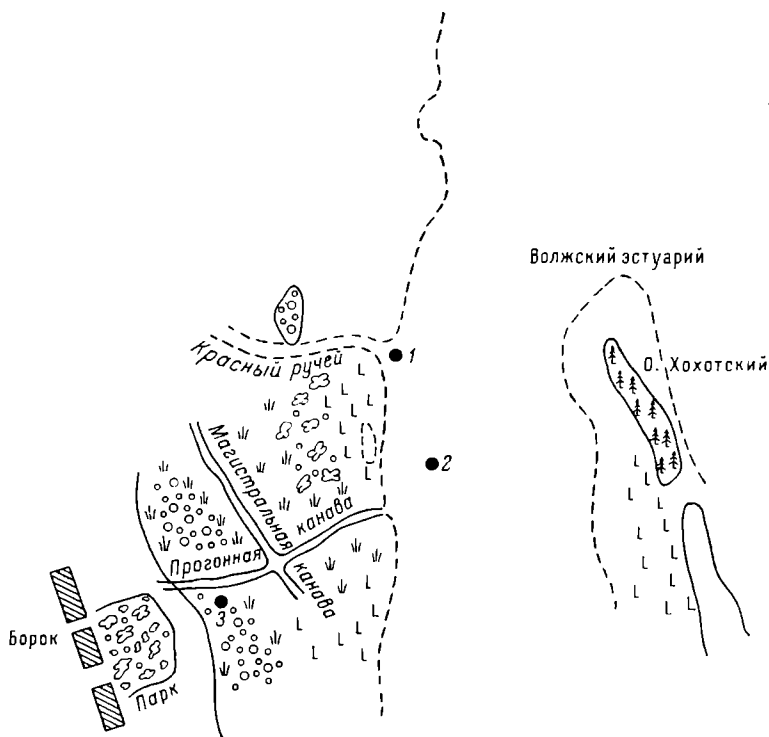


Рис. 2. Расположение станций в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (район Борка, 1962 г.).

Кроме руководящих форм, временами в большом количестве попадались *Tintinnopsis lacustris* Entz., *T. cylindrata* Kof.-Campb., *Vorticella monilata* Tatem., *Epistylis rotans* Svec., *Zoothamnion limneticum* Svec., *Vorticella monilata* поселялась почти исключительно на синезеленой водоросли *Anabaena* sp. Поэтому эта сувойка чаще всего встречалась в местах наибольшего скопления *Anabaena*.

Остальные пять видов довольно равномерно распределялись в пелагиали и прибрежье водохранилища (с глубиной не меньше 1 м), но наиболее часто встречались в устьях рек Волги, Себлы, Мологи, Сити, Шексны. *Strombidium* преимущественно концентрировался в Моложском и Весевогском плёсах. Другие инфузории встречались реже. Из них два вида хищные — *Lacrimaria olor*, питающаяся мелкими инфузориями, и *Dileptus anser*, нападающий, по данным Броуна, на турбеллярий и даже мелких моллюсков (цит. по: Полянский, 1962). Видовой состав инфузорий наиболее разнообразен в устьях рек Чеснавы, Сити, Согожи, Ухры, Себлы и в узкой части Моложского плёса. В этих местах мы находили также типичные прибрежные зарослевые формы: *Coleps hirtus*, *Stentor polymorphus*, *Trachelius ovum*, *Staurophrya elegans*, *Podophrya* sp.

В береговой части водохранилища в районе Борка в большом количестве встречался *Mesodinium acarus* и *M. pulex*.

Видовой состав инфузорий в пруду, расположенном в парке Института биологии внутренних вод, несколько отличался от вышеуказанного. Здесь отсутствовал *Tintinnopsis lacustris*. *Tintinnidium* был обнаружен только в июле. Часто встречался эктопаразит *Trichodina* sp.

Вертикальное распределение

Для изучения вертикального распределения инфузорий было произведено три серии сборов. Пробы инфузорий отбирались в дневные часы, послонно, через каждые 2 м. Во время сборов гидрологические и метеорологические условия были неодинаковы, поэтому обработанный материал не вполне сравним и на его основе трудно выявить закономерности вертикального распределения инфузорий в водохранилище. Однако полученные результаты показывают, что летом 1962 г. видовой состав инфузорий на всех горизонтах был относительно однороден, а максимальная численность их (при тихой погоде или слабом ветре) наблюдалась в слое от поверхности до 2 м. К дну количество их убывало (табл. 1).

Таблица 1

Вертикальное распределение инфузорий в Рыбинском водохранилище в 1962 г. (численность инфузорий в тыс. экз./л)

Место взятия проб, дата	Глубина, м	Водяные баллы	Горизонт, м								
			поверх- ность	2	4	6	8	10	12	14	16
N с. Коприно, 21 VI	17	2—3	276	280	160	250	162	142	160	92	50
N с. Коприно, 10 VIII	17	3—4	77.5	70	62.5	110	82.5	100	65	52.5	40
N затопленного с. Павлово, 25 VI	13	Штиль	157.5	170	87.5	37.5	50	32.5	50	—	—

Приуроченность большинства видов инфузорий к поверхности отмечали для оз. Глубокого А. П. Щербаков (1963) и для Байкала Н. С. Гаевская (1933). По мнению В. Шевякова (1926) и В. А. Догеля (1951), основным, постоянно действующим фактором, определяющим вертикальное распределение простейших в морях и океанах, является температура. В Рыбинском водохранилище, по нашему мнению, более существенную роль играет пищевой фактор, а именно сосредоточение в поверхностном горизонте большого количества водорослей (Гусева, 1955). Ноланд (Noland, 1925), изучавший влияние абиотических и биотических факторов среды на пресноводных *Ciliata*, также пришел к выводу, что распределение инфузорий в естественных условиях в большей степени зависит от наличия необходимой для них пищи, чем от каких-либо других факторов. И хотя питание инфузорий изучено еще недостаточно, однако ряд работ (Maupas, 1888; Brook, 1952; Gellért et Tamás, 1961; Мордухай-Болтовская и Сорокин, 1965) экспериментально подтверждают важную роль водорослей в питании инфузорий.

Численность и сезонная динамика

В прибрежной части водохранилища наблюдения за сезонной динамикой инфузорий производились в волжском предустьевом участке в районе расположения Института биологии внутренних вод, на трех

станциях, находящихся в разных биотопах: станция 1 — в устье Красного ручья (глубина в среднем 2 м), станция 2 — в центре бывшего Хохотского болота, расположенного между Хохотским островом и затопленным березняком (глубина 2 м), станция 3 — у самого берега Борка (глубина 30—60 см; рис. 2). Первая и вторая станции с мая по октябрь имели открытую поверхность, свободную от водной растительности, на третьей она зарастала земноводной гречихой, частухой и другими растениями.

В зимний период, с середины декабря до середины апреля, фауна инфузорий была чрезвычайно бедна и представлена в основном *Strombidium viride* и *Tintinnopsis lacustris*. Численность их в это время колебалась от 2500 до 20 000 экз./л, причем во второй половине января и первой половине февраля и апреля в придонном слое она была несколько выше, чем в поверхностном (табл. 2).

Весной на станции 3 при температуре воды 10—12° среди отмерших прошлогодних зарослей в большом количестве встречались *Strombidium viride*, *S. sulcatum*, *S. conicoides*, а также *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis lacustris*. Общая численность инфузорий достигала 212 500 экз./л. В это время станции 1 и 2 вследствие наличия льда были еще недоступны.

Таблица 3

Численность инфузорий (тыс. экз./л) в прибрежной части Рыбинского водохранилища в 1962 г.

Станции	10 IV	10 V	28 V	11 VI	9 VII	25 VII	7 VIII	23 VIII	7 IX	26 IX	10 X
	Температура (°C)										
	11—12	11—12	16	13—13.4	17.4—18.2	19.2—21	17.4—19	12.4—13.4	12—15.2	8—15	8.6—9.2
Станции 1 и 2 (поверхностные и придонные слои); в среднем	3.75	—	145.6	270.6	190.6	111.75	100.5	98.6	106.85	33	12.5
Станция 3	—	212.5	142.5	5	455	110	19	140	202.5	350	42.5

В конце мая (28 V) на этих станциях (у Красного ручья и на середине Хохотского острова) в придонном слое массового развития достигает *Tintinnopsis lacustris*. В поверхностном слое и у берега преобладал *Strombidium*.

В середине июня (11 VI) на всех станциях побережья наблюдалось резкое падение численности *Tintinnopsis lacustris* и *Strombidium* и, наоборот, увеличение на обоих горизонтах количества *Tintinnidium fluviatilis*. Чаще встречалась *Vorticella*. Общее количество инфузорий на станциях 1 и 2 в это время было наибольшее, а у берега — минимальное (табл. 3).

В июле (9—25 VII) у Красного ручья и на середине Хохотского болота численность инфузорий продолжала оставаться довольно высокой. На

станции 3 наблюдалось сильное развитие *Strombidium*, *Mesodinium pulex* и *M. acaris*, максимальная численность была 9 VII.

В начале августа (7 VIII) численность инфузорий в поверхностном слое снизилась на всех станциях, а позднее (23 VIII) она возросла у берега. В придонном слое картина была обратная. На станциях 1 и 2 преобладал *Tintinnidium fluviatile*, а у берега — *Strombidium viride* и *Mesodinium acarus*, последний в конце

Таблица 4

Соотношение количества некоторых инфузорий, коловраток и рачков в прибрежной зоне у Борка

Род и вид	Численность (экз./л)	Биомасса (г/л)
<i>Tintinnidium fluviatile</i> Коловратки (<i>Polyarthra</i> , <i>Filinia</i> , <i>Notholca</i>)	378000 2185 217	0.005 0.001 0.002
<i>Ceriodaphnia</i>		

месяца достиг здесь большой численности и оставался доминирующей формой до осени.

В конце сентября общая численность инфузорий на «глубоководных» станциях снизилась, причем господствующей формой был *Strombidium viride*. *Tintinnidium* встречался единично только на станции 2. На станции 3, наоборот, наблюдался третий в году подъем численности инфузорий за счет развития *Mesodinium*.

В октябре на всех станциях прибрежья численность инфузорий резко упала, причем так же, как и весной; в придонном слое она была несколько выше, чем в поверхностном вследствие развития *Tintinnopsis lacustris*. *Tintinnidium* в это время в пробах не попадался.

Чтобы иметь представление о численном соотношении в водоеме инфузорий, коловраток и рачков, мы сравнили численность и биомассу коловраток (*Polyarthra*, *Filinia*, *Notholca*), *Ceriodaphnia* и *Tintinnidium fluviatile* в период их максимального развития в прибрежной зоне (по коловраткам и рачкам приведены данные из статьи Мордухай-Болтовского, Мордухай-Болтовской и Яновской, 1958). Количество инфузорий в водоеме может в десятки и сотни раз превышать численность коловраток и рачков (табл. 4).¹ Разница в величине биомассы этих групп планктона менее резкая вследствие незначительных размеров инфузорий. Численное преобладание простейших в планктоне наблюдал также А. П. Щербаков (1963) в оз. Глубоком.

Итак, фауна инфузорий и ее сезонная динамика в прибрежной зоне характеризуется следующими чертами.

1. Руководящие виды инфузорий — *Strombidium viride*, *Tintinnopsis lacustris*, *Tintinnidium fluviatile*; первые два вида преобладают преимущественно весной и осенью, третий — летом. У берега преобладают *Strombidium viride* и *Mesodinium*.

2. Максимальная численность инфузорий наблюдалась в июне, а у берега — в июле, причем она здесь была значительно выше, чем в более отдаленных районах прибрежья.

3. Летом инфузории преимущественно концентрируются в поверхностном слое воды, весной и осенью — в придонном.

Таблица 5

Численность инфузорий (тыс. экз./л) у с. Коприна зимой 1961/62 г.

Горизонт	21 XII	15 I	1 III	6 IV
Поверхностный	10	10	2.5	5
Придонный . . .	—	2.5	5	7.5

¹ Биомасса *Tintinnidium fluviatile* вычислялась по таблице весов простейших А. П. Щербакова (1963).

В пелагической части водохранилища в зимний период, с октября до начала апреля, по данным для предустьевого района Волги (русло у с. Коприно), в небольшом количестве (2.5—10 тыс. экз./л) встречались только *Strombidium viride* и мелкие *Oligotricha* (табл. 5).

Массовое развитие инфузорий началось вскоре после вскрытия водоема, и уже 9 V почти на всех станциях их численность была значительно более высокой, чем зимой, особенно на станциях против с. Брейтова (282 500 экз./л) и у Среднего Двора (100 000 экз./л). Везде преобладал *Strombidium viride*, а в конце мая у с. Коприна и в районе затопленного г. Мологи в большом количестве встречался также *Tintinnopsis lacustris*, а у с. Измайлова были обнаружены скопления *Vorticella*. Таким образом, в водохранилище в мае наблюдается первый подъем численности инфузорий при средней температуре воды 7.3°.

В середине июня на всех станциях численность *Strombidium* упала и резко возросло количество *Tintinnidium* (*T. fluviatile* и *T. semiciliatum*); общая численность изменилась мало.

В конце июня в центре водохранилища и против с. Брейтова в массе встречалась *Vorticella monilata*.

10—11 VII паблюдался второй подъем общей численности инфузорий главным образом за счет развития *Tintinnidium* (табл. 6). В конце месяца его численность упала почти в три раза и лишь немного возросла 10 VIII, но с конца августа вплоть до октября в водоеме, как и весной, опять доминировал *Strombidium*. Одновременно в планктоне в заметном количестве появились *Tintinnopsis lacustris*, *Mesodinium pulex* и *M. acarus*.

С конца июля общая численность инфузорий в водохранилище понижается и с небольшими колебаниями продолжает падать в

Таблица 6
Численность инфузорий (тыс. экз./л) в поверхностном горизонте пелагической части Рыбинского водохранилища в 1962 г.

Станции	Температура (°C)										
	8—10 V	28—29 V	45 VI	21—29 VI	10—11 VII	20—27 VII	10—11 VIII	28—29 VIII	18—20 IX	28—29 IX	17—18 X
	5.4—9	13—15	13—15	15—16.8	17—18	19	16—17	14—15	10—11	0.9—11	4.8—6.8
1 (у с. Коприна).	47.5	137.5	72.5	302.5	137.5	37	90	17.5	7.5	5	7.5
2 (у г. Мологи).	—	—	50	52.5	130	35	40	15	10	7.5	—
5 (к юго-западу от Измайлова).	65	60	117.5	30	132.5	67.5	67.5	17.5	12.5	22.5	7.5
6 (к востоку от Среднего Двора).	97.5	197.5	115	102.5	180	35	60	22.5	10	40	40
7 (у с. Наволочи; центр).	100	30	95	67.5	67.5	32.5	57.5	25	27.5	22.5	2.5
9 (к северо-востоку от с. Брейтова).	70	67.5	130	157.5	227.5	77.5	52.5	25	30	7.5	10
Средняя численность по водохранилищу.	282.5	57.5	100	135	82.5	70	55	75	17.5	15	10
	110.4	91.7	97	121	136.8	50.6	60	28	16	17	6.8

Примечание. По станции 1 даны: в числителе — численность инфузорий в поверхностном горизонте, в знаменателе — в придонном.

течение сентября и октября. Систематические сборы материала в поверхностном и придонном слоях у с. Коприна позволили выявить концентрацию инфузорий преимущественно в поверхностном слое.

Рассматривая сезонную динамику инфузорий в разных районах водохранилища, можно видеть, что на большинстве станций наблюдалось два (реже три) подъема численности инфузорий, а на станции 7, в центре водохранилища, только один — в середине лета. Нам представляется возможным объяснить массовое развитие инфузорий весной на более близких к берегам станциях (5, 6, 9) тем, что прибрежные и устьевые участки прогреваются раньше, чем центр водохранилища (Курдина, 1958). Количество бактерий в этих местах также выше, чем в центре (Новожилова, 1955, 1958), и сюда раньше поступают воды берегового стока, несущие более богатые фито- и зоопланктон. Невысокая численность инфузорий в начале мая на станциях 1 и 2, возможно, является следствием больших скоростей течения в этих местах по сравнению с другими районами водохранилища (Буторин и Литвинов, 1963). Массовое скопление *Vorticella monilata*, поселяющейся на *Anabaena*, совпадает здесь с «цветением» воды синезелеными водорослями.

Таким образом, для пелагической части водохранилища характерны следующие черты: 1) руководящими видами инфузорий являются *Strombidium viride* и *Tintinnidium fluviatile*, первый доминирует весной и осенью, второй — летом; 2) массовое развитие инфузорий начинается в мае, численность их достигает максимума в начале июля, затем резко падает; 3) численность инфузорий в поверхностном слое больше, чем в придонном.

Из изложенного видно, что руководящие виды инфузорий открытой части водохранилища входят также в число руководящих видов прибрежной зоны. Преобладание в водоеме *Strombidium* весной и осенью, а *Tintinnidium* летом, вероятно, связано с особенностями их питания и температурой воды. Имеющиеся в литературе немногочисленные данные по питанию этих двух видов, основанные на визуальных наблюдениях (Eyferth-Schoenichen, 1927; Kahl, 1932), указывают на то, что *Strombidium* питается детритом и диатомовыми водорослями, *Tintinnidium* — только диатомовыми и вообще мелкими водорослями. Вероятно, *Strombidium* действительно в большей степени, чем *Tintinnidium*, использует для питания детрит, богатый бактериально-грибковой флорой (Лепнева, 1950), и бактерий, которых весной в водохранилище много (Новожилова, 1955; Кузнецов, 1958, 1959). Кроме того, *Strombidium*, по-видимому, лучше приспособлен к низкой температуре воды. *Tintinnidium* же в основном питается водорослями, и для его массового развития необходима более высокая температура, чем для *Strombidium*. Преобладание *Strombidium* и *Mesodinium* у берега, где среди зарослей частухи и земноводной гречихи мало водорослей (Приймаченко, 1959), вероятно, также объясняется характером питания этих двух видов (Eyferth-Schoenichen, 1927). Условия питания для *Tintinnidium* у берега неблагоприятны, и поэтому он там почти не встречается. В прибрежной зоне численность инфузорий вообще выше, чем в пелагической. Это обусловлено, очевидно, более ранним прогревом воды и наличием большего количества органических веществ, поступающих с береговым стоком и в виде остатков разложившейся водной растительности.

Все это в общей сложности способствует развитию водорослей и бактерий, которых здесь в 3—4 раза больше, чем в пелагиали, что в свою очередь создает более благоприятные условия для существования инфузорий. Поэтому массовое развитие инфузорий в прибрежной зоне наступает на месяц раньше, чем в пелагиали.

ЛИТЕРАТУРА

- Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963. О течениях Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 6 (9).
(Гаевская В. С.) Gaiewska V. S. 1933. Zur Oekologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees. Zoologica, Bd. 32, N. 83.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Догель В. А. 1951. Общая протистология. Изд. «Советская наука», М.
- Кузнецов С. И. 1958. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Кузнецов С. И. 1959. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1958 г. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Курдяна Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Лепнева С. Г. 1950. Жизнь в озерах. В кн.: Жизнь пресных вод СССР, т. 3. Под ред. Е. Н. Павловского и В. И. Жадина. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. и Ю. И. Сорокин. 1965. Питание *Paramecium caudatum* Ehrh. водорослями и бактериями. Настоящий сборник.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. станции «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиол., т. XXIV, вып. 6.
- Новожилова М. И. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3.
- Полянский Ю. И. 1962. I международная протозоологическая конференция в Праге 22—31 августа 1961 г. Зоол. журн., т. 41, № 3.
- Приймаченко А. Д. 1959. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- (Шевяков В.) Schewiakoff W. 1893. Ueber die geographische Verbreitung der Süßwasser-Protozoen. Mem. Ac. Sci. Petersburg. Vol. 41, sér. 7, № 8.
- (Шевяков В.) Schewiakoff W. 1926. Die Acantharia des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes, vol. 37, Neapel.
- Щербakov А. П. 1963. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. Сообщение III. Планктонные простейшие. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. XIII.
- Brook A. I. 1952. Some observations on the feeding of protozoa on freshwater algae. Hydrobiol., vol. 4.
- Ehrenberg C. G. 1838. Die Infusorien als vollkommene Organismen. Leipzig.
- Eyferth-Schoenichen W. 1927. Einfachste Lebensformen des Tier- und Pflanzenreiches, Bd. 5.
- Gellért I. et G. Tamás. 1961. Les relations trophobiologiques parmi les protozoaires et les diatomées des flèches littorales du lac Balaton. Verhandl. Internat. Verein. theoret. und angew. Limnol., Bd. 14, Part 1.
- Kahl A. 1932. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 3. Spirotricha. Berlin—Leipzig.
- Maupas E. 1888. Recherches experimentales sur la multiplication des infusories ciliés. Arch. zool. exptl. et. gen. Notes et revue, sér. 2, t. VI.
- Noland L. E. 1925. Factors influencing the distribution of freshwater ciliates. Ecology, № 6.
- Sebestyen O. 1953. A Balaton planktonjanok Oligotricha Ciliatairob. Ann. Inst. Biol. (Tihany) Hung. acad. sci., vol. VXXI.

ПИТАНИЕ ПАРАМЕЦИЙ ВОДОРΟΣЛЯМИ И БАКТЕРИЯМИ

Имеющиеся в литературе немногочисленные данные по питанию инфузорий основаны на визуальных наблюдениях. Наибольший интерес представляют работы Брука (Brook, 1952), Геллерта и Тамаша (Gellért et Tamás, 1957—1958, 1961). Авторы судили о степени усвоения инфузориями диатомовых водорослей по обесцвечиванию содержимого клеток диатомей после выхода их из тела животного. Однако клетки большинства водорослей, а также бактерий легко разрушаются, и их переваренные остатки невозможно обнаружить подобным образом. Сам факт наличия водорослей в пищеварительном тракте многоклеточных или в теле простейших еще не свидетельствует о способности животного их переваривать (Монаков и Сорокин, 1959а). Поэтому было интересно получить прямые количественные данные об усвояемости водорослей инфузориями. В связи с важностью вопроса о трофической роли синезеленых водорослей во внутренних водоемах представлялось интересным выявить их роль в питании инфузорий. Мы попытались определить сравнительную усвояемость различных видов водорослей, а также бактерий с применением радиоуглеродного метода. Применение изотопной методики при изучении питания водных животных позволяет количественно определить усвояемость разных пищевых объектов (Монаков и Сорокин, 1959а, 1959б; Сорокин и Мордухай-Болтовская, 1962).

В качестве объектов питания в опытах с парамециями использовались *Chlorella pyrenoidosa* Chick, *Scenedesmus quadricauda* Breb., *Chlamydomonas* sp., *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Anabaena spiroides* Kleb., *A. schenmetievi* Elenk., *Coelosphaerium dubium* Grun., *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs, *Nitzschia* sp. и бактерии. Культуры водорослей были альгологически чистые. Водоросли метились в культурах, в которых они усваивали в процессе фотосинтеза меченую углекислоту, внесенную в среду в виде карбоната. Условия опыта требовали, чтобы взвесь водорослей не содержала бактерий, которые могли пометиться C^{14} , усваивая органические вещества, выделяемые водорослями. Чтобы иметь гарантию, что питание инфузорий происходит за счет переваривания водорослей, а не падающих на их поверхности бактерий, были приняты специальные предосторожности. Водоросли, клетки которых легко отмываются от бактерий — *Scenedesmus quadricauda*, *Chlorella pyrenoidosa* и *Chlamydomonas* sp. — в процессе приготовления исходной взвеси многократно отмывались от бактерий центрифугированием. Освобождение клеток водорослей от бактерий контролировалось микроскопированием окрашенных мазков взвеси. Клетки *Aphanizomenon* и *Anabaena* удавалось полностью отличить от бактерий, промывая их на «предварительном» мембранном фильтре струей воды. Водоросли — *Coelostrium*, *Microcystis*, — которые невозможно было отмыть от бактерий описанными выше способами, метились в течение определенного промежутка времени (порядка нескольких часов) в присутствии пенициллина и стрептомицина в смеси

по 2000 ме/мл каждого. Бактериальная культура, использованная в качестве меченого корма, была выделена из воды Рыбинского водохранилища. Для получения исходной взвеси меченых бактерий эта культура выращивалась на среде, содержащей меченую C^{14} глюкозу, и затем отделялась от нее многократным центрифугированием.

Инфузории *Paramecium caudatum* культивировались на молочном растворе (Цингер, 1947). Тонкой пипеткой они отлавливались по 50 шт. из культуры под стереоскопическим микроскопом и переносились в каплю фильтрованной воды, помещенную в лунку предметного стекла. Для каждого опыта отбиралось в среднем по 400—500 парameций. Предметные стекла с инфузориями помещались в чашки Петри с небольшим количеством воды. Затем в каплю воды с инфузориями вносился меченый корм в количестве 0.02—0.05 мл взвеси и чашки закрывались крышкой.

Одновременно для каждого вида корма ставился контрольный опыт с предварительно зафиксированными парameциями, с которыми в дальнейшем проделывались те же манипуляции, что и с живыми инфузориями. Таким путем можно было определить возможную адсорбцию C^{14} телами инфузорий, не связанную с усвоением меченого корма. По прошествии намеченного срока (3—9.5 часов) каждая порция парameций просматривалась с целью удаления мертвых экземпляров (обычно их почти не было) и фиксировалась жидкостью Утермеля. Затем производилась отмывка парameций от меченого корма. Для этого инфузории отлавливались пипеткой и проводились пять раз через фильтрованную воду. Специальными опытами было показано, что такая процедура обеспечивает полное отмывание парameций от меченого корма. Чистота отмывания контролировалась также по радиоактивности фиксированных инфузорий в контрольных опытах.

Отмытые инфузории помещались на покровные стекла, пересчитывались и высушивались. Потом определялась радиоактивность в телах парameций. Радиоактивность C^{14} в веществе тел водорослей и бактерий учитывалась на мембранных фильтрах после фильтрации через них соответствующих взвесей. Количество усвоенного парameциями корма (C_a) рассчитывалось по формуле:

$$C_a = C_r \cdot (r - r_1) \text{ мкг } C/\text{экз.},$$

где C_r — количество углерода меченого корма (в мкг), приходящееся на 1 имп. его активности; r — радиоактивность животного в конце опыта; r_1 — радиоактивность одного животного в контрольном опыте с фиксированными инфузориями.¹ Для получения сравнительной характеристики интенсивности питания инфузорий разными объектами мы рассчитывали индекс усвоения (P) по формуле:

$$P = \frac{C_a \cdot 100}{C_p} \text{ } \%.$$

Содержание углерода в одной парameции (C_p) оказалось равным $54 \cdot 10^{-3}$ мкг (мокрое сжигание). Основные результаты опытов представлены в таблице. Они выявляют довольно разнообразный спектр питания *Paramecium caudatum*. Наряду с бактериями и водорослями — *Chlorella pyrenoidosa* и *Chlamydomonas* sp. — эта инфузория потребляет и усваивает также и синезеленые водоросли. Лучше других объектов питания усваивались *Aphanizomenon flos-aquae* и *Chlorella pyrenoidosa*,

¹ В величину C_a не входят потери C^{14} усвоенного меченого корма на обмен, которые у инфузорий весьма значительны. Однако поскольку эти потери во всех опытах одинаковы, они не сказываются на соотношении получаемых величин C_a , относительные значения которых (P) служили для нас показателем сравнительной интенсивности питания инфузорий разными видами корма.

Питание *Paramecium caudatum* бактериями и водорослями

Вид корма	Число парамеций	Продолжительность опыта (час.)	C_p (10^{-3} мкг С/мл, экз.)	Активность парамеций ($r-r_0$, мл/экз.)	Усвоено (C_a , 10^{-3} мкг)	C_a за сутки (10^{-3} мкг С)	Индекс усвоения (I , %)
Бактерии	42	9	1.78	1.57	2.76	7.36	13
<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	28	9	1.1	13.7	15.07	40.18	74.4
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	42	9.5	0.16	0	0	0	0
<i>Chlamydomonas</i> sp.	41	3	1.76	1.24	2.18	17.4	32.2
<i>Nitzschia</i> sp.	42	3	3.4	0	0	0	0
<i>Microcystis aeruginosa</i>	20	6	3.14	0	0	0	0
<i>Anabaena spiroides</i>	35	3	0.4	1.30	0.52	4.16	0.96
<i>A. scheremetievi</i>	38	3	0.28	0.26	0.073	0.584	1.07
<i>Coelosphaerium dubium</i>	39	3	0.33	13.79	4.55	36.40	67.3
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	23	3	0.86	6.08	5.22	41.8	77.4

менее — *Coelosphaerium dubium* и *Chlamydomonas* sp. Не усваивались *Nitzschia* sp. и *Scenedesmus quadricauda*, имеющие большие размеры клеток.

Данные таблицы показывают способность парамеции нормально питаться мелкими водорослями. Очевидно, она обладает достаточно мощным ферментным аппаратом, так как легко переваривает протококковые водоросли, обладающие прочными целлюлозными оболочками, которые делают их недоступными для переваривания многими беспозвоночными (Сорокин и Мешков, 1958; Монаков и Сорокин, 1959а). Инфузории интенсивно потребляют и усваивают также синезеленые водоросли *Coelosphaerium dubium* и *Aphanizomenon flos-aquae*. По-видимому, они заглатывают при этом отдельные клетки, оторвавшиеся от ценобиев. Другими синезелеными водорослями — *Anabaena spiroides*, *A. scheremetievi* и особенно *Microcystis aeruginosa* — инфузории не питались. Характерно, что другие беспозвоночные и даже личинки рыб в аналогичных опытах так же, как и инфузории, очень слабо усваивали последние виды синезеленых и интенсивно питались двумя первыми (Панов и Сорокин, 1965; Сорокин, Монаков и др., 1965).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959а. К вопросу об усвоении циклопам протококковых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959б. Опыт изучения хищного питания циклопов с помощью изотопной методики. ДАН СССР, т. 125, № 1.
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1965. О роли фитопланктона в питании личинок леща, плотвы и густеры. В сб.: Экология и биология синезеленых водорослей, Изв. АН СССР, Л.
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода C^{14} для определения усвояемости протококковых водорослей мотылями *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Сорокин Ю. И., А. В. Монаков, Э. Д. Мордухай-Болтовская, Е. А. Цихон-Луканина, Р. А. Родова. 1965. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли синезеленых водорослей. В сб.: Экология и биология синезеленых водорослей, Изд. АН СССР, Л.
- Сорокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью C^{14} . Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Цингер Я. А. 1947. Простейшие. Учпедгиз, М.
- Brook A. I. 1952. Some observations on the feeding of Protozoa on freshwater algae. Hydrobiol., vol. 4.
- Gellért J., G. Tamás. 1957—1958. Tetrítusz-turzások kovamoszatainak és csillósainak ökológiai vizsgálata a Tihanyifélsziget keleti partján. Magyar tud. akad. Tihany biol. kutatóint, evk. 25. Рез. на нем. яз.
- Gellért J., G. Tamás. 1961. Les relations trophobiologiques parmi les protozoaires et les diatomées des flèches littorales du lac Balaton. Verhandl. Internat. Verein. theoret. und angew. Limnol., Bd. 14, Part 1.

МАТЕРИАЛЫ ПО РАСПРЕДЕЛЕНИЮ И СЕЗОННОЙ ДИНАМИКЕ ASPLANCHNA PRIODONTA GOSSE И A. HERRICKI DE CUERNE (ASPLANCHNIDAE, ROTATORIA) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В Рыбинском водохранилище наиболее распространены представители коловраток сем. *Asplanchnidae* — *Asplanchna priodonta* Gosse и *A. herricki* de Guerne. Литературные данные по биологии *Asplanchna* Рыбинского водохранилища неполны и большей частью разбросаны в различных работах по зоопланктону (Киселева, 1954; Воронина, 1955; Мордухай-Болтовская, 1956; Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская и Яновская, 1958; Луферова 1963 г.).

В последние годы выполнены некоторые работы по питанию *Asplanchna*, показавшие, что обе коловратки — хищники, интенсивно питающиеся мелкими *Cladocera* и *Rotatoria* (Трибуш, 1960; Сорокин и Мордухай-Болтовская, 1962). Суточный рацион *Asplanchna* в 1.5—2 раза превышает вес собственного тела, что при их многочисленности свидетельствует о важной роли этих коловраток в трофических взаимоотношениях водного населения.

Сезонная динамика *Asplanchna* в пелагиали водохранилища вкратце описана Л. А. Луферовой (1963 г.).

По материалам сборов 1958—1960 гг. мы попытались представить сезонную динамику *Asplanchna* в прибрежной зоне и общую картину распределения ее в Рыбинском водохранилище.

Материалы и методика

Наблюдения производились в 1959—1960 гг. с мая по сентябрь в районе бывшего торфянистого Хохотского болота, расположенного около Борка, в районе Института биологии внутренних вод АН СССР. Пробы брались через каждые 7 дней, а иногда и чаще, процеживанием 100 л воды через сетку из газа № 61. Всего собрано 134 пробы. Кроме того, для изучения распределения *Asplanchna* использовано 137 проб, собранных Т. М. Трибуш и Л. М. Маловицкой в июне, июле и октябре 1958 г., а также некоторые материалы стандартных рейсов 1958 г., обработанные Л. А. Луферовой и В. А. Черновой. Коловратки подсчитывались в камере Богорова.

Горизонтальное распределение

Asplanchna priodonta и *A. herricki* обитают как в прибрежье, так и в пелагиали. В прибрежной зоне обе коловратки встречались в самых разнообразных биотопах. Горизонтальное распределение *A. priodonta* и *A. herricki* в водоеме сильно изменяется по сезонам. Весной в прибрежной зоне массовое развитие *Asplanchna* начинается в самых мелководных, хорошо прогретых местах с глубиной в 20—30 см. Затем, постепенно в течение лета, в связи с ухудшением водного режима в обмелевшем мелководье, численность *Asplanchna* возрастает в более глубоких местах.

В мае в открытой части водохранилища *Asplanchna* мало. К концу месяца в центре водоема наблюдается массовое развитие *A. herricki*. Летом обе коловратки расселяются по всему водоему, но в большом количестве встречаются главным образом в заливах и устьевых участках вследствие обилия здесь корма (Воронина, 1955; Мордухай-Болтовская, 1962).

В сентябре и октябре в водохранилище преобладает *A. priodonta*, причем, так же как и летом, в основном концентрируясь в устьевых и предустьевых участках рек. Скопление ее в этих местах осенью связано, по-видимому, с тем, что процесс питания *Asplanchna* зависит от прозрачности воды; *Asplanchna* питается как хищник, но захватывает пищу фильтрационным способом. Поэтому чем меньше в воде механической взвеси, тем условия питания для нее более благоприятны. По данным М. А. Фортунатова (1959), осенью в центральной части водохранилища прозрачность воды снижается вследствие сильного ветрового перемешивания водной толщи. В устьевых и предустьевых участках в это время сохраняется достаточно высокая прозрачность. У торфяных островов — Бабинского и пункта «Открытое море» — *Asplanchna* почти не встречалась вследствие большого количества торфяной крошки в воде. Отрицательное влияние взмучивания донных отложений на фильтраторов наблюдали также В. М. Рылов (1940), Е. Ф. Мануйлова (1956), Н. В. Воронина (1955). Колоссальное скопление *A. priodonta* в р. Сить — 594 000 экз./м³ в октябре 1958 г. — явление случайное, обусловленное сгонным ветром. Соотношение обеих коловраток по численности в разные годы колебалось: в 1958 г. в водохранилище преобладала *A. priodonta*, а в 1959—1960 гг. — *A. herricki*.

Сезонная динамика в прибрежной зоне

Годы 1959 и 1960 резко отличаются по режиму уровня Рыбинского водохранилища. В 1960 г. наибольшая отметка уровня у с. Коприна была на много ниже, чем в 1959 г.; в среднем уровень воды летом этого года был на 2 м ниже, чем в 1959 г. Для 1960 г. характерна также более высокая по сравнению с 1959 г. температура воды, доходившая иногда до 25°, а у самого берега до 30°. В 1959—1960 гг. в прибрежье преобладала *Asplanchna priodonta*.

Независимо от особенностей гидрологического режима данного года *A. priodonta* в прибрежной зоне появляется на одну-две недели раньше *A. herricki*, именно 7—12 мая при температуре воды 12—14°. Однако массовое развитие *A. herricki* наблюдалось часто раньше, чем развитие *A. priodonta* (табл. 1—4). По мере прогрева воды численность обеих коловраток растет и достигает максимума у *A. herricki* в конце мая—начале июня (в 1959 г. — 5814 экз./м³, в 1960 г. — 16 375 экз./м³), а у *A. priodonta* в первой декаде июня (в 1959 г. — 13 492 экз./м³, в 1960 г. — 63 125 экз./м³).

Во второй половине июня картина резко меняется. Оба вида *Asplanchna* в 1959 г. в незначительном количестве попадались только на отдельных станциях, а в 1960 г. они в это время вообще не встречались (табл. 1—4).

В июле снова начинается подъем численности и биомассы *A. priodonta* и *A. herricki* главным образом в районах с глубиной не менее 70—80 см. В прибрежье в июле господствует *A. herricki*.

В августе обе коловратки встречались только в более глубоководном районе прибрежья на станциях 1—2 (глубиной в 1 м и более). С конца августа количество *A. priodonta* и *A. herricki* в прибрежье уменьшается и достигает минимума в сентябре (табл. 1—4).

В конце сентября все места сборов прибрежной зоны обсохли и сборы материала в прибрежье были прекращены.

Таблица 1
Сезонная динамика численности (экз./м³) *Asplanchna priodonta* (в числителе) и *A. herricki* (в знаменателе)
в прибрежной зоне в районе Борка в 1959 г.

Стан-ция	Май					Июнь					Июль					Август					Сентябрь	
	7	14	20	28		3	10	18	26	3	11	18	24	30	7	14	20	28			5	24
1	60	—	114	115	3.223	13.492	1.488	—	—	—	200	105	115	345	101	—	3.360	56	—	—	259	84
	—	—	—	59	392	1.488	—	—	95	105	2.600	1.050	4.025	2.815	196	—	1820	416	—	—	259	—
2	—	—	750	1114	2.163	6.556	730	—	—	367	327	154	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	190	1754	960	367	—	—	—	—	157	154	206	770	—	—	120	—	—	—	—	—
3	—	589	120	2592	822	81.280	245	—	—	120	625	72	—	—	—	—	500	—	—	—	—	—
	—	—	750	1836	750	4.710	—	—	—	193	—	300	—	—	—	327	—	—	—	—	—	—
4	—	1301	740	282	750	14.700	—	—	—	193	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	5814	8140	45	1720	1102	—	—	1250	193	1102	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	1870	940	280	—	—	440	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 2
Сезонная динамика биомассы (г/м³) *Asplanchna priodonta* (в числителе) и *A. herricki* (в знаменателе) в прибрежной зоне
в районе Борка в 1959 г.

Стан-ция	Май				Июнь				Июль				Август				Сентябрь		
	7	14	20	28	3	10	18	23	3	11	18	24	30	7	14	20	28	5	24
1	0.004	—	0.003	0.003	0.067	1.349	—	—	—	0.012	0.023	0.017	0.107	0.006	—	0.202	0.025	0.026	0.002
	—	—	—	0.009	0.086	0.328	—	0.043	0.023	0.572	0.325	0.604	0.619	0.061	—	0.273	0.129	0.080	—
2	—	—	0.022	0.111	0.043	0.197	0.015	—	0.011	0.006	0.048	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	—	0.059	0.789	0.029	0.037	—	—	—	0.016	0.015	0.031	0.077	—	—	0.088	—	0.055	—
3	—	0.012	0.012	0.052	0.025	2.438	0.007	—	0.012	0.019	0.001	—	—	—	—	0.030	—	—	—
	—	—	0.045	0.110	0.075	1.036	—	—	—	—	0.066	—	—	—	0.009	—	—	—	—
4	—	0.026	0.015	0.008	0.022	0.441	—	—	0.029	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	—	0.116	0.814	0.003	0.258	0.341	—	0.075	0.029	0.033	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	0.094	0.042	—	0.136	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 3
Сезонная динамика численности (экз./м³) *Asplanchna priodonta* (в числителе) и *A. herricki* (в знаменателе)
в прибрежной зоне в районе Борка в 1960 г.

Стан-ция	Май			Июнь					Июль					Август				
	12	18	28	2	7	11	14	21	28	6	12	19	26	6	17	24	31	
1	87	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2	—	—	650	6625	63.125	125	—	—	—	125	1250	8500	125	—	—	—	125	
3	—	—	—	16375	500	375	250	—	—	125	5500	3375	125	—	—	—	125	
4	—	—	—	9750	35625	—	250	—	—	125	—	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	375	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	1250	8125	2375	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	—	125	500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Сборов не было.

Таблица 4
Сезонная динамика биомассы (г/м³) *Asplanchna priodonta* (в числителе) и *A. herricki* (в знаменателе) в прибрежной зоне
в районе Борка в 1960 г.

Стан-ция	Май			Июнь					Июль					Август				
	12	18	28	2	7	11	14	21	28	6	12	19	26	6	17	24	31	
1	0.052	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
2	—	—	0.019	0.199	6.312	0.091	—	—	—	0.091	0.387	0.850	0.012	—	—	—	0.027	
3	—	—	—	0.491	0.075	0.234	0.182	—	—	0.091	2.475	1.046	0.012	—	—	—	0.027	
4	—	—	—	0.585	3.562	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	0.011	—	—	0.142	—	—	—	—	0.007	—	0.039	—	—	—	
	—	—	—	0.025	0.234	0.071	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	—	—	—	—	0.004	0.365	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

Сборов не было.

Итак, сезонная динамика *A. priodonta* и *A. herricki* в прибрежном районе Рыбинского водохранилища характеризуется тем, что массовое развитие *Asplanchna* начинается в мелководных районах, значительно удаленных от открытой части водохранилища, но во второй половине лета *Asplanchna* размножаются в основном на более глубоководных участках побережья. В маловодные годы 1954 и 1960 (Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская и Яновская, 1958) массовое развитие обоих видов отмечено только в более глубоководных участках, причем по времени оно совпадает с развитием коловраток в открытой части водохранилища. Последнее объясняется тем, что в маловодные годы прибрежные участки водохранилища в большей степени связаны с пелагиалью водоема. Поэтому и сезонная динамика некоторых представителей зоопланктона, в частности *Asplanchna*, в такие годы в прибрежье и открытых частях водохранилища сходна.

Численность *Asplanchna priodonta* и *A. herricki* в 1960 г. была выше, чем в 1959 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- В о р о н и н а Н. М. 1955. Зоопланктон северных отрогов Рыбинского водохранилища и его кормовое значение. Автореф. канд. дисс. МГУ.
- К и с е л е в а Е. М. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Тр. проблем. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1956. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, т. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1956. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, т. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1962. Биология хищных клadoцер *Leptodora kindtii* (Focke) и *Bythotrephes* Leydig. Автореф. канд. дисс. МГУ.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д., М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. и Г. Я. Я н о в с к а я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, т. 3.
- Р ы л о в В. М. 1940. Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктонных *Entomostraca* в условиях речного течения. ДАН СССР, т. 29, № 7.
- С о р о к и н Ю. И. и Э. Д. М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я. 1962. Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью C^{14} . Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Т р и б у н Т. М. 1960. Некоторые наблюдения над коловратками сем. *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).

ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ ТУБИФИЦИД И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

До образования Рыбинского водохранилища Д. А. Ласточкиным (1936) было произведено подробное гидробиологическое обследование Волги от Углича до Ярославля и устьев рек Шексны и Мологи. Кроме собственных сборов, он обработал обширный материал по рекам Мологе и Шексне, полученный от группы сотрудников ВНИОРХ, руководимой проф. Б. С. Грезе.

Д. А. Ласточкин различал четыре основных биотопа.

а) Каменистые грунты, составляющие на исследованном участке Волги около 20—25% общей площади дна (в Мологе и Шексне они занимали ничтожную площадь). На каменистых грунтах тубифициды находили благоприятные для развития условия в заиленных пространствах между камнями, куда вносятся с водой и оседают иловые частицы, мелкий и крупный песок. Высокие показатели численности и биомасс здесь имели только три вида: *Limnodrilus newaensis*, *L. michaelsoni*, *Psammoryctes barbatus*. Другие тубифициды встречались редко.

б) Глинистые грунты, смешанные с песком, илом и камнями, встречались на Волге очень редко, зато хорошо были представлены в Мологе и Шексне. Здесь встречались все виды «тубифицидного комплекса» с той же примерно численностью и биомассой, что и на соседних биотопах. Под тубифицидным комплексом Д. А. Ласточкин (1936) понимает сочетание *Limnodrilus newaensis* с несколькими лимнодрилами и *Ptyodrilus hammoniensis* или *Tubifex tubifex*.

в) Песчаные грунты, широко распространенные в реках, встречались в трех вариантах: сильно заиленные, слабо заиленные пески и так называемый жидкий песок.

Сильно заиленные пески были населены хорошо развитым тубифицидным комплексом. Мало заиленный песок характеризовался постоянным присутствием только *Limnodrilus newaensis*, которого примерно в 20% проб сопровождал *L. michaelsoni*.

Жидкий песок — песок, чрезвычайно насыщенный водой. Здесь обитает незначительная часть видов песчаного сообщества, причем в крайне малом количестве.

На всех речных грунтах широко распространен был только *Limnodrilus newaensis*, которому сопутствовали *L. michaelsoni* и *Psammoryctes barbatus*. Наиболее обильно в сравнении с другими речными грунтами заселялись олигохетами заиленные пески.

г) Илы, преимущественно развитые только в придаточной системе, давали большое разнообразие видового состава сообщества (5—7 видов тубифицидного комплекса).

Д. А. Ласточкин (1936) предсказывал широкое распространение в водохранилище относительно богатого илового тубифицидного комплекса

В первый год (1941) существования Рыбинского водохранилища прежняя речная фауна еще сохранялась в новом водоеме, пока в нем не возникли температурное расслоение и кислородный дефицит у дна. С изменением температурного и газового режима началось ее угнетение, верх взяли элементы иловых биофлор, а наиболее потамофильные формы вымерли или в лучшем случае перестали размножаться. Изменения начались в первое же лето и проходили с исключительной быстротой.

Первую половину лета все залитые пашни, луга, вырубки и болота оставались почти незаселенными. С конца июня на залитой суше появились тендипедиды и олигохеты-наидиды.

В старых руслах рек на основе тубифицидного комплекса, пополнявшегося за счет представителей лимнофильной фауны затонов и пойменных водоемов, начал формироваться биоценоз, называемый Ласточкиным лимнодрилетум. Ядро этого биоценоза составляли *Limnodrilus newaensis*, *L. moldaviensis* (Ласточкин, 1947, 1949).

На 3-й год существования водохранилища население биоценоза лимнодрилетум заметно изменилось, особенно в районе прежнего русла Волги. *Ilyodrilus moldaviensis* вышел на первое место по обилию, хотя прежде никогда не встречался в озерах, а в реках обнаруживался на заиленных грунтах лишь в 9—18% случаев и имел невысокую численность, находясь в угнетенном состоянии. Такую же картину преобладания *I. moldaviensis* наблюдала Екатеринбургская (1960) в Камском отроге Куйбышевского водохранилища на 4-й год его существования. Из потамофильных форм, кроме *Ilyodrilus moldaviensis*, остались массовыми только те, которые могли обитать и на заиленных песках озерного побережья — *L. newaensis*.

Территория бывшей суши начала осваиваться тубифицидами, встречались они в небольших количествах. Это были *Ilyodrilus moldaviensis*, *I. hammoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* (Ласточкин 1947, 1949).

На протяжении первых 5 лет существования Рыбинского водохранилища речная группа тубифицид довольно успешно «боролась» с лимнофилами за преобладание в старых руслах. Д. А. Ласточкин предполагал, что потамофильная фауна долгое время удерживалась в водохранилище благодаря хорошему газовому режиму зимой и слабому заилению биотопов, потому что задерживались влекомые водой взвеси в двух вышележащих водохранилищах — Угличском и Иваньковском. В других водохранилищах, например в Днепровском, где в результате отсутствия хороших условий аэрации зимой возникал сильный дефицит кислорода (Берестов, 1941), угнетение и вытеснение «потамофильного комплекса» и развитие лимнофильного произошло уже на 3-й год существования водохранилища.

По нашему мнению, более длительному сохранению потамофилов в Рыбинском водохранилище способствовал своеобразный режим его наполнения. Водохранилище заполнялось 7 лет — с 1941 по 1947 г., — причем после значительного подъема воды в 1-й год (на 10 м) дальнейшее изменение уровня шло неравномерно. В 1942—1943 гг. он повысился незначительно, а в 1944—1945 гг. даже снизился по сравнению с 1941 г. Вновь большой подъем уровня наблюдался в 1946 г., а в 1947 г. водохранилище было, наконец, заполнено до проектной отметки. Таким образом, в течение 4 лет до 1945 г. подъем уровня был ничтожным и русловые участки плесов переносили по сути дела период задержанного паводка и сохраняли высокую проточность.

В 1946 и 1948 гг. донную фауну Рыбинского водохранилища исследовала Ц. И. Иоффе, которая указывала, что на русловых участках Волжского плёса водохранилища и на месте затопления глубоких озер преобладали формы «лимнофильного комплекса». В речных плёсах в пре-

делах старых русел рек большое развитие получили формы, характерные для медленно текущих равнинных рек. Так, для верхнего участка Шекснинского плёса у г. Череповца характерно большое количество *Limnodrilus newaensis*. Ниже, у с. Городище, количество реофильных форм и их численность уменьшаются, появляются пловые формы *Ilyodrilus hamtoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*. В Центральном плёсе эти виды встречаются почти исключительно. В работе Ц. И. Иоффе, к сожалению, нет более подробной характеристики группировок олигохет на различных грунтах. Совершенно очевидно, однако, что *Ilyodrilus moldaviensis*, преобладающий в начальный период заполнения, уже в 1946 г. не был отмечен как массовый вид. В наших сборах, произведенных за период с 1953 по 1960 г., *I. moldaviensis* встречается редко, а в большинстве проб совсем отсутствует.

Сопоставляя наши данные по численности и биомассе тубифицид Рыбинского водохранилища (табл. 1) с данными Д. А. Ласточкина и Ц. И. Иоффе, можно наметить три этапа формирования фауны тубифицид в этом водоеме. 1-й этап охватывает 1941—1946 гг. — первые пять лет заполнения водохранилища, когда разрушались речные комплексы и начал формироваться тубифицидный комплекс во главе с *Ilyodrilus moldaviensis*. Это период неустойчивого режима наполнения водоема, когда большинство участков, и в первую очередь старые русла, сохраняют постоянную проточность, а вследствие затопления поймы и поступления массы органического вещества значительно улучшаются условия питания животных. Численность и биомасса тубифицид высокие.

2-й этап (1946—1948 гг.) — водохранилище заполняется до проектной отметки, устанавливается специфический для нового водоема режим, резко сокращается площадь участков с постоянной проточностью. Видимо ухудшаются условия питания и выживания тубифицид. Снижаются их численность и биомасса. *Ilyodrilus moldaviensis* уступает ведущее место в биоценозах *Limnodrilus newaensis* и *L. hoffmeisteri*.

3-й этап — тубифицидный комплекс установился; на старых руслах рек ведущим видом оказался *Limnodrilus newaensis*, а на затопленной суше — *L. hoffmeisteri*.

Итак, формирование фауны тубифицид, ныне населяющей грунты Рыбинского водохранилища, происходило за счет видов, ранее обитавших в Волге, Шексне, Мологе и водоемах Молого-Шекснинского междуречья.

Д. А. Ласточкин (1936) указывал для Волги, Мологи и Шексны 22 вида олигохет, из них 12 тубифицид.

В работах И. И. Малевича и Г. Б. Зевинной (1958), а также И. Е. Локшиной (1957), посвященных специально малощетинковым червям водохранилища, дан систематический список фауны олигохет с точным указанием места их нахождения. Авторы обнаружили в водоеме три вида тубифицид, не встреченных ранее в реках района затопления, а именно *Aulodrilus plurisetus*, *A. pigueti* и *Tubifex templetoni*, и всего зарегистрировали 52 вида водных олигохет. Один вид — *Tubifex ignotus* (= *T. filum*), — встреченный в Волге выше Ярославля, в водохранилище не был обнаружен.

Позднее (в 1955 г.) нами был найден еще один вид, ранее отсутствовавший в списках фауны водохранилища *Ilyodrilus bavaricus* Osch.¹

В настоящее время для Рыбинского водохранилища известны 18 видов тубифицид — *Aulodrilus limnobius* Bretsch., *A. plurisetus* Pig., *A. pigueti* Kow., *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *L. claparedeanus* Ratz., *L. ude-*

¹ Считаю своим долгом поблагодарить Н. П. Сокольскую за помощь в определении этого вида.

kemianus Clap., *L. helveticus* Pig., *L. parvus* South., *L. newaensis* Mich., *L. michaelsoni* Last., *Ilyodrilus hammoniensis* Mich., *I. moldaviensis* (Vejdv. et Mrazek), *I. bavaricus* Osch., *Tubifex tubifex* Müll., *T. templetoni* South., *Psammoryctes barbatus* Grube, *P. albicola* Mich., *Peloscolex ferox* (Eisen).

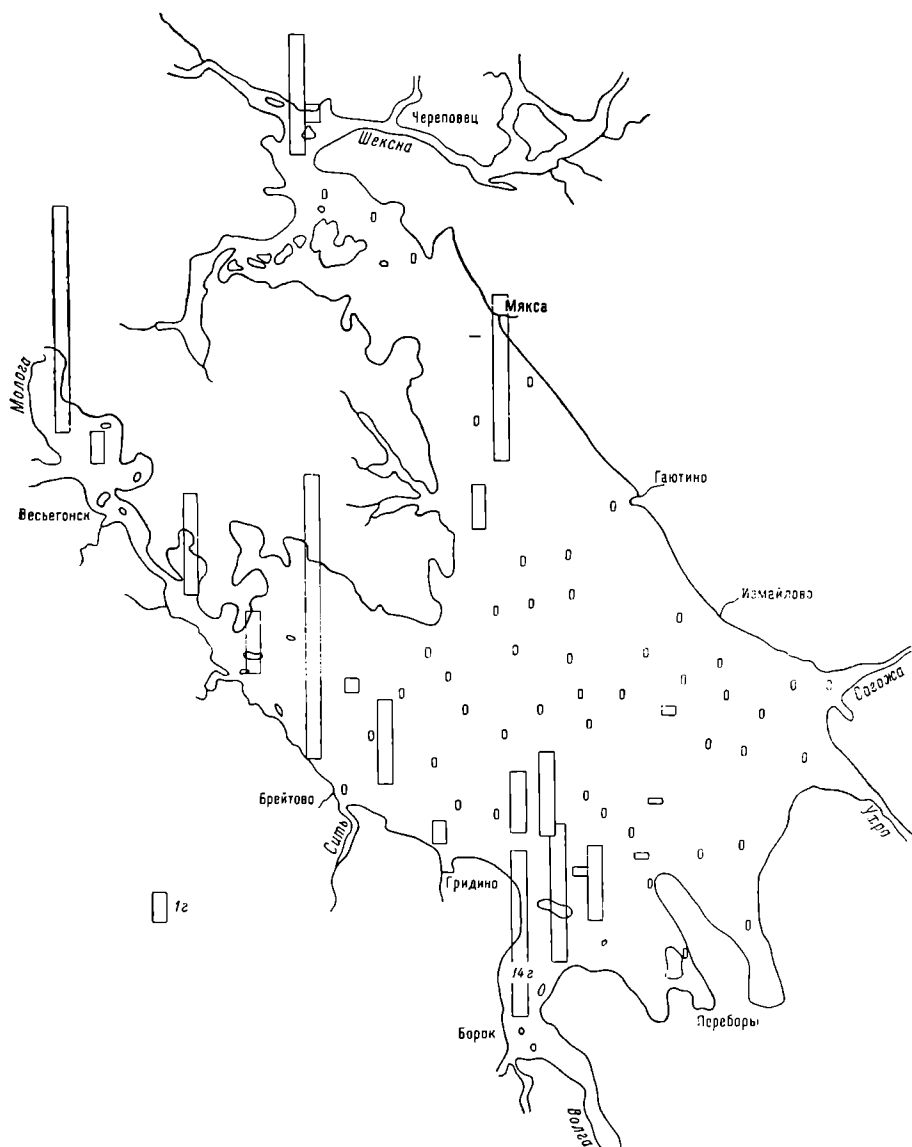


Рис. 1. Весеннее распределение биомассы тубифицид в Рыбнском водохранилище.

Видовой состав тубифицид водохранилища за время его существования остался почти прежним, но очень резко изменилось соотношение видов в разных биотопах и по иному распределились отдельные виды.

Для выяснения горизонтального распределения тубифицид в водохранилище были использованы данные бентосных съемок, выполненных в 1953—1958 гг., и дополнительных рейсов по водохранилищу.

Материал собирали дночерпателем Экмана-Берджа площадью сечения $\frac{1}{25}$ м², а в некоторых случаях дночерпателем Петерсена

площадью $1/40 \text{ м}^2$. Пробы промывались через сито из шелкового газа №№ 9 и 15. На рисунках представлены данные бентосных съемок 1958 г. — весенней, характеризующей состояние популяций червей перед размножением (генерация предыдущего года, рис. 1), и осенней, отражающей

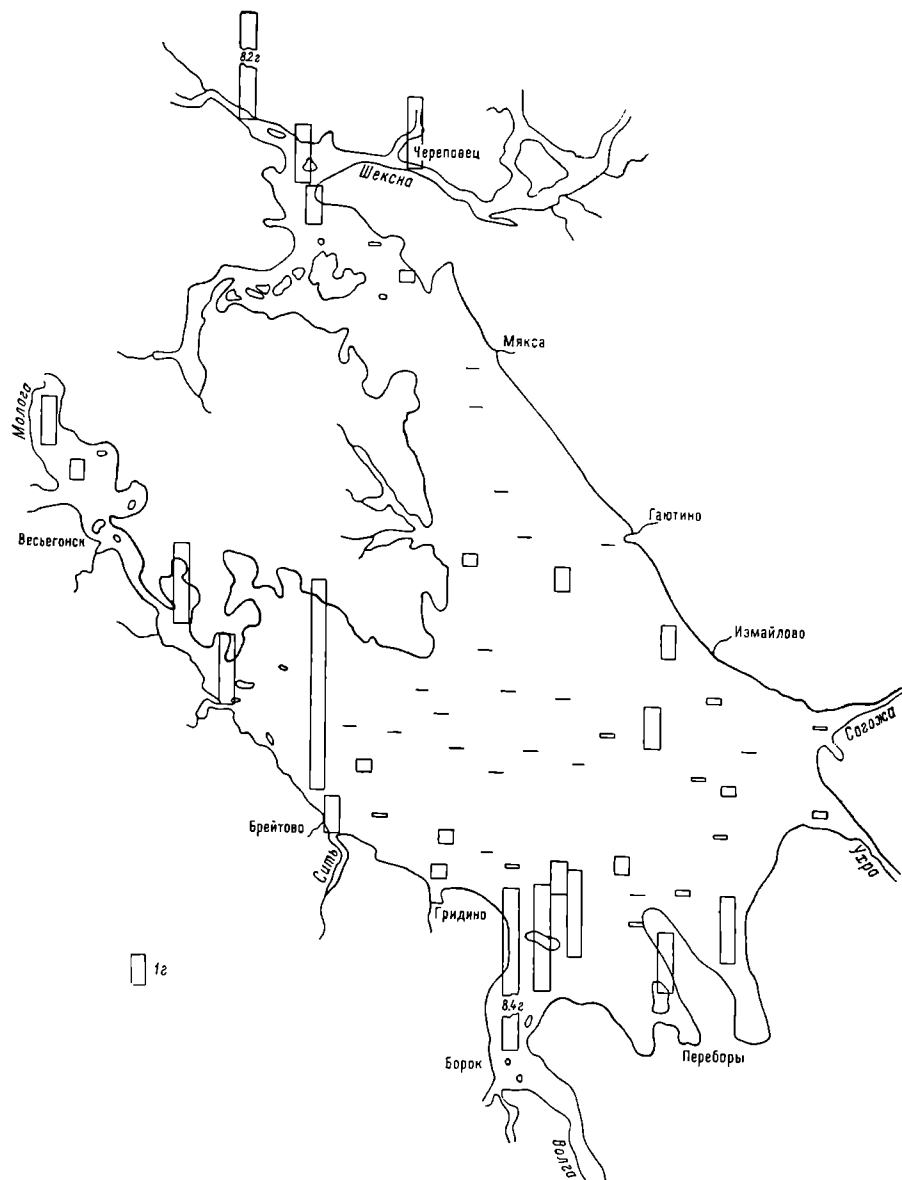


Рис. 2. Осеннее распределение биомассы тубицид в Рыбинском водохранилище.

распределение молоди (рис. 2). Можно видеть, что наибольшие скопления тубицид приурочены к речным плёсам водохранилища и отчасти к тем участкам Центрального плёса, где до заполнения находились русла рек и водоемы поймы. Самая высокая биомасса отмечена на старом русле Волги в южной части Волжского плёса (18 г/м^2), вдоль западного побережья водохранилища на старом русле Мологи в местах впадения в нее притоков (10 г/м^2), в весьегонском расширении Моложского плёса

(7 г/м²) и на месте слияния рек Шексны и Суды в Шексинском плёсе (6 г/м²). В центральной части водохранилища довольно высокая биомасса (7 г/м²) отмечается вдоль старого русла Шексны преимущественно на тех участках, где русло имеет разветвленную придаточную систему (район Ягорбы, Глухая Шексна, Всехсвятское).

Постоянно и в значительном количестве тубифициды обитают в предплотинном участке на русле и пойме рек (Южно-Шексинская горловина) и в Переборском заливе Волжского плеса в предплюзовом районе. Напротив, на большей части Центрального плёса водохранилища средняя биомасса и численность тубифицид чрезвычайно низки (0.217 г/м²). Единичными экземплярами встречаются они также вдоль восточного побережья водохранилища и в северных районах, прилегающих к торфянистым массивам.

Наибольшая плотность населения тубифицид ежегодно наблюдается в устьевых участках Волжского и Моложского плёсов и местами вдоль западного побережья водохранилища.

На каждом из перечисленных участков скоплений тубифицид их численность и биомасса сильно варьируют в зависимости от соотношения видового состава червей, различного на разных грунтах.² На серых грун-

Таблица 2

Средняя биомасса (г/м²), численность (экз./м²) и встречаемость (%) тубифицид на серых илах устьевых участков Рыбинского водохранилища

Вид	Май 1958 г.			Август—сентябрь 1958 г.		
	био-масса	численность	встречаемость	био-масса	численность	встречаемость
<i>Limnodrilus newaensis</i> . . .	3.230	68	69	1.780	585	64.3
<i>L. hoffmeisteri</i>	0.129	39	50	0.111	47	57.2
<i>L. claparedeanus</i>	0.008	2	6	—	—	—
<i>L. udekemianus</i>	0.051	25	18	0.003	0.6	7.1
<i>Psammoryctes barbatus</i> . . .	0.008	2	6	0.014	72	28.6
<i>Ilyodrilus hammoniensis</i> . .	0.030	7	25	—	—	—
<i>I. moldaviensis</i>	0.017	4	6	0.016	18	28.6
<i>Tubifex albicola</i>	0.001	0.8	6	0.002	2.1	14.3
<i>Pelosciolex ferox</i>	—	—	—	0.002	3.2	7.1
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.075	38	—	0.222	306	85.7
Всего	3.549	185.8	—	2.150	1039.9	—

тах и илисто-песчаных (табл. 2) самую высокую биомассу дает *Limnodrilus newaensis*, поскольку это не только наиболее крупный вид тубифицид, но и по встречаемости на грунтах этого типа он стоит на первом месте. За ним следует *L. hoffmeisteri*, далее — *L. udekemianus*. Значительно реже и в меньшем количестве встречаются остальные виды. В целом на серых илах отмечается самая высокая для водохранилища средняя биомасса тубифицид — 3.549 г/м².

На переходном иле из тубифицидного комплекса выпадают некоторые виды, как например *Psammoryctes barbatus*, но появляется *Tubifex tubifex*; общая биомасса тубифицид ниже, чем на серых илах (табл. 3).

² Типы грунтов берутся по Курдину (1959).

Таблица 3

Средняя биомасса (г/м²), численность (экз./м²) и встречаемость тубифицид (‰) на переходном от торфянистого к серому илу

Вид	Май 1958 г.			Август—сентябрь 1958 г.		
	био-масса	числен-ность	встречае-мость	био-масса	числен-ность	встречае-мость
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> . .	0.134	52	75	0.230	87	83
<i>L. newaensis</i>	0.388	22	20	0.173	23	25
<i>L. udekemianus</i>	—	—	—	0.025	15	7
<i>L. clapedeanus</i>	0.013	6	25	—	—	—
<i>Ilyodrilus hammoniensis</i> . .	0.125	65	50	0.036	37	33.5
<i>I. moldaviensis</i>	0.027	20	25	0.004	4.4	8.3
<i>Tubifex tubifex</i>	—	—	—	0.004	4.4	8.3
<i>Pelosciolex ferox</i>	—	—	—	0.019	17	5
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.358	400	50	0.287	478	67
Всего	1.045	565	—	0.778	665.8	—

На первое место по встречаемости и численности выходит *Limnodrilus hoffmeisteri*, а *L. newaensis* отстывает на третье место и стоит после *Ilyodrilus hammoniensis*.

Несколько иное соотношение видов тубифицидного комплекса мы находим на торфянистых илах. Доминирующим видом здесь также оказывается *Limnodrilus hoffmeisteri*. Но после него следует *Psammoryctes albicola*, а затем — *Ilyodrilus hammoniensis*. *L. newaensis* отстывает на одно из последних мест (табл. 4). Общая биомасса тубифицид на торфянистых илах ниже, чем на переходных (0.619 г/м²).

На песках и глинистых грунтах число видов гораздо меньше. Почти совсем выпадают типично иловые формы — *Limnodrilus hoffmeisteri* и

Таблица 4

Средняя биомасса (г/м²), численность (экз./м²) и встречаемость (‰) тубифицид на торфянистых илах

Вид	Май 1958 г.			Август—сентябрь 1958 г.		
	био-масса	числен-ность	встречае-мость	био-масса	числен-ность	встречае-мость
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> . .	0.110	27	48	0.052	27	61.5
<i>L. newaensis</i>	0.450	9	4	0.104	13	30.8
<i>L. udekemianus</i>	0.013	3	16	0.005	1.5	7.7
<i>L. clapedianus</i>	0.003	0.9	8	—	—	—
<i>Psammoryctes albicola</i> . . .	0.007	3.1	24	—	—	—
<i>P. barbatus</i>	0.011	3.4	12	—	—	—
<i>Tubifex tubifex</i>	0.012	5	12	0.006	1.92	7.7
<i>Pelosciolex ferox</i>	0.001	1.3	16	—	—	—
<i>Ilyodrilus hammoniensis</i> . .	0.006	2.6	16	0.030	30	42.1
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.005	2.0	16	0.035	35	46.1
Всего	0.618	57.3	—	0.232	108.4	—

Таблица 5

Средняя биомасса (г/м²), численность (экз./м²) и встречаемость (‰) тубифицид на песках

Вид	Май 1958 г.			Август—сентябрь 1958 г.		
	био-масса	числен-ность	встречае-мость	био-масса	числен-ность	встречае-мость
<i>Limnodrilus newaensis</i>	0.188	2.5	5	0.411	5.7	50
<i>Tubifex albicola</i>	0.001	2.5	25	—	—	—
<i>Pelosciolex ferox</i>	0.004	1.25	25	0.002	3.8	20
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	0.010	3.7	25	0.049	11	40
<i>Ilyodrilus moldaviensis</i> . . .	—	—	—	0.001	1.3	20
<i>L. hoffmeisteri</i>	—	—	—	0.018	5	30
Всего	0.203	9.95	—	0.481	26.8	—

другие лимнодрилы, кроме *L. newaensis*, который встречен на песках единичными экземплярами (табл. 5). Биомасса здесь в три раза ниже, чем на сравнительно бедном торфянистом иле, всего 0.203 г/м².

На затопленных почвах *L. newaensis* совсем не встречается (табл. 6), но обычны *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Pelosciolex ferox*, *Psammoryctes barbatus* и *P. albicola*. Последний вид известен как обитатель зоны зарослей (Малевиц, 1952). В Рыбинском водохранилище он преобладает на задернованных почвах, песках с остатками растительности, встречается на торфянистых илах Центрального плёса водохранилища, но везде в небольшом количестве. Биотоп задернованных почв исключительно беден (биомасса 0.089 г/м²).

Сопоставляя тубифицидный комплекс различных грунтов, мы видим, что видовой состав почти одинаков, но соотношение видов различное. На серых илах речных плёсов водохранилища доминирует *Limnodrilus newaensis*, а на торфянистых и илах переходного типа (от торфянистого к серому) и на почвах — *L. hoffmeisteri*. На всех биотопах, кроме песков,

Таблица 6

Средняя биомасса (г/м²), численность (экз./м²) и встречаемость (‰) тубифицид на затопленных почвах

Вид	Май 1958 г.			Август—сентябрь 1958 г.		
	био-масса	числен-ность	встречае-мость	био-масса	числен-ность	встречае-мость
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> . .	0.026	7	30	0.007	7.4	25
<i>Psammoryctes barbatus</i> . . .	0.004	0.9	8	0.002	4.8	16.6
<i>Ilyodrilus hammoniensis</i> . .	0.013	3.6	23	0.002	3.5	8.3
<i>Psammoryctes albicola</i> . . .	0.015	3.5	23	0.001	2	16.6
<i>Pelosciolex ferox</i>	0.015	6.4	38	0.003	7	41.5
<i>Tubificidae</i> sp. juv.	—	—	—	—	—	—
Всего	0.073	21.4	—	0.015	24.7	—

встречен *Ilyodrilus hammoniensis*, но ни на одном из них он никогда не занимал руководящего положения. Остальные виды, как правило, встречаются в меньшем количестве и в комплексе играют подчиненную роль.

L. newaensis и *L. hoffmeisteri* являются руководящими в тубифицидном комплексе не только в Рыбинском, но и в других волжских водохранилищах — Горьковском (Мордухай-Болтовской, 1961), Ивановском и Угличском (Фенюк, 1959). Они дают наиболее высокую численность и биомассу на основных биотопах. Поэтому рассмотрим более подробно распределение и отношение к грунтам этих двух видов.

Limnodrilus newaensis. А. Л. Бенинг (1924) в своей монографии по донной фауне Волги относил его к типичным обитателям русла реки. Михаэльсен (Michaelson, 1923) считает, что этот вид более эврибионтен, чем другие, и может обитать на затопленной пойме реки и вообще в водоемах с минимальной проточностью. Д. А. Ласточкин (1930) определяет *Limnodrilus newaensis* как представителя потамофильной группы олигохет и считает, что он является типичным речным видом, для которого в общеэкологических условиях фактор течения, необходимый для его существования, может быть заменен постоянным, но не очень сильным прибоем. И. И. Малевич (1927) также считает, что этот вид во всех отношениях заслуживает названия типично речного как по преимущественному распространению именно в реках, так и по той роли, которую он играет среди прочих компонентов потамобентоса. В. И. Жадин (1940) характеризует *L. newaensis* как пелофила, уклоняющегося в сторону пело-реофилии. По данным этого автора, течение в местах обитания *L. newaensis* отсутствует.

В Рыбинском водохранилище этот вид встречается нами вдоль старых русел (по их склонам) Волги, Шексны и Мологи, в тех же местах, где локализуется и основная масса других тубифицид. Однако устойчивые и достаточно многочисленные скопления *L. newaensis* приурочены к строго определенным и сравнительно небольшим по площади участкам. Такими являются (рис. 3, 4) русло Мологи у Первомайских островов, верховья Весегонского плёса близ зоны выклинивания подпора, устья мелких рек, впадающих в водохранилище, а также средняя и нижняя части Волжского плёса. Для всех указанных участков массового пахождения *L. newaensis* характерна в той или иной степени выраженная проточность, возникающая или в результате постоянного стокового течения (верховья плёсов) и попусков воды вышележащими ГЭС (Волжский плёс) или под действием интенсивных в Рыбинском водохранилище сгонно-нагонных перемещений воды.³

Сопоставляя численность *Limnodrilus newaensis* и степень проточности занятых им участков водохранилища, мы убеждаемся, что наибольшие скопления этого вида (750—1000 экз./м²) находятся там, где наблюдается хоть слабое (0.05—0.1 м/сек.), но постоянное течение; значительно меньше — 60—100 экз./м² — на участках, где водная масса сменяется только в результате нерегулярных ветровых течений.

Таким образом, нам кажется правильным отнести *L. newaensis* к пело-реофилам, по классификации Жадина. Причина столь заметной приуроченности мест обитания *L. newaensis* к проточным участкам кроется в его большей по сравнению с другими тубифицидами требовательности к газовому режиму. Д. А. Ласточкин (1935) характеризует *L. newaensis* как оксифильный вид, но, к сожалению, не приводит цифровых данных. Отсутствуют последние и в других литературных источниках. Побегайло (1955) для лимнодрилов в целом указывает критическое содержание

³ Скорость течения при сгонно-нагонных перемещениях может достигать 0.2—0.3 м/сек. (Крепке, 1958); течение наблюдается длительное время.

кислорода в воде — 0.5—0.6 мг/л, но эти данные относятся к *L. hoffmeisteri* и *T. tubifex*. В Рыбинском водохранилище *L. newaensis* обитает в местах с благоприятным кислородным режимом в течение всего года.

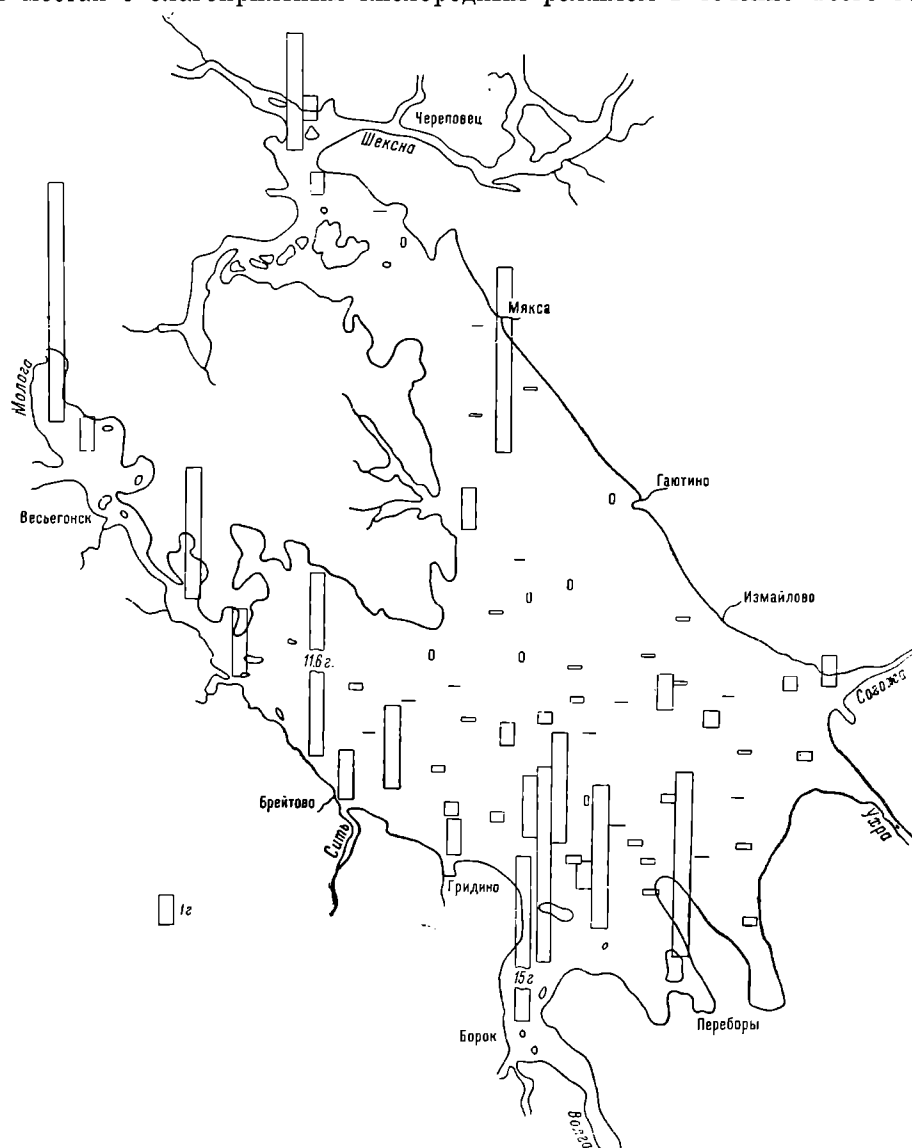


Рис. 3. Распределение биомассы *Limnodrilus newaensis* в Рыбинском водохранилище весной.

Для донных животных — илоедов — грунт жизненно необходим в двух отношениях — как среда обитания и как источник пищи. В литературе высказывается мнение, что приуроченность некоторых видов тубифицид к определенным грунтам сомнительна, так как большинство встречается на самых разнообразных грунтах (Екатерининская, 1960). *L. newaensis* — наиболее крупный представитель семейства в наших пресных водоемах — имеет мощную мускулатуру и способен глубоко вбуравливаться в грунт (Michaelsen, 1903). Таким образом, плотность грунта, конечно в известных пределах, не ограничивает его распространения.

Д. А. Ласточкин (1927, 1935) показал, что *L. newaensis* может обитать на самых различных грунтах рек, затонов, некоторых озер — от заиленных каменисто-галечного песка и глинистого грунта до самых мягких сапропелевых илов. В Рыбинском водохранилище этот вид также обитает на



Рис. 4. Распределение биомассы *Limnodrilus newaensis* в Рыбинском водохранилище осенью.

разнообразных грунтах, но встречается он на них неодинаково часто (табл. 7), причем можно увеличить список грунтов за счет различного типа торфяников и почв, засоренных древесными остатками.

Для иллюстрации отношения видов тубифицид к грунту можно построить кривую «эдафонатии», показывающую изменение встречаемости или численности вида в связи с изменением характера грунта (Шорыгин,

1928; Мордухай-Болтовской, 1960). Для построения эдафонатической кривой необходимо расположить грунты в определенной последовательности, выражающей постепенное изменение того или иного признака — плотности грунта или его пищевой ценности (по содержанию органического вещества — данные Сорокина, рис. 5).

Таблица 7

**Встречаемость *L. newaensis*
на различных грунтах**

Тип грунта	Встречаемость (%)
Почва подзолистая с растительными остатками	6
Почва песчаная . . .	7
Торф полуразложившийся	5
Глина с растительными остатками	Единично.
Глина с серым илом . .	10
Песок мелкий	9
Песок с наилом	52
Серый ил	57
Серый илисто-песчаный	92
Ил переходный (от торфянистого к серому)	40
Торфянистый, тонкий ил	16

Совершенно очевидно тяготение этого вида к серым илисто-песчаным грунтам и серым илам. Именно на них *L. newaensis* достигает наивысшей численности. Основная причина этого, видимо, наибольшая пищевая ценность этих илов для червей: сравнительное обилие легкоусвояемого органического вещества, которое достигает здесь 17.8 и 19.3%.

Limnodrilus hoffmeisteri — обычный представитель лимнофильной группы тубифицид (Ласточкин, 1930). Характерный биотоп вида — илистый грунт с минеральными и растительными примесями. По сравнению с *L. newaensis* *L. hoffmeisteri*

в большей степени пелофил. Встречается также в иле под растительными зарослями (Малевиц, 1927, 1929; Ласточкин, 1927, 1930, 1936;

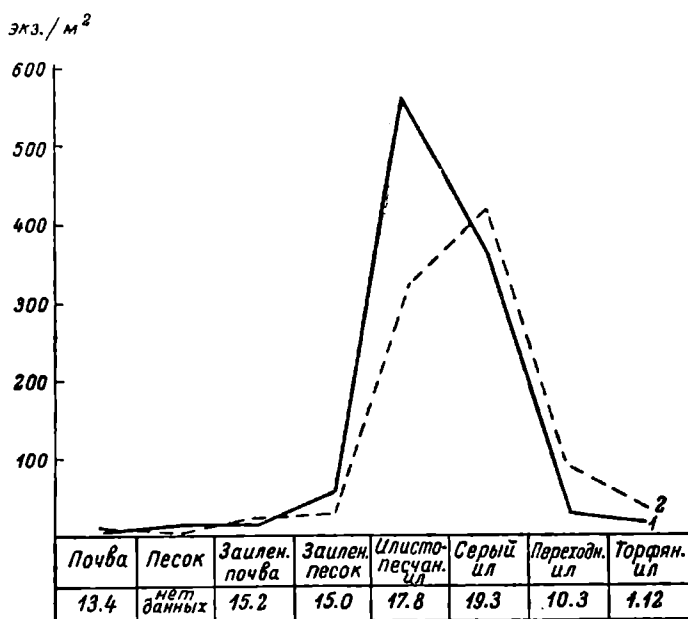


Рис. 5. Численность *Limnodrilus newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri* на грунтах разного типа.

1 — *L. newaensis*; 2 — *L. hoffmeisteri*.

Светлов, 1926). В. И. Жадин (1940) характеризует *L. hoffmeisteri* как пелофила (с уклоном в сторону пелореофилии).

В Рыбинском водохранилище этот вид был найден во всех биотопах, кроме песков (рис. 6, 7). Если сопоставить весеннее распределение *L. hoffmeisteri* и *L. newaensis*, то можно видеть, что первый расселен шире, почти по всему водохранилищу, менее привязан к старым руслам рек. В значи-

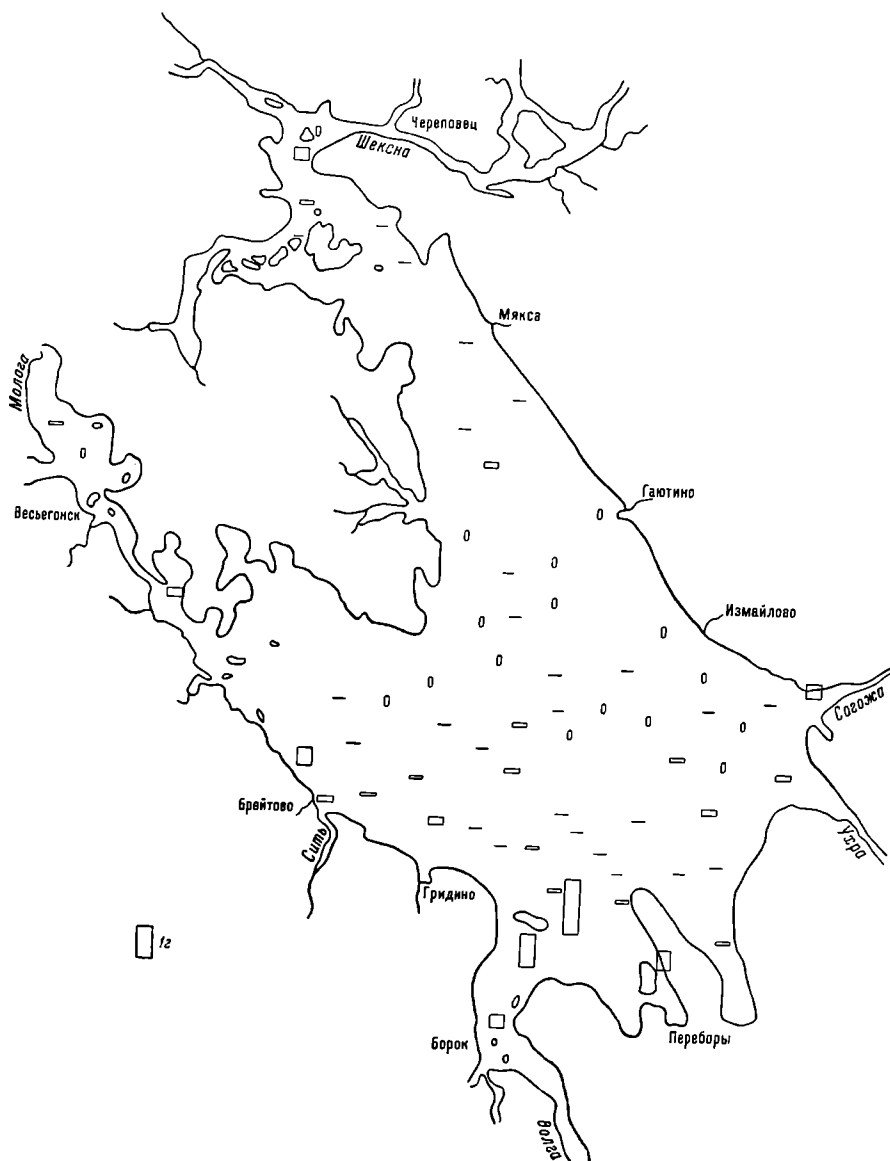


Рис. 6. Распределение биомассы *Limnodrilus hoffmeisteri* весной.

тельном количестве он встречается и на затопленной суше плёсов, в Центральном плёсе водохранилища также на илах переходного типа и торфянистых. Можно сказать, что *L. hoffmeisteri* не тяготеет также к тем участкам водохранилища, где наблюдается постоянная проточность. Однако более благоприятные условия, судя по большей численности и биомассе, *L. hoffmeisteri* находит, как и *L. newaensis*, на серых илах и илисто-песчаных грунтах плёсов водохранилища. Это связано не столько с проточностью этих участков, сколько с условиями питания червей.

Если *L. newaensis* в основном обитает только по склонам старых русел рек, то *L. hoffmeisteri*, обитая на серых илах, развивается одинаково хорошо и на склонах русел, и на затопленной суше. Что касается отношения *L. hoffmeisteri* к кислороду, то, по данным П. И. Побегайло (1955

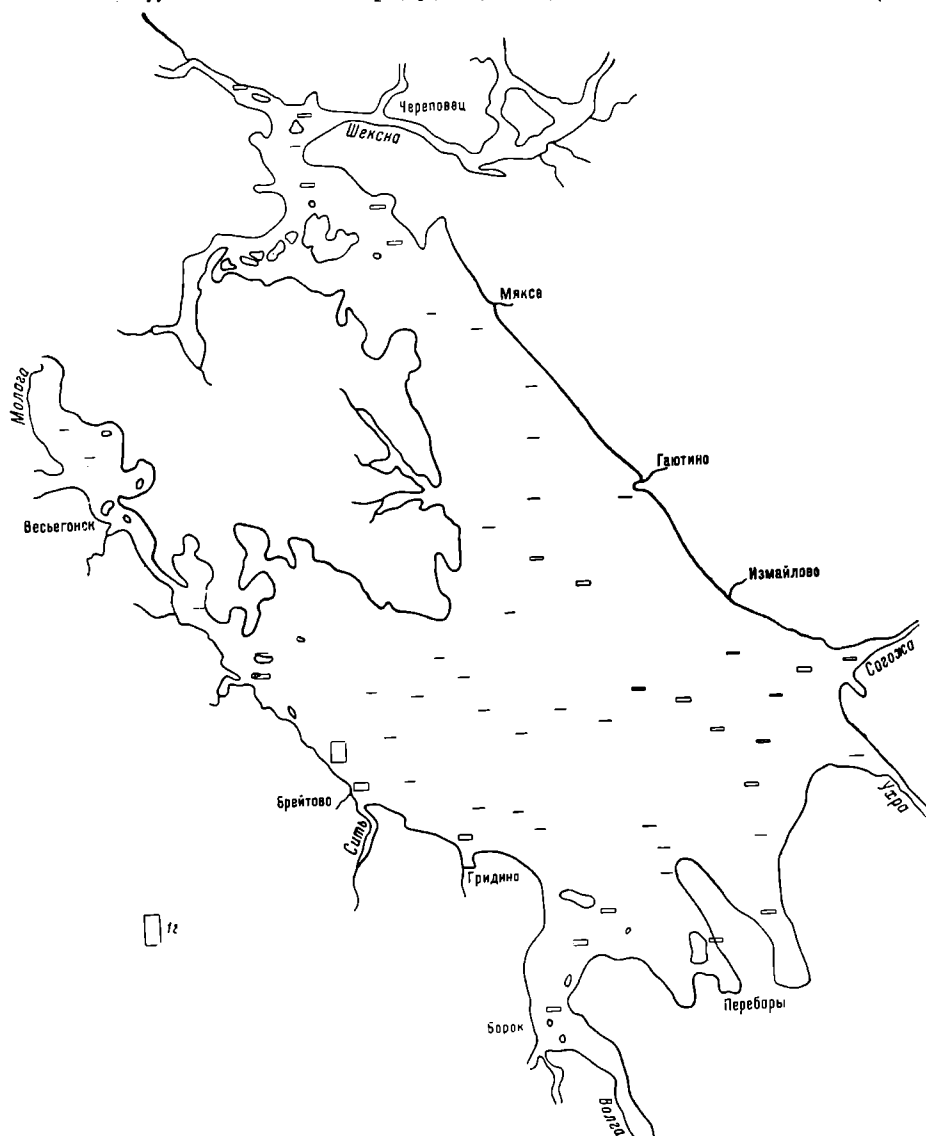


Рис. 7. Распределение биомассы *Limnodrilus hoffmeisteri* осенью.

нижним пределом, при котором *L. hoffmeisteri* вообще может улавливать кислород, совершая свои волнообразные дыхательные движения, является 0.1—0.15 мг/л. Это количество кислорода может еще обеспечить необходимый газообмен при совершаемой работе, но при дальнейшем снижении животные погибают.

По данным Н. И. Аничковой (1960), в воде Рыбинского водохранилища даже в зимний подледный период полного дефицита кислорода не бывает. Следовательно, можно считать, что кислородный режим в водохранилище в общем благоприятен для *L. hoffmeisteri*.

L. hoffmeisteri — представитель мелких лимнодрилов. Он не имеет такой сильной мускулатуры, как *L. newaensis*. Естественно, что и проникать ему в более плотные грунты труднее. *L. hoffmeisteri* не встречается на грубых торфах, на обнаженных незаиленных почвах; но там, где имеется хотя бы незначительной мощности наилок, он начинает попадаться; наибольшая численность *L. hoffmeisteri* наблюдается на серых и переходного типа илах в отличие от *L. newaensis* (рис. 5).

Следует отметить, что *L. newaensis* более узко приспособлен к определенной среде и локализуется только на проточных участках; наши данные полностью подтверждают Д. А. Ласточкина (1935). Вместе с тем экологический спектр этого вида оказался шире, чем предполагал в свое время Ласточкин, предусматривавший в своем прогнозе заселение невиским лимнодрилом только речных участков водохранилища. *L. hoffmeisteri* более приспособлен к новым условиям и достигает в настоящее время высокой численности на более разнообразных по режиму и характеру грунта участках.

ЛИТЕРАТУРА

- Апичкова Н. И. 1960. Некоторые черты гидрологического и гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища, имеющие значение в жизни рыб. Тр. Дарвинск. гос. зап., вып. 6.
- Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов.
- Берестов О. Г. 1941. Зообентос водохранилища. Вісн. Дніпроп. гідроб. ст., т. VII.
- Екатерининская Н. Г. 1960. Фауна олигохет Камского отрога Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ, вып. 9.
- Жадин В. И. 1940. Донная фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 5, вып. 3—4.
- Иоффе Ц. И. 1954. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН, вып. 2.
- Курдин В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Кренке А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Ласточкин Д. А. 1927. Материалы по фауне *Oligochaeta limicola* России. III. Фауна *Oligochaeta limicola* Ивано-Вознесенской губернии. Изв. Ивано-Возн. политехн. инст., т. 10.
- Ласточкин Д. А. 1930. Ассоциации животного населения береговой области Переславского озера. Изв. Ивано-Возн. политехн. инст., т. 17.
- Ласточкин Д. А. 1935. Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины. Тр. Ивановского с.-х. инст., вып. 1.
- Ласточкин Д. А. 1936. Гидробиологическое исследование рек Волги и Мологи. Тр. Ивановск. с.-х. инст., вып. 2.
- Ласточкин Д. А. 1939. Особенности распространения бентоса Московского моря. Бюлл. Моск. общ. исп. прир., отд. биол., т. 48, вып. 4.
- Ласточкин Д. А. 1947. Рыбинское водохранилище. Природа, № 5.
- Ласточкин Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. I.
- Локшина И. Е. 1957. К познанию малощетинковых червей Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст., т. 15.
- Малевич И. И. 1927. *Oligochaeta* Косинских водоемов. Тр. Косинск. биол. ст., вып. 5.
- Малевич И. И. 1929. *Oligochaeta* водоемов Мещерской низменности (Рязанская губ.). Материалы по фауне и экологии. Тр. Косинск. биол. ст., вып. 9.
- Малевич И. И. 1952. Олигохеты Галицкого озера и прилежащих водоемов. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IV.
- Малевич И. И. и Г. Б. Зевина. 1958. Материалы по фауне малощетинковых червей (*Oligochaeta*) Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1960. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).

- П о б е г а й л о П. И. 1955. Роль донных организмов в процессе самоочищения водоемов, загрязненных сточными водами. Автореф. дисс. М.
- С в е т л о в П. Г. 1926. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермской губернии. III. Сем. *Tubificidae*, *Lumbriculidae*, *Discodrilidae*. Изв. Биол. н.-и. инст. при Пермск. гос. унив., т. IV, вып. 7.
- Ф е н ю к В. Ф. 1959. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Ш о р ы г и н А. А. 1928. Иглокожие Баренцева моря. Тр. Морск. плавуч. научн. инст., т. III, вып. 4.
- M i c h a e l s e n W. 1903. Neue Oligochaeten und neue Fundorte altbekannter. Mitt. naturh. Mus. Hamburg., Bd. 19.
- M i c h a e l s e n W. 1923. Die Oligochaeten der Wolga. Arb. Biol. Wolga-Stat., Bd. VII, № 1—2.
-

КАСПИЙСКИЕ ПОЛИФЕМИДЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ
ДОНА И ДНЕПРА

Каспийские полифемиды представляют собою чрезвычайно своеобразную группу ветвистоусых рачков, характерную для Понтокаспия и не встречающуюся нигде за его пределами. Основная масса видов этой группы (не менее 23) обитает в Каспийском море, но три или четыре вида распространены также в Азовском море и в эстуарных районах и лиманах Черного моря. Вплоть до последних лет каспийские полифемиды были находимы исключительно в солоноватых водах. На основании этого складывалось представление, что они в противоположность другим представителям каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне неспособны выносить полное опреснение. Однако мною было высказано предположение (Мордухай-Болтовской, 1953), что отсутствие каспийских полифемид в пресных водоемах объясняется не тем, что они не выносят пресной воды, а тем, что они, как чисто планктонные формы, не могут проникнуть в реки, т. е. двигаться против течения. Это предположение подтвердилось впервые еще несколько лет назад, когда М. А. Пидгайко (1957) нашла один из каспийских видов полифемид — *Corniger maeoticus* (= *Evadne maeotica*) — в пресном лимане Ялпук у северного рукава дельты Дуная. Позднее этот же вид был найден Я. Я. Цеебом (1961) и в самом Дунае, даже у устья р. Прут (в 130 км от моря), а М. Л. Пидгайко (1961) показала, что в лиманах северной части дунайской дельты он широко распространен. Еще раньше я находил корнигера в дельте Дона, правда, после нагонных ветров со стороны моря, в совершенно пресной воде, но в живом виде.

Можно было ожидать, что каспийские полифемиды как типичные пелагические формы могут найти благоприятные условия существования и в крупных водохранилищах, сооруженных на реках Понтокаспия.

Действительно, на следующий год Я. Я. Цееб (1962а) сообщил, что в планктоне Каховского водохранилища найдены не только упомянутый выше *Corniger maeoticus*, но также *Cercopagis tenera* и *Podon ovum*. Весной же 1961 г. *Corniger maeoticus* был обнаружен М. С. Шейнин (1964) также в Цимлянском водохранилище на Дону.

Полифемиды из Каховского и Цимлянского водохранилища были подробно исследованы мною по препаратам и планктонным пробам, любезно присланным мне Я. Я. Цеебом, М. С. Шейнин и М. Я. Кирпиченко, которым хочу выразить свою благодарность.

Видовые определения названных авторов оказались правильными.¹ Но интересный факт нахождения каспийских полифемид в водохрани-

¹ В другой статье Я. Я. Цееб (1962б) указывает на нахождение четырех видов полифемид — *Cercopagis tenera*, *Corniger maeoticus*, *Podon ovum* и *Podonevadne camptopus* в нижнем Днепре, выше дельты, но подчеркивает, что они появились в период заполнения Каховского водохранилища, когда течение в реке прекратилось и в результате нагона воды из лимана она осолонилась до 20‰.

лицах при недостаточной изученности этой своеобразной группы и необходимость изменения названия и более полного описания одной формы дают основания для более подробного рассмотрения этих находок.

Cercopagis pengoi (Ostr.), найденный только в Каховском водохранилище, представлен здесь более или менее типичными особями, существенно не отличающимися от обитающих в черноморских лиманах и в Азовском море. Как известно, *C. pengoi* — единственный церкопагис, распространенный, кроме Каспия, также в Аральском море и Понто-азовском бассейне. Он был найден впервые в Азовском море Н. Пенго (1879а); в дальнейшем Г. Сарс (Sars, 1897) обнаружил его в Каспийском море, но дал ему другое название — *C. tenera*, полагая, что каспийские и азовские церкопагисы не совпадают, хотя и близки. Позже С. А. Зернов (1903) и В. Мейснер (1908) пришли к выводу, что это один и тот же вид, за которым следует сохранить название *C. pengoi*, как более раннее. Однако Ю. М. Марковский (1928) в Днепровско-Бугском лимане находил и различал оба вида, и, очевидно, на его работе и основывался Я. Я. Цееб, определив церкопагисов из Каховского водохранилища как *C. tenera*. Просмотрев и сравнив материалы из Каспия, Азовского моря и Каховского водохранилища, я окончательно убедился в правоте Зернова и Мейснера и в нереальности вида *C. tenera*. Устойчивых различий между формами из этих трех водоемов нет.²

Экземпляры церкопагисов, собранные в водохранилище, имели сравнительно небольшие размеры (длина самок с тремя парами когтей от 1.1 до 1.8 мм), в некоторых случаях сравнительно укороченную метазому (короче, чем остальное тело; этот признак, впрочем, не имеет большого значения при изучении фиксированных рачков) и хвостовой придаток, превосходящий длину тела в 5—7 раз. У некоторых особей, кроме обычного петлевидного двойного изгиба у заднего конца хвостового придатка, замечается еще легкий изгиб кверху, позади последней пары хвостовых когтей. У двух экземпляров хвостовой придаток был покрыт мелкими шипиками; у одного из них в проксимальной половине придатка эти шипики были очень сильно развиты. Эта шиповатость хвостового придатка не замечалась у каспийских *C. pengoi*, но едва ли может служить таксономическим признаком, так как встречается у некоторых особей других видов.

В Каховском водохранилище были найдены только партеногенетические самки *C. pengoi* разного возраста.

Нахождение *C. pengoi* в Каховском водохранилище очень интересно, так как это первое нахождение церкопагид (видов родов *Cercopagis* и *Apagis*) в совершенно пресном внутреннем водоеме. Единственное озерное местообитание их и именно этого же вида *C. pengoi* — Белославское озеро в Болгарии (Вълканов, 1951), но оно имеет слабосоленоватую воду (0.5—2.0‰/00).

Просмотр препаратов, собранных Я. Я. Цеебом в нижнем Днепре и Днепровском лимане полифемид, показал, что *Podonevadne camptonux* указана ошибочно. Этот вид не встречается в бассейне Черного и Азовского морей. Вместо него в препаратах оказалось несколько экземпляров другого вида каспийских полифемид — *Evadn apolux* P. Sars. Это нахождение интересно, так как данный вид до сих пор не был известен в эстуариях Черного моря и в список каспийской фауны Понтоазовского бассейна он был внесен мною (Мордухай-Болтовской, 1960) только на основании никем позднее не подтвержденного указания его М. А. Долгопольской и В. Л. Паули (1933 г.) для Азовского моря.

² Сарс (Sars, 1902) во второй работе по каспийским полифемидам описал еще вид *C. neonilae*, отличающийся от *C. tenera* укороченной метазомой, более короткими хвостовыми когтями, пары которых более сближены, и очень крупной выводковой сумкой. По мнению Сарса, именно с этим видом совпадает азовская форма, найденная Н. Пенго. Видимо, Сарс был введен в заблуждение неточным рисунком Пенго.

Corniger maeoticus Pengo³ в Каховском и Цимлянском водохранилищах представлен типичными особями с закругленной выводковой камерой, что характерно для понтоазовской формы этого вида. Живущая в Каспии форма отличается заостренной сзади выводковой камерой. Так как в Каспии не встречались особи с закругленной раковиной (а в Понтоазове — с заостренной), каспийская форма была выделена В. Мейснером (1908) в особый подвид — *C. maeoticus* ssp. *hircus* (G. Sars). Корнигеры из Каховского и Цимлянского водохранилищ обладают таким же своеобразным, причудливым внешним видом и имеют столь же сильно развитые, изогнутые и расходящиеся в стороны рога и хвостовые когти, как и азовские представители этого вида. После старой работы Н. Пенго (18796), в которой она описала этот вид, но дала несколько искаженный рисунок (рачок был зарисован, очевидно, под покровным стеклом), изображений понтоазовской формы его, т. е. типичного *C. maeoticus*, в литературе не появлялось. С. А. Зернов (1901) дает лишь рисунки разных форм рогов у этого вида, останавливаясь главным образом на описании новых, как он полагал, видов *Corniger horribilis* и *C. bicornis*.

Поэтому я считаю нелишним привести изображение зрелых самок типичной формы *Corniger maeoticus*. Для того чтобы дать более ясное представление о чрезвычайно оригинальном строении этого вида, он изображен в четырех аспектах — сбоку, спереди, сзади и сверху (рис. 1). Другие, отклоняющиеся от типичной формы корнигеры, описанные С. А. Зерновым, в материалах из водохранилищ найдены не были. Конечно (антенны и грудные ножки) у экземпляров из водохранилищ имели такое же строение и вооружение, как у живущих в Каспии видов *Corniger* и *Evadne* (формула щетинок экзоподитов ног: 2.2.2.1). При сравнении прилагаемых изображений *C. maeoticus* из водохранилищ с рисунками Г. Сарса (Sars, 1902), относящимися к живущему в Каспии подвиду *C. m. hircus*, легко видеть, что они отличаются только выводковой камерой. У понтоазовского подвида она не только закруглена, но и заметно короче, чем у каспийского. Кроме того, первый вообще мельче второго. Корнигеры из Азовского моря и водохранилищ имеют длину (зрелые самки) 0.5—0.8 мм, высоту (с рогами и хвостовыми когтями) 0.6—0.9 мм; корнигеры из Каспийского моря достигают длины до 1.2—1.3 мм, а высоты — 1—1.1 мм (вследствие удлиненной выводковой камеры длина у них больше высоты).

В Каховском водохранилище *Corniger maeoticus* был уже в 1959 г. и в дальнейшем появлялся ежегодно в летние месяцы.

В Цимлянском водохранилище этот рачок был обнаружен впервые в 1961 г. В 1962 г. он размножился в больших количествах. По сообщению М. Я. Кирпиченко, в районе плотины и в подводном канале Цимлянской ГЭС корнигер появился в 1962 г. в последних числах июля и встречался до сентября; его количество составляло от 50 до 300 экз./м³. По М. С. Шейнину (1964), этот рачок вместе со сбрасываемой из водохранилища водой распространился по Дону, где его численность вниз по течению постепенно уменьшалась.

Нахождение корнигера в водохранилищах не менее интересно, чем нахождение церкопагиса, но вообще менее неожиданно, так как этот вид больше других каспийских полифемид склонен к пресным водам. В Каспии он даже обитает преимущественно в северных, опресненных

³ Род *Corniger* был установлен Н. Пенго (18796), описавшей *C. maeoticus* из Азовского моря. Г. Сарс (Sars, 1902) свел этот род в синонимы с *Evadne* и предложил называть рассматриваемый вид *E. cornigera*. Однако позже А. Л. Бенинг (1938) восстановил род *Corniger*, а с ним и прежнее название этого вида. Я. Я. Цеев и М. Пидгайко применяют название *Evadne maeotica*, очевидно, следуя наименованию, употребленному Ю. М. Марковским (1928).

частях моря. Именно *Corniger maeoticus* и был найден ранее мною в устьях Дона, а М. Л. Пидгайко и Я. Я. Цеебом в лиманах и низовьях Дуная. *Podonevadne trigona* (G. Sars) был обнаружен также пока лишь в Каховском водохранилище, но в наибольшем количестве из всех трех описываемых видов.

Как и *Cercopagis pengoi*, он до сих пор не был найден в пресных внутренних водоемах: оз. Челкар (Чархал), в котором он обитает, имеет осолоненную до мезогалянности (3—7‰) воду (Бенинг, 1928).

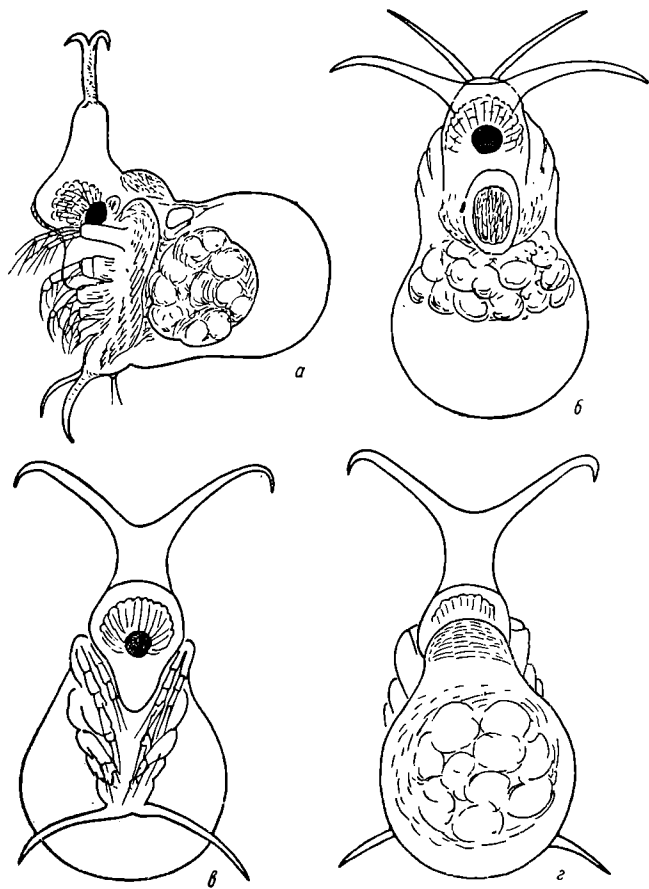


Рис. 1. *Corniger maeoticus* Pengo из Каховского водохранилища. Зрелая самка.

а — сбоку; б — сверху; в — спереди; г — сзади (со стороны выводковой камеры).

P. trigona был описан впервые Г. Сарсом (Sars, 1897), который отнес его к роду *Evadne*. Этот вид хорошо отличается от всех остальных каспийских полифемид группы подонид вооружением ног II и III пары, экзоподиты которых несут по 1, а не по 2 щетинки, как у остальных. Следуя А. Л. Бенингу, я отношу его вместе с видом *P. camptonyx* к особому роду *Podonevadne*, хотя вопрос о признаках и объеме этого рода мне кажется еще не решенным. Сарс описал четыре формы *P. trigona*, различающиеся очертаниями выводковой камеры и головы (он называл их подвидами), — *P. t. typica*, *P. t. trigonoides*, *P. t. intermedia*, *P. t. pusilla*. Позже А. Л. Бенингом (1938) была описана еще пятая форма — *P. t. rotundata*.

У *P. t. pusilla* и *P. t. rotundata* выводковая камера сзади округленная, у остальных более или менее заостренная. Но обитающие в Каховском водохранилище *P. trigona* не могут быть отнесены ни к одной из этих форм. Вместе с тем они по очертанию раковинки несомненно совпадают с описанным С. А. Зерновым (1901) из Азовского моря *Podon ovum*. Как правильно указал В. Мейснер (1908), *P. ovum*, как и другой описанный Зерновым вид — *P. triangulus*, — идентичен с *Evadne trigona*, так как имеет характерное для последнего вооружение ног. В. Мейснер считал, что *P. ovum* совпадает с формой *E. trigona pusilla*, однако это не так.

По Сарсу (Sars, 1902, стр. 51, табл. IV, 9), *E. trigona pusilla* имеет необычайно маленькую голову, ограниченную сзади очень глубокой спинной выемкой, округленно-овальную выводковую камеру почти такой же длины, как и высоты, с выпуклыми дуговидными дорзальным и

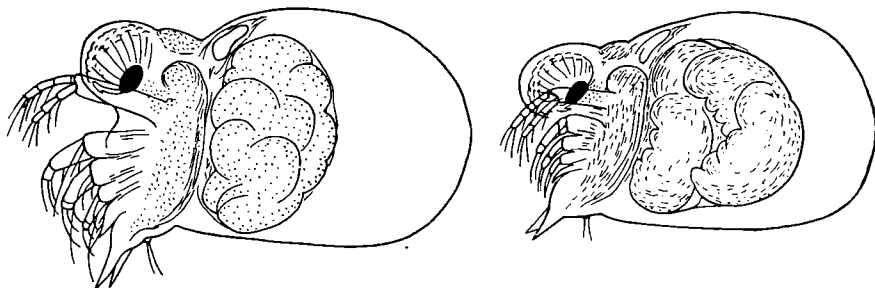


Рис. 2. *Podonevadne trigona* subsp. *ovum* (Zernov) из Каховского водохранилища. Зрелые самки, вид сбоку.

вентральным краями. Каудальные когти крайне короткие, длина 0.35 мм. Сарс подчеркивает, что это самая мелкая известная форма *Evadne*.

Описанная А. Л. Бенингом (1938) *P. t.f. rotundata* отличается крупной головой, почти не выступающей над выводковой камерой, и очень короткой, часто полусферической выводковой камерой, длина которой меньше высоты, вследствие чего длина тела тоже мала (0.35—0.52 мм).

Форма из Каховского водохранилища явственно отличается от обеих описанных и совместно с азовской заслуживает выделения в особую, шестую форму *P. trigona*, которая должна быть названа, согласно правилу приоритета, *P. trigona ovum* (Zernov). В Каспийском море эта форма отсутствует, поэтому ее можно считать особым подвигом *P. trigona*, характерным для Понтоазовского бассейна. Описание этого подвида, данное С. А. Зерновым, явно недостаточно: по отношению к наиболее важной части — выводковой камере — оно ограничивается словами «*Testa magna, inflata, ovo similis, inde speciei nomen Podon ovum*». Поэтому вполне целесообразно дать его более подробное описание (рис. 2).

Podonevadne trigona subspecies ovum (Zernov, 1901) имеет небольшую голову, не очень выступающую, ограниченную сзади хорошо заметной, но неглубокой выемкой. Хвостовые когти средних размеров. Выводковая камера крупная, удлинненно-овальная, длина ее всегда заметно больше максимальной высоты (отношение длины к высоте от 1.2 до 1.5). Выводковая камера несколько несимметрична — ее верхний край более выпуклый, чем нижний, который в проксимальной части на некотором протяжении часто почти прямой. Длина тела от 0.50 до 0.65 мм.

Таким образом, форма *ovum* отличается от двух вышеописанных несколькими признаками и прежде всего удлиненной выводковой камерой и значительно большей длиной тела.

Можно предполагать, что *Cercopagis pengoi* и *Podonevadne trigona* через некоторое время появятся и в Цимлянском водохранилище, так как оба живут в Азовском море. И в Каховское, и в Цимлянское водохранилища полифемиды были занесены, очевидно, судами, скорее всего при акклиматизационных мероприятиях, когда перевозились ракообразные из дельт и аванделът Дона и Днепра. Особенно легко они могли быть доставлены в Каховское водохранилище во время массовой перевозки каспийских рачков в 1956—1957 гг. (Цееб и Оліварі, 1958), о чем говорит и появление их в водохранилище в 1958 г. При сборе донных или придонных рачков в уловах легко могли оказаться латентные («зимние») яйца полифемид, падающие на дно.⁴

Через Цимлянское водохранилище и Волго-Донской канал полифемиды могут проникнуть и в Волгу, и даже в Каспий подобно многим средиземноморским формам, и в частности морской полифемиде *Podon polyphemoides*, несколько лет тому назад появившейся и теперь уже, видимо, прочно вошедшей в состав каспийского планктона (Мордухай-Болтовской, 1962). Возможен и переход полифемид и, конечно, других выносящих пресную воду каспийских видов в обратном направлении, в Дон и Азовское море. В частности, в Цимлянское водохранилище может попасть, видимо, столь же эвригалинный, как и понтоазовский каспийский подвид *Corniger maeoticus* ssp. *hircus*. Интересно, какова будет судьба двух подвидов, оказавшихся в одном водоеме.

По обоим путям — донскому и волжскому — может произойти вселение понтокаспийских полифемид в Волгоградское водохранилище. Здесь их следует ожидать в ближайшее время; но в дальнейшем возможно появление их и в вышележащих водохранилищах — Куйбышевском, а также Днепровском и др.

Пока еще трудно сказать, какое значение с точки зрения продуктивности водохранилищ будет иметь или уже имеет заселение их каспийскими полифемидами. Биология их совершенно не изучена. Известно только, что все они хищники, особенно *Cercopagis* со своими характерными приспособлениями для погони и захвата подвижной добычи. Хищники же удлиняют пищевые цепи, ведущие к рыбам. Но вместе с тем появление полифемид пополняет видовой состав планктона сравнительно крупными рачками, быстро размножающимися партеногенезом и используемыми рыбами-планктофагами. По Я. Я. Цеебу (1962б), в Каховском водохранилище они уже достигли высокой численности (200—1400 экз./м²) и используются в пищу рыбами. Можно указать также на то, что в районах постоянного обитания каспийских полифемид (Азовское море, Черноморские лиманы) зоопланктон вообще богат и условия питания рыб-планктофагов хорошие.

ЛИТЕРАТУРА]

- Бенинг А. Л. 1928. О планктоне озера Чалкара. Русск. гидробиол. журн., т. VII, №№ 10—12.
 Бенинг А. Л. 1938. О зимнем зоопланктоне Каспийского моря. Тр. по комплекс. изуч. Каспийского моря, вып. V.
 Вълканов А. 1951. Изследования върху *Cercopagis pengoi* (Ostr.) Тр. на морската биол. Варна ст., т. 15.
 Зернов С. А. 1901. Результаты зоологической экскурсии по Азовскому морю на п/х «Ледокол морских гирл». 2. Планктон Азовского моря. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. VI.
 Зернов С. А. 1903. О животном планктоне Аральского моря по материалам, собранным Л. С. Бергом в 1900. Научн. результ. Арал. экспед., вып. III.

⁴ Каспийские полифемиды не имеют эфиппиев, благодаря которым яйца других кладоцер могут выдерживать полное высыхание и переноситься ветром, распространяясь через сушу.

- Марковский Ю. М. 1928. Огляд фавни перистовусих ракуватих (*Cladocera*) України. Збірн. праць Дніпров. біол. ст., т. IV, вып. 4.
- Мейснер В. 1908. Микроскопические представители водной фауны Аральского моря и впадающих в него рек в связи с вопросом об условиях их распределения. Научн. результ. Арал. экспед., вып. VIII.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1953. Экология каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне. Зоол. журн., т. 32, № 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1960. Каспийская фауна в Азовско-Черноморском бассейне. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1962. Появление представителя средиземноморских полифемид в Каспийском море. Зоол. журн., т. 61, № 1.
- Пенго Н. 1879а. О *Bythotrephes* Азовского моря и о видовых признаках этого рода вообще. Тр. Общ. испыт. прир. Харьков. унив., т. XIII.
- Пенго Н. 1879б. О новом ракообразном из сем. *Polyphemidae*. Тр. Общ. испыт. прир. Харьков. унив., т. XIII.
- Пидгайко М. Л. 1957. Зоопланктон придунайских водоемов. Изд. АН УССР, Киев.
- Пидгайко М. Л. 1961. О формировании зоопланктона придунайских водоемов. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, № 36.
- Цееб Я. Я. 1961. Зоопланктон советского участка Дуная. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, № 36.
- Цееб Я. Я. 1962а. Влияние плотины Каховской ГЭС на состояние кормовых ресурсов для рыб низовьев Днепра. Вопр. экологии, т. V.
- Цееб Я. Я. 1962б. О некоторых общих закономерностях формирования гидробиологического режима Каховского водохранилища. Тр. Зональн. совещ. по биол. обоснов. рыбохоз. использ. внутр. водоемов южной зоны СССР, Кишинев.
- Цееб Я. Я., Г. А. Оліварі. 1958. Вселення кормових безхребетних в Каховське водоймище. Допов. АН УРСР, № 3.
- Шейни М. С. 1964. О нахождении *Corniger maeoticus* в Цимлянском водохранилище. Зоол. журн., т. 43, в. 8.
- Sars G. O. 1897. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. II.
- Sars G. O. 1902. On the Polyphemidae of the Caspian Sea. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. VII.
-

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ПОВЕДЕНИЕМ *POLYPHEMUS PEDICULUS* И ФУНКЦИЕЙ ЕГО КОНЕЧНОСТЕЙ В ПРОЦЕССЕ ПИТАНИЯ

Рачок *Polyphemus pediculus* захватывает добычу, умерщвляет ее и размельчает пищу с помощью конечностей. Поэтому для изучения способа его питания было необходимо не только детально ознакомиться со строением его конечностей, но также проследить их взаимодействие при выполнении указанных функций. Последнее удалось сделать путем наблюдений над рачками в лаборатории.

Строение конечностей и ротового аппарата

При описании строения *Polyphemus* мы ориентируем рачка так, как он обычно держится в воде, т. е. головой кверху. При таком положении конечности и их части, находящиеся ближе к голове, мы считаем расположенными выше, чем части, находящиеся дальше от головы, т. е. ближе к каудальному концу. Части, находящиеся дальше от срединной линии, т. е. плоскости симметрии тела мы считаем расположенными снаружи от частей, находящихся ближе к этой плоскости.

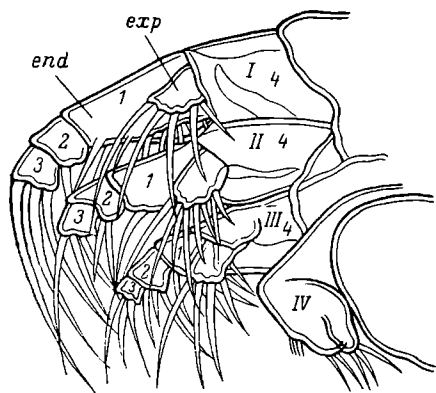


Рис. 1. Ноги *Polyphemus* с наружной стороны.

I—IV — ноги. exr — экзоподит; end — эндоподит. 1—3 — членики эндоподита; 4 — базиподит.

Конечности и ротовой аппарат в общих чертах описаны (Leydig 1860; Müller, 1867; Claus, 1877 Eriksson, 1934; Бенинг, 1941).

Polyphemus pediculus, как и все полифемиды, имеет четыре пары ног из которых четвертая сильно редуцирована и представляет собою широкую овальную пластинку (рис. 1). Строение ног трех передних пар почти одинаково, но размер их последовательно в каудальном направлении уменьшается. Это ноги хватательного типа, служащие в качестве ловчих конечностей, обильно усаженные щетинками. Их экзоподиты, расположенные на наружной стороне у основания первого членика эндоподита (и базиподите), имеют вид широкой округлой пластинки с 5 длинными щетинками (рис. 1). Экзоподит четвертой пары ног редуцирован, имеет значительно меньшие размеры и несет всего 3 щетинки-шипа (рис. 4, а). Эндоподиты первых трех пар вооружены перистыми щетинками, которые расположены по нижнему краю первого членика в два ряда — латеральный и медиальный (Бенинг, 1941). Количество щетинок сильно варьирует

на I паре их в латеральном ряду 6—10, а в медиальном 7—10. На II паре их находится 5—7 в каждом ряду и на III паре — 4—5 (рис. 2—3); II и III членики эндоподита всех 3 пар ног вооружены одинаково и несут соответственно одну и две пары щетинок. Резко выделяются щетинки I пары, они значительно длиннее всех остальных и достигают IV пары ног.

На внутренней поверхности эндоподитов ловчих ножек находятся многочисленные тонкие короткие щетинки (рис. 2 и 3), до сих пор еще никем не изображенные. Щетинки сидят рядами или группами на небольших ребрах внутренней поверхности ножки. Особенно эти ребра выделяются

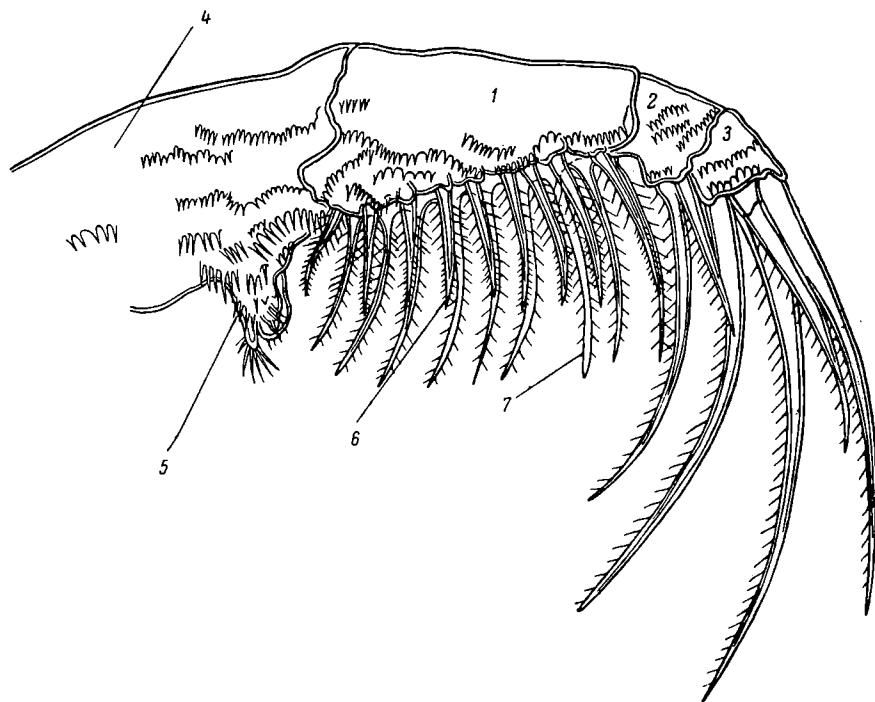


Рис. 2. Левая нога I пары с внутренней стороны. Увел. 7×40 .

1—3 — членики эндоподита; 4 — базиподит; 5 — гнатобаза; 6 — медиальный ряд щетинок; 7 — латеральный ряд щетинок.

у основания первого членика и на базиподите. На внутренней поверхности вдоль середины первого членика II и III пары ног тянется особенно мощное и извилистое ребро, несущее удлиненные щетинки. Подобное ребро на первой паре ног отсутствует (рис. 2). Внутренняя поверхность этой пары ног имеет несколько упрощенное вооружение: ряды довольно нежных и коротких волосков проходят лишь у основания и над ее медиальным рядом щетинок. II и III пары ног с внутренней стороны вообще вооружены более сильно: у них ясно выраженные ребра и удлиненные волоски, образующие множество групп (рис. 3). Второй и третий членики всех пар ног имеют по одному-два коротких ряда щетинок, проходящих параллельно их границе или чуть наклонно к ней.

На внутренней стороне ловчих ножек, у их основания, на базиподите, находится жевательный отросток — гнатобаза (рис. 2 и 3), имеющий вид соскообразного выроста, направленного внутрь. Жевательный отросток наиболее развит на ногах II и III пары (рис. 3), где он имеет довольно значительную длину. Вся его поверхность усажена тонкими щетинками и шипиками, которые расположены по кругу рядами. Ближе к основанию отростка щетинки тоньше и длиннее, к концу отростка они укорачиваются,

утолщаются и заменяются рядами шипиков. На самой верхушке отростка сидят два крупных шипа. Мелкие шипики разбросаны по всему отростку, особенно у его вершины. Жевательный отросток I пары ног, кроме меньших размеров, имеет и значительно более упрощенное вооружение, волосков на его поверхности меньше, сидят они только небольшими группами шипиков, кроме двух верхушечных, нет. Верхушечные шипы более вытянуты, и один из них оканчивается кисточкой из волосков (рис. 2), чего

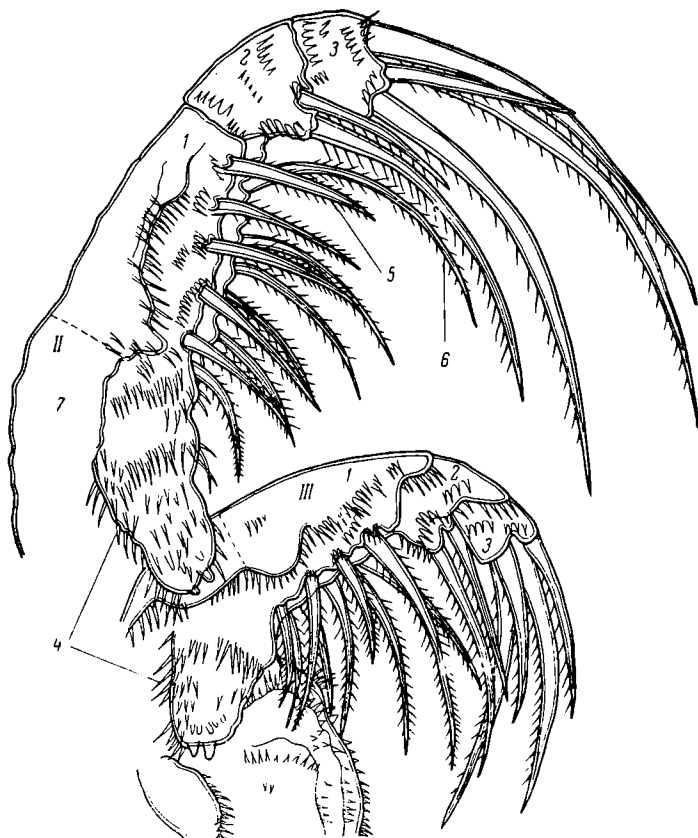


Рис. 3. Жевые ноги II—III пары с внутренней стороны.
Увел. 10×40.

1—3 — членики эндоподита; 4 — гнатобаза; 5 — медиальный ряд щетинок; 6 — латеральный ряд щетинок; 7 — базиподит.

не наблюдается на шипах других ножек. У ног IV пары жевательный отросток редуцирован до одного крупного тупого шипа (рис. 4). Назначение жевательных отростков — проталкивать пищу в пищевую камеру и удерживать ее там.

Особняком среди ножек стоит IV пара (рис. 4). В литературе совершенно отсутствуют данные о строении ее внутренней поверхности; не выяснены и их назначение. IV пара ног, как уже было сказано, представляет собой овальную, несколько удлиненную пластинку. Наружная сторона ее гладкая, и на ней можно различить эндоподит с двумя короткими саблевидными шипами и расположенный выше его редуцированный экзоподит с тремя такими же шипами (рис. 4, а). Таким образом, ноги IV пары несут всего 5 саблевидных шипов, направленных вниз и прилегающих к постабдо

мену. Наружный край ноги несколько загнут внутрь и усажен группами относительно длинных и тонких щетинок (рис. 4, б). Вдоль всей внутренней поверхности IV пары ног тянутся извилистые ребра. В верхней части ноги ребра усажены щетинками, в нижней (ближе к постабдомену) — маленькими шипиками, которых особенно много у шиповидного рудимента жевательного отростка (рис. 4, б). Таким образом, IV пара ног имеет самую сложную и сильно вооруженную внутреннюю поверхность. Нога всегда ярко окрашена в сине-малиновые тона.

От основания ловчих ножек за жевательными отростками тело рачка вогнуто в виде углубления, которое тянется вдоль кишечника от I до IV

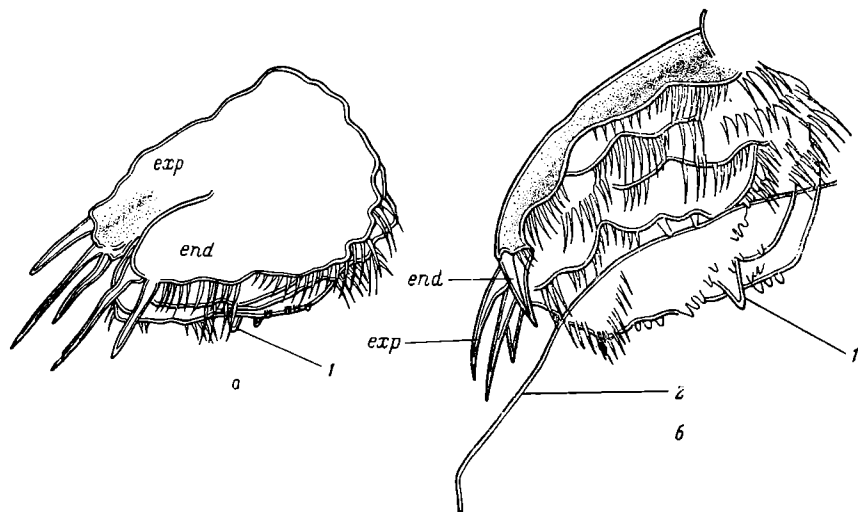


Рис. 4. IV пара ног.

а — с наружной стороны; б — с внутренней стороны. 1 — гнатобаза; 2 — постабдомен.

пары ног (рис. 5). Это пищевая или ловчая камера, как ее называет Эрикссон (Eriksson, 1934). Она имеет изогнутую с-образную форму и наиболее глубоко вдается в тело рачка (в сжатом состоянии) в области III пары ног (рис. 5, б). В ловчем вытянутом состоянии она растягивается и имеет меньшую глубину (рис. 5, а). Камера небольшая, но мягкая задняя стенка может растягиваться, вдаваясь в тело рачка, увеличивая ее размеры.

Ротовые части *Polyphemus* состоят из верхней губы, пары мандибул и пары максилл (рис. 6).

Верхняя губа представляет собою массивное подвижное образование, расположенное под глазом и антеннами I; ее вершина находится на уровне основания I пары ног (рис. 6). Во время ловли добычи она вместе с головой приподнимается вверх над I парой ножек (рис. 6, б). Когда пища схвачена, голова опускается, а с нею и верхняя губа, которая погружается между основаниями I пары ног, закрывая с вентральной стороны пищевую камеру.

Верхняя губа состоит из двух частей (рис. 6, а и 6, б) и присоединяется к телу четырехугольным склеритом ниже основания антенн I. Собственно губа напоминает двухъярусную крышу. Ее верхний закругленно-выпуклый склерит (рис. 6, 2) имеет сложную форму козырька, наружные углы которого оттянуты и закруглены. Склерит небольших размеров, неподвижен и всегда ярко окрашен в малиново-синие тона; внешний край его усажен прозрачными волосками.

Нижняя часть верхней губы (рис. 6, 3) значительно больше верхнего козырька, имеет округленно-треугольную форму с подковообразным ос-

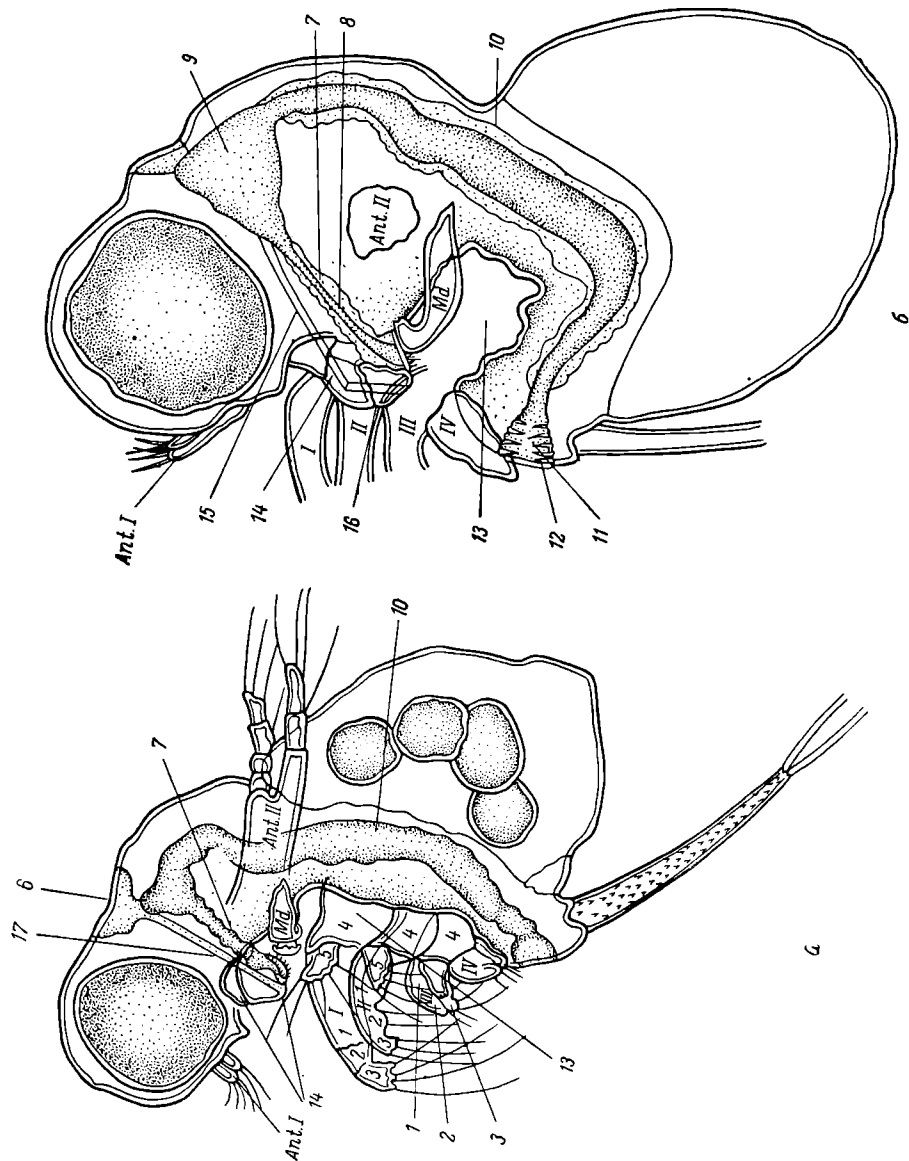


Рис. 5. Схема продольного разреза *Polyrhates* в расслабленном и сжатом состоянии.

а — тело расслаблено (перед схватыванием добычи); б — тело рачка в обычном сжатом состоянии (после поимки добычи). Ant. I — антенны I; Ant. II — антенны II; Md — мандибулы. I—IV — ноги. I—3 — членики эндоподита, 4 — базиподит, 5 — экзоподит, 6 — зазатылочный орган; 7 — наружная оболочка пищевода; 8 — внутренняя оболочка пищевода; 9 — желудок; 10 — средняя кишка; 11 — ректум; 12 — пищевая латеральная камера; 13 — пищевая камера; 14 — верхняя губа; 15 — абдуктор верхней губы; 16 — депрессор верхней губы; 17 — верхнегубная мышца.

нованием и несколько вогнута, напоминает совок (рис. 6, 3). На нижней поверхности этой части проходят 2—3 поперечных ряда волосков и один ряд хитиновых зубчиков (рис. 7, а). Волоски в рядах сидят группами. Наружный край ее зазубрен и густо усажен удлинёнными волосками.

Верхняя губа чрезвычайно подвижна и управляет ею косая верхнегубная мышца (рис. 5, 6), описанная Клаусом (Claus, 1877). Одним своим концом мышца заходит под печеночные выросты желудка и прикрепляется к затылочному органу, другим — к середине верхнего склерита верхней губы (рис. 5, 6), которую Клаус называет абдуктором. От места прикре-

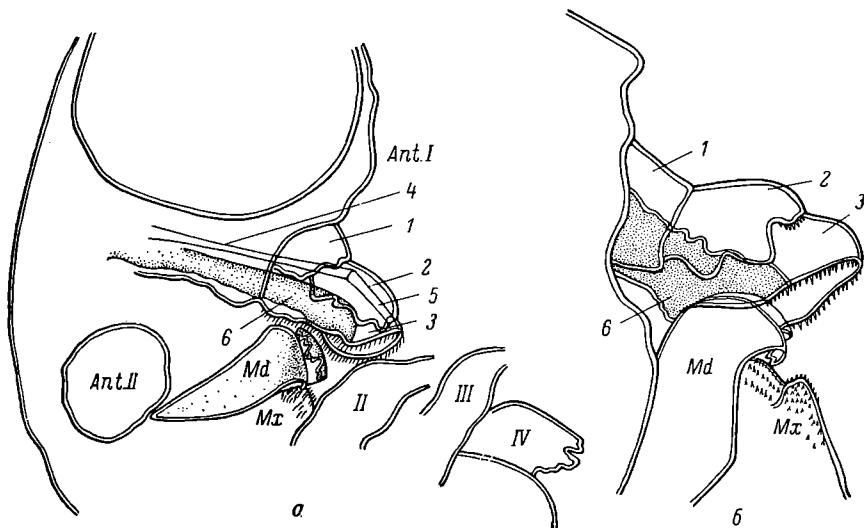


Рис. 6. Ротовые части *Polyphemus*.

а — в спокойном состоянии; б — в момент заглатывания пищи. Ant. I, Ant. II — антенны; II, III, IV — ноги; Md — мандибулы; Mx — максиллы. 1 — соединительный склерит; 2 — верхняя (проксимальная) часть верхней губы; 3 — нижняя (дистальная) часть верхней губы; 4 — абдуктор; 5 — леватор; 6 — пищевод.

пления абдуктора вниз, под углом отходит небольшая мышца, которая свободным концом прикрепляется к вершине нижней части верхней губы (рис. 5, б и 6, а). Это леватор, т. е. подъемник. Нам удалось рассмотреть процесс сокращения верхней губы, при котором угол между абдуктором и леватором исчезает, обе мышцы составляют одну прямую (рис. 5, а), при этом происходит сокращение соединительного склерита и нижней части верхней губы, которые сжимаются, приподнимая всю губу к основанию антенны I. При сокращении мышцы, нижняя часть губы не только приподнимается, но и сжимается в комок, сокращаясь в поперечном направлении, причем самый наружный край ее даже несколько выворачивается, загибаясь кверху. При расслаблении мышцы верхняя губа выбрасывается вперед и принимает первоначальное положение. Форма верхнего склерита при поднятии верхней губы не меняется.

Мандибулы и максиллы хорошо описаны (Leydig, 1860; Claus, 1877; Бенинг, 1941). Можно добавить лишь следующее: мандибулы располагаются у основания нижней части верхней губы, непосредственно перед отверстием передней кишки (рис. 5, 6). Их заостренное основание находится под основанием антенны II. Оттуда они, расширяясь, тянутся к основанию первой пары ловчих ножек, где изгибаются, заканчиваясь толстыми зазубренными хитиновыми пластинками перед ротовым отверстием (рис. 5, 6). Таким образом, пара мандибул как бы образует полукольцо, идущее от основания одной антенны II до другой. Зубцы мандибул круп-

ные, заостренные и расположены на жевательном крае в группы, образующие 3 поперечных ряда в каждой (рис. 7, б). Самые мощные зубы находятся на внутреннем ряду, в наружном они мельче и тоньше. В среднем ряду, кроме зубцов, находятся еще чувствительные волоски, особенно много их в нижней группе зубцов, наиболее удаленной от верхней губы (рис. 7, б). Пара мандибул в спокойном состоянии располагается таким образом, что зубцы одной из них находятся в межзубцовых пространствах другой и могут совершать небольшие движения, не задевая друг друга. Для мандибулы характерно два типа движений: во-первых, они могут опускаться в пищевую камеру и подниматься к отверстию пище-

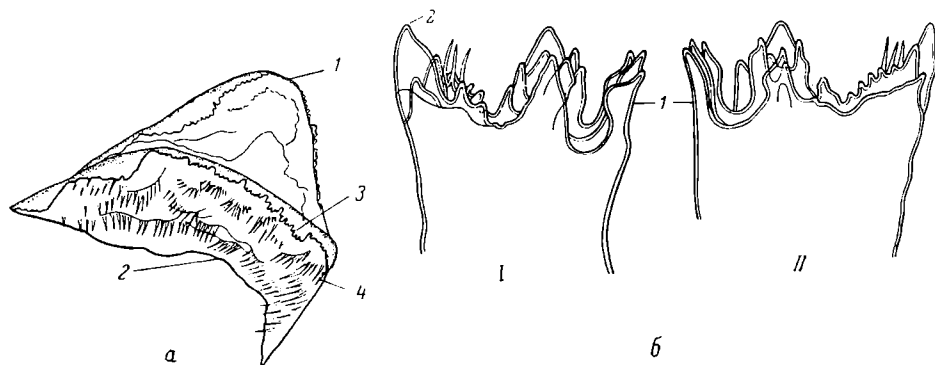


Рис. 7. Детали строения верхней губы и мандибул.

а — дистальная часть верхней губы с внутренней стороны: 1 — дистальный край, 2 — проксимальный край, 3 — хитиновые зубчики, 4 — поперечные ряды волосков; б — жевательный край мандибул: I — вид с внутренней стороны, II — вид с наружной стороны, 1 — верхняя группа зубцов, 2 — нижняя группа зубцов.

вода, во-вторых, одновременно с поднятием мандибулы совершают перетирающие движения зубцами, при которых хитиновые пластинки начинают быстро двигаться вверх и вниз относительно друг друга.

Пара максилл располагается перед жевательными пластинками (рис. 6). Эти рудиментарные органы, хорошо описанные Клаусом (Claus, 1877) и Бенингом (1941), представляют собой небольшие округлые выпячивания и густо усажены волосками.

Пищеварительный канал также хорошо описан Клаусом. Следует лишь детализировать описание передней кишки, или пищевода (рис. 5). Он начинается от основания верхней губы, непосредственно над мандибулами и представляет собой узкую прямолинейную трубку, состоящую из двух слоев. Наружный слой толстый, несколько складчатый, особенно в начале, у верхней губы. Внутренний слой тонкий и гладкий. Пищевод постоянно пульсирует: стенки его внутреннего слоя то сближаются друг с другом, то расходятся. При сокращении верхней губы начало пищевода заметно расширяется. Пищевод тянется от верхней губы вдоль тела рачка по направлению к затылочному органу, в области которого узкая трубка пищевода резко переходит в расширение средней кишки, называемое желудком; два боковых выроста желудка придают ему треугольную форму (по Клаусу, они гомологичны печеночным выростам *Daphnia*). Весь кишечник имеет с-образную форму, снабжен кольцевой мускулатурой и тянется до хвостового конца тела, кончаясь коротким расширенным ректумом непосредственно под абдомене (рис. 5). Стенки ректума постоянно пульсируют, сжимаясь в поперечном направлении под действием сильных мышц — дилататоров. Этой пульсацией, как указывает Клаус, обеспечивается выбрасывание остатков пищи и до некоторой степени кишечное дыхание через ректум.

Способ питания

Polyphemus pediculus по способу добычи пищи является несомненным хватателем. Хорошо развитый глаз позволяет рачку видеть свою жертву еще издалека и тотчас же ориентировать свое тело и ловчие ножки относительно положения добычи. Если добыча находится на дне, то *Polyphemus* плавает ножками вниз, если она в толще воды, то рачок плавает, сохраняя вертикальное положение тела, а когда жертва находится у поверхности, рачок переворачивается ножками вверх. Как только рачок увидит добычу, его обычно спокойные и плавные движения резко меняются: он бросается к жертве и сначала как бы обнюхивает ее подвижными антеннами I и делает над жертвой несколько небольших кругообразных движений, постепенно убыстряя их. С каждым кругом движения становятся резче, зигзагообразнее, и, наконец, в резком броске рачок хватается добычу. Эти «обнюхивательные» и хватательные движения рачка всегда во много раз превосходят скорость движения жертвы. Он настолько быстро схватывает добычу, что с трудом можно заметить движение ловчих ножек, особенно при охоте за инфузориями и подобными им по размеру объектами. При питании рачка неподвижными объектами, например комочками детрита, лежащими на дне, его движения спокойны и значительно более медленны. Эти комочки полифемус достает либо прямо со дна, либо (и это случается чаще) он сначала взмучивает воду, действуя антеннами II, и хватается комочки, когда они поднимаются со дна в толщу воды. Несъедобные комки рачок сейчас же выбрасывает обратно. *Polyphemus* очень редко хватается добычу, которая размерами значительно превосходит его. Нам удалось лишь дважды наблюдать, как он буквально таскал за собою по дну чашки Петри самцов *Daphnia longispina*. В большинстве случаев его пищу составляют комочки детрита и животные, которые по размеру целиком помещаются в пищевой камере.

Процесс схватывания происходит молниеносно: тело *Polyphemus* вытягивается, приходя в ловчее состояние (рис. 5, а), голова отгибается в дорзальную сторону, верхняя губа приподнимается, сжимаясь, и занимает положение над I парой ног. Ловчие ножки резко разводятся в стороны, причем II и III пары шире, чем I. Наиболее длинные ноги I пары всегда занимают положение над пространством между ногами II и III пары, а так как I пара ног еще и приподнимается кверху, немного вытягиваясь вперед, то она в ловчем состоянии несколько отделена от сближенных II и III пары ног. Ноги IV пары хотя несколько и разводятся в стороны, никогда не принимают участия в ловле добычи.

Рачок хватается добычу следующим образом: ноги I пары делают взмах, как бы загоняя пищу, а ноги II и III пары хватают ее. Действуя ногами II и III пары, *Polyphemus* проталкивает пищу к брюшной стороне тела, в пищевую камеру. Все ножки плотно смыкаются, образуя свод, ограниченный снаружи и сверху экзоподитами и сомкнутыми члениками эндоподитов и их щетинками. Голова опускается, распрямляясь, и верхняя губа, и коленообразное основание антенн I плотно прижимаются к первому членику I пары ног. Таким образом пища попадает в замкнутое пространство. Начинается процесс ее поедания. Мандибулы опускаются в пищевую камеру, верхнегубная мышца сокращается, и верхняя губа приподнимается, сжимаясь и несколько выворачиваясь, а отверстие пищевода расширяется. Мандибулы резко хватают пищу и, перетирая ее своими зубцами, поднимают к верхней губе, к отверстию пищевода (рис. 6, б). Как только пища поднята мандибулами, верхнегубная мышца распрямляется и верхняя губа опускается вниз, занимая исходное положение. Пища оканчивается в отверстии пищевода. Большую роль при этом играет все вооружение внутренней поверхности верхней губы: ее волоски и зубчики

помогают проталкивать пищу в пищевод, удерживая ее. Пульсирующий слой пищевода засасывает мягкую пищу в расширенный желудок, где и происходит ее переваривание. Пища по кишечнику продвигается под действием непрерывной пульсации пищевода и сильных поперечных сокращений ректума.

Хитиновые части, раковины и другие твердые несъедобные частицы рачок выбрасывает из пищевой камеры в воду, действуя ногами II и III пары. Как уже было сказано выше, ноги IV пары не принимают участия ни в ловле добычи, ни в процессе переработки пищи: они служат для чистки ануса. Именно для этого предназначаются сильное вооружение ее внутренней поверхности и изогнутые саблевидные шипы экзо- и эндоподита. Расположенные на внешнем загнутом крае ноги шипы изогнуты в сторону постабдомена и поэтому хорошо приспособлены для этой цели. Когда постабдомен приподнимается, отгибая хвостовой придаток от яйцевой сумки, анус проходит между внутренними щетинками ног IV пары. В процессе питания рачок по несколько раз подряд отгибает хвостовой придаток, прочищая бугорок постабдомена с анусом между внутренними поверхностями и саблевидными шипами ног IV пары.

Мы видим, что *Polyphemus* по способу охоты за пищей является несомненным хватателем. Он не просто засасывает воду с пищевыми объектами внутрь, при разведении ног в стороны, как описывает Эрикссон (Eriksson, 1934), а активно охотится, активно хватает добычу и активно проталкивает пищу гнатобазам в пищевую камеру. Пища поступает в кишечник только из этой замкнутой камеры, размеры которой определяют до некоторой степени избирательность питания полифема. Захватенная добыча не проглатывается, а перетирается многочисленными зубцами мандибул и засасывается пульсирующим пищеводом.

Таким образом, *Polyphemus* по характеру питания занимает переходную ступень от нехищного питания к хищничеству. Эта особенность сказывается на строении его конечностей и ротовых органов, не имеющих столь резко выраженных черт хищника, как например у *Bythotrephes*.

Вопрос о составе пищи полифема в естественных условиях мы пытались первоначально выяснить путем вскрытия кишечника. Однако в большинстве случаев, кроме однородной гомогенной массы, в кишечнике рачка обнаружить ничего не удалось. Окраска массы зависит от съеденной пищи и может быть ярко- и темно-зеленой, серой, коричневой и черной. Из 10 вскрытых кишечника в 85 не было обнаружено ничего, кроме гомогенной массы. В 15 кишечниках среди этой основной растертой массы были найдены клетки протококковых и жгутиковых. Среди них отмечались *Tetraedron*, *Trachelomonas*, *Phacus*, *Dinobryon*, колонии *Eudorina* и *Pandorina*. Количество протококковых в кишечнике колебалось от 1 до 32 клеток (колония *Pediastrum*). Из жгутиковых наиболее часто попадались колонии *Pandorina*, *Eudorina* и *Dinobryon*. Остальные жгутиковые встречались единично. Вполне возможно, что эти водоросли могли попасть случайно вместе с другими пищевыми объектами.

Никаких остатков более крупных животных в кишечниках рачка обнаружено не было. Способ поедания пищи, пульсация пищевода и гомогенное содержание кишечника наталкивают на мысль, что *Polyphemus* высасывает свою добычу. Наблюдения показали, что рачки хватают част подвижную добычу из мелких беспозвоночных и действительно высасывают ее. Нам приходилось наблюдать высасывание рачком дафний и колес враток рода *Brachionus*. Полифем хватает дафнию за голову и начинае ее поедание с глаза. Створки, ножки и антенны рачок всегда выбрасывает назад из пищевой камеры, как и панцири *Brachionus*. Более подробные сведения о составе пищи *Polyphemus pediculus* и о возможности усвоения им различных кормов составят содержание других статей.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б е п п и н г А. 1941. Кладоцера Кавказа. Грузмедгиз, Тбилиси.
- C l a u s C. 1877. Zer Kenntnis des Baues und der Organisation der Polyphemiden. Denkschr. d. Keis u. Kön. Akad. d. Wissensch., Math.-Nat., Klasse, Bd. 13, Wien.
- E r i k s s o n S. 1934. Studien über die Fangapparate der Branchiopoden. Zool. Biidr. Uppsala, Bd. 15.
- L e y d i g F. 1860. Naturgeschichte der Daphniden. Tübingen, H. Laupp.
- M ü l l e r P. E. 1867. Danmarks *Cladocera*. Kjobenhavn. Nat. Tidsskrift, Bd. (III) V.
-

MACROTHRICIDAE И SIDIDAE ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Одним из результатов проведенных в 1961—1962 гг. обследований прибрежной фауны Волги и волжских водохранилищ от Калинина до Астрахани, а также рек Волжского плёса Рыбинского водохранилища являются данные по распределению кладоцер из сем. *Macrothricidae* и *Sididae*. Многие виды указанных семейств являются в прибрежной фауне массовыми. Есть указания, что их поедают многие рыбы. Кроме того нам удалось выращивать некоторых макротрицид в лабораторных условиях.

Сем. *Macrothricidae*

Drepanothrix dentata Eugen найден О. А. Ключаревой (1951) в кишечниках карася и линия из северной части Рыбинского водохранилища.

Ilyocryptus acutifrons Sars найден в Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах, в прибрежье встречался в годы низкого уровня с июня по сентябрь. Биомасса не превышала 0.3 г на объединенный м. т. е. $1\text{ м}^3 + 1\text{ м}^2$ дна. Особи *I. acutifrons* содержались в сосудах с детритом и выращивались от момента рождения до 50-го дня жизни. Развитие до появления яиц в выводковой камере в таких условиях занимало 9 дней ($21-23^\circ$). Продолжительность эмбрионального развития 3—5 дней. После первого вымета молодки длина рачков не увеличивалась. Длина молодых экземпляров составляет 43% от длины рождающей самки. Данные о длине рачков приведены в таблице. Взрослые рачки и яйца красные. Молодь полученная в лаборатории, бесцветная.

Длина некоторых *Macrothricidae* и *Sididae*

Вид	Дата сбора	Наименьшая длина	Наименьшая длина особей с зароды- шами	Наибольшая длина	Наибольшее число яиц
<i>Acantholeberis curvirostris</i>	5 VII 1960	0.46	0.90	1.47	5
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	15 VI 1960	0.53	0.84	1.20	3
<i>Ilyocryptus acutifrons</i>	Опыт	0.3	0.6	0.7	2
<i>Lathonura rectirostris</i>	»	0.35	0.6	1.2	12
<i>Macrothrix laticornis</i>	26 VII 1961	0.32	0.38	0.45	2
<i>Limnospira frontosa</i> .	12 VIII 1960	0.65	0.90	1.49	4
<i>Sida crystallina</i> . . .	14 VI 1960	0.73	1.20	2.80	36

I. agilis Kurz. Собран в Ивановском и Рыбинском водохранилищах.

I. sordidus (Lievin) обнаружен в Ивановском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах.

Lathonura rectirostris (O. F. Müller) найден в Рыбинском водохранилище, реках Сутке, Суножке, Ладке, впадающих в Волжский плес водохранилища. В годы высокого уровня появлялась в мае и встречалась до начала сентября. Эфиопиальные самки были встречены 20 VIII 1962. Этот вид успешно культивировался при содержании отдельных особей на сменяемом детрите, как описано раньше (Смирнов, 1964), в сосудах объемом 3—4 мл при 14—19° С. Всего выращено 15 особей, происходящих

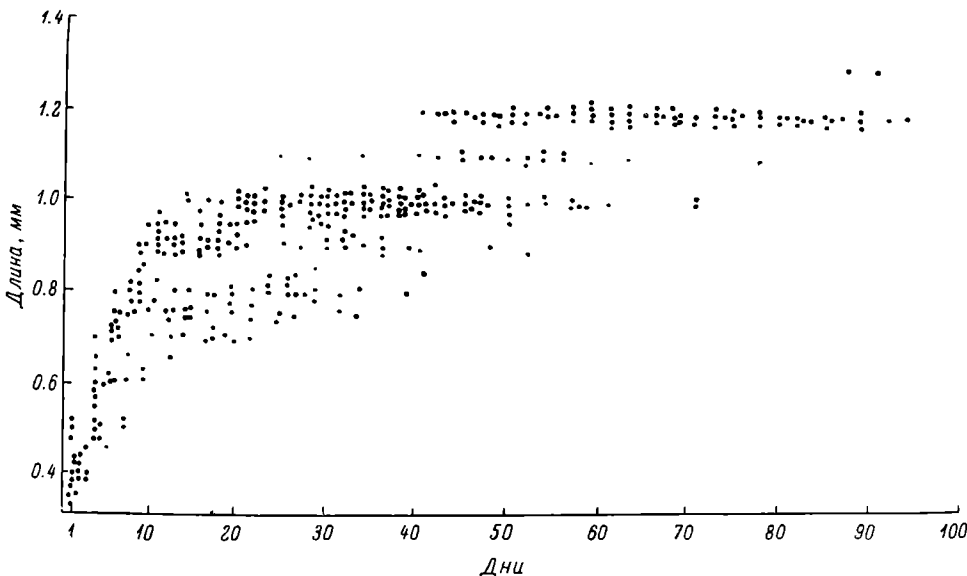


Рис. 1. Рост *Lathonura rectirostris*.

от одной самки. В лабораторных условиях рачки были активны, долго жили, многократно размножались и погибали, не образуя эфиопиумов перед смертью.

Динамика роста приведена на рис. 1. Продолжительность жизни достигала 96 дней. В большинстве случаев она составляла 30—89 дней, в течение которых происходило до 22 линек, 20 выметов молоди и приносилось до 135 потомков. Яйца появлялись в выводковой камере после второй линьки (размером 0.6—0.8 мм), а при следующей линьке выходила молодь (размером 0.7—0.9 мм). Вскоре после выхода молоди рост ее прекращался, что обычно для кладоцер. На экзувиях можно было особенно хорошо различить некоторые детали строения покровов (головные поры, шипы на задних углах головных щитов). Поскольку изображения головных щитов с этими деталями в литературе отсутствуют, приводим их на рис. 2.

При содержании в сосудах объемом по 200 мл на сменяемом детрите рачки погибали. При кормлении зеленой водорослью *Chlorella pyrenoidosa* Chick, которую рачки поедали, эмбрионы образовывались, но молодь появлялась как исключение (только 2 раза у 20 подопытных особей). Длительность жизни при кормлении хлореллой доходила до 27 дней. Аналогичный результат получен при кормлении *Lathonura rectirostris* смесью хлореллы и детрита в сосудах объемом по 200 мл. При кормлении синезеленой водорослью *Coelosphaerium dubium* Grun. молодь не отрождалась,

длительность жизни была 10—29 дней. При содержании без кормления *Lathonura rectirostris* погибает на вторые сутки. Охлаждение с 17 до 3° (4 часа) выдерживает без потери активности, переносит временное нагревание с 17 до 37° (15 мин.), но не выше. Выдерживая температуру 38° в течение 15 мин., некоторое время живет, но на следующий день погибает.

Macrothrix hirsuticornis Norman et Brady найден в Куйбышевском Волгоградском водохранилищах, в р. Волге ниже Волгограда.

M. laticornis (Jurine) встречается от Ивановского до Волгоградского водохранилища, в притоках Волжского плёса Рыбинского водохрани-

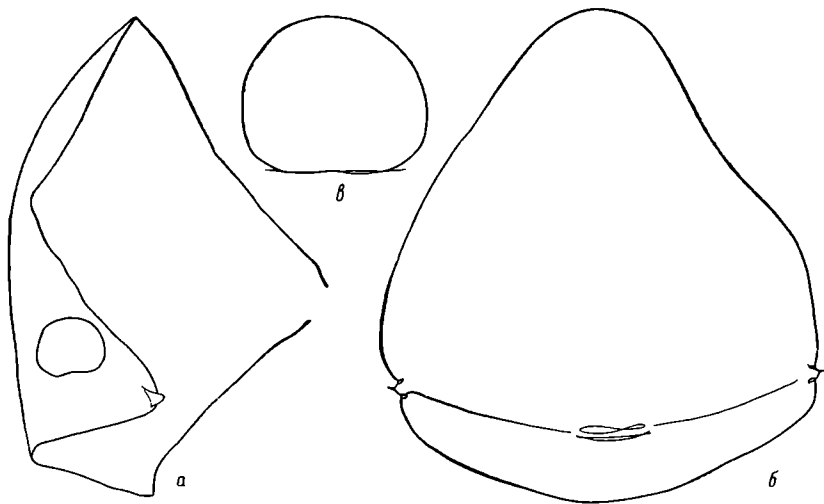


Рис. 2. Головные щиты экзувиев.

a — *Lathonura rectirostris*, длина щита 0.35 мм; б — *Ophryoxus gracilis*, длина щита 0.50 мм; в — пора головного щита *Ophryoxus gracilis*.

лища — реках Сутке, Ильде, Шуморовке. Е. Н. Преображенской (196) найден в р. Лоше (Моложский плёс Рыбинского водохранилища), Н. М. Врониной (1959) — в Моложском плёсе. Содержимое кишечника — детрит. Максимальный размер пищевых частиц 6 м.

M. rosea (Jurine) обнаружен в Ивановском, Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. У самок имеется до 10 яиц, у А. Л. Бенинг (1941), — до 7.

Ophryoxus gracilis Sars найден в Рыбинском водохранилище. При содержании на детрите в тех же условиях, что и *Lathonura rectirostris*, удалось получить молодь. Новорожденные рачки достигли лишь 6-й линьки (на 29-й день). Головной щит экзувия изображен на рис. 2. В большинстве случаев на нем была видна лишь изогнутая трещина, однако в двух случаях имелось и характерное для головных щитов макротрицид большое округлое отверстие.

Streblocerus serricaudatus (Fischer) указан для Куйбышевского водохранилища Э. Р. Чернышевой (устное сообщение) и для дельты Волги А. А. Косовой (1960).

Acantholeberis curvirostris (O. F. Müller) найден поблизости от западного берега Рыбинского водохранилища, в верховом болоте у дер. Обухово [в канаве, заросшей *Sphagnum cuspidatum* (Ehrh.)]. В Волжских водохранилищах не был найден.

Сем. *Sididae*

Diaphanosoma brachyurum (Liev.) обнаружена повсеместно в обследованном районе. Встречалась с мая до середины сентября с максимумом биомассы в конце июля—начале августа. Содержимое кишечника — детрит, максимальный размер пищевых частиц 10 μ .

Latona setifera O. F. Müller найдена Л. А. Анохиной (1960) в кишечниках синца из северной части Рыбинского водохранилища.

Limnospira frontosa Sars встречается от Иваньковского водохранилища до Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища с июня по август. Содержимое кишечника — детрит, максимальный размер пищевых частиц 14 μ .

Sida crystallina (O. F. Müller) найдена повсеместно на участках с зарослями с июня по октябрь. Содержимое кишечника — детрит, максимальный размер пищевых частиц 17 μ .

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Анохина Л. А. 1960. Материалы по питанию синца в северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. зап., вып. 6.
Бенинг А. Л. 1941. Кладоцера Кавказа. Тбилиси.
Воронина Н. М. 1959. О придонном зоопланктоне Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. зап., вып. 5.
Ключарева О. А. 1951. Питание и пищевые взаимоотношения бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. М.
Косова А. А. 1960. Состав и распределение зоопланктона и бентоса в западной части низовьев дельты Волги. Тр. Астраханск. зап., вып. 4.
Преображенская Е. Н. 1960. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинск. гос. зап., вып. 6.
Смирнов Н. Н. 1964. *Pleuroxus* (Chydoridae): field observations and growth. Hydrobiol., vol. XXIII, fasc. 3—4.
-

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ EUDIAPTOMUS GRACILIS (G. SARS) И EU. GRACILOIDES (LILL.) (COPEPODA, CALANOIDA) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В гидробиологической литературе довольно полно освещается сезонная динамика двух наиболее распространенных видов пелагических копепоидов — *Eudiaptomus gracilis* (Sars) и *Eu. graciloides* (Lill.). Однако их жизненный цикл до сих пор известен плохо.

Описываются лишь отдельные моменты жизненного цикла. Так, Э. Эльстер (Elster, 1954) изучал влияние температуры на образование яиц мешков у *Eu. gracilis*. Вутрих (Wuthrich, 1948) исследовала морфологические отличия науплиальных стадий *Eu. gracilis* и *Diaptomus lacinia* из Невшатальского озера в Швейцарии. С этой целью она воспитывала науплиусов в искусственных условиях и установила продолжительность эмбрионального развития и отдельных науплиальных стадий, но ей удалось проследить за развитием копепоидов и довести рачков до созревания.

Для одного из упомянутых видов — *Eu. graciloides* — имеется работа К. А. Черемисовой (1958), в которой приведены экспериментальные данные о продолжительности отдельных стадий постэмбрионального развития рачков. Однако методика, применявшаяся К. А. Черемисовой, кажется нам несовершенной.

Влияние же температуры на продолжительность метаморфоза, личесть пометов, плодовитость, развитие яиц и другие вопросы биологии обоих видов диаптомусов оставались совершенно не освещенными.

Мы задались целью осветить эти вопросы и прежде всего выяснить продолжение всего жизненного цикла *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides* и установить зависимость скорости развития и метаморфоза от температуры среды.

Материал и методика

Длительное воспитание в искусственных условиях диаптомид, особенно их личиночных стадий, представляет большие трудности. Возможно, что этим и объясняется почти полное отсутствие экспериментальных работ, проведенных над диаптомусом. В литературе, правда, встречаются указания на способ воспитания морских калипидов. Так, Гроушей (Grawshay, 1915), Мэрфи (Murphy, 1923), Б. И. Гал (1951) и другие дают описание своих экспериментов и даже приводят некоторые данные к методике выращивания копепоидов. Однако эта методика оказалась непригодной для диаптомусов.

Нами были испробованы всевозможные методы воспитания диаптомусов. Дела: попытки содержать их в часовых стеклах и солонках (2,5×1,5 см). Но недостаток объема воды задерживал линьку и рост животных. Кроме того, длительное содержание диаптомидов в сосудах небольшого объема приводило к тому, что в сосудах образовалась бактериальная пленка и развивались простейшие, а именно жгутиковая *Aphysa vegetacea*, нити которой сковывали движение рачков, и они погибали. Не пом

ни стерилизация посуды, ни прокаливание ее в термостате, ни фильтрация воды через мембранный фильтр.

Гарбер (1951) указывал на необходимость поддержания известной высоты столба воды для жизни плактонных рачков. Однако делительные воронки объемом 250 мл, предложенные Б. И. Гарбером (1951) также были неудобны для содержания диаптомусов, так как при ежедневной смене воды для просматривания шкурок вместе с водой выплескивались и науплиусы. При этом часто повреждались нежные науплиальные личинные шкурки. Были испробованы и другие способы, тоже не приведшие к желаемым результатам.

Последней, наиболее удачной попыткой было содержание науплиусов в высоких химических стаканах емкостью 0.5—1 л. В стаканы рассаживали науплиусов либо от одной самки (20—30 экз.), либо от нескольких (100—150 экз.), но родившихся одновременно.

Для опытов использовалась водопроводная вода, профильтрованная через вату и отстоянная. В случае ухудшения состояния животных производилась смена воды. В качестве корма подопытным животным служили водоросли — *Chlorococcum* и *Chlamydomonas minor*. Последние особенно удобны, так как находились все время во взвешенном состоянии.

Ежедневно из каждого стакана отлавливали по 1—5 науплиусов и под микроскопом определяли стадию их развития. Если науплиусы при этом повреждались, то они изымались из опыта, но в большинстве случаев они оставались невредимыми и помещались снова в стакан. Всегда ставилось несколько серий опытов. После созревания самок и самцов рассаживали попарно и проводили наблюдения над процессом копуляции, вынашиванием яиц, вылуплением науплиусов и т. д.

Для наблюдений за ростом и развитием диаптомусов было использовано 3.5 тыс. науплиусов *Eu. gracilis* и 1.5 тыс. *Eu. graciloides* — всего 5 тыс., из которых не больше сотни достигли половозрелого состояния. Созревшие в лаборатории рачки давали потомство, более устойчивое к условиям искусственного воспитания. Почти все науплиусы этого поколения достигали половозрелости, и процент отхода был незначительным.

Жизненный цикл *Eudiaptomus graciloides*

Все наблюдения проведены при температуре 18—20°. Условия эксперимента были, по-видимому, близки к естественным условиям существования, так как рачки жили, размножались в лаборатории и дали два поколения.

Наблюдения за ростом и развитием диаптомид велись с момента вылупления науплиусов, которых мы получали от яйценосных самок, выловленных в водохранилище. Самки вынашивают яйца в непарном яйцевом мешке, прикрепленном к нижней стороне генитального сегмента.

Яйцевой мешок состоит из тонкой оболочки, через которую отчетливо видны яйца. Время от времени в яйце можно наблюдать еле заметные движения. Под влиянием движения зародыша яйца поворачиваются. Часто, перемещаясь относительно друг друга, яйца могут уходить и внутрь мешка. Перед самым вылуплением яйцо резко увеличивается в объеме, оболочка отходит от содержимого, личинка съеживается и, резким движением пробивая оболочку, освобождается от последней. Личинка выпрямляется и сейчас же начинает активно двигаться.

Весь процесс выхода науплиусов из яйцевого мешка может продолжаться от 15—20 мин. до 4—5 час. При длительном вылуплении первые науплиусы выходят с перерывом в час, последующие с перерывом от 3 до 15 мин. Самки в это время продолжают активно двигаться.

Вылупление обычно происходит поздно вечером или ночью, что, вероятно, связано с вертикальной миграцией самок, которые в это время поднимаются в верхние слои воды, наиболее богатые пищей, тем самым обеспечивая питание только что вылупившихся науплиусов (Николаев, 1950).

Науплиусы вылупляются как из прикрепленных, так и из отпрепарированных в момент появления яйцевых мешков. Следовательно, продолжительность вынашивания их не зависит от общего состояния самки,

на что указывают и Эльстер (Elster, 1954), и Айхорн (Eichorn, 1957) у некоторых пресноводных каланид.

То, что самки вынашивают яйцевые мешки, является, по-видимому, лишь предохранением последних от опускания их на дно или от поедания яйцевых мешков хищными беспозвоночными. Это до некоторой степени забота о потомстве.

В своем развитии диапомусы проходят 6 науплиальных и 6 копеподитных стадий, включая взрослую. Каждой новой стадии предшествует линька.

Вылупившиеся науплиусы переходят во II стадию, как правило следующий день. Продолжительность I науплиальной стадии исчисляется часами. II, III, IV и V науплиальные стадии продолжаются приблизительно одинаково (2—4 дня). VI стадия несколько длиннее предыдущей и длится 3—5 дней. Таким образом, III стадия наступает на 3—4-е сутки IV — на 5—7-е, V — на 7—9-е и VI стадия — на 9—12-е сутки. Средняя продолжительность всего науплиального периода составляет 11—12 суток.

Копеподитный период несколько длиннее науплиального и занимает 15—20 суток. Средняя продолжительность отдельных стадий следующей: I стадия длится 2—3 суток, II и III стадии — по 3 суток, IV — 3—4, V стадия — 4—5 суток. Таким образом, весь метаморфоз *Eu. graciloides* при температуре 18—20° длится 25—30 дней.

Как уже упоминалось, поколение, выросшее в лаборатории, было выносливо к условиям содержания. Гибель рачков уменьшается. Продолжительность метаморфоза зависит от того, из яиц какого помета выходит потомство. Потомство, выходящее из яиц последующего помета, развивается быстрее. Если продолжительность всего метаморфоза у исходной самки 25—30 дней, то у дочернего поколения первого помета — 20—22, а второго — 16 дней. Время созревания сокращается за счет уменьшения копеподитного периода.

Сразу же вслед за последней линькой у диапомусов наступает период размножения, который у самок длится больше месяца.

Яйцевой мешок почти всегда образуется на следующий же день после прикрепления сперматофора и оплодотворения, редко через сутки. В большом экспериментальном материале (около 500 экз. самок) было проверено, что после оплодотворения самка дает только один яйцевой мешок и без последующего спаривания яйцевых мешков не образует независимо от того, оплодотворена самка одним самцом или несколькими. Нам приходилось встречать в природе самок с 6 сперматофорами, у которых обозначался только один яйцевой мешок.

Общая высокая плодовитость самок обеспечивается частыми повторными оплодотворениями. Самка *Eu. graciloides* за 32 дня может дать 9 яйцевых мешков с интервалом в 3—4 дня. Количество яиц в яйцевых мешках последовательно уменьшается. Потенциальная плодовитость одной самки составляет в среднем 150—170 науплиусов.

После периода размножения у самок наступает период «старости». В это время, несмотря на то что часто можно видеть самок с прикрепленными сперматофорами, яйцевых мешков они уже не дают. Этот период может продолжаться больше 2 месяцев, после чего они гибнут.

Общая продолжительность жизни самок 3,5—4 месяца.

Самцы, как правило, созревают на 3—4 дня раньше самок и способны к копуляции вслед за последней линькой и созреванием сперматофора. Период половой активности их несколько длительнее, чем у самок.

Во время копуляции, которая подробно описана Вольфом (W 1905) и Шпандлем (Spandl, 1926), самец может прикреплять последовательно несколько сперматофоров, но чаще всего один. Время между об-

зованием отдельных сперматофоров занимает около суток. За полтора месяца самец *Eu. graciloides*, который был посажен с двумя самками, оплодотворил их 17 раз, по мере того как самки освобождались от яйцевых мешков. Он спаривался 6 VIII, 9, 10, 13, 14, 16, 20, 22, 25, 27, 30 VIII, 2 IX, 6, 10, 13, 16, 19 IX.

Б. И. Гарбер (1951) утверждает, что самец *Calanipeda* спаривается 6 раз, о других каланидах таких сведений в литературе мы не находили. Нам ни разу не приходилось наблюдать, чтобы самец прикреплял сперматофоры молодым особям, хотя такие случаи известны у других видов копепо (Монаков, 1958; Куделина, 1950).

Продолжительность жизни самцов такая же, как у самок, — 3.5—4 месяца.

Жизненный цикл *Eudiptomus gracilis*

Процесс вылупления науплиусов из яиц у *Eu. gracilis* происходит так же, как у *Eu. graciloides*. Однако продолжительность метаморфоза и некоторые другие особенности размножения несколько отличаются.

Продолжительность метаморфоза у *Eu. gracilis* при температуре 18—20° составляет 41—43 суток, причем на науплиальный период падает почти столько же времени, сколько и у *Eu. graciloides*, — 10—11 дней — тогда как копеподитный период значительно затягивается (рис. 1).

Науплиусы переходят во II стадию либо в тот же день, либо на следующий. На 3—4-й день наступает III стадия, длящаяся 1—2 дня, на 5-й науплиусы переходят в IV стадию, которая продолжается 3 дня, на 8-й они уже в V, а на 10-й день — в VI стадии, которая длится 1—2 дня. Следовательно, весь науплиальный период *Eu. gracilis* занимает 10—11 дней, колеблясь в пределах 8—13 дней.

М. Вутрих (Wutrich, 1948), проводя эксперименты с *Eu. gracilis*, дает следующую продолжительность отдельных науплиальных стадий: II стадия наступает на 2-й день, III стадия — на 5-й, т. е. продолжительность II стадии 3 дня, в IV стадию науплиусы переходят на 7-й день, потом ритм смены стадий замедляется, и только на 18-й день наступает V стадия. До VI стадии М. Вутрих не удавалось довести науплиусов ни разу, но по наблюдениям в природе, она наступала на 30-й день после начала I стадии. К сожалению, автор не приводит температурные условия опыта, следовательно, трудно эти данные сравнивать с нашими.

Копеподитный период продолжается 30 дней, и длительность отдельных стадий распределяется следующим образом: I и II стадии занимают по 5 дней каждая, III стадия — 6, IV — 7, V стадия — 8 дней.

Вслед за последней линькой диаптомусы приступают к размножению. Так же, как у *Eu. graciloides*, яйцевые мешки у самок *Eu. gracilis* по-

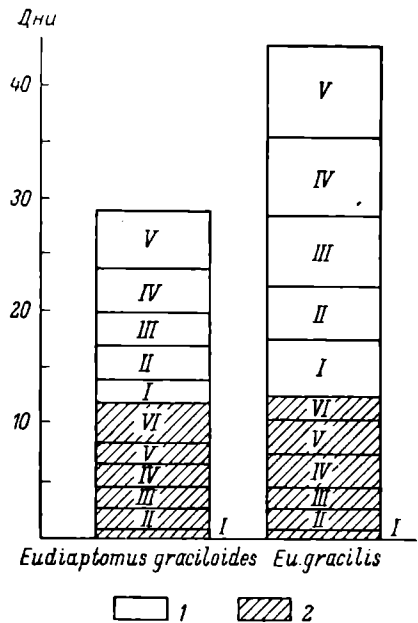


Рис. 1. Средняя продолжительность метаморфоза *Eudiptomus graciloides* и *Eu. gracilis* при температуре 18—20°. 1 — копеподитные стадии; 2 — науплиальные стадии.

являются после предварительного оплодотворения или на следующий день или через несколько дней. Но периоды между оплодотворением и появлением яйцевого мешка иногда продолжаются 9 дней. По всей вероятности это объясняется тем, что на созревание яиц в теле самок *Eu. gracilis* требуется больше времени, чем у *Eu. graciloides*. Часто можно встретить самок *Eu. gracilis* с прикрепленными полными сперматофорами, которые они посят 6—7 дней, т. е. до тех пор, пока, видимо, не созреет очередная порция яиц. М. Вутрих (Wuthrich, 1948) сообщает, что яйцевой мешок у *Eu. gracilis* из Невшатальского озера появляется на 6-й день после оплодотворения.

Поскольку половой период у *Eu. gracilis* длится столько же, сколько у *Eu. graciloides*, а период с момента прикрепления сперматофоров до образования яйцевого мешка гораздо длиннее, общее количество пометов сокращается.

Если самка *Eu. graciloides* за месяц успевает дать до 9 пометов, то самка *Eu. gracilis* за это же время — только 4. Этим объясняется тот факт, что *Eu. graciloides* в Рыбинском водохранилище более многочисленна. Потенциальная плодовитость *Eu. gracilis* составляет в среднем 50—100 науплиусов. Продолжительность жизни около 4 месяцев.

Влияние температуры на рост и развитие

Eu. gracilis и *Eu. graciloides*

Диаптомиды чувствительны к условиям внешней среды, особенно к температуре. Учитывая это обстоятельство, а также то, что экспериментальные данные о влиянии различных факторов среды на биологию диаптомид крайне скудны, нами было исследовано влияние температуры на рост и развитие диаптомид *Eu. gracilis* и *Eu. graciloides*.

Наблюдения проводились при температуре 6, 10, 15, 20, 27°. Низкая температура (6—15°) поддерживалась в холодильниках, высокая — в термостате.

Сначала была исследована продолжительность развития яйцевых мешков у *Eu. gracilis* и *Eu. graciloides*. Выяснилось, что при температуре 6° яйца в яйцевых мешках вообще не развиваются. Этим мы и объясняем отсутствие науплиусов в зимних сбросах в водохранилище, хотя зиме встречается довольно много с яйцевыми мешками. По данным Е. В. Бруцкого (1951), основной причиной, задерживающей развитие яиц *E. graciloides* в Белом озере, является не низкая температура, а палич сероводорода. В наших экспериментах влияние сероводорода было совершенно исключено, однако яйцевые мешки при температуре 6° не развивались. После того как яйца выдерживались две недели при 6° и затем были перенесены в сосуды с температурой 18—20°, из этих же яиц на 2—3 день вылуплялись науплиусы. Следовательно, основным фактором, влияющим на развитие яиц, является температура. Это подтверждает и Эльстер (Elster, 1954), изучавший влияние температуры и освещения на интенсивность яйцекладок у *Eu. gracilis*.

При температуре 10° яйца созревают в течение 5—6 дней, при 1° они развиваются 4—5 дней, а при 18—20° вылупление науплиусов происходит на 2—3-й день. При повышении температуры до 27°, продолжительность развития яйцевых мешков сокращается до одного дня.

Следует отметить, что при низких температурах (6—10°) самка, как правило, всегда открывает свой яйцевой мешок, либо разрывает его. При этом она делает быстрые движения абдоменом, сгибая и выпрямляя его и отталкивает мешок пятой парой ног.

Яйца диаптомид обоих видов способны переносить полное промерзание. Был поставлен следующий опыт. Сосуды, в которых содержались самки с яйцевыми мешками, выставлялись на мороз и, после того как вода в них замерзала, вносились вновь в комнату с температурой 18—20°. Оттаявшие самки не оживали, зато из яйцевых мешков на 2—3-й день отродилось вполне жизнеспособное потомство.

Яйца *Eu. gracilis* сохраняют жизнеспособность и после пребывания в кишечнике у рыб; даже из яиц, найденных в экскрементах рыб, выходили науплиусы (Wuthrich, 1948). Это любопытное приспособление организмов, служащих обычно кормом рыб, которое позволяет им до известной степени

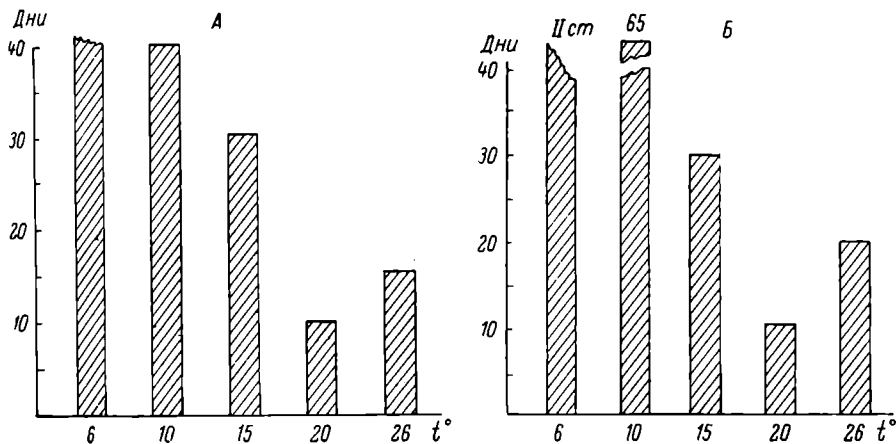


Рис. 2. Средняя продолжительность науплиального периода у диаптомид при различной температуре.

A — *Eudiartomus gracilis*; B — *Eu. graciloides*.

застраховать следующее поколение от гибели, несмотря на то что материнские особи погибают в кишечниках рыб, описано еще Б. С. Грезе (1923) у циклопов *Cyclops albidus*, *C. viridis*, *C. oithonoides*.

Известно, что целый ряд пресноводных каланид в конце полового периода, осенью, продуцирует покоящиеся яйца, которые отличаются от субитанных (летних) плотной оболочкой, размерами и меньшим числом. Такие латентные яйца были уже давно обнаружены у *Eu. graciloides*.

В Рыбинском водохранилище осенью и зимой нами были найдены самки *Eu. gracilis* с яйцами, ничем не отличающимися (по размеру и числу яиц в мешке) от покоящихся яиц *Eu. graciloides*. Это дает нам основание полагать, что еще у одного вида рода *Eudiartomus* — *Eu. gracilis* — имеются покоящиеся яйца.

Рост и развитие диаптомид при температуре 18—20° были описаны выше; при других температурах ни разу не удавалось довести ни *Eu. graciloides*, ни *Eu. gracilis* до половозрелого состояния. В основном они гибли на IV—V науплиальных стадиях. Удалось только проследить и выяснить влияние температуры на продолжительность науплиального периода (рис. 2). У *Eu. graciloides* при температуре 6° развитие науплиусов совсем прекращается на II стадии.

Нами был проведен следующий опыт. Науплиусы, выведшиеся из яиц при 18—20°, 30 VII были отсажены в 2 одинаковых сосуда с температурой воды 6 и 20°. В каждый сосуд помещали по 30 экз. В то время как в сосуде с температурой 20° к 31 VIII *Eu. graciloides* все созрели и самки дали первые яйцевые мешки, науплиусы, воспитывающиеся при температуре 6°,

оставались до 3 IX, т. е. на 36-й день, все еще на II науплиальной стадии развития.

С подобным явлением сталкивался, наблюдая за развитием и размножением *Calanipeda aquae-dulcis* (Kritsch), Б. И. Гарбер (1951). Он объясняет это тем, что переход из II в III стадию связан с серьезными изменениями в организации животного, когда типичный науплиус перестает существовать и начинается переход в метанауплиус. Такой переход может произойти только при благоприятных условиях. Возможно, что науплиусы II стадии лучше переносят эти неблагоприятные условия, а следовательно, по количеству в планктоне науплиусов этой стадии можно судить о том, насколько благоприятны для их развития в данный период условия среды. При этом Гарбер указывает, что подобных сведений о задержке на этой стадии развития *Calanoida* в литературе нет, кроме указания П. П. Иванова (1937), касающихся ракообразных, которые проходят науплиальный период развития в эмбриональном состоянии.

При температуре 10° науплиусы развиваются, но процесс этот растягивается до 65 дней, в основном за счет III—VI стадий, так как во II стадию науплиусы переходят нормально на следующий же день. II стадия продолжается 2 дня, а последующие — значительно дольше: III стадия — 16, IV — 20, V — 19, VI стадия — 10 дней.

При температуре 15° весь науплиальный период диаптомусы проходит за 30 дней.

Как уже указывалось выше, при температуре 20° науплиальный период продолжается в среднем 10 дней. Здесь мы имеем ясно выраженную закономерность, заключающуюся в том, что с повышением температуры продолжительность науплиального периода соответственно сокращается, но до определенного момента. Таким оптимумом для *D. graciloides* является температура 18—20°; температура выше 20° замедляет развитие; при температуре 26° науплиальный период длится до 20 дней, т. е. становится вдвое больше по сравнению с оптимумом.

У *Eu. gracilis* при температуре 6° наблюдается такая же картина, как у *Eu. graciloides*, — развитие останавливается на II науплиальной стадии. При температуре 10° науплиальный период растягивается в среднем до 40 дней, т. е. он значительно меньше, чем у *Eu. graciloides*. Этим объясняется более ранний весенний пик численности *Eu. gracilis* в Рыбинском водохранилище (Маловицкая, 1961).

При температуре 15° продолжительность науплиального периода равна 30 дням. Повышение температуры до 20° сокращает его до 10 дней, а дальнейшее повышение температуры до 26° замедляет темп развития, и весь науплиальный период *Eu. gracilis* продолжается 15 дней.

ЛИТЕРАТУРА

- Борущий Е. В. 1951. К вопросу о цикличности и сезонных миграциях планктонных ракообразных в озерах. Цикличность и миграция *Diaptomus graciloides* в Белом озере. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. III.
- Гарбер Б. И. 1951. Наблюдения за развитием и размножением *Calanipeda aquae dulcis* Kritsch (*Copepoda*, *Calanoida*). Тр. Карадагской биол. ст., вып. 11.
- Грезе Б. С. 1923. К вопросу о выживаемости яиц ракообразных в кишечнике ры. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 1—2.
- Иванов П. П. 1937. Общая и сравнительная эмбриология. М.—Л.
- Куделица Е. Н. 1950. Влияние температуры на размножение, развитие и плодовитость *Calanipeda aquaedulcis* Kritsch. Тр. Каспийск. бассейна. фил. ВНИР т. II.
- Маловицкая Л. М. 1961. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* (Sars) *Eu. graciloides* (Lill.) в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водох. АН СССР, № 10.
- Моначов А. В. 1958. Некоторые данные по биологии развития и размножения *Acanthocyclops viridis* (Jur.) (*Copepoda*, *Calanoida*). ДАН СССР, т. 119, №

- Н и к о л а е в И. И. 1950. Суточные вертикальные миграции зоопланктона и их защитно-приспособительное значение. Зоол. журн., т. 29, № 6.
- Ч е р е м и с о в а К. А. 1958. К биологии *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller), *Daphnia cucullata* G. O. Sars и *Eudiaptomus graciloides* W. Lilljeborg. Тр. Белорусск. н.-и. инст. рыбн. хоз., т. II, Минск.
- E l s t e r H. J. 1954. Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer im Bodensee-Obersee. Arch. f. Hydrobiol., Suppl., Bd. 1, H. 4.
- E i c h o r n H. 1957. Zur Populationsdynamik der Calanoiden Copepoden im Titisee und Feldsee. Arch. f. Hydrobiol., Suppl., Bd. III, H. 2.
- G r a w s h a y L. 1915. Notes on experiments on the keeping of plankton animals under artificial conditions. Journ. Mar. Biol. Assoc., F. S.
- M u r p h y H. 1923. The life cycle of *Oithona nana* reared experimentally. Publ. Zool. Univ. California, vol. XXII, № 13.
- S p a n d l H. 1926. *Copepoda*. Biologie der Tiere Deutschlands, herausgeg. v. Dr. p. Schulze. Lief. 19. Teil 15. Berlin.
- W o l f E. 1905. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. 22.
- W u t h r i c h M. 1948. Etude du developpement des nauplii de *Diaptomus gracilis* O. Sars et *Diaptomus laciniatus* Lilljeborg. Revue suisse Zool., № 55.
-

О СИСТЕМЕ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ И ИХ МЕСТЕ В ПОДОТЯДЕ TROMBIDIFORMES

Современное состояние систематики водяных клещей

В десятом каноническом издании «Системы природы» Линней (Linné, 1758) описал единственный вид водяного клеща *Acarus aquaticus*. Через 200 лет после него Карл Фитс (Viets, 1956) опубликовал каталог, охватывающий 2800 видов, что составляет более четверти всех известных видов клещей. По Кэстнеру (Kaestner, 1956), например, описано примерно 10 тыс. видов клещей.

Естественно, что такое накопление фактических данных привело к значительному усложнению системы водяных клещей. Так, Мюллер (Müller, 1781) впервые установил род *Hydrachna*, а Латрей (Latreille, 1802–1805) разбил этот род на три и объединил их в семейство *Hydrachnellae*. В течение XIX в. число семейств было увеличено до 12: Лич (Leach, 1815) разбивает *Hydrachnellae* на 2 семейства — *Hydrachnidae* и *Eylaidae*. Кох (Koch, 1842) прибавляет к ним семейство *Hygrobatidae*, Грубе (Grube, 1859) — *Limnocharidae* и Пирзиг (Piersig, 1896–1899) — *Hydryphantidae*. В 1900 г. Сиг Тор (Thor, 1900) установил сразу 7 новых семейств — *Sperchonidae*, *Lebertiidae*, *Limnesiidae*, *Pionidae*, *Curvipedidae*, *Aturidae* и *Arrenuridae*.

XX в. ознаменовался новыми успехами в этом направлении. Так, Удемманс (Oudemans, 1909) насчитывал уже 16 семейств гидрахнелл (исключая морских *Halacaridae*). Правда, Лундبلاد (Lundblad, 1927) — крупнейший специалист по водяным клещам — несколько уменьшил эту цифру, сведя число семейств до 13 (14-е — *Halacaridae*), но это было лишь временным отступлением. Карл Фитс (Viets, 1936) вновь пересмотрел систему пресноводных клещей и довел число семейств до 32, объединив их в 8 надсемейств, а еще через 20 лет (Viets, 1956) он различал уже 45 семейств в 10 надсемействах. Но и теперь разрастание системы не остановилось. В сводной статье Курта Фитса (K. O. Viets, 1961) указываются 50 семейств и 12 надсемейств. Лундبلاد (Lundblad, 1962), однако, не объединяет гидрахнелл в надсемейства. Строем системы за истекшее время почти не изменилось. Естественные связи между группами гидрахнелл не проявились, их положение среди наземных клещей остается неясным. Увеличилось только число входящих в систему единиц — семейств, надсемейств, подсемейств, родов и видов.

Иными словами, система гидрахнелл растет не вглубь, а вширь; не за счет выяснения ее структуры, а за счет накопления материала и в первую очередь за счет увеличения числа семейств.

Такое разрастание системы объясняется несколькими причинами.

Первая состоит в том, что описано огромное число видов (ныне около 3000). Желание как-то их «распределить» и вызвало увеличение числа семейств. Следует, однако, полагать, что немалая доля видов при ближайшем рассмотрении окажется синонимами. Так, например, в своей ревизии

рода *Eylais* Курт Фитс (цит. по: Viets, 1956) из 170 с лишним видов свел в синонимы или признал *species incertae* 104, т. е. 60%. Правда, род *Eylais* — один из труднейших родов гидрахнелл, но несомненно, что и в других группах «описано» немало видов, отсутствующих в природе. Наведение порядка в низших таксономических группах должно положительно сказаться на системе высших категорий. И все же нельзя не признать, что хотя число видов водяных клещей и очень велико, это не должно служить основанием для чрезмерного дробления на семейства.

Вторая причина разрастания системы — недостаточная изученность водяных клещей. Подотряд *Trombidiformes* вообще изучен менее других групп клещей. Так, В. Б. Дубинин (1954, стр. 72) прямо говорит: «Клещи этого подотряда изучены чрезвычайно неравномерно, это затрудняет в настоящее время предложить столь же проработанную, как для предыдущего подотряда, систему». (Предыдущий подотряд — *Sarcoptiformes*). Обычно *Hydrachnellae* считаются одной из хорошо изученных групп, но это мнение ошибочно основано на большом числе описанных видов. В действительности же группа изучена плохо. И почти все авторы признают, что систематические отношения среди гидрахнелл не исследованы. Приведу несколько высказываний.

И. И. Соколов (1940, стр. 29): «На основе наших современных знаний, а также ввиду полной неизвестности гидракарин в ископаемом состоянии мы не имеем еще возможности получить представление об истинных родственных соотношениях отдельных групп и форм. Поэтому на современную систему следует смотреть лишь как на попытку дать основную ориентировку в этом направлении, а также как на средство облегчить определение».

Э. Бэйкер и Г. Уартон (Baker, Wharton, 1952, стр. 259): «Водяные клещи образуют группу, выделяемую на основании экологических признаков; морфологически они довольно разнородны».

Кэстнер (Kaestner, 1956, стр. 644): «Пресноводные водяные клещи. . . представляют собою сборную группу семейств, произошедших от различных, не связанных между собою *Prostigmata*, независимо перешедших в воду. Они составляют, таким образом, экологическую группу, а не систематическое единство».

Число подобных цитат можно значительно увеличить. Но и приведенных достаточно, чтобы показать, что большинство современных акарологов считает гидрахнелл лишь экологической, а не единой систематической группой высокого ранга. Ее внутренняя система не изучена и связи с наземными *Trombidiformes* не установлены. Однако некоторые авторы, например Спаринг (Sparing, 1959), считают пресноводных клещей монофилетической группой и не видят назревшей необходимости пересмотреть их систему.

Третья причина разделения гидрахнелл на чрезмерно большое число семейств объясняется узкой специализацией современных акарологов. Быстрое увеличение объема исследуемых групп требует для осмысления их систематики и морфологической оценки столько труда и времени, что выйти за пределы изучаемой группы и сравнить ее с соседними оказывается чрезвычайно трудно. Сказанное, в частности, относится и к крупнейшим современным гидрахнологам, создавшим и развившим этот раздел акарологии, — Карлу Фитсу, Лундбладу, Соколову и др. — все они занимались только водяными клещами. Но крупные специалисты по какой-нибудь одной группе обычно плохо представляют себе связи этой группы с соседними.

Ниже мы попытаемся выяснить, насколько справедливо мнение о разнородности водяных клещей и насколько правильно их объединение в одну группу.

Изученность системы тромбидиформных клещей

В основу современной системы *Trombidiformes* положены исследования Удеманса. Именно он в 1909 г. предложил следующую систему *Prostigmata*, достаточно детально разработанную и для водяных клещей. Все *Prostigmata* разбиты на три группы:

А. *Eleutherengona*, включающие всех сухопутных клещей, личинки которых не паразитируют.

Б. *Parasitengona* — сухопутные клещи с паразитическими личинками и все пресноводные клещи.

В. *Pleuromerengona* с единственным семейством *Halacaridae* — морские водяные клещи.

Eleutherengona объединяет ряд семейств, никак не группируемых. *Parasitengona*, наоборот, сложно подразделяются на соподчиненные категории. Они разделены на 2 основные группы: 1) *Apobolostigmata* — личинки без уростигм, здесь всего одно семейство *Erythraeidae*; 2) *Engonostigmata* — личинки с уростигмами, сюда входят все водяные клещи и *Thrombidiidae*. Дальнейшее подразделение *Engonostigmata* таково:

А. *Phanerostigmata* с семействами *Thrombidiidae*, *Limnochardae*, *Eylidae*, *Hydruphantidae*, *Hydrarachnidae*.

Б. *Calyptostigmata*.

1. *Hygrobatas*.

а. *Hygrobatae* с семействами *Unionicolidae* (*Atacidae*), *Curvipodidae*, *Atacidae* (*Pionidae*) *Hydrobatidae*, *Atractideidae*, *Limnesiidae*, *Sperchonidae*;

б. *Frontipodae* с семействами *Lebertiidae*, *Brachypodidae* и *Aturidae*.

в. *Arrhenurae* с единственным семейством *Arrhenuridae*.

2. *Piersigies* с единственным семейством *Piersigiidae*.

Эта сложная система неоднократно подвергалась критике. Некоторые авторы отвергали ее полностью, другие различным образом перестраивали. Сам Удеманс много раз изменял и совершенствовал всю систему. В частности, в 1931 г. он ввел в состав *Prostigmata* группу четырехногих клещей (Oudemans, 1931).

В. Б. Дубинин (1954) разделил всех *Trombidiformes* на 26 надсемейств (в том числе 10 с водяными клещами), никак не группируя их внутри подотряда.

Наоборот, Тарк (Turk, 1953) почти полностью принял систему Удеманса, лишь несколько упростив подразделения *Engonostigmata*. В его интерпретации система *Trimbidiformes* выглядит так:

Надкогорта *Tarsonemini*.

Надкогорта *Endeostigmata*.

Надкогорта *Prostigmata*.

Когорта *Eleuterengona*, состоящая из 17 семейств, включая *Halacaridae*.

Когорта *Parasitengona*.

Подкогорта *Engonostigmata*.

Фаланга *Phanerostigmata* с надсемействами *Trombeae*, *Limnochardae*, *Hydruphantae*, *Hydrachnae*, *Calyptostomae* (из них первое и последнее — наземные, остальные — водяные).

Фаланга *Calyptostigmata* с надсемействами водяных клещей:

Lebertiae, *Pionae*, *Axonopsae*, *Mideopsae*, *Arrenurae*.

Подкогорта *Apobolostigmata*.

Канлифф (Cunliffe, 1955) исправил систему подотряда следующим образом:

Надкогорта *Heterostigmata* с единственной когортой *Tarsonemina*.

Надкогорта *Prostigmata*.

Когорта *Endeostigmata* с единственным надсемейством *Pachygnathoidea*.

Когорта *Promatina*.

Подкогорта *Eupodostigmata* с надсемействами *Eupodoidea*, *Tydeoidea*, *Cunaxoidea*, *Halacaroidae*.

Подкогорта *Stomatostigmata* с одним надсемейством *Labidostommoidea*.

Подкогорта *Eleutherengona* с надсемействами *Caeculoidea*, *Raphignathoidea*, *Tetranychoidae*, *Anystoidea*, *Cheyletoidea*.

Подкогорта *Tetrapodili* с одним надсемейством *Eryophioidea*.

Надкогорта *Parasitenini*.

Когорта *Parasitengona* с надсемействами *Erythraeoidea* и *Trombidoidea*.

Когорта *Hydrachnellae*.

Затем В. Б. Дубинин (1957б) пересмотрел свою систему (1954) и объединил многочисленные надсемейства тромбидиформных клещей в 6 серий — *Tarsonemini*, *Endeostigmata*, *Promatina*, *Trichocheliceræ*, *Parasitengona* и *Hydrachnellae*. Серии эти полностью соответствуют когортам Канлиффа. Только *Trichocheliceræ*, объединяющая четырехногих и тетраподообразных клещей, — новая группа.

Марк Андре (André, 1949) подразделил *Trombidiformes* на три надсемейства — *Tarsonemini*, *Endeostigmata* и *Prostigmata*. Последние разбиты на *Eleutherengona* и *Parasitengona*. Четырехногие клещи выделены в отдельный отряд. Таким образом, Андре придает надсемействам такое значение, какое другие авторы придают когортам и надкогортам.

Наконец, коротко изложим систему Бэйкера и Уартона (1952). Они также разделяют *Trombidiformes* на три группы, но объем этих групп еще больше. Это *Tetrapodili*, *Tarsonemini* и *Prostigmata*. Последняя включает множество семейств, никак не сгруппированных в систематические подразделения. Только гидрахнеллы рассматриваются для удобства в отдельной главе.

Сравнение изложенных систем между собой показывает, что и В. Б. Дубинин, и Бэйкер и Уартон склонны рассматривать *Trombidiformes* как гомоморфную группу, состоящую из многочисленных равноценных подгрупп: у В. Б. Дубинина — это надсемейства, у Бэйкера и Уартона — семейства. Только *Tarsonemini* и *Eryophiidae* выделены последними из общей массы. Дубинин же выделяет только *Eryophiidae*. С другой стороны, Тарк, Канлифф и большинство других авторов в какой-то степени принимают систему Удемана.

Если к этому добавить, что и система клещей в целом понимается различными авторами по-разному, то разноречие во взглядах станет еще более очевидным. Укажем, например, что Бэйкер и Уартон рассматривают клещей как единый отряд, состоящий из 5 подотрядов; Ивенс, Шелс и Макферлан (Evans, Sheals, Macfarlane, 1961) — как подкласс из 2 надотрядов и 6 отрядов; В. Б. Дубинин (1959) — как класс из 3 отрядов, а А. А. Захваткин (1952) — как 3 самостоятельных отряда, относящиеся к 2 разным надотрядам класса паукообразных. При этом мы упоминаем лишь некоторые из последних крупных работ.

Наша задача несколько облегчается тем, что группа *Trombidiformes* вполне естественная и большинством авторов принимается в одном объеме, обычно в ранге подотряда, реже в ранге отряда. Мы рассматриваем ее как подотряд отряда *Acariformes*.

Онтогенез тромбидиформных клещей

Как неоднократно указывалось в литературе (Бэккер, 1960; Вайнштейн, 1960, 1963б; Knülle, 1961, и др.), в первичном онтогенезе клещей имелось 5 активных неполовозрелых стадий: 2 личиночные и 3 нимфальные, но в процессе эволюции онтогенез сократился. Редукция онтогенеза шла тремя путями: эмбрионизация первой личиночной стадии, отпадание взрослых

и последних нимфальных стадий, сопровождающиеся неотенией, и выпадение средних стадий развития.

Подобного рода редукция онтогенеза не является чем-то строго специфичным для клещей. Она, вероятно, широко распространена среди различных животных. В частности, Н. С. Борхсениус (1963) посвятил специальную статью подобной редукции у *Coccoidea*. При этом он проводит аналогию между законом «олигомеризации гомологичных органов» Догеля и уменьшением числа стадий личиночной и нимфальной фаз. Такая аналогия, разумеется, допустима. Тем более, что оба явления — сокращение числа гомологичных органов и числа стадий развития — возникли в эволюции как результат общей тенденции к сокращению развития.

Следует, однако, сказать, что, по данным Ремане (Remane, 1956), этот закон восходит к Тревиранусу и Меккелю (1821) и должен формулироваться несколько шире, а именно как закон «стабилизации и олигомеризации гомологичных органов», ибо перед олигомеризацией должен был проходить и проходил в эволюции организмов этап стабилизации числа гомологичных органов. То же самое наблюдается и с числом стадий развития. Первоначально оно было неопределенным. Так, например, чешуйницы (Шаров, 1953) до наступления половой зрелости линяют от 11 до 13 раз и продолжают линять всю свою жизнь.

Очевидно, изменение числа личиночных и нимфальных стадий развития (первоначально личинки и нимфы, вероятно, не различались между собой) проходило три этапа эволюции: неопределенное число стадий развития, стабильное их число и редуцированное. Такая редукция легко прослеживается при сравнении различных групп клещей.

В своем обзоре развития клещей Крамер (Kramer, 1891) выделяет 4 типа онтогенеза: 1) тарзонемидный, при котором из яйца выводится половозрелая шестиногая личинка (некоторые современные *Tarsonemoidea*); 2) тромбидиидный — одна личиночная и одна нимфальная стадии (современные *Trombidoidea* и *Hydrachnellae*); 3) тироглифидный — одна личиночная и две нимфальные стадии (большинство *Sarcoptiformes*); 4) орибатидный — одна личиночная и три нимфальные стадии (*Oribatei*).

При развитии всех типов наблюдаются предличиночные аподермы, а во 2-м и 3-м случаях, кроме того, — нимфальные и личиночные аподермы. Однако Крамер не решился выводить один тип развития из другого и гомологизировать однотипные стадии развития в разных группах. Он сознательно ограничился только констатацией фактов.

Между тем трудно сомневаться в том, что все эти типы развились из одного общего (Захваткин, 1953; Reuter, 1909). Дальнейшие исследования показали, что типов развития клещей больше, чем предполагал Крамер. Только среди *Trombidiformes* можно наблюдать следующие варианты онтогенеза.

1. Половая зрелость наступает в личиночной фазе. Нимфы и настоящие взрослые отсутствуют (часть *Tarsonemoidea*, некоторые *Tetranychidae*, *Tetrapodili*).

2. Личинки редуцированы, нимфы и взрослые сохранились (*Stomatostigmata*).

3. Половая зрелость наступает на нимфальных стадиях развития, личинка сохранилась, настоящие взрослые отсутствуют (*Tetranychoidae* — Вайнштейн, 1960, 1963б; очевидно, обычное явление среди *Prostigmata*).

4. Редуцированы прото- и тритонимфы, сохранились личинка, дейтонимфа и взрослые (*Trombidoidea*, *Hydrachnellae*, *Pterygosomidae*). Про-

тивоположное явление — выпадение дейтонимфы при сохранности прото- и тритонимфы (наблюдается у некоторых *Sarcoptiformes*).

5. Сохранились все стадии развития (видимо, все *Endeostigmata* и часть *Prostigmata*).

Строение личинок

Детальное рассмотрение строения личинок не входит в задачу настоящей работы. Отметим лишь некоторые особенности.

1. Все личинки *Trombidiformes* могут быть разделены на две большие группы: гомоморфные, отличающиеся от взрослых и нимф лишь отсутствием IV пары ног, обедненным хитомом и отсутствием половых органов, и гетероморфные, у которых, помимо указанных признаков, имеются и специфические личиночные особенности строения. Гетероморфные личинки специфичны для *Parasitengona*. Возможно, их гетероморфность функционально связана с паразитизмом. Гомоморфны все не паразитирующие личинки *Trombidiformes*. Среди паразитических личинок гомоморфность — явление редкое (*Calyplostomidae*). Нимфы же во всем подотряде морфологически сходны со взрослыми.

2. Очень характерно для личинок *Parasitengona* наличие уростигм между тазиками I и II. Обычно их одна пара. Однако у *Hydrovolzia* — 13—14 пар, а у *Apobolostigmata* они вообще отсутствуют. Нет уростигм и у представителей остальных групп *Trombidiformes*.

Первую сводку по морфологии личинок водяных клещей дал Крамер (Kramer, 1893). Он в лаборатории вывел и описал целый ряд личинок и установил следующие их типы: I — *Hydrachna*; II — *Nasea* (= *Piona*); III-a — *Diplodontus* (= *Hydrodroma*); III-b — *Eylais*.

В настоящее время хорошо известно (Sparing, 1959), что личинки I и II типа полностью приспособлены к жизни в воде, не способны подниматься на поверхность и почти всегда паразитируют на водных животных (плавунцах, клопах, *Unionidae*). Личинки III типа всплывают на поверхность и свободно бегают по растениям, торчащим из воды, по берегу, по поверхности воды. К плаванию они приспособлены хуже, в частности у них нет плавательных волосков, характерных для личинок двух первых типов. Поднявшись на поверхность, они более неспособны опуститься в воду. Паразитируют преимущественно на воздушных насекомых (водомерках, двукрылых, стрекозах).

Личинки I и III-b типов более совершенно приспособлены к паразитированию. Раз присосавшись, они уже не меняют места, причем держаться на хозяине им помогает ротовая присоска (Вайнштейн, 1963а, 1964). Во время сосания их объем увеличивается в десятки и сотни раз. Клещ растет главным образом в фазе личинки. Личинки II и III-a типов — менее специализированные паразиты, некоторые из них вообще не паразитируют. Ротовые присоски отсутствуют, и держатся личинки на хозяине с помощью ног и хелицер, поэтому ноги у них развиты относительно сильнее. Во время сосания объем личинки возрастает всего в несколько раз. Сильнее эти клещи растут в фазе дейтонимфы. Некоторые *Unionicolidae* (II тип личинки) паразитируют во всех стадиях развития, но специфические приспособления для паразитирования у них выражены слабо: не сильнее, чем, например, у *Piona*. Крамер полагал, что разное строение личинок свидетельствует о полифилии гидрахнелл.

Дальнейшие исследования не изменили первоначальной классификации личинок Крамера. Они лишь пополнили ее новыми данными. Единственная сводка по личинкам водяных клещей, принадлежащая И. Спарринг (Sparing, 1959), содержит описание 74 видов, но не изменяет общепринятых взглядов на систему гидрахнелл. Впрочем, возражая Крамеру, Спарринг полагает, что, за исключением *Hydrovolzia*, все пресноводные во-

дяные клещи представляют собой единую монофилетическую группу, связанную переходными формами. Это дает ей основание поддерживать классификацию Лундблада—Фитса (Lundblad, 1927; Viets, 1936, 1956), т. е. рассматривать всех *Hydrachnellae* как единую систематическую группу, состоящую из ряда надсемейств, и в то же время отвергать классификацию Удеманса, подразделяющую гидрахнелл на несколько групп, расположенных на разных ступенях иерархической системы.

О построении естественной системы

Можно, конечно, согласиться с мнением В. Б. Дубинина (1954), что система клещей, предложенная Удемансом, во многом искусственна. Действительно, формализм Удеманса доходил порою до того, что на основании изучения одного признака — строения трахеальной системы — он не только подразделял клещей на отряды и подклассы, но и установил (проявительно!) отряд *Antistigmata* для еще не открытых клещей с теоретически возможным расположением стигм (Oudemans, 1906). Однако отказ от системы Удеманса не должен означать отказа от попыток разбить подотряд *Trombidiformes* на группы более высокого ранга, чем семейство или надсемейство. Ведь для каждого непредубежденного исследователя должно быть очевидно, что, скажем, из четырех надсемейств — *Lebertiae*, *Pionae*, *Cheyletoidea* и *Demodicoidea* — первые два явно ближе друг к другу, чем каждое из них к третьему или четвертому, точно так же, как последние два более сходны между собой, чем с любым из первых двух. А если это так, если различие в степени сходства между разными группами *Trombidiformes* объективно существует, то ясно, что систематик не только может, но и должен показать это различие в системе. Ведь задача систематики и состоит в объективном отображении степени сходства между разными видами и группами видов живых организмов.

Подотряд *Trombidiformes* в целом хорошо очерчен, и сомнений в принадлежности к нему ни для одной группы не возникает. В то же время морфологическое разнообразие этих групп столь велико, что построение их естественной системы постоянно сталкивается с трудностями и ни одна из предложенных до сих пор классификационных схем не может считаться удовлетворительной. Поэтому можно полагать, что учет признаков строения личинок и характера онтогенеза должен помочь в построении естественной системы этого подотряда.

Между категориями подотряд и семейство нами вводится три добавочные категории — когорта, фаланга и надсемейство. Удеманс, как было сказано, ввел их 6. Столь же дробной иерархии придерживался и Фейдер (Feider, 1955), который, однако, в дальнейшем (1959) ввел и седьмую промежуточную категорию. Тарк (Turk, 1953) сохранил их 5, а Канлифф (Cunliffe, 1955) — только 4. В. Б. Дубинин (1954) и Бэйкер и Уартон (Baker, Whartton, 1952), как уже упоминалось, оставили по одной промежуточной категории между семейством и подотрядом. У В. Б. Дубинина это низшая категория — надсемейство, у Бэйкера и Уартона высшая — группы. Таких групп авторы устанавливают три: *Tetrapodili*, *Tarsonemini* и *Prostigmata*. Ранг их соответствует рангу когорты.

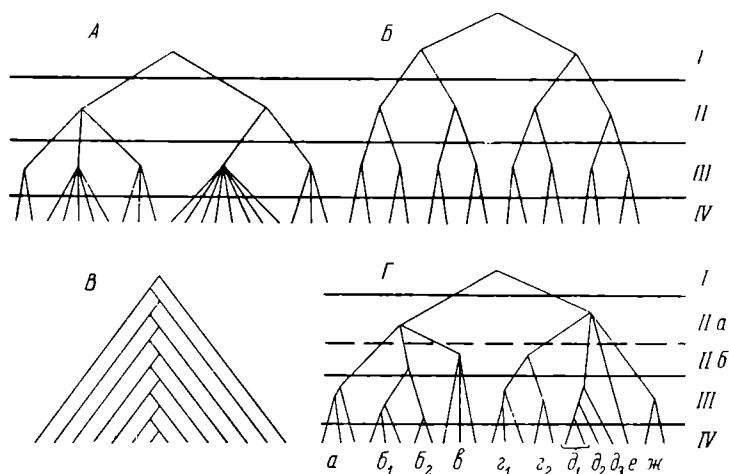
Само собой разумеется, что иерархия системы должна соответствовать объективной иерархии сходства существующих в природе таксономических групп. И нельзя заранее предписывать число категорий иерархии, необходимых для построения естественной системы той или иной группы.

Однако при этом нельзя не учитывать следующих двух обстоятельств.

Во-первых, степени изученности группы. Только подробное и всестороннее изучение группы дает возможность правильно оценить все особенности

строения ее системы: число и соотношение отдельных подгрупп на всех ступенях иерархии и число этих ступеней в каждой из подгрупп.

Во-вторых, очевидно, нет необходимости отражать в системе обязательно все степени сходства. Достаточно оценить лишь главнейшие из них, тем более что все степени исчерпать вряд ли возможно. Поясню эту мысль примером. Допустим, что некая систематическая группа распадается на 5 единиц, из которых 4 несколько более близки друг к другу, чем к пятой. Разница в степени сходства невелика, но есть. Значит ли это, что группу следует разбить на две подгруппы, из которых первая будет охватывать четыре единицы, а вторая — одну? Или следует все различия между единицами считать равноценными, игнорируя незначительную отдаленность последней из них? Видимо, к решению подобных задач в различных случаях следует подходить по-разному. Но если разделить нашу группу на две, то возникает вопрос: не следует ли ввести еще одну степень иерархии в первой подгруппе, если, например, первые три единицы опять окажутся несколько ближе друг к другу, чем к четвертой? Идя по этому пути, можно обнаружить, что в последней подгруппе близость между тремя со-



Схемы гипотетических систем.

А — строго иерархическая; Б — симметрично дихотомическая; В — асимметрично дихотомическая; Г — смешанная (естественная). а—ж — группы видов. I—IV — ступени иерархии.

ставляющими ее единицами неодинакова: две из них меньше отличаются друг от друга, чем обе они от третьей. Таким образом, мы приходим к необходимости устанавливать столько ступеней иерархии, сколько низших единиц в нашей группе. В таком случае иерархическая система превратится в один из крайних своих вариантов — в систему дихотомическую. Такой исход тем более вероятен, что в природе едва ли существуют группы, все члены которых в равной степени сходны между собой. Степень сходства всегда несколько варьирует.

Трудно также предположить, что благодаря объективному сходству члены какой-нибудь группы составляют строго иерархическую систему, изображенную на рис. 1, А. Еще менее вероятно, что члены группы образуют по степени сходства дихотомическую систему — строго симметричную (рис. 1, Б) или полностью асимметричную (рис. 1, В). Правда, такие классификационные схемы очень удобны для определительных таблиц и построить их на бумаге очень легко, ибо всегда можно найти признаки, разбивающие группу на две части (равные или неравные — без-

различно). Но природа многообразней дихотомических таблиц, и задачи систематики шире, чем составление определителей.

Естественная система, вероятно, напоминает нечто вроде схемы, представленной на рис. 1, Г. В ней иерархия совмещена с дихотомией, и при этом в большинстве случаев достаточно ясно выражены ступени иерархии (I, II, III, IV).

В некоторых случаях (группы б и г) вторая ступень должна быть подразделена на две (II-а, II-б). Такое подразделение облегчит наше понимание взаимосвязей в группе и будет соответствовать действительности. В других случаях (группа д) дополнительные подразделения третьей ступени ничего нового в наши представления не внесут, хотя, очевидно, виды δ_1 ближе друг к другу, чем к δ_2 и тем более к δ_3 , но здесь происходит столь постепенное нарастание различий, что отображать их в системе вряд ли целесообразно.

Исходя из сказанного, мы и предлагаем разбить подотряд *Trombidiformes* на ряд крупных в систематическом отношении групп — когорт, иные из которых в свою очередь подразделяются на фаланги и надсемейства. Отказ от когорт и фаланг был бы, по нашему мнению, шагом назад в современном изучении *Trombidiformes*, а включение еще нескольких ступеней иерархии ничем пока неоправдано.

Из 48 применяемых в систематике таксонов обязательны только 6: тип, класс, отряд, семейство, род, вид (Schenk, McMasters, 1956). Все остальные могут и должны вводиться лишь в меру необходимости. Поэтому следует отказаться от введения фаланг и надсемейств там, где когорты состоят из одного семейства или нескольких близких семейств, объединяемых в одно надсемейство. Однако этого правила придерживаются не все авторы. Например, Канлифф (Cunliffe, 1955) считает, что в когортах *Tarsonemina* и *Endeostigmata* и в подкогортах *Stomatostigmata* и *Tetrapodili* имеется по одному надсемейству, которые к тому же в двух последних случаях состоят из одного семейства каждое. Напротив, К. Фитс (Viets, 1936), И. И. Соколов (1940) и другие авторы нередко «разбивают» семейства клещей на одно подсемейство каждое. Нам кажется, что в этих случаях промежуточные категории только загромождают систему, и мы не вводим категории надсемейств, подсемейств и фаланг там, где это не вызвано необходимостью.

Мы сознательно говорим все время о сходстве, а не о родстве групп, так как систематика и морфология изучают именно первое, а не второе. Правда, многие авторы на основе изучения сходства делают далеко идущие филогенетические выводы и даже строят филогенетические деревья. Например, Кэмин и Гориросси (Camin a. Gorirossi, 1955) в своей ревизии *Mesostigmata* на основе построенной ими системы изображают филогенетическое дерево, полностью соответствующее этой системе. Нельзя согласиться с построениями подобного рода.

Вопрос о связи между системой и филогенией многократно обсуждался в литературе, — например Ремане (Remane, 1956), — и мы не можем здесь рассматривать его заново. Однако свою точку зрения высказать следует.

Сходство между организмами в значительной степени (может быть даже в первую очередь) объясняется их родством, общностью происхождения. И не только этим, но и условиями развития и эволюции организмов. Действительно, если бы сходство определялось только родством, то виды, имеющие общее происхождение, ничем не отличались бы друг от друга. Самый факт существования различий между организмами служит доказательством того, что форма определяется не только происхождением. А если это так, то нельзя установленное сходство всегда считать филогенетическим. Строго говоря, филогению группы можно правильно построить

только на палеонтологическом материале. Немало в филогенетических построениях помогают и эмбриология и сравнительная морфология. Но это, конечно, не означает, что установленное исследователем морфологическое сходство между видами или группами однозначно отражает их родство. Поэтому мы, говоря о естественной системе, подразумеваем установление сходства, а не родства групп, хотя согласны допустить, что естественная и филогенетическая системы достаточно близки между собой и могут даже совпадать. Но для построения последней нужны всесторонние исследования и в первую очередь палеонтологические, без которых не одна филогения не может считаться строго доказанной. Для построения первой обычно бывает достаточно хорошего морфологического исследования, основанного на признаках не только половозрелых, но и инфантильных фаз.

Поэтому и для построения естественной системы *Trombidiformes* полезно использовать морфологические признаки не только взрослых особей, но также личинок и особенности онтогенеза. В качестве очередного шага в построении такой системы предлагается система, изложенная ниже.

Предлагаемая система Trombidiformes

Исходя из последней ревизии подотряда (Cunliffe, 1955), мы вводим в систему следующие изменения.

1. *Stomatostigmata* выделяются из *Prostigmata* (= *Promatina* Cunliffe). Помимо своеобразного строения, отмеченного Удемансом (Oudemans, 1906) и в дальнейшем подробно описанного Гранжаном (Grandjean, 1942), они отличаются от всех *Trombidiformes* значительной редукцией личинки II. Активными у них остаются только нимфы. Столь резкое биологическое отличие *Nicoletiellidae* (= *Labidostommidae*) от всех остальных представителей подотряда должно и в системе отражаться столь же отчетливо.

2. По аналогичным соображениям мы выделяем в самостоятельную когорту семейство *Pterygosomidae*. У представителей этого семейства гомоморфная личинка как у настоящих *Prostigmata*, но онтогенез как у *Parasitengona* — прото- и тритонимфы редуцированы до аподерм, активна лишь дейтонимфа. Такое сочетание столь важных признаков присуще только этому семейству.

3. Четырехногие клещи нередко выделяются (например, Дубинин, 1954; Feider, 1955, и др.) в самостоятельный подотряд. Некоторые авторы, например тот же Канлифф (Cunliffe, 1955), наоборот включают их в состав *Prostigmata*. Мне кажется, правильнее оставить их в составе *Trombidiformes*, но не включая в *Prostigmata*, а в качестве самостоятельной когорты. Как, например, это делают Бэйкер и Уартон.

4. Малоизученное семейство *Calypstostomidae* обычно включается в состав *Parasitengona* и даже в надсемейство *Erythraeioidea* (Cunliffe, 1955), но новые исследования (Feider, 1955; Southcott, 1961) показали, что для сближения *Erythraeidae* и *Calypstostomidae* нет достаточных оснований. Думается, нет оснований и для включения их в состав *Parasitengona*, так как в отличие от последних личинка *Calypstostomidae* гомоморфна. Однако наличие уростигм (Southcott, 1961) и общее внешнее сходство с *Parasitengona* не позволяют включить это семейство и в другие когорты *Trombidiformes*. Поэтому мы и предлагаем выделить его в самостоятельную группу.

5. Когорта *Parasitengona* объединяет все группы с гетероморфной личинкой и не включает никаких других. Мы разбиваем ее на три фаланги по строению уростигм: *Apobolostigmata* — без уростигм, *Trombea* — с одной их парой и *Polystigmata* — с многочисленными уростигмами.

6. Надсемейство *Iolinoidea* мы относим не к *Stilostomata*, а к *Trichostomata*, так как вопреки мнению Притчарда (Pritchard, 1956) они ближе к *Tetranychoidae*, чем к *Raphignathoidae*. Убеждает нас в этом строение половой щели самки, стилфора, и особенно стилетов, укороченные педипальпы, как у некоторых *Tenuipalpidae*, сдвоенные хеты на лапках I, строение эмподиально-амбулакрального аппарата.

7. Наличие половых присосок, отсутствие эмподия, удлиненная форма тела и особенности хетома конечностей резко отличают *Pomerantziidae* от остальных *Raphignathoidae*. Поэтому мы выделяем их в отдельное надсемейство.

8. Сопоставляя системы Канлиффа (Cunliffe, 1955) и В. Б. Дубинина (1954, 1957а) и учитывая приоритет последнего, мы пришли к необходимости внести некоторые изменения в трактовку надсемейств.

Семейства *Cunaxidae* Thor, 1902 и *Bdellidae* Dugés, 1834, согласно Канлиффу, мы объединяем в одно надсемейство. Однако оставляем ему название *Bdelloidea* Dubinin, 1954, а не *Cunaxoidea* Cunliffe, 1955. Мы разделяем надсемейства *Tydeidea*, *Anystoidea* и *Pseudocheyleidea*, в то время как Дубинин объединял первые два, а Канлифф второе и третье. Семейство *Anystidae* мы выделяем в отдельную фалангу. Также в отдельную фалангу выделяется оригинальное семейство *Caeculidae*.

Остальные наши нововведения пояснений не требуют. Таким образом, система *Trombidiformes* приобретает следующий вид.

Подотряд *Trombidiformes* Reuter, 1909

Когорта *Tarsonemina* Canestrini et Fanzago, 1877.

Семейства *Podapolipodidae* Oudemans, 1931; *Scutacaridae* Oudemans, 1916; *Puemotidae* Oudemans, 1937; *Tarsonemidae* Kramer, 1877.

Когорта *Endeostigmata* Grandjean, 1937.

Семейства *Pachygnathidae* Kramer, 1877; *Lordalychidae* Grandjean, 1939; *Nanorchestidae* Grandjean, 1937; *Sphaerolichidae* Grandjean, 1939; *Allicorhagiidae* Grandjean, 1939; *Terpnacaridae* Grandjean, 1939.

Когорта *Prostigmata* Kramer, 1877.

Фаланга *Eustomata*, phalanx nova.

Надсемейство *Tydeoidea* Dubinin, 1954.

Семейства *Tydeidae* Kramer, 1877; *Speleognathidae* Womersley, 1936; *Ereynetidae* Oudemans, 1931; *Paratydeidae* Baker, 1949; *Nematalycidae* Strenzke, 1954.

Надсемейство *Eupodoidea* Banks, 1894.

Семейства *Eupodidae* Koch, 1842, *Penthalodidae* Thor, 1933; *Rhagidiidae* Oudemans, 1922.

Фаланга *Stilostomata*, phalanx nova.

Надсемейство *Bdelloidea* Dubinin, 1954.

Семейства *Cunaxidae* Thor, 1902; *Bdellidae* Dugés, 1834.

Надсемейство *Halacaroidae* Sokolow, 1952.

Семейство *Halacaridae* Murray, 1877.

Надсемейство *Raphignathoidea* Grandjean, 1944.

Семейства *Raphignathidae* Kramer, 1877; *Cryptognathidae* Oudemans, 1902; *Caligonellidae* Grandjean, 1944; *Stigmaeidae* Oudemans, 1931; *Camero-biidae* Southcott, 1957.

Надсемейство *Pomerantzioidae*, superfam. nova.

Семейство *Pomerantziidae* Baker, 1949.

Фаланга *Trichostomata*, phalanx nova.

Надсемейство *Iolinoidea* Pritchard, 1956.

Семейство *Iolinidae* Pritchard, 1956.

Надсемейство *Tetranychoidae* Reck, 1952.

Семейства *Tetranychidae* Donnadieu, 1875; *Tenuipalpidae* Berlese, 1913; *Tuckerellidae* Baker et Pritchard, 1953; *Linotetraniidae* Baker et Pritchard, 1953; *Allochaetophoridae* Reck, 1959.

Фаланга *Cheyllostomata*, phalanx nova.

Надсемейство *Cheyletoidea* Dubinin, 1955.

Семейства *Cheyletidae* Leach, 1814; *Myobiidae* Megnin, 1878; *Syringophilidae* Dubinin, 1957; *Harpyrhynchidae* Dubinin, 1957.

Надсемейство *Demodicoidea* Dubinin, 1953.

Семейства *Demodicidae* Nicolet, 1855; *Psorergatidae* Dubinin, 1955.

Надсемейство *Pseudocheylodea* Dubinin, 1954.

Семейства *Pseudocheylidae* Oudemans, 1909; *Teneriffiidae* Thor, 1911.

Фаланга *Hamatostomata*, phalanx nova.

Семейство *Anystidae* Oudemans, 1902.

Фаланга *Caeculata*, phalanx nova.

Семейство *Caeculidae* Trouessart, 1892.

Когорта *Stomatostigmata* Oudemans, 1906.

Семейство *Nicoletiellidae* Canestrini, 1891 (= *Labidostommidae* Oudemans, 1904).

Когорта *Tetrapodili* Brems, 1872.

Семейство *Eriophyidae* Nalepa, 1898.

Когорта *Pterygosomata*, cohors nova.

Семейство *Pterygosomidae* Oudemans, 1910.

Когорта *Calypstostomata*, cohors nova.

Семейство *Calypstostomidae* Oudemans, 1923.

Когорта *Parasitengona* Oudemans, 1909.

Фаланга *Apobolostigmata* Oudemans, 1909.

Семейства *Erythraeidae* Oudemans, 1902; *Smaridiidae* Kramer, 1878.

Фаланга *Polystigmata*, phalanx nova.

Семейство *Hydrovolziidae* Thor, 1905.

Фаланга *Trombea*, phalanx nova.

Надсемейство *Trombidiodea* Banks, 1904.

Семейства *Trombidiidae* Leach, 1815; *Trombiculidae* Ewing, 1944.

Надсемейство *Hydrachnoidea* Leach, 1815.

Надсемейство *Eylaoidea* Leach, 1815.

Надсемейство *Hugrobatoidea* Koch, 1842.

Система водяных клещей более подробно рассматривается в следующей главе.

Таким образом, подотряд *Trombidiiformes* мы предлагаем делить на 8 равноценных в таксономическом отношении групп — когорт, из которых 2 — *Prostigmata* и *Parasitengona* — в свою очередь подразделяются на фаланги: первая — на 6, вторая — на 3. Часть фаланг (4 из *Prostigmata* и 1 из *Parasitengona*) содержат более чем по одному надсемейству; 4 когорты и 3 фаланги — по одному семейству; остальные — по несколько семейств или надсемейств.

Нам кажется, что выделение в самостоятельные когорты *Stomatostigmata*, *Pterygosomata* и *Calypstostomata* улучшает понимание систематических взаимоотношений в подотряде и делает более естественными когорты *Prostigmata* и *Parasitengona*. Впрочем, можно думать, что дальнейшее изучение *Prostigmata* не раз потребует пересмотра этой сложной и неравномерно изученной группы. Возможны также изменения и в понимании группы *Endeostigmata*.

Система водяных клещей

В нашу задачу не входит ревизия родов и видов гидрахнелл. Она гораздо уже и сводится к рассмотрению семейств, надсемейств и подсемейств. При этом мы исходим из предположения, что существующие подсемейства достаточно объективно отображают естественные отношения между входящими в них родами, и намеренно не учитываем возможные здесь ошибки.

Мы принимаем также без всякой критики номенклатуру Курта Фитса, который специально проверил ее и исправил согласно требованиям Правил зоологической номенклатуры (Viets, 1961).

Наконец, мы ограничиваем наш обзор статьями, выпедшими не позже 1961 г.

Представителей семейства *Hydrovolziidae* нет в фауне Советского Союза, поэтому мы не имеем возможности проанализировать их строение, но имеющиеся описания (Walter, 1922в; Lundblad, 1930; Mitchell, 1954) позволяют достаточно ясно представить себе строение этих клещей. Это виды, мало приспособленные к жизни в воде, неспособные плавать, сходные по внешнему виду с *Halacaridae* и *Cunaxidae*, а по строению кишечника (Bader, 1954) с первыми из них. Но тип онтогенеза и гетероморфная личинка с несомненностью доказывают их принадлежность к *Parasitengona*. Наличие многочисленных уростигм у личинки и предличинки и большое число шипов в передней части личиночной аподермы резко отличают этих клещей не только от остальных гидрахнелл, но и от *Trombidioidea*. Поэтому мы выделяем *Hydrovolziidae* в особую фалангу.

Все остальные гидрахнеллы настолько сходны с *Trombidioidea* по типу развития, по строению личинок и по прозопальным признакам, что мы объединяем их в одну фалангу *Trombea*, в которой различаем 4 надсемейства: сухопутные *Trombidioidea* и водяные *Hydrachnoidea*, *Eylaoidea* и *Hygrobatoidea*.

Еще Крамер, как было сказано, разбил всех водяных клещей по строению личинки на три типа: гидрахноподобные, пионоподобные и гидродромоподобные плюс эйлаисоподобные. Строение взрослых особей подтверждает правильность такого разделения.

Своеобразие *Hydrachna* постоянно отмечалось различными авторами и этот род обычно противопоставлялся всем остальным гидрахнеллам. Действительно, особенности строения личинки (форма и размер головы, ротовой аппарат, коксы и т. д.), своеобразный ротовой аппарат взрослых особей, отличающий *Hydrachna* от остальных *Trombea* и сходный с некоторыми *Apobolostigmata*, особенности яйцекладки и ряд других признаков противопоставляют *Hydrachna* остальным гидрахнеллам и заставляют выделить их в отдельное надсемейство в фаланге *Trombea*.

Все остальные водяные клещи, несмотря на большое количество установленных надсемейств, распадаются только на две большие естественные группы — гидродромоподобные и пионоподобные, или, как их обозначил Вальтер (Walter, 1922а), тиасоподобные и гигробатоподобные. Вальтер же приводит и многочисленные признаки, хорошо различающие эти две группы, и так же хорошо объединяющие подгруппы, входящие в каждую из этих групп. Мы здесь повторять эти признаки не будем. Отметим только, что Бадер (Bader, 1954) вновь перечислил главнейшие из них и пополнил их исследованием по строению кишечника.

На четыре «линии» (*Hydrovolziidae*, *Hydrachnidae*, *Thyasidae* и *Hygrobatoidea*) разделяет водяных клещей и Митчелл (Mitchell, 1957). Правда, в своих последующих работах он говорит, что вопрос о системе водяных клещей требует дальнейших исследований.

Итак, деление гидрахнелл на три группы (не считая *Hydrovolziidae*) — *Hydrachnoidea*, *Eylaoidea*, *Hygrobatoidea* — не только соответствует естественным соотношениям групп водяных клещей, но и неоднократно предлагалось различными авторами. К сожалению, в системе это отражения не нашло. Более того, некоторые авторы, в частности Спарринг, возражают против такого разделения и считают правильным подразделение гидрахнелл на большое число равноценных групп.

Однако значительно большая близость представителей каждой из этих групп между собой, чем между формами, находящимися в разных группах,

требует отражения в системе. Поэтому мы и предлагаем подразделить гидрахнелл, относящихся к *Trombea*, на три группы. Мы полагаем, что ранг этих групп вполне соответствует надсемейству, так как «размах изменчивости» в каждой из групп, кроме, конечно, состоящих из одного рода *Hydrachnoidea*, примерно такой же, как «размах изменчивости» в других крупных надсемействах *Trombidiformes* — *Raphignathoidea*, *Tetranychoidae* и др.

К первому надсемейству относится лишь одно семейство *Hydrachnidae*.

В надсемейство «низших» гидрахнелл — *Eylaoidea* — следует включить два надсемейства Карла Фитса — *Limnocharae* и *Hydryphantae*.

Надсемейство *Hygrobataidea* охватывает остальных, «высших» гидрахнелл — *Lebertiae*, *Pionae*, *Axonopsae*, *Mideopsae*, *Krendowskiae* и *Arrenurae*.

В состав устанавливаемых надсемейств входят роды, ранее группировавшиеся в следующие таксономические категории: надсемейства, семейства и подсемейства. Чтобы сохранить преемственность и не разрушать установленные естественные группы, мы предлагаем ввести дополнительную категорию — трибу, которая с успехом применяется в других надсемействах *Trombidiformes* и служит промежуточной ступенью между родом и подсемейством. Мы предлагаем использовать ее вместо ныне существующих подсемейств; категорию подсемейства использовать вместо нынешних семейств, а семействами называть группы, установленные ранее как надсемейства. Такое понижение рангов позволяет ввести гидрахнелл в общую систему *Trombidiformes*, не преувеличивая, как это делалось до сих пор, их систематического значения. В то же время это понижение не изменяет систематических отношений среди гидрахнелл.

В результате наша система примет следующий вид (в скобках после названий указано число входящих в группу родов):

- I. Надсемейство *Hydrachnoidea* Leach, 1815 (1).
 - Семейство *Hydrachnidae* Leach, 1815 (1).
- II. Надсемейство *Eylaoidea* Leach, 1815 (58).
 - Семейство *Eylaidae* Leach, 1815 (3).
 - Подсемейства: *Eylainae* s. str. (2).
 - Piersigiinae* Oudemans, 1902 (1).
 - Семейство *Limnocharidae* Grube, 1859 (12).
 - Подсемейство *Limnocharinae* s. str. (4).
 - Трибы: *Limnocharini* s. str. (1).
 - Rhyncholimnocharini* (Lundblad, 1936) (3).
 - Подсемейство *Protziinae* Koenike, 1909 (8).
 - Трибы: *Protziini* s. str. (7).
 - Wandestini* (Schwoerbel, 1961) (1).
 - Семейство *Hydryphantidae* Piersig, 1896 (43).
 - Подсемейство *Hydryphantinae* s. str. (4).
 - Трибы: *Hydryphantini* s. str. (3).
 - Mamersini* (Viets, 1931) (1).
 - Подсемейство *Thyasinae* Viets, 1926 (33).
 - Трибы: *Thyasini* s. str. (23).
 - Teratothyasini* (Viets, 1929) (3).
 - Euthyasini* (Viets, 1934) (4).
 - Tartarothyasini* (Viets, 1934) (1).
 - Cyclothyasini* (Lundblad, 1941) (1).
 - Vietsthyasini* (Molas et Tanasachii, 1957) (1).
 - Подсемейства: *Thermacaridae* Sokolow, 1927 (1).
 - Eupatrellinae* Viets, 1935 (1).
 - Rhynchohydracarinae* Lundblad, 1936 (1).
 - Clathrosparchoninae* Lundblad, 1936 (2).
 - Ctenothyasinae* Lundblad, 1936 (1).
 - Hydrodrominae* Viets, 1936 (3).
 - Трибы: *Hydrodromini* s. str. (2).

- Diplodontini* (Viets, 1936) (1).
 Подсемейство *Neomamersinae* Lundblad, 1953 (1).
- III. Надсемейство *Hygrobatoidea* Koch, 1842 (202).
 Семейство *Hygrobatidae* Koch, 1842 (87).
 Подсемейство *Hygrobatinae* s. str. (37).
 Трибы: *Hygrobatini* s. str. (27).
 Atractidini (Oudemans, 1941) (10).
 Подсемейство *Limnesiinae* Thor, 1900 (13).
 Трибы: *Limnesiini* s. str. (6).
 Tyrreliini (Koenike, 1940) (2).
 Protolimnesiini (Viets, 1940) (4).
 Kawamuracarini (Viets, 1943) (1).
 Подсемейство *Pioninae* Thor, 1900 (11).
 Трибы: *Pionini* s. str. (1).
 Forellini (Viets, 1926) (2).
 Pionellini (Viets, 1937) (1).
 Typhisini (Oudemans, 1941) (7).
 Подсемейство *Unionicolinae* Oudemans, 1909 (17).
 Трибы: *Unionicolini* s. str. (3).
 Pionatacini (Viets, 1916) (1).
 Pollicipalpini (Viets, 1924) (1).
 Huitfeldtiini (Viets, 1924) (1).
 Neumaniini (Viets, 1931) (8).
 Encentridophorini (Viets, 1935) (1).
 Трибы: *Najadicolini* (Viets, 1935) (1).
 Heteratacini (Lundblad, 1941) (1).
 Подсемейства: *Pontarachninae* (Koenike, 1910) (2).
 Nautarachninae Walter, 1925 (1).
 Feltriinae Viets, 1926 (3).
 Трибы: *Feltrini* s. str. (2).
 Azugofeltriini (Motas et Tanasachi, 1948) (1).
 Подсемейства: *Astacocrotoninae* Thor, 1927 (1).
 Neotorrenticolinae Lundblad, 1936 (1).
 Epallagopodinae Viets, 1953 (1).
- Семейство *Lebertiidae* Thor, 1900 (35).
 Подсемейства: *Lebertiinae* s. str. (1).
 Sperchoninae Thor, 1900 (4).
 Torrenticolinae Piersig, 1902 (5).
 Трибы: *Torrenticolini* s. str. (4).
 Neoatractidini (Lundblad, 1941) (1).
 Подсемейства: *Teutoniinae* Koenike, 1910 (1).
 Anisitsiellinae Koenike, 1910 (17).
 Трибы: *Anisitsiellini* s. str. (10).
 Nilotoniini (Viets, 1929) (7).
 Подсемейства: *Pseudohydrphantinae* Viets, 1926 (2).
 Oxinae Viets, 1926 (4).
 Rutripalpinae Sokolow, 1934 (1).
- Семейство *Aturidae* Thor, 1900 (33).
 Подсемейства: *Aturinae* s. str. (5).
 Axonopsinae Viets, 1929 (28).
 Трибы: *Axonopsini* s. str. (24).
 Albiini (Viets, 1925) (3).
 Frontipodopsini (Viets, 1931) (1).
- Семейство *Arrenuridae* Thor, 1900 (31).
 Подсемейства: *Arrenurinae* s. str. (15).
 Трибы: *Arrenurini* s. str. (14).
 Laversiini (Cook, 1955) (1).
 Подсемейства: *Acalyptonotinae* Walter, 1911 (1).
 Athinemanniinae Viets, 1922 (7).
 Трибы: *Athinemanniini* s. str. (1).
 Harpagopalpini (Viets, 1924) (1).
 Mundamellini (Viets, 1932) (1).

Plaumanniini (Lundblad, 1936) (1).
Stygohydracarini (Szalay, 1943) (2).
Chappuisidini (Motas et Tanasachi, 1946) (1).

Подсемейства: *Krendowskiainae* Viets, 1926 (3).
Bogatiinae Motas et Tanasachi, 1948 (2).
Hungarohydracarinae Motas et Tanasachi, 1959 (3).

Семейство *Mideopsidae* Koenike, (1910) 16.

Подсемейства: *Mideopsinae* s. str. (2).
Mideinae Thor, 1911 (1).
Mamersopsinae Viets, 1914 (4).

Трибы: *Mamersopsini* s. str. (3).
Psammotorrenticolini (E. Angelier, 1954) (1).

Подсемейство *Momoniinae* Viets, 1926 (4).

Трибы: *Momoniini* s. str (2).
Momonidini (Lundblad, 1941 (1).
Stygomoniini (Motas et Tanasachi, 1946 (1).

Подсемейства: *Neoacarinae* Motas et Tanasachi, 1947 (1).
Uchidastigacarinae Imamura, 1956 (1).
Horreolaninae Habeeb, 1956 (1).
Nipponacarinae Imamura, 1959 (1).
Kantacarinae Imamura, 1959 (1).

Предлагаемая система близка к системе Кэстнера (Kaestner, 1956), который разделяет всех водяных клещей на 8 больших семейств. Однако он никак их не группирует и не подразделяет.

Исходя из системы Карла Фитса (Viets, 1956) и Курта Фитса (K. O. Viets, 1961), мы не только «понижили в ранге» все систематические группы, но и внесли некоторые изменения в их соотношение.

1. В ранее принятой системе *Limnocharidae* и *Eylaidae* объединяются в одно надсемейство, а *Hydryphantoidea* Viets (= *Hydryphantidae* s. mihi) составляют другое надсемейство. Мы же объединяем их в одно надсемейство в качестве трех самостоятельных семейств. При этом мы исходим из того, что хотя *Eylaidae* и *Limnocharidae* кажутся ближе между собой, чем с *Hydryphantidae*, но личинки *Limnocharidae* и *Hydryphantidae* все же ближе друг к другу, чем к личинке *Eylaidae*. Поэтому правильное разделить этих клещей на три равноценные группы.

2. Вопреки мнению Курта Фитса и Моташа с сотрудниками (K. O. Viets, 1961; Motas, Tanasachi, Orghidan, 1959), мы считаем необходимым восстановить единство *Krendowskia*, *Arrenur* и *Bogatiidae*.

3. Монотипический род *Horreolanus* Mitchell, 1955 автор отнес к семейству *Mideopsidae*, хотя и указал, что ротовой аппарат клеща напоминает строение такового у *Mamersopsinae*. Исходя, очевидно, из этого, Хэбиб (Habeeb, 1956; цит. по: K. O. Viets, 1961) выделил род в отдельное семейство, которое Фитс возвысил в ранг надсемейства. Мы же возвращаем этот род в ранге подсемейства в семейство *Mideopsidae*. Сюда же включаем и *Mamersopsinae*. На близость *Mamersopsinae* к *Mideopsinae* указывал и Карл Фитс, установивший это подсемейство (Viets, 1914), но затем он «провизорно» перенес его в надсемейство *Lebertiidae*, где *Mamersopsidae* и остались, как говорит Митчелл (Mitchell, 1955), по традиции. Между тем для сближения *Mamersopsinae* и *Lebertiidae* нет достаточных оснований. Нахождение же *Horreolanus* — формы как бы промежуточной между *Mideopsidae* и *Mamersopsinae* — окончательно убеждает нас в единстве этой систематической группы.

4. Мы отказываемся от подразделения *Mideopsinae* на *Mideopsini* и *Mideopsellini* Lundblad, 1937. Обе эти группы содержат по одному роду и введение промежуточной категории между подсемейством и родами теряет здесь смысл.

5. Большое сомнение вызывает также подразделение на 2 трибы подсемейств *Hydrodrominae* и *Feltriinae*, состоящих каждое всего из 3 родов,

а также разделение 4 родов *Momoninae* на 3 трибы и 7 родов *Athiemaninae* на 6 триб. Эти подразделения мало уточняют систему, но сильно загромождают ее. Видимо, от них следует отказаться.

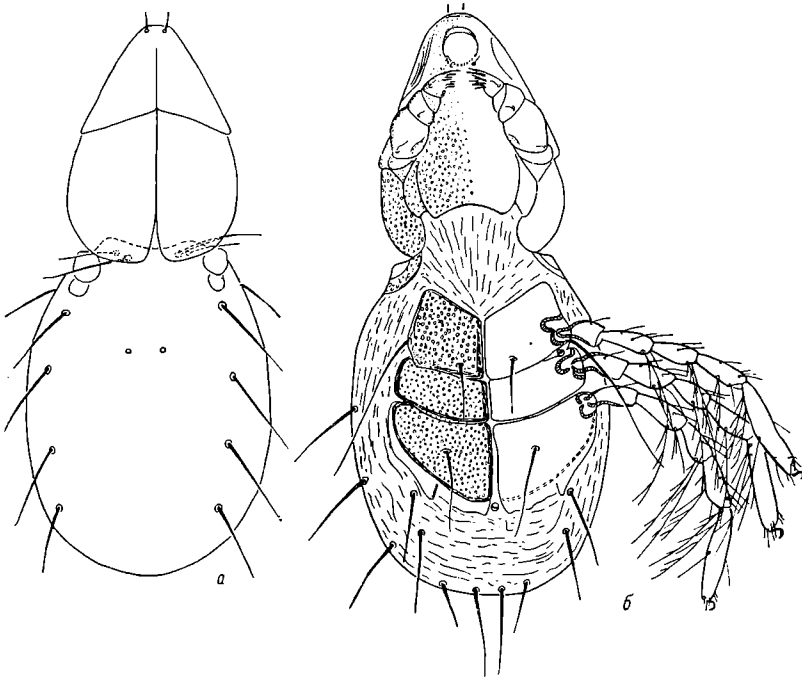
ЛИТЕРАТУРА

- Борхсениус Н. С. 1963. Об уменьшении числа стадий личиночной и нимфальной фаз в процессе эволюции *Coccoidea* (*Insecta*, *Homoptera*). ДАН СССР т. 149, № 2.
- Бэккер Э. Г. 1960. К эволюции онтогенеза у клещей. Научн. докл. Высш. шк., Биол. науки, № 4.
- Вайнштейн Б. А. 1960. Тетраниховые клещи Казахстана (с ревизией семейства). Тр. НИИЗР Каз. акад. с.-х. наук, т. 5.
- Вайнштейн Б. А. 1963а. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). III. Описание нескольких личинок рода *Eylais* Latr., 1796. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Вайнштейн Б. А. 1963б. О некоторых вопросах эволюции надсемейства тетраниховых клещей (*Acariformes: Tetranychidae*). Зоол. журн., т. 42, № 12.
- Вайнштейн Б. А. 1965. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). IV. Личинка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776. Настоящий сборник.
- Дубинин В. Б. 1954. Новая классификация перьевых клещей надсемейства *Analgesoidea* и положение его в системе отряда *Acariformes* A. Zashv. 1952. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Дубинин В. Б. 1957а. Новая классификация клещей надсемейств *Cheyletoidea* W. Dub. и *Demodicoidea* W. Dub. (*Acariformes*, *Trombidiformes*). Зоол. инст. АН СССР, Паразитол. сб., т. 17.
- Дубинин В. Б. 1957б. О новой классификации клещей класса *Acaromorpha* W. Dubinin и положении его в системе хелицероносных животных подтипа *Chelicerophora* W. Dubinin. IX совещ. по паразитол. пробл. Тез. докл. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Дубинин В. Б. 1959. Хелицероносные животные (подтип *Chelicerophora* W. Dubinin пом. п.) и положение их в системе. Зоол. журн., т. 38, № 8.
- Захваткин А. А. 1952. Разделение клещей (*Acarina*) на отряды и их положение в системе *Chelicerata* Зоол. инст. АН СССР. Паразитол. сб., т. 14.
- Захваткин А. А. 1953. Исследования по морфологии и постэмбриональному развитию тироглифид (*Sarcoptiformes*, *Tyroglyphoidea*). Сб. тр., изд. МГУ.
- Сokolov И. И. 1940. *Hydracarina* — Водяные клещи, ч. 1. *Hydrachnellae*. Фауна СССР. Паукообразные, т. 5, вып. 2, АН СССР, М.—Л.
- Фейдер З. 1959. Предложения по новой классификации клещей тромбидии. Зоол. журн., т. 38, № 4.
- Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток (*Thysanura*, *Apterygota*) в связи с проблемой филогении насекомых. Тр. Инст. морфол. животн. АН СССР, вып. 8.
- André Marc. 1949. *Ordre des Acariens* (Acari.). *Traite de Zoologie*, Publ. P. Crasse, t. 6, Paris.
- Baker E. W. a. G. W. Wharton. 1952. *An introduction to acarology*. Macmillan, N. Y.
- Bader C. 1954. *Das Darmsystem der Hydracarina*. *Rev. Suisse Zool.*, t. 61, F. 4.
- Camín J. H., F. E. Gorio Rossi. 1955. A revision of the suborder Mesostigmata (*Acarina*) based on new interpretations of comparative morphological data. *Chicago Acad. Sci.*
- Cunliffe F. 1955. A proposed classification of the Trombidiforme mites (*Acarina*). *Proc. Ent. Soc. Wash.*, vol. 57, № 5.
- Evans G. O., J. G. Sheals, D. Macfarlane. 1961. *The terrestrial acari of the British Isles*. vol. Brit. Mus., 1, London.
- Feider Z. 1955. *Acarina Trombidioidea*. *Fauna RPR, Arachnida*, vol. V, F. 1, Acad. RPR.
- Grandjean F. 1942. *Observations sur les Labidostommidae*. *Bull. Mus.*, ser. 2, t. 14, №№ 2, 3, 5, 6.
- Grube A. E. 1859. *Verzeichnis der Arachnoiden Liv-, Kur- und Eshtlands*. *Arch. Nat. Liv-, Esht-, Kurlands*, Dorpat, ser. 2, № 1.
- Kaestner A. 1956. *Lehrbuch der Speziellen Zoologie*, T. 1, L. 3. G. Fischer Verlag, Jena.
- Knülle W. 1961. *Primitivstruktur und Evolution einiger Charaktere der Acariformes*. *Zool. Anz.*, Bd. 167, H. 1/2.
- Koch C. K. 1842. *Übersicht des Arachnidensystems*. Nürnberg.
- Kramer P. M. 1891. *Über die Typen der postembryonalen Entwicklung bei den Acariden*. *Arch. Nat.* Bd., 57, № 1.

- Kramer P. M. 1893. Über die verschiedenen Typen der sechsfüssigen Larven bei den Süßwassermilben. Arch. Nat., Bd. 59, № 1.
- Latreille P. A. 1802—1805. Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes. Paris.
- Leach W. E. 1815. A tabular view of the external characters of four classes of animals, which Linne arranged under Insecta; with the distribution of the genera composing three of these classes into orders etc., and distributions of several new genera and species. Trans. Linn. Soc. London, vol. 11, № 2.
- Linne C. 1758. Systema naturae. Ed. 10, Holmiae.
- Lundblad O. 1927. Die Hydracarina Schwedens. 1. Zool. Bidrag, Uppsala, Bd. 11.
- Lundblad O. 1930. Die Hydracarina der Insel Bornholm. Dansk. Vidensk. Selsk. biol., Meddel. Bd. VIII, № 7, København.
- Lundblad O. 1962. Die Hydracarina Schwedens, II. Ark. f. Zoologi, ser. 2, Bd. 14, № 1.
- Mitchell R. D. 1954. A description of the water-mite. Hydrovolzia gerhardi new species with observations on the life history and ecology. Nat. Hist. Misc., № 134.
- Mitchell R. 1955. Two water-mites from Illinois. Trans. Am. Microscop. Soc., vol. 74, № 4.
- Mitchell R. 1957. Major evolutionary lines in water-mites. Syst. zool., vol. 6, № 3.
- Motaş C., J. Tanasachi, Tr. Orghidan. 1959. Sur les genres d'Hydrachnelles phreaticoles Bodatia Mts et Tschü 1948 et Balcanohydracarus Mts et Tschü 1948, leur statut systématique et observations sur la classification des Hydrachnelles. Univ. «Al. I. Cuza» Iasi. Lucrare ses. stiint. (1956).
- Müller O. F. 1781. Hydrachnae, quas in aquis Daniae palustribus detexit, descriptis, pingi et tabulis XI aeneis incidi curavit Otho Fridericus Müller. Lipsiae.
- Oudemans A. C. 1906. Das Tracheensystem der Labidostomidae und eine neue Klassifikation der Acari. Zool. Anz., Bd. 29, № 20.
- Oudemans A. C. 1909. Über die bis jetzt genauer bekannten Throbidium-Larven und über eine neue Klassifikation der Prostigmata. Tijds. Entomol., Bd. 52, № 1—2.
- Oudemans A. C. 1931. Acarologische Aanteekeningen. 111. Entom. Ber., Bd. 8, № 182.
- Piersig G. R. 1896—1899. Deutschlands Hydrachniden. Zoologica, Bd. 19, H. 22.
- Pritchard A. E. 1956. A new superfamily of Trombidiform mites with the description of a new family, genus, and species (Acarina: Iolinioidea: Iolinidae: Iolina nana). Ann. Entom. Soc. Am., vol. 49, № 3.
- Remane A. 1956. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Akad. Verlag. Leipzig.
- Reuter E. 1909. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden. Act. Soc. Sc. Fenn., Bd. 36, № 4.
- Schenk E. T., J. H. Mc Masters. 1956. Procedure in taxonomy. Stand. Univ. Press.
- Southcott R. V. 1961. Studies on the systematics and biology of the Erythraeoidea (Acarina), with a critical revision of the genera and subfamilies. Austr. Journ. Zool., vol. 9, № 3.
- Sparing I. 1959. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. Parasitol. Schriftenr., № 10. G. Fischer, Verlag, Jena.
- Thor Sig. 1900. Prodromus systematis Hydrachidarum. Nyt. Mag. Nat., vol. 38, № 3.
- Türk F. A. 1953. A synonymic catalogue of British Acari. Ann. Mag. Nat. Hist., vol. 6, London.
- Viets K. 1914. Die Hydracarina-Unterfamilie der Mamersopsinae. Zool. Anz., Bd. 53, № 11.
- Viets K. 1936. Wassermilben oder Hydracarina (*Hydrachnellae* u. *Halacaridae*). Tierwelt Deutschlands, T. T. 31, 32, G. Fischer Verlag, Jena.
- Viets K. 1956. Die Milben des Süßwassers und des Meeres, T. T. 2—3, G. Fischer Verlag, Jena.
- Viets K. O. 1961. Die Familien-Namen der Milben des Süßwassers. Eine Revision nach den Regeln der ICZN. Senck. biol., Bd. 42, № 1/2.
- Walter Ch. W. 1922a. Die Hydracarina der Alpengewässer. Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges., Bd. 58, № 2.
- Walter Ch. W. 1922b. Hydracarina aus den Alpen. Rev. Suisse Zool., vol. 29, № 7.

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ И СИСТЕМАТИКЕ ВОДЯНЫХ
КЛЕЩЕЙ (*HYDRACHNELLAE*)IV. Личинка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776

Самка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776, пойманная в прибрежье Рыбинского водохранилища близ Борка, отложила многочисленные яйца в стебли элодеи в первой половине августа. Через месяц из яиц вывелись личинки, послужившие нам для описания.

Рис. 1. *Hydrachna cruenta*.

а — сверху; б — снизу.

Личинку *H. cruenta* описала и изобразила Ингрид Спаринг (Sparing, 1959), которая, однако, упустила некоторые важные детали строения, особенно гнатосомы и конечностей, поэтому целесообразно дать новое описание.

Гнатосома крупная, яйцевидная, отделена от уплощенной овальной идиосомы шеевидной перетяжкой (рис. 1). Хелицеры (рис. 1, а, б) не

слиты между собой, но плотно прилегают друг к другу. Однако при надавливании покровным стеклом они легко раздвигаются. Базальный членик хелицер массивный, овальный снаружи, плоский с медиальной стороны. Неподвижный палец развит слабо, слит с основанием хелицеры, треугольный, лопастевидный. Подвижный палец (хела) овальночашевидный (рис. 2, В). Тонкие, слабо хитинизированные бока этой чаши незаметно и постепенно переходят в дно; края утолщенные, плотные; передний край хелы приподнят, с тремя крепкими зубцами. Хела подвижно со-

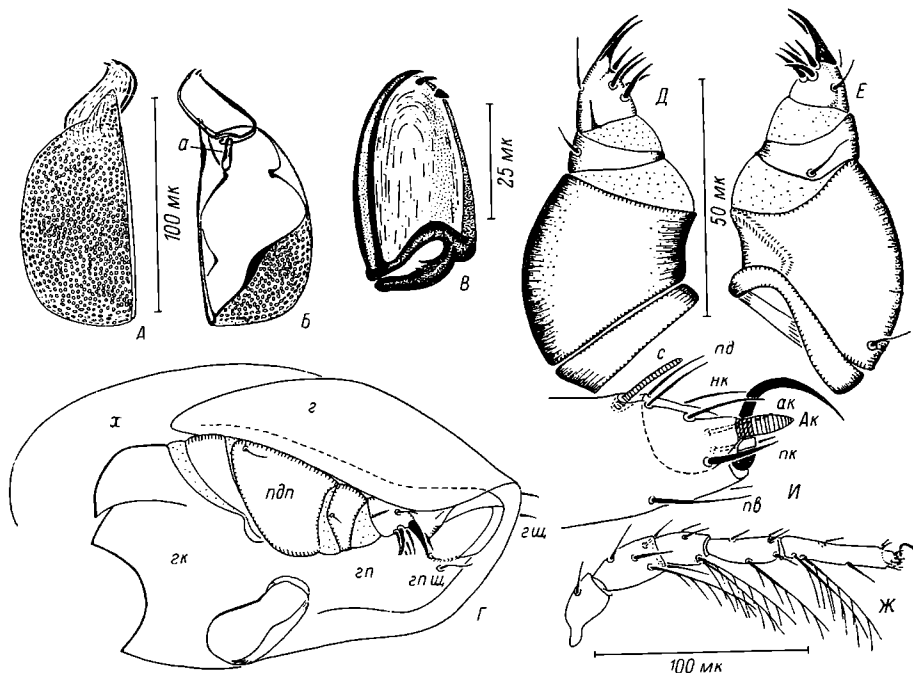


Рис. 2. *Hydrachna cruenta*. Детали строения.

Объяснения рисунка в тексте.

членена с базальным члеником, и в точке сочленения внутри базального членика расположен опорный подвижный стерженек (рис. 2, а).

Гнатококсы (рис. 2, Г, гк) полностью слиты между собой; впереди от места прикрепления педипалпы они образуют мощно развитый и оригинально устроенный гипостом (рис. 1; 2, Г). Вперед и в стороны от места прикрепления педипалпы (пдп) от гипостома (гп) отходят две боковые пластинки — галеа (г), охватывающие по бокам и сверху переднюю часть хелицер (х) так, что хелы и неподвижные пальцы оказываются со всех сторон окруженными галеа. В самой передней части галеа дорсально срастаются, образуя замкнутый конус, внутри которого помещаются хелы. Переднеventральная часть конуса как бы срезана и образует ложное ротовое отверстие, вынесенное далеко вперед от истинного. Задний (ventральный) край этого отверстия гофрирован, и за счет его растяжения отверстие, видимо, способно растягиваться. Передний (дорсальный) край окружен внутренней складкой. Другую, паружную, складку образует перегиб галеа. У ventрального края ложноротового отверстия расположена пара гипостомальных щетинок (гпш). На дорсальной поверхности гипостомального конуса, близ его переднего края, вторая пара щетинок — галеальные (гш). По происхождению они ventральные. Дорсальная и бо-

ковые поверхности гипостомального конуса относительно плотные, вентральная — мягкая. Можно полагать, что она образует своеобразную крупную дисковидную присоску с ложноротовым отверстием в центре, через которое, очевидно, способны выдаваться хелы или по крайней мере их передний режущий край. Все образование вместе напоминает ротовую присоску пиявки и способствует прикреплению личинки к хозяину, на котором она удерживается без помощи ног.

Педипальпы (рис. 2, *Д, Е*) 4-члениковые: оба вершинных членика — голень и лапка — срослись и граница между ними лишь слабо намечена. Вертлуг очень короткий, цилиндрический, изогнутый, без щетинок. Бедро — самый крупный членик педипальпы — толстое, изогнутое, с единственной вентральной щетинкой в базальной части. Колено короткое с двумя тонкими щетинками. Тибιο-тарзальный членик конусовидный. На его вершине расположена пара мощных коготков. Внутри от них — пять слабо изогнутых крепких шипов, а снаружи — две тонкие щетинки. Слабо намеченные границы между голенью и лапкой позволяют определить, что вершинные коготки — это голенный шип, вероятно, расщепившийся на два. Менее вероятно — двойной. Шипы — модифицированные щетинки лапки. Из двух тонких щетинок вентральная принадлежит лапке, дорсальная — голени.

Дорсальный щит (рис. 1, *а*) овальный, слабо сужен спереди, его передний край с выемкой, переднебоковые выступы загнуты на вентральную сторону. Глаза находятся на месте перегиба и выступают вперед и в стороны. На щите расположено 7 пар щетинок: две пары у переднего края, пара на переднебоковых выступах и 4 пары дорсо-латеральных. Перед серединой дорсального щита расположена пара пор.

На вентральной поверхности, кроме коксальных щетинок, на тазиках имеется 7 пар вентральных щетинок (рис. 1, *Б*). На переднем тазике 2 щетинки: одна длинная бичевидная отходит у места прикрепления ноги, другая — обычная — у заднего края. На тазике II щетинок нет, на тазике III — одна. Вдоль заднего края всех тазиков выступает кайма, несколько прикрывающая следующий тазик. Кайма тазика I прикрывает урустигму. Кайма тазика III развита особенно сильно и образует примерно

Таблица 1

Число щетинок на конечностях

Конечность	Вертлуг	Бедро		Колено		Голень			Лапка		
		всего	плавательные	всего	плавательные	всего	плавательные	сенсилл	всего	плавательные	сенсилл
I	1	5	1	4	2	7	1	1	13	2	2
II	1	5	1	4	2	7	1	1	14	2	1
III	1	5	1	4	2	6	1	—	15	2	—

посредине заднего края тазика выступающее утолщение, которое Спаринг обозначила как «шип», но на рисунке изобразила чрезмерно длинным, почти как щетинка. Анальное отверстие круглое, малое, расположено в выемке между тазиками III.

Все тазики, дорсальный щит, базальные членики хелицер и гнатококс пористые.

Ноги 5-члениковые. Число и расположение щетинок на них видно из табл. 1 и рис. 2, *Ж*.

Положение тактильных и плавательных щетинок на всех конечностях одинаково. Соленидии имеются только на голеньях и лапках I и II. Голень-

ный соленидий находится впереди от первой дорсальной задней тактильной щетинки. Счет щетинок мы ведем от вершины членика к его основанию; переднюю и заднюю поверхность устанавливаем на конечностях, вытянутых в стороны.

Тарзальный соленидий (рис. 2, И, с) расположен на вершине лапки, за первой дорсальной парой. Вершина лапки имеет глубокую дорсальную щель, в которую, по-видимому, может втягиваться коготок. По бокам этой щели на лапке I размещается несколько пар щетинок: передние дорсолатеральные (*nd*), надкоготковые (*нк*), акантоид (*Ак*, сзади) и симметричная с ним тактильная щетинка (*ак*, спереди) и у самой вершины щели — подкоготковые (*пк*). На вентральной поверхности лапки близ вершины расположена первая вентральная пара (*ns*). На лапках II и III щетинки располагаются точно так же, но отсутствует акантоид, а на лапке III, кроме того, и соленидии (с). Коготок один, серповидный.

V. Личинка *Limnochares aquatica* (L. 1758)

Личинка *L. aquatica* описывалась разными авторами (Piersig, 1897—1900; Thon, 1906; Lundblad, 1927; Viets, 1936; Sparing, 1959). Лучшее из этих описаний сделано Лундбладом, который сопровождал его серией хороших рисунков. Однако и он не отметил целого ряда интересных особенностей строения: не обнаружил присоски на гнатосоме, принял коготок голени педипальпы за лапку, не заметил специализированных щетинок на конечностях и т. д. Последующие описания Карла Фитса и Спаринг ничего нового к исследованиям Ландблада не добавили.

Личинок *L. aquatica* мы неоднократно выводили из яйцекладок, полученных в лаборатории, и находили на водомерках (*Hydrometra*) в окрестностях Борка.

Общий вид ненасосавшейся личинки изображен на рис. 3. Она овальная, красная, с хорошо отделенной гнатосомой. На дорсальной поверхности имеется поперечноовальный проподосомальный щит (*Д*) с четырьмя парами щетинок и 9 пар щетинок расположено на гистеросоме: 4 вдоль средней линии спины — дорсальные, 4 пары латеральных и 1 пара плечевых. Вместе они образуют 4 поперечных ряда щетинок: плечевой, спинной, поясничный и крестцовый. Хвостовые щетинки сдвинуты на вентральную сторону, так же как и пара постанальных. Последняя пара туловищных щетинок — аданальных — находится на анальном щите (*Ан*). Теки туловищных щетинок (воронки, в которых прикрепляется основание щетинки), кроме коксальных и аданальных, помещаются на специальных мелких щитках, или кожных бляшках (рис. 4, А) округлой, овальной или яйцевидной формы. Тека на них помещается эксцентрично. От теки к краю бляшки, не достигая его, тянутся два валика, между которыми образуется желобок, служащий, вероятно, влагалищем для основания щетинки, когда она прилегает к телу. Глаз две пары. С каждой стороны они сильно сближены и расположены на небольшом глазном щите. Кожные покровы мягкие, мелкоскладчатые. Дорсальный щит мелкопористый. Все туловищные щетинки, кроме аданальных, слабо опушенные. Эпимеры узкие, с порами, раздельные. Число щетинок на них: 2, 1, 1. Между мелкими щетинками первого эпимера — крупная складка, частично прикрывающая теки. Уростигма на втором эпимере крупная, овальная, прикрыта двумя крышечками, поверхность которых усеяна мелкими шипиками (рис. 3, Б).

Гнатококсы (рис. 3, В, Г, К) поперечные, слиты по медиальной линии. Их передний выступ — гипостом (*Г*) — образует плоские выросты — галеа (*г*), — загибающиеся вверх и охватывающие с боков и сверху переднюю часть хелицер. Передний край галеа оторочен крупной бахромой,

спереди охватывающей хелы, сзади простирающейся до основания гнатокс. Эта бахромчатая оторочка образует овал с выемкой для хелицер в передней части. Вместе с гипостомом она, видимо, составляет присоску. Во время сосания бахрома плотно прилегает к коже хозяина, ограничивая замкнутую полость, потолком которой служит гипостом. Слабый изгиб гипостома, возникающий при выдвижении хелицер и при сосании, вызывает увеличение полости присоски и ее присасывание. У основания гипостома имеется пара гипостомальных щетинок (*gn*), на вершине галеа —

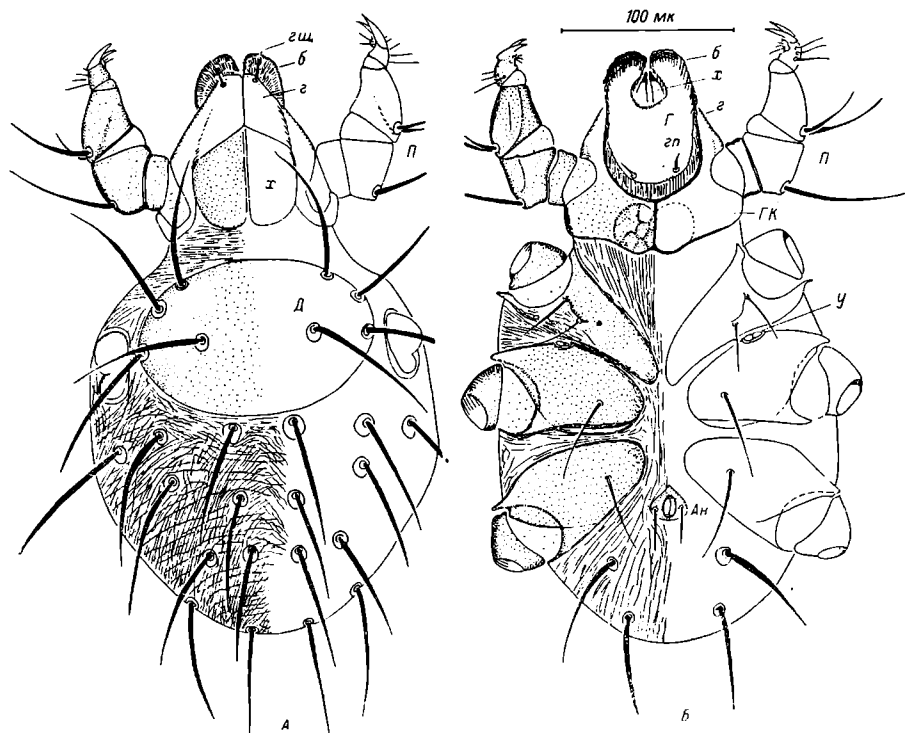


Рис. 3. *Limhochaeres aquatica*.

А — сверху; Б — снизу.

пара галеальных (*gu*). Последние щетинки находятся на верхней поверхности ротового аппарата, но гомологически они, разумеется, нижние, так как размещены на наружной поверхности галеа. В верхнепередней части гнатосомы галеа тесно соприкасаются, но не срастаются между собой. Образованная ими воронка служит защитой для хел. Хелицеры (4, В) удлиненоовальные, сзади распиренные, их внутренние соприкасающиеся поверхности плоские, однако они не срослись между собой, легко подвижны. Хелы (рис. 4, х) короткие, треугольные, острые, без зубцов и шипиков. Неподвижные пальцы хелицер (*h*) сильно редуцированы, узкие.

Педипальпы (*p*) 5-члениковые. Вертлуг короткий, цилиндрический, без щетинок. Бедро массивное, изогнутое с одной крупной щетинкой. Колено усеченноконическое, слабо изогнутое, с двумя щетинками близ основания с наружной стороны. Более крупная щетинка расположена снизу, более мелкая — сверху. Голень (рис. 4, Е) очень короткая, с тремя щетинками с наружной стороны и двумя крупными коготками на вершине. Лапка (рис. 4, Е) сидит не на вершине голени, а с внутренней стороны, снизу, под коготками. Поэтому она плохо заметна. Форма лапки кониче-

ская. На ее вершине — небольшая коническая эпатида (е), у основания — длинный щетинковидный соленидий. Кроме того, на лапке имеется 3 тактильные щетинки.

Ноги (рис. 4, Ж) 6-члениковые (бедро отчетливо подразделено на два), их покровы бороздчатые. Число щетинок приведено в табл. 2. На

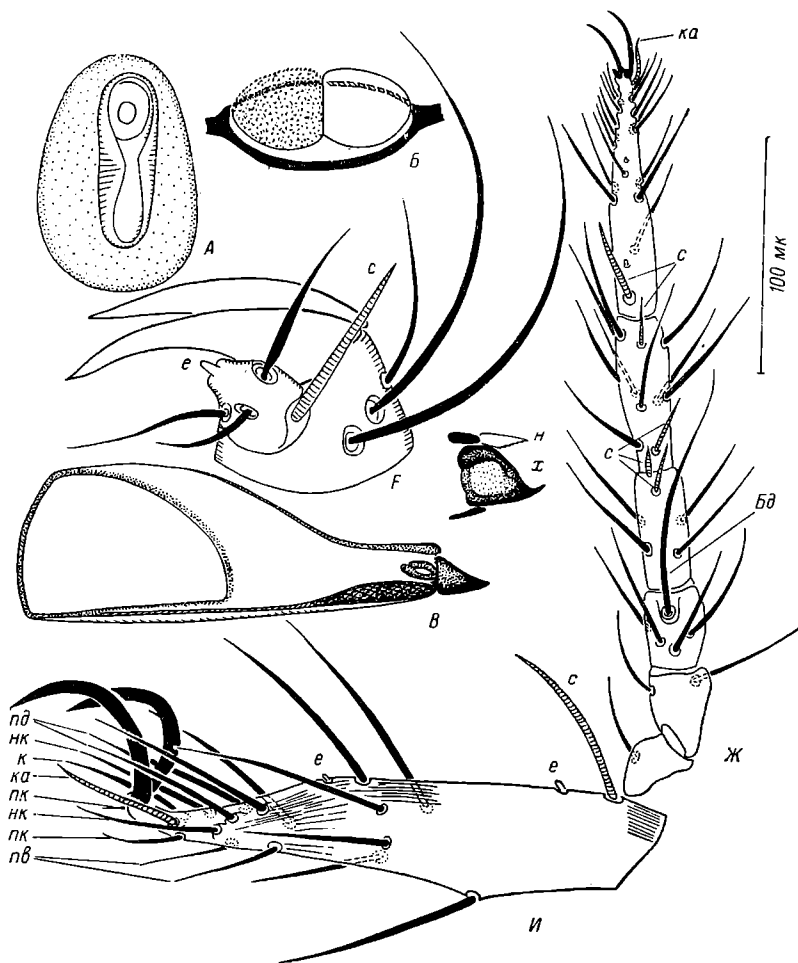


Рис. 4. *Limnochares aquatica*.

Обозначения щетинок; пд — передние дорсо-латеральные; пк — надкоготковые; к — коготковая тактильная; ка — акантоид; пк — подкоготковые; пв — передние вентральные; е — эпатиды; с — соленидий. Остальные обозначения в тексте.

каждом бедре по одной ботридиальной щетинке (Бд). Сенсиллы имеются на коленях, голених и лапках первой и второй пары ног. На коленях два дорсальных соленидия в дистальной части: один обычной щетинковидной формы, другой сильно утолщен у основания и сужен к вершине. На голени два дорсальных соленидия в базальной и дистальной частях членика. На лапке (рис. 4, И) один дорсальный соленидий у основания членика и слабо изогнутый акантоид близ самых коготков, сзади. Кроме того, на лапке I две эпатиды: одна несколько дистальней базального соленидия, другая на границе цилиндрической и конической частей лапки. Узкий треугольник покровов между этой эпатидой и коготками, ограниченный с боков

Таблица 2

Число щетинок на конечностях

Конеч- ность	Вертулг	Бедро		Колено		Голень		Лапка	
		I	II	всего	сен- силлы	всего	сен- силлы	всего	сен- силлы
I	1	2	5	6	2	11	2	21	4
II	1	2	5	6	2	11	2	20	3
III	1	1	5	4	—	9	—	16	—

дорсо-латеральными щетинками, лишен штриховки, имеющейся на всех члениках ног. На лапке II базальная эпатида отсутствует. Коготков (амбулакальных) 2. Эмподиальный коготок отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

- Lundblad O. 1927. Die Hydracarina Schwedens. I. Zool. Bidr. Uppsala, Bd. 11.
 Piersig R. 1897—1900. Deutschlands Hydrachniden. Zoologica, vol. 9, Stuttgart.
 Sparing I. 1959. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. Parasitol. Schriftenreihe. H. 10, Jena.
 Thor K. 1906. Monographie der Hydrachniden Böhemens. I. Arch. nat. Landesdurchforsch. Böhmen, Bd. 12, № 2, Prag.
 Viets K. 1936. Wassermilben oder Hydracarina. In: F. Dahl. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Bd. 31—32. Jena.

МЕТАМОРФОЗ И БИОЛОГИЯ *STICTOCHIRONOMUS* *CRASSIFORCEPS* KIEFF. (DIPTERA, TENDIPEDIDAE)

Как было показано ранее (Шилова, 1964), *Stictochironomus crassiforceps* Kieff. был неправильно отнесен Киффером (Kieffer, 1922) к роду *Allochironomus*.

Установить истинное систематическое положение вида помогло изучение ранее неизвестных, преимагинальных стадий развития, описание которых приводится в данной работе.¹

Целесообразно также дать переписание имаго, поскольку первописание кратко и не снабжено рисунками, а описание самца и рисунок гипопигия в монографии Гётгебюра (*Goetghebuer*, 1937) настолько неточны, что ими нельзя пользоваться для идентификации вида. Следует отметить, что на недостатки в диагнозе Гётгебюра уже указывал Брундин (*Brundin*, 1947), давший подробное переписание самца и впервые описавший самку. Но и в его описании, иллюстрированном хорошими рисунками гипопигия, имеются некоторые неточности.

Яйцо

Яйца обычно одиночные, овальные, черные или темно-коричневые (рис. 1, 2), длина 0.22 мм (0.20—0.24), ширина 0.097 мм (0.084—0.112).²

Каждое яйцо окружено плотной слизистой оболочкой (рис. 1, 2, а). У его каудального конца хорошо различается шов (рис. 1, 2, б). Небольшая полость между оболочкой и хорионом заполнена жидкостью, у которой одинаковая с водой оптическая плотность (рис. 1, 2, в). Иногда одиночные яйца (2—5) образуют короткие, легко распадающиеся цепочки (рис. 1, 1). Значительно реже встречаются пары яиц, заключенные в общую оболочку (рис. 1, 3). Плодовитость в среднем 232 яйца (124—328).

Одиночные яйца или очень короткие цепочки их у тендипедид встречаются редко — у некоторых видов *Tanytarsus* (Munsterhjelm, 1920) и *Diamesa culicoides* Heeg. (Липина, 1928). Одиночные яйца откла-

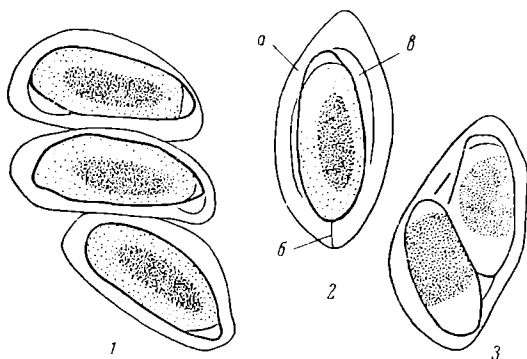


Рис. 1. Яйцо.

1 — цепочка из 3 яиц; 2 — одиночное яйцо: а — оболочка яйца, б — шов, в — полость между оболочкой и хорионом; 3 — два яйца в общей оболочке.

¹ В сборе массового материала по метаморфозу принимал участие В. С. Луканин, которого автор сердечно благодарит.

² 10 измерений.

дывают также, по наблюдениям В. С. Луканина, *Thalassomyia frauenfeldi* Schiner. Кладки в виде коротких цепочек из нескольких яиц, заключенных в общую оболочку, откладывают самки *Stictochironomus histrio* Fabr. (Н. С. Калугина, устное сообщение).

Личинка

IV возраст. Ярко-красная. Длина тела до 10 мм. Головная капсула темно-желтая, ширина ее 0.3—0.35 мм³. Затылочный склерит, за исключением середины дорсальной части, черный. Голова спизу у затылочного склерита коричневатая. Глаз 2 пары. Глаза одной стороны головы расположены один над другим. Передние клипеальные щетинки короткие, часто изогнутые. Средние и задние почти одинаковой длины (рис. 2, 8а, б, в). Антенны 6-члениковые. Щетинка первого членика обычно не короче 2—6-го члеников, взятых вместе. Лаутерборновы органы чередующиеся (рис. 2, 2). 2—6-й членики усика в 1.3 раза короче 1-го. Вооружение верхней губы полное. Близ ее заднего края с каждой стороны по одному очень короткому двучленистому (рис. 2, 8, г) и одному сопровождающему, палочковидному (рис. 2, 8, д), чувствительному штифту. К центру от них расположены длинные, широкие, бахромчатые по краям щетинки (боковые, по Черновскому, 1949) (рис. 2, 1, е; 8, е); еще ближе к центру между этими щетинками — короткие тонкие щетинки (срединные, по Черновскому) (рис. 2, 8, ж), и почти в самом центре — широкие, короткие, бахромчатые на вершине и по краям (нижние, по Черновскому, 1949) (рис. 2, 1, и). Боковые участки верхней губы снабжены несколькими хетоидами (до 10) с бахромчатыми краями (рис. 2, 1, з; 8, з). На границе верхней губы и эпифаринкса располагается верхнегубной гребень (рис. 2, 1, к). Зубцы эпифарингеального гребня расположены тремя группами по 3—5 зубцов в каждой (рис. 2, 1, л).

Премандибула с 2 зубцами, желтая. Мембрана, соединяющая ее с верхней губой и эпифаринксом, у дистальной зубчатой части премандибулы густо покрыта довольно длинными волосками. Мандибула с 1 длинным, узким, темным верхним (внутренним, по Черновскому, 1949) зубцом и 3 желтыми или коричневыми нижними (внешними, по Черновскому, 1949) вершинными зубцами (рис. 2, 7). Плоская щетинка состоит из 4 ветвей. Верхняя щетинка длиннее других, она имеет вид гребня с длинными изогнутыми зубцами (рис. 2, 7, а). Остальные щетинки одинаковой длины, кустиковидно разветвленные (рис. 2, 7, б). На верхней стороне дистальной части мандибулы щеточка, состоящая из 2—7 хетоидов. Мечевидная щетинка длинная, обычно на конце загнута. Максилла с коротким щупиком (рис. 2, 9). Нижняя губа с 16 зубцами (рис. 2, 3, 4). Зубцы желтые или светло-коричневые, под их основаниями ясная темно-коричневая, иногда черная полоса. Срединный зубец короче 1-го бокового, 2-й боковой короче 1-го и 3-го. Зубцы нижней губы с возрастом личинки стираются (рис. 2, 5, 6). Паралабиальная пластинка без заметной штриховки. Ее внутренний угол острый, внешний вытянут в виде узкого языка, загнутого на нижнюю сторону пластинки. Гипофаринкс с непарной срединной лопастью на переднем крае. На дорсальной поверхности гипофаринкса несколько одпочленистых простых штифтиков, некоторые из них со щетинками на вершине (рис. 2, 10).

Сегменты груди заметно короче брюшных. Длина последних значительно больше их ширины (7-й брюшной сегмент почти в 1.5 раза длиннее своей ширины). Подставки кисточек низкие. Задние подталкиватели ко-

³ 10 измерений.

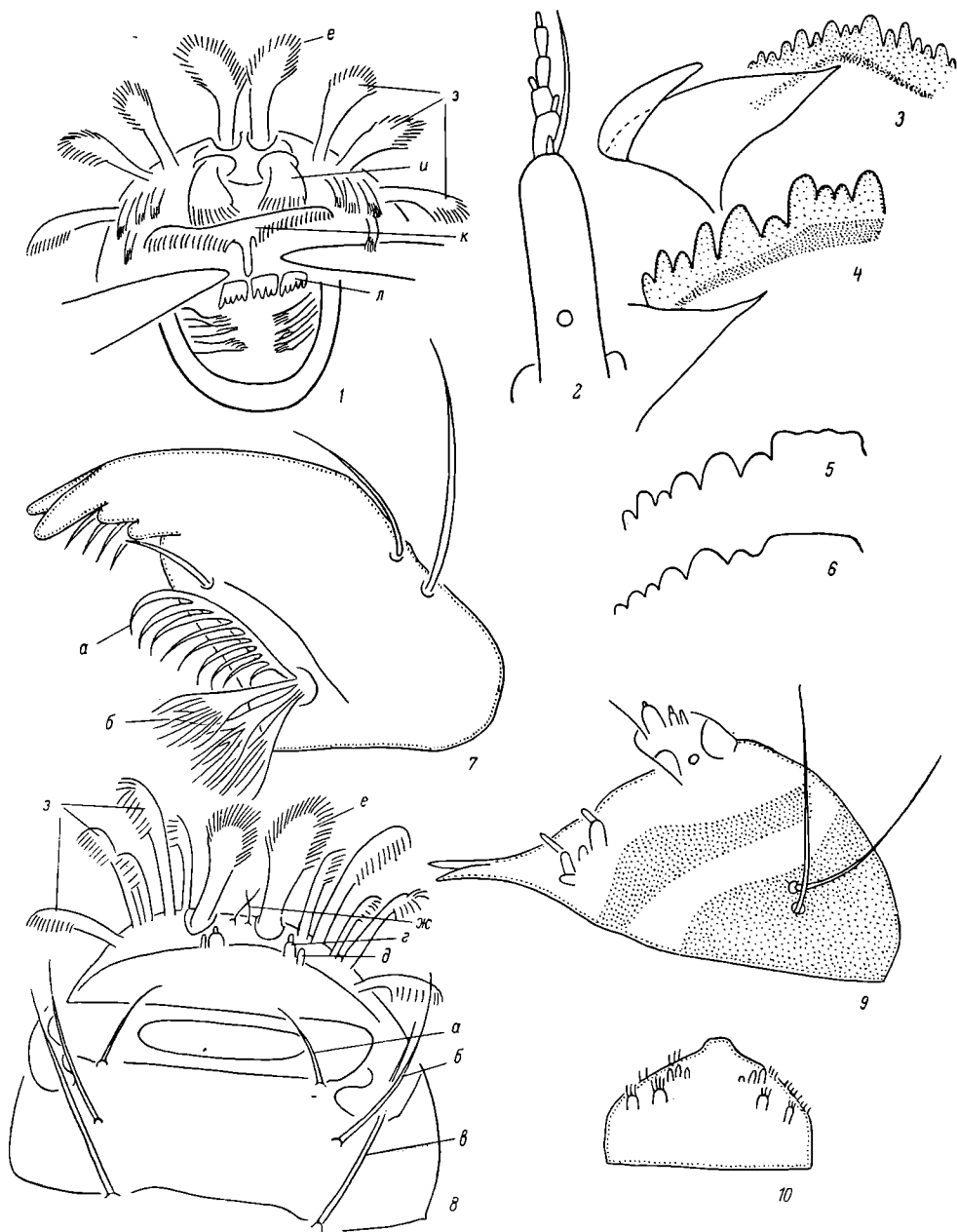


Рис. 2. Детали строения личинки IV возраста.

1 — верхняя губа (снизу): е — хеты, з — хетоиды, и — хеты, к — верхнегубной гребень, л — эпифарингеальный гребень; 2 — антенна; 3 — нижняя губа и паралабиальная пластинка; 4, 5, 6 — нижняя губа; 7 — верхняя челюсть (снизу); а, б — щетинки челюсти, с — верхняя губа и клипеус (сверху); а, б, в — щетинки клипеуса, г — двучленистый штифт, д — палочковидный штифт, е — хеты, ж — хеты; з — хетоиды; 9 — нижняя челюсть; 10 — гипофаринкс.

роткие, толстые. Личинка хорошо опознается по вооружению верхней и по окраске нижней губы.

От личинки *Stictochirininus histrio* Fabr., метаморфоз которого был описан Ленцом (Lenz, 1928),⁴ отличается светло-коричневыми зубцами нижней губы, меньшим размером и непарной срединной лопастью на переднем крае гипофаринкса.

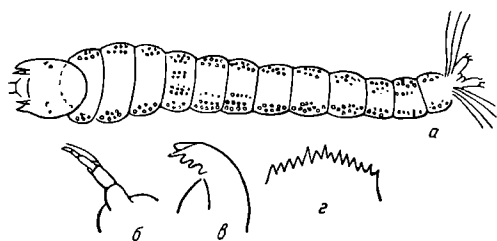


Рис. 3. Личинка I возраста.

а — общий вид личинки; б — антенна; в — верхняя челюсть; з — нижняя губа.

По очень краткому диагнозу личинки *S. pictulus* Mg. (Брусе, 1960) нам не удалось найти существенных отличий этого вида от *St. crassiforceps*. Судя по рисунку нижней губы и усика, можно сказать только, что они принадлежат к одному роду.

III возраст. Ширина головной капсулы 0.22—0.27 мм. Длина тела 3—6 мм.

II возраст. Ширина головной капсулы 0.12—0.14 мм. Длина тела 2—3 мм.

I возраст. Грязно-белая. Ширина головной капсулы 0.09—0.08 мм. Длина тела 0.45—1.5 мм. Зубцы нижней губы и верхней челюсти черноватые. Усики 5-члениковые (рис. 3, б), с противостоящими лаутер-



Рис. 4. Детали строения куколки.

а, б — зубцы задних углов 8-го сегмента; в — головной конец куколки с оральными рожками; з, в — оральные рожки.

борновыми органами на 2-м членике. 1-й членик более чем в 2 раза короче остальных, взятых вместе. Щетинка усика достигает вершины последнего членика. Верхняя челюсть с 4 нижними и 1 верхним зубцом (рис. 3, в). Нижняя губа с 3-вершинным срединным зубцом (рис. 3, з) и 6 боковыми. Тело вальковатое, из 13 члеников. Сегменты брюшка без длинных волосков

⁴ Определение вида сомнительно. Судя по работе Брундиша (Brundin, 1949), личинка и куколка, описанные Ленцом как *Stictochirininus histrio*, на самом деле относятся к виду *St. rosenschöldi* (Zett) Edw.

(рис. 3, *a*), столь характерных для личинок, ведущих в I возрасте планктонный образ жизни (Алексеев, 1955; Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955; Калугина, 1959).

Куколка

Длина 6.5—7 мм. Темно-коричневая или черная. На экзувии головогрудной отдел светло-коричневый, брюшной — прозрачный и почти бесцветный. Оральные рожки крупные (0.15—0.25 мм), коричневые, к концу изогнуты, с апикально-вентральной щетинкой (0.06 мм) и многочисленными шипиками и бородавками на поверхности (рис. 4, *в*, *г*, *д*). Орган дыхания состоит из 2 небольших негустых пучков беловатых нитей. В каждом пучке 2 коротких ствола (рис. 5, *б*). Мелкие коричневые крючки (рис. 5, *в*) по заднему краю 2-го брюшного тергита образуют сплошной ряд (рис. 6, *a*). 1-й, 7-й и 8-й брюшные тергиты без шагреневки. 2—6-й тергиты шагреневанные. Шипики (рис. 5, *г*), покрывающие эти тергиты, создают своеобразный рисунок (рис. 6). В передней четверти тергитов полоса самых крупных шипиков, в середине сегмента помельче, в задней четверти они

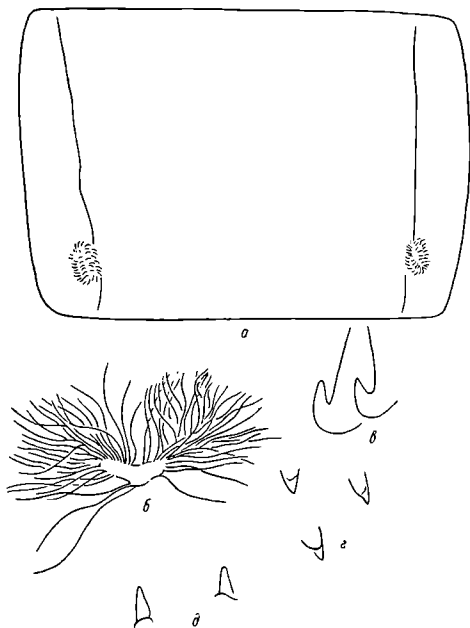


Рис. 5. Детали строения куколки.

a — 4-й брюшной сегмент с вентральной стороны; *б* — дыхательный орган; *в* — крючки заднего края 2-го брюшного тергита; *г* — шипики, покрывающие 2—6-й тергиты; *д* — шипики интерсегментальных участков 3—4-го, 4—5-го сегментов.

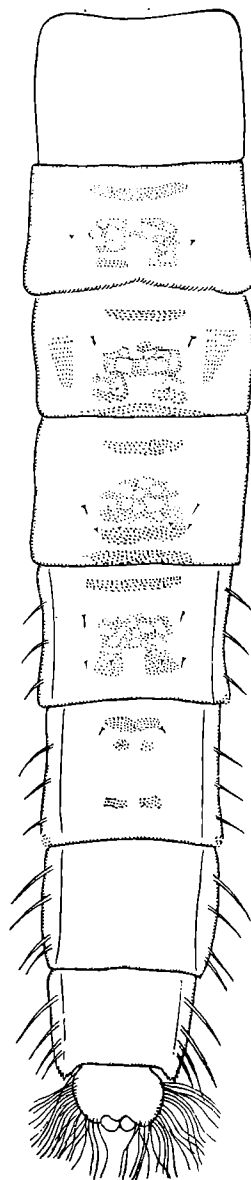


Рис. 6. Брюшко куколки самки со спинной стороны, ряд крючков заднего края 2-го тергита.

такие же, как в середине, или чуть крупнее. Задние края 3-го и 4-го тергитов и интерсегментальные участки между ними и 4-м и 5-м тергитом

покрыты шипиками (рис. 5, *д*), вершины которых направлены к переднему концу куколки. Боковые края 5—8-го сегментов с желтой полоской. В задних углах 8-го сегмента группа светло-коричневых зубцов (рис. 4, *а*, *б*).

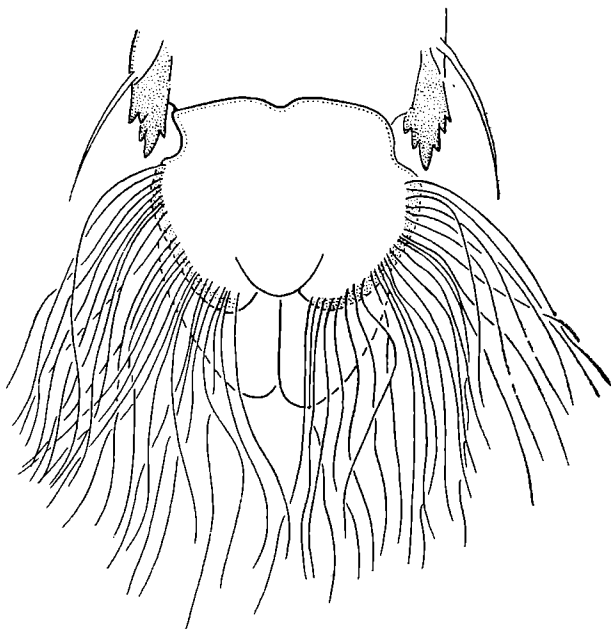


Рис. 7. Анальный плавник и зубцы задних углов 8-го сегмента куколки самца.

Число их колеблется от 4 до 13. Число краевых щетинок 5—8-го сегментов: 3, 3, 4, 4. Стерниты брюшка не шагреневаны. Куколочные ложные ножки 4-го стернита равны $\frac{1}{8}$ его длины (рис. 5, *а*). Анальный плавник короче своей ширины. Гоноподиальные чехлы у самцов (рис. 7) много длиннее, чем у самок.

Имаго

С а м е ц. Длина 4 мм. Крылья 3.5—3.7 мм. Черный или коричневаточерный. Усики 14-члениковые.⁵ Последний членик в 1.4—1.6 раза длиннее всех остальных, взятых вместе.

Максиллярный щупик 4-члениковый (рис. 8, *е*). 4-й членик немного длиннее 3-го; 2-й и 3-й одинаковой длины; 1-й членик очень короткий. Глаза голые, сверху над основанием усиков вытянуты в длинные прямые выступы. Лоб между глазами с широким выступом, густо покрытым короткими волосками. Лобные штифты обычно не развиты, но у некоторых особей на лобном выступе имеются крохотные, еле заметные штифтики.

Переднеспинка сверху не видна. Хетотаксия среднеспинки и щитка показана на рис. 9, *а*. Теки дорсо-медиальных (*DM*) и дорсо-латеральных (*DL*) щетинок окружены большими овальными светлыми пятнами (рис. 9, *в*). Посталярные щетинки не развиты, преалярных щетинок (*Pra*) — 12 (рис. 9, *а*, *б*).

Крыло (рис. 8, *д*): *r-m* черная, поверхность крыла около нее чуть дымчатая; *C*, *R*₁ и *R*₄₊₅ коричневые. *R*₁, *R*₄₊₅ покрыты волосками. У сухих коллекционных экземпляров хорошо видны кольцевые органы на *R*₁ и *r-m*.

⁵ У сухих коллекционных экземпляров волоски, покрывающие усики, часто обламываются, вследствие чего усики теряют характерное перистое строение. При хранении комаров в жидком фиксаторе волоски усиков сохраняются хорошо (рис. 8, *г*).

Развилок *Cu* под *r-m*. R_{2+3} впадает в край крыла значительно дистальнее R_1 . Крыловая чешуйка с бахромой волосков по краю. При большом увеличении микроскопа на крыле различается тонкий точечный рисунок.

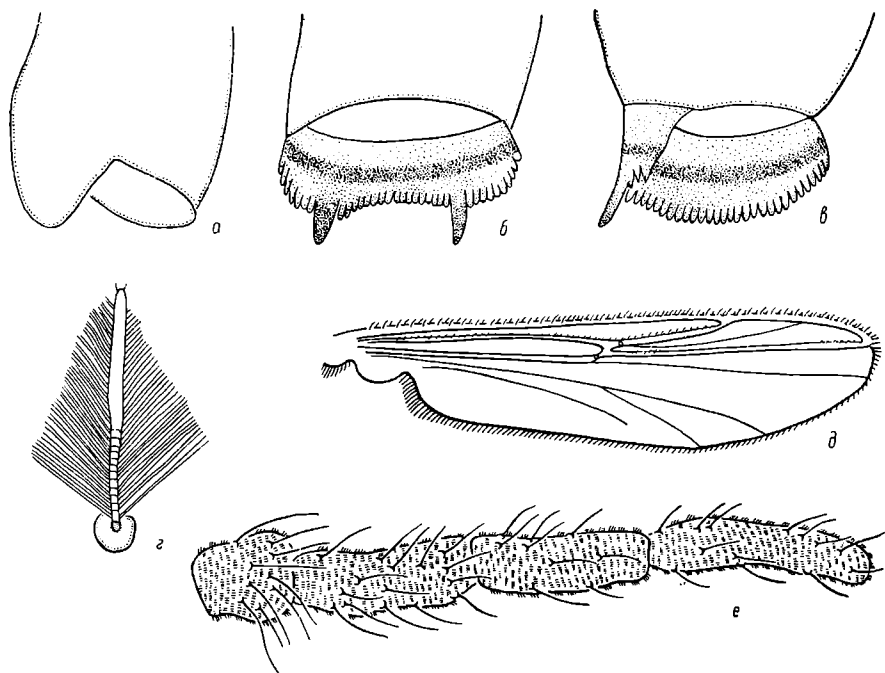


Рис. 8. Детали строения комара самца.

a — передняя голень; б — средняя голень; e — задняя голень; z — антенна; d — крыло; e — максиллярный щупик.

Ноги массивные, голени и бедра очень толстые. Волоски, покрывающие ноги, обычно не длиннее ширины соответствующего членика. Пуль-

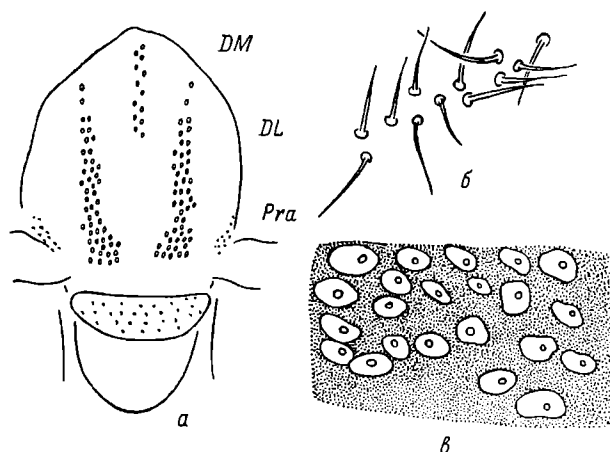


Рис. 9. Детали строения комара самца.

a — схема хеогатации среднеспинки: DM — дорсо-медиальные щетинки, DL — дорсо-латеральные щетинки, Pra — преалярные щетинки; б — преалярные щетинки; e — тески дорсо-латеральных щетинок (большое увеличение).

виллы и эмподий короче половины длины коготков. Передняя голень с широкой чешуйкой (рис. 8, a), длиннее 1-го членика лапки ($LR=0.7$ —

0.81) ⁶; передняя лапка без длинных волосков. Голени средних и задних ног со слитыми гребешками, зубчики которых свободны лишь по переднему краю.

Число шпор на гребешках голени варьирует. ⁷ Обычно гребешок средних голени с 2 шпорами (рис. 8, б), задних — с одной (рис. 8, в).

Гипопигий (рис. 10) темно-коричневый. Гоноксит в 2—2.5 раза длиннее гоностия. Последний подвижно сочленен с гонокситом и часто расположен к нему под углом в 90° или даже загнут вперед. ⁸ Гоностиль овальный, его внутренний край покрыт многочисленными крепкими щетинками.

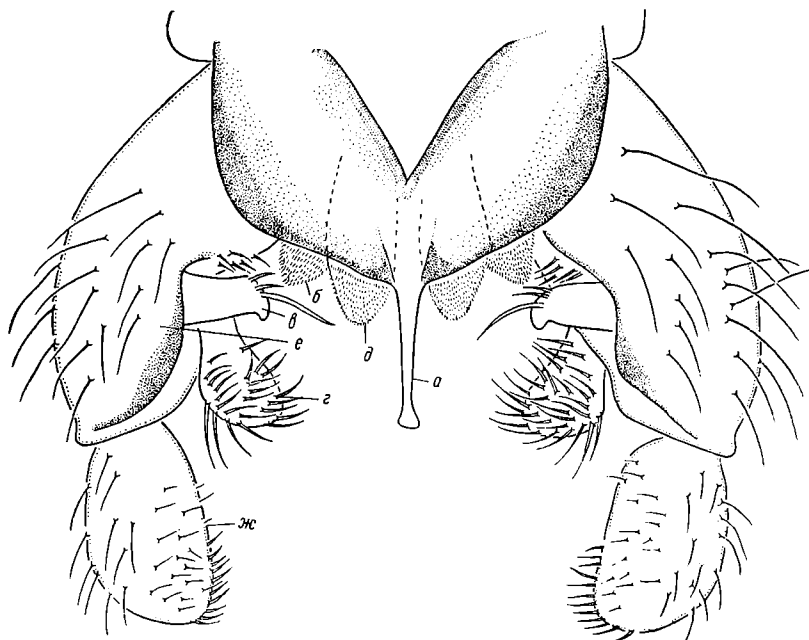


Рис. 10. Гипопигий самца.

а — 10-й тергит; б — вырост 9-го тергита; в — первый придаток; г — второй придаток; д — третий придаток; е — гоноксит; ж — гоностиль.

10-й тергит (Abul-Nasr, 1950), именовавшийся ранее анальным, или медиальным отростком 9-го тергита, в виде тонкого, длинного, светлого острия (рис. 10, а). Сам 9-й тергит с небольшими выростами, густо покрытыми короткими волосками (рис. 10, б). К гонокситу прикрепляются 3 придатка: первый (рис. 10, в) на вершине, с одной длинной и двумя короткими щетинками, второй несколько расширен на вершине и покрыт многочисленными, длинными, изогнутыми щетинками (рис. 10, г). Брундин

⁶ LR — отношение длины 1-го членика передней лапки к длине передней голени.

⁷ Строению гребешков и числу шпор на средней и задней голени придается важное таксономическое значение. По Гётгебюру (Goetghebuer, 1937) и Брундину (Brun-din, 1947), голени средних и задних ног имеют раздельные гребешки, причем узкий гребешок со шпорой, широкий без нее. По нашим наблюдениям, лишь один комар из ста имел по одной шпоре на гребешках голени всех четырех ног. У большинства особей гребешки средних голени имели две короткие шпоры, гребешки задних голени — одну. У очень немногих особей на гребешке одной средней или задней голени было две шпоры, на другой — одна, т. е. у одной и той же особи правая и левая голени имели разное число шпор. Так как число шпор на гребешках голени варьирует индивидуально, что наблюдается и у других видов тенепидид (Шилова, 1961, 1962), этот признак не может быть определяющим в характеристике рода.

⁸ У экземпляров, хранящихся в жидком фиксаторе, он направлен одинаково с гонокситом.

(Brundin, 1947) указывает, что длина второго придатка равна длине гонококситы. На самом деле он значительно короче гонококситы, так как отходит от его середины. От основания гонококситы, с его внутренней стороны, отходит третий придаток, который, как и выросты 9-го тергита, густо покрыт короткими волосками (рис. 10, *д*). У многих самцов гипопи-

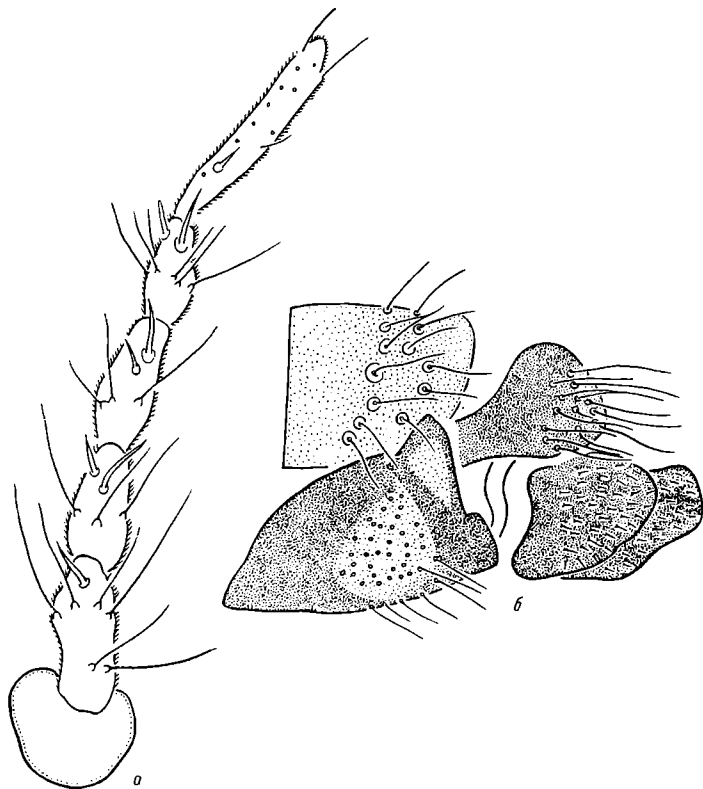


Рис. 11. Детали строения самки.

а — антенна; *б* — гениталии.

гий повернут вокруг своей оси на 90 и 180°. Такая инверсия происходит вследствие перекручивания 7-го брюшного сегмента при копуляции, о чем будет сказано ниже.

Комары-самцы легко опознаются по толстым ногам, особенно бедрам и голеням, короткому первому членику передней лапки и своеобразно устроенному, массивному гипопигию. Последнее и отражено в видовом названии — *S. crassiforceps*.

С а м к а. Окраска, хетотаксия, крыло, строение гребешков и число шпор на гребешках голеней средней и задней ног такие же, как у самца. Усики 6-члениковые (рис. 11, *а*). Длина тела 3.5—4 мм. Гениталии изображены на рис. 11, *б*.

Сравнение всех стадий развития *S. crassiforceps* с соответствующими стадиями развития рода *Stictochironomus* подтверждает целесообразность его отнесения к этому роду. Особенно же убеждают в этом признаки строения гипопигия (подвижное сочленение гоностили с гонококситом) и очень длинный относительно гоностили гонококсит, а также и целый ряд других признаков имаго.

Биология

В период вылета имаго *S. crassiforceps* огромными массами покрывают пни и землю около водоема. В одинаковом количестве они скапливаются как на наветренной, так и на подветренной стороне пней, как на освещенных солнцем местах, так и в тени. Особенно много комаров на пнях под отставшей корой. Максимальное их количество наблюдается у самой воды. Уже на расстоянии 10 м от уреза воды встречаются лишь единичные особи. Обычного для большинства тендипедид роения не наблюдается. Вспугнутые сачком комары поднимаются не выше 30—40 см над землей. Спаривание происходит на субстрате. При копуляции самец находится над самкой, их головы повернуты в одну сторону, конец брюшка самки загнут вверх, самца — вниз. Длительность копуляции от нескольких секунд до 1 мин. Перед ее окончанием самец и самка направлены головами в разные стороны. Расходятся они с заметным усилием. Инверсия гипопигия происходит при копуляции. У только что вылупившихся самцов положение гипопигия всегда нормальное. По-видимому, инверсия половых придатков связана с копуляцией на субстрате. Она отмечена также для спаривающихся на субстрате морских тендипедид, у которых наблюдается в качестве постоянного признака и до спаривания.

Малоподвижные личинки I возраста лишены волосков на теле. Они не ведут обычного для многих новорожденных личинок тендипедид планктонного образа жизни. В этом они сходны с новорожденными личинками некоторых других тендипедид, также откладывающих одиночные яйца. Очевидно, наличие планктонной стадии, как и положительного фототаксиса, связано с необходимостью рассеивания новорожденных личинок у видов, имеющих более или менее массивные кладки. Самки *S. crassiforceps* разбрасывают свои яйца на большом пространстве. Нам приходилось наблюдать низко летающих над водой самок в 5—7 км от берега.

Личинки живут преимущественно на песчаных грунтах с небольшой примесью ила, на глубине от 0.5 до 15—18 м. Они строят v-образные трубки на самой поверхности грунта, проникая в глубь его до 1 см. Питаются личинки, заглатывая детрит, бактерий и водоросли. В пищевом комке у них постоянно имеется значительная примесь песка. Вид имеет одну генерацию в год. Вылет имаго происходит с середины мая до первых чисел июня. При лабораторном воспитании личинки, вылупившиеся из яиц, также развивались целый год, несмотря на то, что температура воды в течение всего периода их развития была не ниже 18—19°.

S. crassiforceps распространен по всему Рыбинскому водохранилищу, за исключением моложского предустьевого участка. Наибольшая численность его наблюдается в шекнинском предустьевом участке и в Переборском заливе. Численность личинок по сборам дночерпателем не превышала 130 экз./м², биомасса — 0.3 г/м². Если учесть недостаточную пригодность дночерпателя для учета численности личинок на песчаных грунтах и обилие комаров в период вылета, то следует предположить, что плотность популяции должна быть значительно выше.

Вид известен из Голштинии (ФРГ) (Humphries, 1938; Thienemann, 1954) и Швеции (Brundin, 1947, 1949). По-видимому, имеет широкое распространение в озерах севера и центра европейской части Советского Союза. Отмечен в Эстонии (Lundström, 1910).

После подготовки к печати настоящей работы вышла большая статья Пальмена [E. P a l m e n. 1962. Studies on the ecology and phenology the Chironomids (Dipt.) of the Northern Baltic. Ann. Ent. Fenn., vol. 28, № 4], посвященная фенологии и экологии *Allochironomus crassiforceps* Kieff., и статья Яаакко Сюръемеки [Jaakko S y r j ä m ä k i. 1964. Swarming and mating behaviour of *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (Dipt.,

Chironomidae). Ann. Zool. Fenn., vol. 1, № 2], посвященная биологии комаров этого же вида. В первой работе содержатся сведения о широком распространении вида в районе Балтийского моря, у берегов южной Финляндии. В работе попутно приводятся также неопубликованные данные Писпа о строении личинки и куколки *A. crassiforceps*. В прилагаемых рисунках имеется ряд неточностей, которые ясно видны из сопоставления приводимых рисунков с нашими. Существенные различия между кладками, полученными как Писпа, так и нами в лабораторных условиях, объясняются, вероятно, какими-то различиями в условиях содержания. В работе Сьюремеки описываются вылет, роение, спаривание и другие стороны биологии взрослых особей по наблюдениям в природе и в лаборатории. Детально описав биологию вида *crassiforceps*, оба автора ошибочно относят его к роду *Allochironomus*.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Н. К. 1955. О расселении личинок хирономид по водоему. Вopr. ихтиол., вып. 5.
- Калугина Н. С. 1959. О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (*Diptera, Chironomidae*). Тр. Всес. гидробиол. общ., т. IX.
- Липина Н. Н. 1928. Личинки и куколки хирономид. Изд. Научн. инст. рыбн. хоз., М.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова. 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes* (*Diptera, Tendipedidae*). ДАН СССР, т. 105, № 1.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Определитель по фауне СССР. Изд. Зоол. инст. АН СССР, № 31.
- Шилова А. И. 1961. Новый род и вид тендипедид (*Diptera, Tendipedidae*). Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 11.
- Шилова А. И. 1962. Метаморфоз *Lipiniella arenicola* Shilova (*Diptera, Tendipedidae*). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Шилова А. И. 1964. О систематическом положении *Allochironomus crassiforceps* Kieff. (*Diptera, Tendipedidae*). Энтомол. обзор., т. 43, № 3.
- Abul-Nasr S. E. 1950. Structure and development of the reproductive system of some species of Nematocera. Philos. Trans. R. Soc. London (B), vol. 234.
- Brundin L. 1947. Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. Ark. f. Zool., Bd. 39 A, № 3.
- Brundin L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der Südschwedischen Urgebirgsseen. Inst. Fresh. Res. Drottningholm, Report 30.
- Bryce D. 1960. Studies on the larvae of the British Chironomidae (*Diptera*), with keys to the Chironominae and Tanypodinae. Trans. Soc. British. Ent., vol. 14, p. II.
- Goetghebuer M. 1937. Tendipedinae (Chironominae), In: E. Lindner. Die Fliegen der paläarktischen Region, 107, H 13, Stuttgart.
- Humphries C. F. 1938. The Chironomid of the Grosser Plöner See, the relative density of its members and their emergence period. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 33.
- Kieffer I. I. 1922. Chironomides nouveaux ou peu connus de la region palearctique. Ann. Soc. Sci. Bruxelles, T. 42.
- Lenz F. 1928. Chironomiden aus norwegischen Hochgebirgsseen. Zugleich ein Beitrag zur Seetypenfrage. Nyt. Magazin for Naturvidenskaberne, Bd. 66.
- Lundström C. 1910. Beiträge zur Kenntnis der Dipteren Finlands. VI. Chironomidae. Acta Soc. Faun. Flor. Fenn., vol. 33, № 10.
- Munsterhjelm G. 1920. Om Chironomidernas ägggläning och ägggrupper. Acta Soc. Faun. Flor. Fenn., vol. 47, № 2.
- Thienemann A. 1954. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. Die Binnengewässer, Bd XX, Stuttgart.

МЕТАМОРФОЗ *PARACHIRONOMUS VITOSUS* GOETGH. И НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ЕГО БИОЛОГИИ (DIPTERA, TENDIPEDIDAE)

Широко распространенный в Палеарктике вид *Parachironomus vitiosus* Goetgh. описан Гётгебюром (Goetghebuer, 1924) по имагинальной фазе. Личинка этого вида из Оки под названием «*Chironominae genuinae* № 7» была очень кратко описана Н. Н. Липиной (1926). А. А. Черновский (1949), не установив видовой принадлежности, относит личинку, описанную Липиной, к роду *Cryptochironomus* Kieff.

В 1954—1962 гг. в различных пунктах Рыбинского водохранилища мною было собрано более 100 комаров *P. vitiosus*. В 1961—1962 гг. удалось получить преимагинальные стадии развития: 9 самок отложили в лабораторных условиях кладки, из которых вывелись личинки I возраста. Личинки старших возрастных групп и куколки в большом количестве были собраны на Волге, в районе г. Мышкина.

Имея в распоряжении многолетние фаунистические сборы имаго, относительно большой материал по развитию и учитывая, что метаморфоз *P. vitiosus* ранее не был известен, я сочла целесообразным свести воедино все данные по систематике и биологии этого вида. Описания кладки, личинки I возраста, куколки и самки приводятся здесь впервые. Ввиду краткости первоописаний даются также переописания личинки IV возраста и самца.

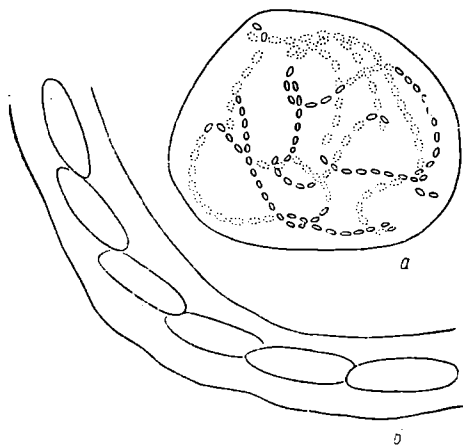


Рис. 1. Кладки и яйцевые тяги *Parachironomus vitiosus* Goegn.

а — кладка; б — яйцевой тяж кладки.

Яйца расположены в один ряд, их длинная ось ориентирована вдоль тяжа (рис. 1, б). Они желто-белые, каждое длиной 0.36 мм, шириной 0.12 мм.

Кладка

Имеет форму беловатого слизистого комочка (длина до 10 мм, ширина 5—7 мм). Яйцевой тяж располагается в виде беспорядочно идущих, крупных петель (рис. 1, а).

Слизь кладки бесцветная, рыхлая, легко растекающаяся, по оптическим свойствам близка воде.

Личинка

IV возраст. Тело вальковатое. Длина до 12 мм. Ширина головной капсулы 0.31—0.33 мм. Живые личинки бледно-розовые, голова яйцевидная, бесцветная; зубцы нижней губы, верхней челюсти и затылочный склерит почти бесцветные, чуть темнее головной капсулы. С каждой стороны головы по 3 глазка (рис. 2, Г). Антенны 5-члениковые (рис. 2, А). 1-й членик немногим более чем в 2 раза длиннее всех остальных, взятых вместе. Кольцевой орган расположен чуть ниже его середины. Щетинка состоит из двух ветвей, из которых одна значительно короче другой. Хетотаксия верхней губы очень простая. Хеты с ровными краями (рис. 2, Е).

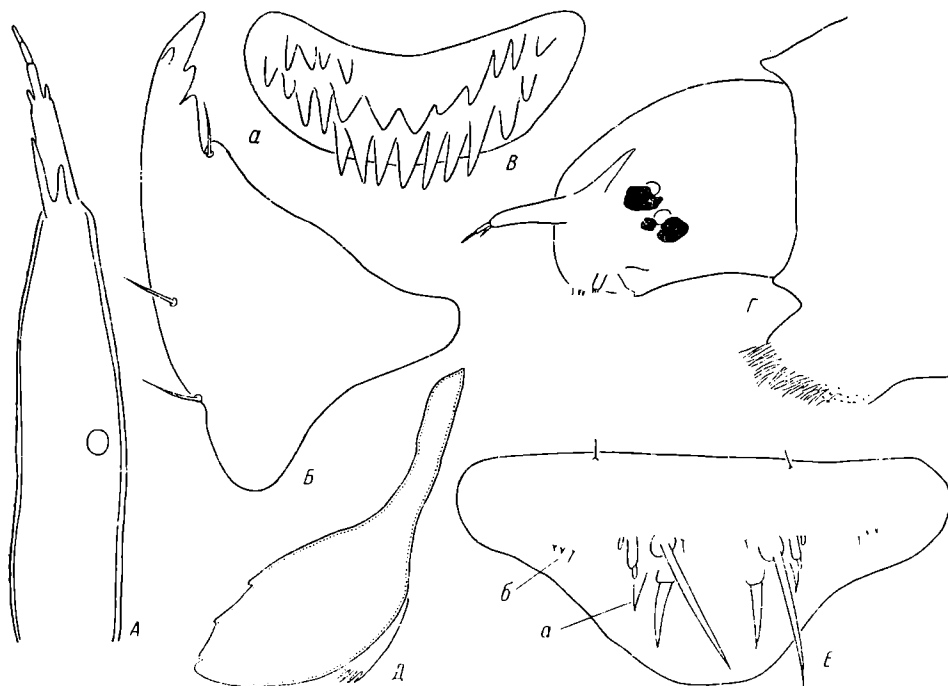


Рис. 2. Детали строения личинки IV возраста.

А — антенна; Б — верхняя челюсть: а — мечевидная щетинка; Б — эпифаринкс; Г — голова; Д — премандибула; Е — верхняя губа: а, б — хетоиды.

Впереди 2-членистого штифта располагается один крупный (рис. 2, Е, а), а ближе к наружному краю, близ основания премандибул, — два маленьких шиловидных хетоида и короткая щетинка (рис. 2, Е, б). Премандибула с узкой базальной и широкой вершинной половиной (рис. 2, Д). Эпифаринкс представлен слабо хитинизированной пластинкой с многочисленными желтыми зубцами, расположенными в 2—3 ряда, зубцы переднего ряда обычно наиболее длинные (рис. 2, В). Верхняя челюсть (рис. 2, Б) с очень широким основанием и сильно суженной вершиной, с 1 небольшим верхним зубцом (внутренним, по Черновскому, 1949) и тремя пижными (внешними, по Черновскому). Щетинка при основании зубцов простая (рис. 2, Б). Внутренний край нижней челюсти (рис. 3, А, В) с 4 пальцевидными выростами и щетинкой. Максиллярный щупик (рис. 3, Е) с двумя 2-членистыми, одним 3-членистым и двумя 1-членистыми штифтами. Кольцевой орган расположен близ основания 1-го членика. У переднего края челюсти могут быть развиты небольшие 1-членистые штифтики. Нижняя

губа с парным срединным и 7 боковыми зубцами. Крайний боковой зубец короче других, остальные зубцы почти одинаковы по высоте. Паралабиальные пластинки треугольные, с неровным передним краем и системой бороздок, отходящих приблизительно от центра пластинки в направлении ее переднего и заднего краев (рис. 3, Г). Гипофаринкс (рис. 3, Б, Д)

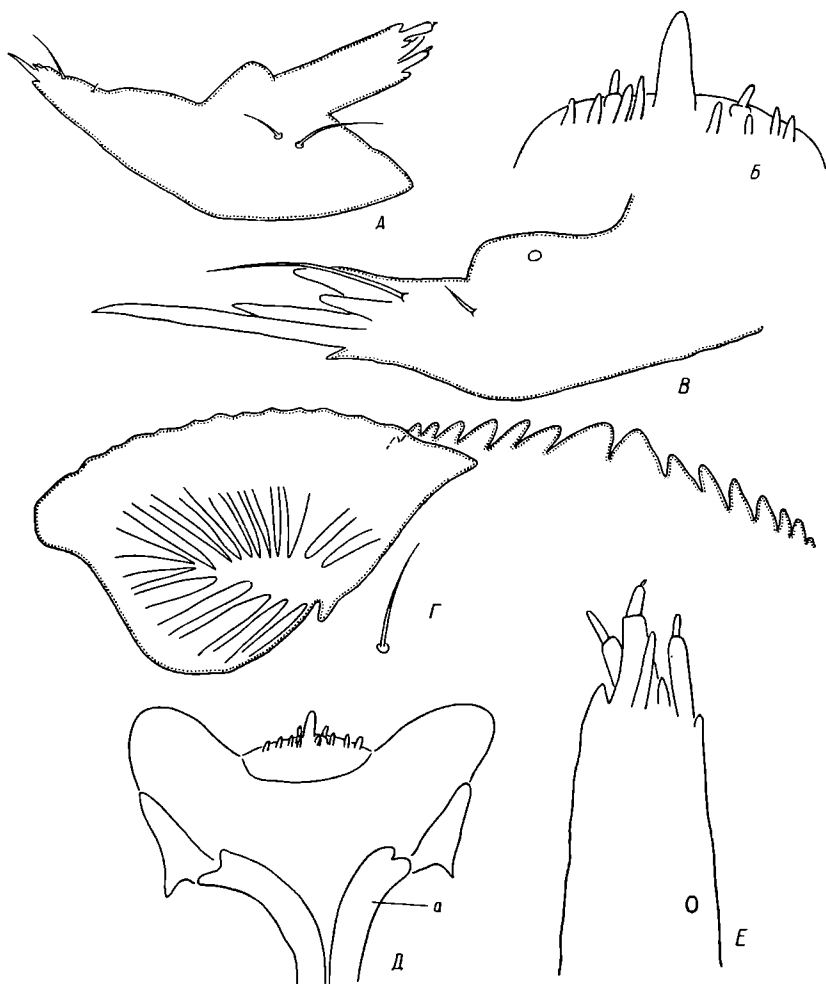


Рис. 3. Детали строения личинки IV возраста.

А — нижняя челюсть; Б — срединная лопасть гипофаринкса; В — внутренний край нижней челюсти; Г — нижняя губа и паралабиальная пластинка; Д — гипофаринкс; а — слюнный проток; Е — щупик нижней челюсти.

с двумя крупными боковыми лопастями, между которыми на небольшой срединной лопасти располагаются чувствительные штифты: один крупный, срединный, по обе стороны от него по одному 2-членистому и по четыре 1-членистых. Следует отметить очень широкие слюнные протоки, открывающиеся у основания гипофаринкса (рис. 3, Д, а). Верхние анальные папиллы короче нижних. По строению верхней челюсти и паралабиальных пластинок вид наиболее близок к *Parachironomus* ex gr. *pararostratus* Lenz, но хорошо отличается от последнего, а также и от других видов рода почти бесцветными ротовыми органами, парным срединным зубцом нижней губы, строением премандибулы и формой усика.

III возраст. Ширина головной капсулы 0.20—0.21 мм.

II возраст. Ширина головной капсулы 0.12—0.13 мм.

I возраст. Длина тела 1.1 мм. Ширина головной капсулы 0.06—0.09 мм. Головная капсула светлая, с черными глазками и зубцами нижней губы; с каждой стороны головы по 2 крупных глазка (рис. 4, *д*), расположенных один над другим, нижний чуть больше верхнего.

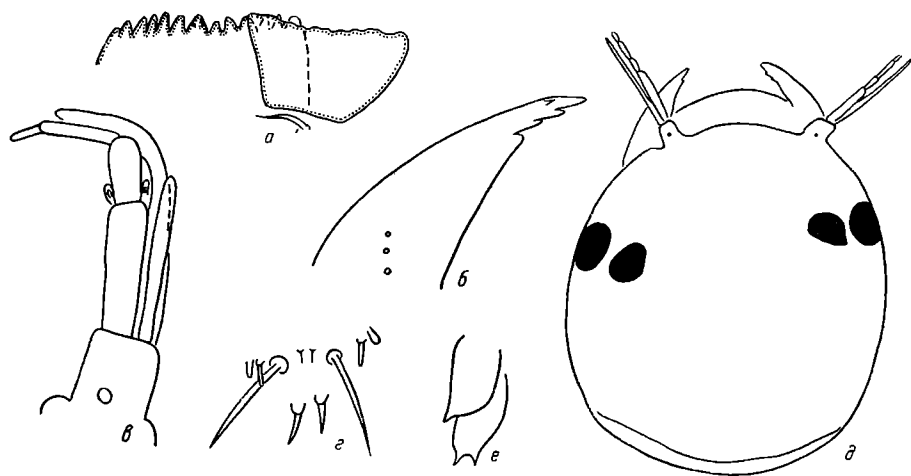


Рис. 4. Голова и ротовой аппарат личинки I возраста.

а — нижняя губа; *б* — верхняя челюсть; *в* — антенна; *г* — хетотаксия верхней губы; *д* — голова; *е* — анальные папиллы.

1-й членик усика в 3—3.5 раза короче всех остальных, взятых вместе (рис. 4, *в*). Хетотаксия верхней губы такая же, как у личинки IV возраста, но хетоиды не развиты (рис. 4, *г*). Нижняя губа (рис. 4, *а*) с 6 боковыми зубцами с каждой стороны непарного срединного зубца, который имеет едва заметные боковые зарубки. Паралабиальные пластинки без штриховки, с неровным передним краем. По бокам 1—7 брюшных сегментов по 2 волоска, длина которых почти равна ширине несущих сегментов. На спинной поверхности тех же сегментов 3—4 пары коротких волосков, длина которых в 2—3 раза меньше ширины сегмента. Верхние анальные папиллы с 2 шипами у вершины, нижние с 1 шипом (рис. 4, *е*).

Куколка

Длина 8—10 мм. Зеленовато-желтая или желтовато-зеленая. Экзугивный прозрачный, грудь желтоватая, брюшко почти бесцветное. Оральные рожки короткие (0.05 мм), с апикальной щетинкой, сидящей близ самой вершины и обычно с 1—2 шипиками на вершине (рис. 5, *А*). Грудь в передней четверти со спинной стороны с крупнозернистой структурой. Около крыловых чехлов — тупые короткие боковые выросты (рис. 5, *Б, а*). Дыхательные органы в виде небольших пучков толстых серебристых нитей (рис. 5, *Б, Д*); их вершины заострены и несут редкие мелкие шипики (рис. 5, *В*). 1-й брюшной сегмент в передней, а иногда у самца и второй в задней трети с небольшими боковыми выростами (рис. 6, *а, б*). Ряд крючков по заднему краю 2-го брюшного тергита сплошной (рис. 6, *в*), почти равен $\frac{1}{3}$ ширины сегмента. На 3—6-м тергитах развиты поля из шипиков (рис. 6, *г*). Остальные тергиты брюшка иногда имеют на своей поверхности лишь короткие волоски. У задних углов 8-го брюшного сегмента (рис. 5, *Г*) всегда развиты короткие светлые шипики, их число сильно варьирует

(3—7). Анальный плавник, помимо обычных краевых шланговидных щетинок, имеет две такие же щетинки на дорсальной поверхности. Число шланговидных щетинок 5—8-го сегмента 2, 3, 4, 5. 4-я краевая щетинка

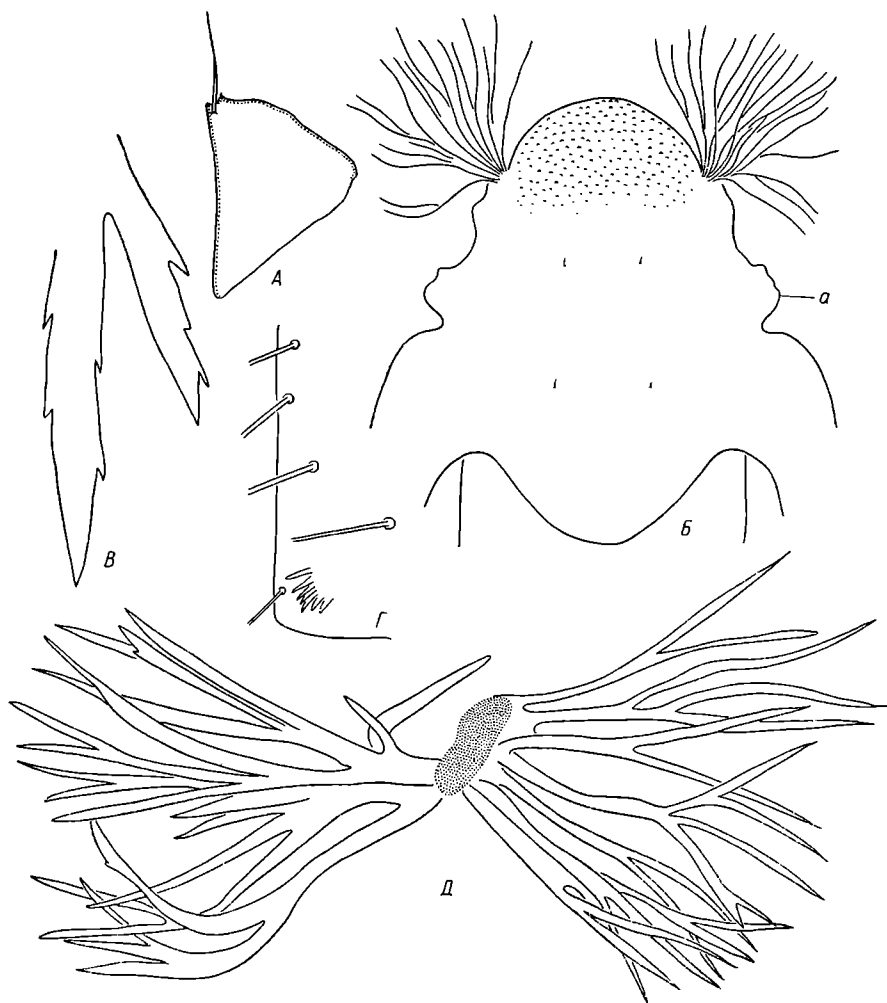


Рис. 5. Детали строения куколки.

А — оральные рожки; Б — голопорушь со спинной стороны; а — боковой вырост; В — дыхательные нити; Г — задний угол 8-го брюшного сегмента; Д — орган дыхания.

8-го сегмента расположена дальше от его бокового края, чем остальные (рис. 5, Г).

Сходна с куколкой *Parachironomus arcuatus* Goetgh., но отличается от нее более крупным размером, формой и числом боковых выростов на груди и отсутствием шипиков («шагрени») на 2-м брюшном тергите.

Имаго

С а м с ц. Ярко-зеленый с темно-зелеными полосами среднеспинки или без них. Щупики черноватые. 1-й членик щупика более чем в 2 раза короче 2-го, 2-й равен 3-му, 4-й членик почти в 1.5 раза длиннее 3-го. 1-й членик усика оранжевый. Стержень черноватый. 12-й членик в 3 раза

длиннее всех остальных, взятых вместе. Лобные штифты не развиты. По бокам переднеспинки группы щетинок. Имеются дорсо-медиальные и дорсо-латеральные ряды щетинок. Передняя голень у дистального конца черная, ее дистальный конец с чешуйкой и 3—4 длинными щетинками над ней. 1-й членик передней лапки всегда светлый, без черной перевязи, в 1.1—1.2 раза длиннее передней голени; 2-й членик светлый, иногда с черным дистальным концом; 3-й сероватый, с более темным дистальным концом, очень редко весь черный; 4-й и 5-й членики черные, как и 5-й членик средних и задних лапок. 2-й, 3-й и дистальная половина 1-го членика передних лапок покрыты длинными, в 3—5 раз превышающими ширину члеников, светлыми волосками. Голени средних

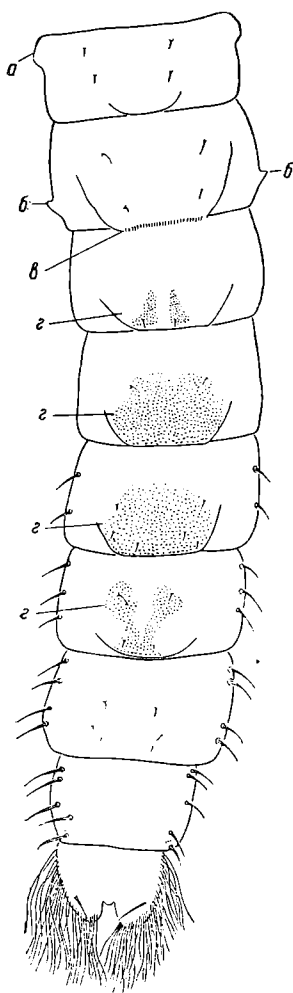


Рис. 6. Брюшко куколки со спинной стороны.

a — вырост 1-го сегмента;
b — вырост 2-го сегмента;
c — ряд крючков заднего края 2-го тергита; *d* — шипики 3—6-го тергитов.

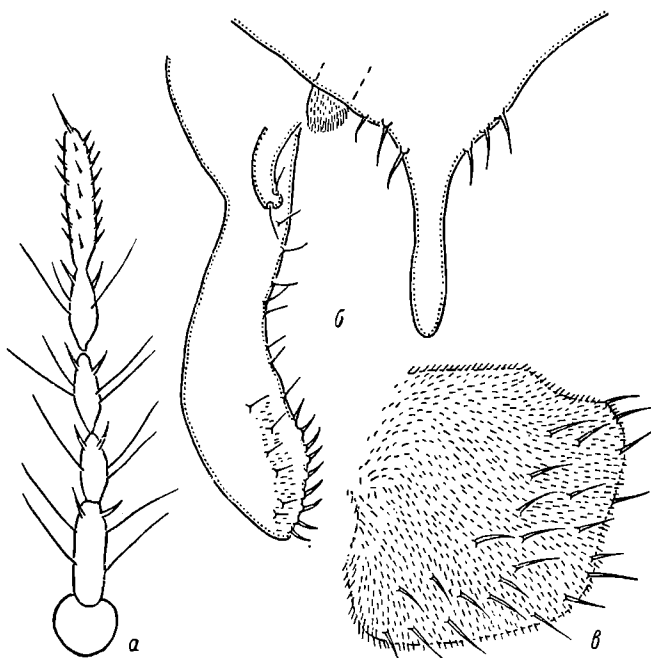


Рис. 7. Детали строения комара.

a — антенна самки; *b* — гипопигий самца; *c* — церка самки.

и задних ног с двумя раздельными гребешками; на средней ноге гребешки голени одинаковой ширины, на задней паружный гребешок значительно уже внутреннего. Каждый гребешок с одной хорошо развитой шпорой.

Гипопигий (рис. 7, *b*) с расширенным ланцетовидным гоностилем и двумя парами придатков. Нижние придатки едва заметны и густо покрыты очень короткими волосками, верхние — палочковидные, с двумя короткими щетинками на вершине. Внутренний край гоностилия в апикальной части с 7—10 толстыми короткими щетинками. Длина 5 мм.

Самец хорошо опознается по строению гипопигия и окраске передней ноги.

С а м к а. Окраска, хетотаксия груди и строение гребешков голеней как у самца. Усики (рис. 7, *a*) зеленые, с черноватым последним члеником;

их 2-й членик длиннее последующего, но несколько короче 6-го; 3—5-й членики равны по длине между собой. Лобные штифты не развиты. 1-й членик передней лапки в 1.4—1.5 раза длиннее передней голени. Церки почти квадратные (рис. 7, в). Длина 3.5—4.5 мм.

Самка хорошо отличается от близких видов рода черным дистальным концом передней голени и светлым первым члеником передней лапки.

Биология

Личинки на участках со слабым течением обитают на заиленном песке с примесью глины, камней и остатков растительности, на непроточных участках встречаются также и среди растительности.

Из секрета слюнных желез они строят прозрачные «кожистые» домики, плотно прикрепляя их к субстрату. «Строительные» нити, из которых личинки плетут домики, очень толстые и хорошо видны даже при малом увеличении микроскопа: их поперечное сечение соответствует диаметру слюнных протоков личинок, они значительно толще, чем у *Tendipes plumosus* L. и *Camptochironomus tentans* F. Передний конец домика, перед которым личинка строит конусовидную ловчую сеть, несколько шире заднего. Форма сети видна спустя минуту после начала ундуляции, она приобретает окраску осевших на внутренней стенке водорослей и детрита. Каждые 1.5—3 мин. личинка съедает сеть вместе с уловом и строит новую, на сооружение которой требуется 15—20 сек. Процесс фильтрации очень хорошо можно наблюдать, если поместить личинок IV возраста в чашки Петри с чистой водой и добавить в них водоросли. Простым глазом видно, как личинка, совершая волнообразные движения, прогоняет воду через домик и улавливает водоросли ловчей сетью, которая из невидимой, бесцветной становится ярко-зеленой. Следует отметить, что даже окукливающиеся личинки, выгнанные из убежища, строят новый домик и продолжают фильтровать и питаться вплоть до окукливания.

Куколка покидает домик перед самым выходом имаго.

P. vitiosus в условиях Рыбинского водохранилища имеет две генерации в год. Первый вылет в середине или конце июня, второй в середине или конце августа. По наблюдениям Манди (Mundie, 1957), в водоеме Кемптонского парка (Англия) личинки, развивающиеся на глубине до 6 м, дают две генерации, глубже 6 м — одну.

Плодовитость около 300 яиц. Продолжительность эмбрионального развития зависит от температуры и при 18—20° длится 3—4 дня. В лабораторных условиях, в непроточной воде, личинки I возраста не развивались, тогда как в этих же условиях личинки I возраста других видов рода и личинки IV возраста этого же вида благополучно заканчивали метаморфоз.

Вид широко распространен: Рыбинское водохранилище, реки Волга, Ока (Липина, 1926), бассейн Амура (в желудке рыб; Константинов, 1950), р. Сырца (Громов, 1959), водоемы Прибалтики (Pagast, 1931; Тыльп, 1958а, 1958б; Эльберг, 1959) и Белоруссии (Драко, 1963). Известен также из Англии, Шотландии, Голландии, Бельгии, Франции, Австрии, Швеции, Болгарии, Польши (Edwards, 1929; Goetghelue, 1937; Brundin, 1947, 1949; Цветков, 1955; Mundie, 1957; Romaniszyn, 1958).

ЛИТЕРАТУРА

- Г р о м о в В. В. 1959. Донная фауна нижнего течения р. Сырцы. Изв. Естественно-науч. инст. при Перм. гос. ун-ву., т. XIV, вып. 3.
Д р а к о М. М. 1963. Фауна и экологические особенности личинок хирономид естественных водоемов БССР. Тез. докл. X научн. конф. по внутр. вод. Прибалтики, Минск.

- К о н с т а н т и н о в А. С. 1950. Хиროномиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. эксп. 1945—1949 гг., т. I, Изд. Общ. исп. природы, М.
- Л и п и н а Н. Н. 1926. Личинки хиროномид из бассейна р. Оки. Работы Окской биол. ст., т. IV, Муром.
- Ч е р н о в с к и й А. А. 1949. Определитель личинок комаров сем. *Tendipedidae*. Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. Инст. АН СССР, № 31.
- Т ы л ь п Б. 1958а. О фауне личинок хиროномид Эстонии. Ежегодн. общ. естествоисп. № 1, АН ЭССР, Тарту.
- Т ы л ь п Б. 1958б. Хиროномиды реки Эмайги и их значение в составе донной фауны. Автореф. дисс. Тарту.
- Ц в е т к о в Л. 1955. Хиროномидната фауна на българските черноморски езера. Изв. Зоол. инст., Кп. IV и V, София.
- Э л ь б е р г К. 1959. К фауне хиროномид окрестностей озера Вьртсьярв. Энтомол. сб., № 1, Тарту.
- B r u n d i n L. 1947. Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. Ark. f. Zool., Bd. 39, A, № 3, Stockholm.
- B r u n d i n L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Rept. Inst. Freschwat. Res., Drottningholm, Report 30.
- E d w a r d s F. W. 1929. British nonbiting midges (*Diptera*, *Chironomidae*). Trans. Ent. Soc. London, vol. 77, № 2.
- G o e t g h e b u e r M. 1921. Chironomides de Belgique et specialement de la zone des Flandres Mem. Musée Roy. d. Hist. Nat. Belg., T. 8, № 7.
- G o e t g h e b u e r M. 1937. *Tendipedidae* (*Chironomidae*). 6) Subfamilia *Tendipedinae* (*Chironominae*). In: E. L i n d n e r. Die Fliegen der paläarktischen Region. 107, H. 13, Stuttgart.
- M u n d i e J. H. 1957. The ecology of chironomidae in storage reservoirs. Trans. Roy. Ent. Soc. London, vol. 109, № 5.
- P a g a s t F. 1931. Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-Sees in Kurland. Folia Zool. Hydrobiol., vol. 3, Riga.
- R o m a n i s z y n W. 1958. Klucze do oznaczania owadów Polski. Cz. 28. zeszyt. 14a, Warszawa.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ДАННЫЕ О ПИТАНИИ *CRICOTOPUS SILVESTRIS* F.

Литературные сведения о питании личинок *Cricotopus silvestris* F. весьма разноречивы. Одни авторы считают личинок *Cricotopus* хищниками, другие — всеядными, третьи — типичными фитофагами (Грандильевская-Дексбах, 1926; Черновский, 1949; Гостеева, 1950; Пчелкина, 1950; Константинов, 1952; Шилова, 1955; Луферов, 1956). В. П. Луферов говорит о большой пищевой пластичности личинок тендипедид, в частности *Cricotopus silvestris*. Он считает этот вид типичным фитофагом, но наблюдал хищничество личинок, вызванное голодом.

Обычно для выяснения состава корма проводятся вскрытия кишечника. Но не все частицы, обнаруженные в них, служат кормом, так как личинки часто заглатывают и то, что не усваивается организмом.

Цель наших опытов выяснить усвояемость некоторых видов пищи личинками *Cricotopus silvestris*.

Опыты проводились с применением радиоактивного углерода по схеме, описанной в работе А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (1961). В качестве корма, меченого C^{14} , личинкам давали водоросли, бактерии, растительный детрит и животных (босмин) в свежем или полураспадавшемся состоянии. Для опытов использовались личинки III и IV возрастов, выведенные из одной кладки. Они рассаживались по 15—20 экз. в кристаллизаторы, в которые предварительно, за несколько часов до начала опыта, вносился в избытке меченый корм в виде взвеси. К началу опыта корм успевал осесть тонким слоем на дне кристаллизатора. Его концентрация в расчете на 1 дм² площади дна кристаллизатора составляла 15—25 мг сырого веса. Опыты продолжались 4—8 час., после чего личинок пересаживали в воду с нерадиоактивным кормом, где они освобождали кишечники от непереваренных остатков. Затем личинки убивались формалином, промывались в проточной воде, чтобы устранить прилипшие к поверхности тела зараженные частицы, и помещались на предметное стекло в кашлю 0.01%-го агара, где равномерно распределялись по площади 1.5 см². Затем препараты высушивались, и под счетчиком определялась радиоактивность C^{14} в высушенных препаратах.

Контрольные личинки после умерщвления подвергались тем же процедурам, что и опытные.

Количество органического углерода корма, усвоенное личинками за время опыта (C_y), рассчитывали по формуле:

$$C_y = r \cdot C_r, \text{ мг } C/\text{экз.},$$

где r — радиоактивность 1 высушенной личинки (в имп./мин.) в конце опыта с поправкой на самопоглощение излучения в ее теле; C_r — количество органического вещества корма в мг, приходящееся на 1 имп. его радиоактивности.

Коэффициент самопоглощения излучения в теле личинок, определенный согласно ранее описанному методу (Сорокин, 1960), оказался равным 1. Величина C_y определялась как отношение содержания органического углерода в определенном количестве взвеси корма к его радиоактивности. Содержание углерода в веществе корма определялось мокрым сжиганием, а радиоактивность — подсчетом на фильтрах.

Наряду с величиной C_y мы рассчитывали индекс усвоения (P), с тем чтобы судить об интенсивности питания, по формуле:

$$P = \frac{C_y \cdot 24 \cdot 100}{T \cdot V} \%,$$

где V — среднее содержание углерода в теле личинок; T — продолжительность опыта. Индекс усвоения использовался для характеристики сравнительной интенсивности питания и усвоения личинками разного мечаеного корма.

Усвояемость различных видов пищи личинками *Cricotopus silvestris*

Вид корма	Состояние корма	Продолжи- тельность опыта (час.)	Усвоено за время опыта (г · С, мг С/экз.)	Индекс ус- воения (Р, %)	
Coelosphaerium.	Живой.	6	6000	26.6	
	Гнилой.	8	9070	30.23	
	Живой.	4	2584	17.2	
Aphanisomenon.	»	4	992	6.6*	
	»	6	4413	19.6	
	»	6	7070	31.4	
Nitzschia.	Полуразложив- шийся.	8	2137	7.12	
	Живой.	6	586	2.6	
Scenedesmus.	Убитый.	6	4963	22.1	
	Гнилой.	8	5713	19.04	
Chlorella.	Живой.	6	227	1.0	
	Свежий.	8	84	0.28	
Элодея, детрит.	Гнилой (2 суток при 30°).	8	219	0.73	
	Свежий.	8	272	0.91	
Нитчатые, детрит.	Гнилой.	8	502	1.67	
	Живые.	8	787	2.62	
4		2200	14.7		
4		0	0.0*		
Бактерии.	»	5	746	3.97	
		5	125	0.67	
		5	2638	14.1	
		5	247	1.32	
Босмины.	200 экз.	»	5	746	3.97
	100 экз.	»	5	125	0.67
	200 экз.	Убитые.	5	2638	14.1
	100 экз.	Разложившийся.	5	247	1.32

Результаты опытов (см. таблицу) показывают, что *Cricotopus silvestris* очень энергично потребляет и усваивает живые водоросли, не обладающие прочными оболочками: синезеленые *Coelosphaerium* и *Aphanisomenon* и диатомовые *Nitzschia*. Живые зеленые водоросли усваиваются плохо, но убитые или полуразложившиеся усваиваются так же хорошо.

* Корм поддерживается во взвешенном состоянии.

как синезеленые и диатомовые. Этот факт был отмечен и для *Tendipes plumosus* (Сорокин, Мешков, 1958). Личинки потребляют и усваивают бактерий, хорошо поедают босмин. Растительный детрит, как свежий, так и полуразложившийся, используется личинками слабо. Плохо поедаются и разложившиеся рачки.

Из предложенных кормов лучшими для личинок *Cricotopus silvestris* оказались живые и отмершие планктонные водоросли и отмерший зоопланктон. Обычно они потребляют свежесаждающиеся из водной толщи остатки планктона, водоросли обрастания.

Личинок *Cricotopus* нельзя считать активными хищниками. При лабораторных наблюдениях над ними мы замечали, что они никогда не ловят приближающихся к ним живых рачков и других мелких беспозвоночных. Напротив, они как бы пугаются их и прячутся в домики. Однако если какое-нибудь из этих животных, проплывая мимо домика *Cricotopus*, случайно приклеивается к паутине, из которой он сделан, то личинка, после того как попавшаяся добыча прекратит судорожные движения, с помощью которых она стремится освободиться, поедает ее. При этом она вгрызается в жертву мандибулами, а ее эпифарикс непрерывно производит загребавшие движения сверху вниз. Постепенно вгрызаясь в жертву, личинка съедает все ее внутренние части.

Таким образом, животная пища, по-видимому, входит в нормальный рацион *Cricotopus silvestris*.

ЛИТЕРАТУРА

- Гостеева М. Н. 1950. Комар *Cricotopus silvestris* как вредитель рыбьей икры. Зоол. журн., т. 29, вып. 2.
- Грандильевская - Дексбах М. Л. 1926. Личинки *Chironomidae* литоральных зарослей Косинских озер. Тр. Косинск. биол. ст., вып. 4.
- Константинов А. С. 1952. К биологии и развитию *Chironomus dorsalis* Meig. Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 57, вып. 1.
- Луферов В. П. 1956. Некоторые данные о хищном питании личинок *Tendipedidae*. ДАН СССР, т. III, № 2.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Пчелкина Н. В. 1950. О питании некоторых водных личинок двукрылых. Тр. Всес. гидробиол., общ., т. II.
- Сорокин Ю. И. 1960. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода для определения усвояемости протококковых водорослей мотылями *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Черновский Д. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шилова А. И. 1955. К вопросу о питании личинки *Cricotopus silvestris* в связи с характером строения ротового аппарата. ДАН СССР, т. 100, № 6.

ЖЕЛЕЗЫ ЛИЧИНОК РУЧЕЙНИКОВ. II. ЖИЛЬСОНОВЫ ЖЕЛЕЗЫ¹

Жильсоновы железы впервые описаны в конце прошлого столетия (Gilson, 1896) у личинок *Phryganea grandis* L. и *Limnophilus flavicornis* Fbr. У *Ph. grandis* они имеются на всех сегментах груди. Это парные сложные трубчатые железы, открывающиеся наружу на средней линии

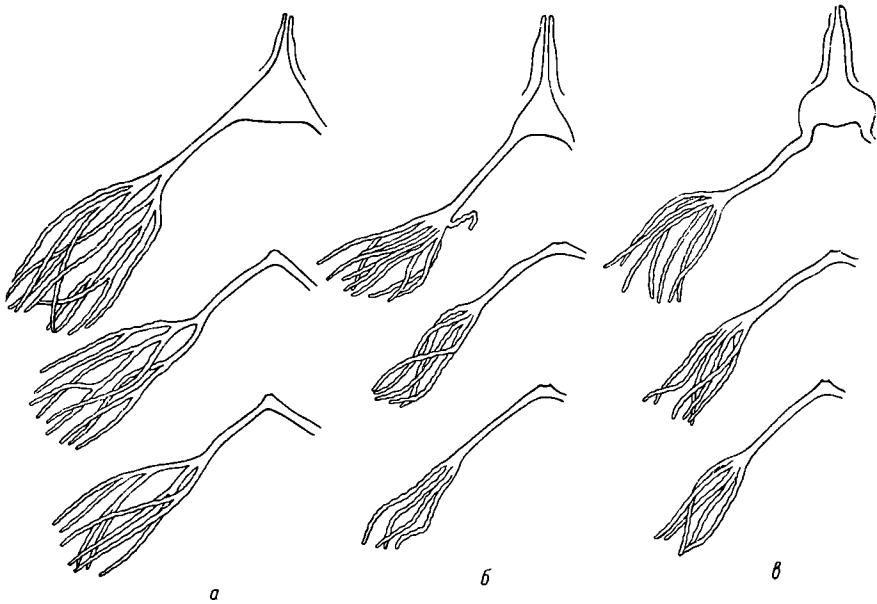


Рис. 1. Жильсоновы железы личинок семейства *Phryganeidae*.

а — *Phryganea grandis* L.; б — *Agrypnia pagetana* Curt.; в — *Oligostomis reticulata* L.

стернита отверстием непарного выводного протока (рис. 1, а). Секретирующая часть железы располагается с вентральной стороны сегмента и состоит из 10—15 четковидных трубочек в железах проторакса и из 5—7 трубочек в железах мезо- и метаторакса. Трубочки, постепенно сливаясь, образуют общий проток, который соединяется с протоком железы противоположной стороны. Два парных протока проторакальных желез при своем соединении образуют небольшой резервуар, от которого отходит общий выводной проток, открывающийся на вершине роговидного выроста простернума. Парные протоки мезо- и метаторакса при слиянии резервуара не образуют. Их общий выводной проток очень короток и открывается наружу простой порой.

¹ Сообщение I напечатано в сб.: Матер. по биол. гидрол. волижск. водохр., Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 1963.

Жильсонова железа *Limnophilus flavicornis* непарная трубковидная и имеется только на первом грудном сегменте. Она проходит вдоль нервной цепочки до середины второго сегмента, где образует одну-две петли. Выводное отверстие помещается на вершине роговидного выроста простернума. На примере личинок *Anabolia sororcula* McL., *Glyptotaelius pellucidus* Retz., *Halesus interpunctatus* Zett., *Stenophylax rotundipennis* Br., *Limnophilus griseus* McL., *L. sparsus* Ramb., *L. stigma* Curt., *L. rhombicus*

L., *L. politus* McL. мы пытались проследить вариации строения жильсоновой железы в пределах семейства *Limnophilidae*. Однако выяснилось, что у представителей всей этой группы железа достаточно однообразна (рис. 2). Несколько варьирует только ее длина и форма дистальной петли. Каких-либо следов парности строения обнаружить не удалось. Из семейства *Phryganeidae* изучены *Agrypnia pagetana* Curt., *A. obsoleta* Hag., *Oligostomis reticulata* L., *Phryganea grandis* L., *Ph. striata* L., и др. Проторакальные железы этих видов различаются преимущественно по форме резервуара, которая изменяется от приблизительно конической до куполовидной (рис. 1, а, б, в). Несколько колеблется число железистых трубочек. Таким образом, в пределах обоих семейств строение проторакальных желез довольно постоянно. Но в одном случае это парные, метамерно расположенные железы, в другом — непарная железа одного сегмента. Общим для обоих семейств является рог, на вершине которого открываются проторакальные железы.

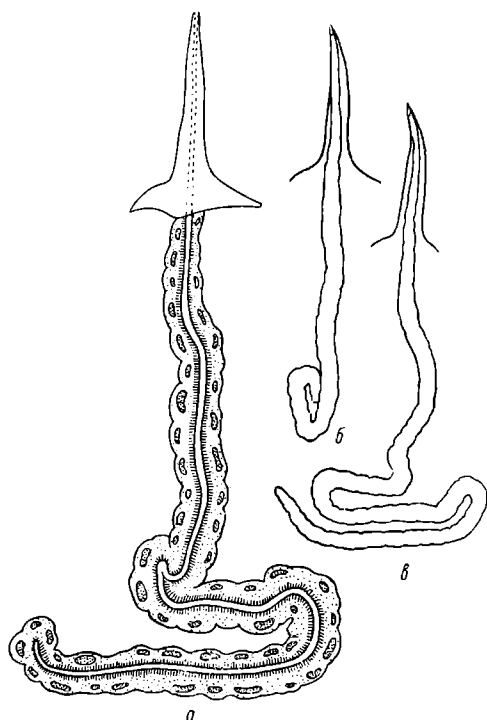


Рис. 2. Жильсоновы железы личинок семейства *Limnophilidae*.

а — *Limnophilus stigma* Curt.; б — *Stenophylax rotundipennis* Br.; в — *Glyptotaelius pellucidus* Retz.

Гистологически железы *Limnophilidae* и *Phryganeidae* также хорошо различаются. Непарный выводной проток, резервуар и парные протоки желез фриганиеид образованы тонким бесцветным хитином. Секретирующие трубочки состоят из ряда железистых клеток, пронизанных внутриклеточным каналом. Хитиновая выстилка канала морщинистая, и в соответствии с морщинами на протяжении протока изменяется диаметр его просвета (рис. 3, а, б). Железистые клетки крупные, с большим овальным ядром. Границы между ними неясные. В слое плазмы, прилегающему к протоку, хорошо выражена радиальная исчерченность. Железы расположены под нервной цепочкой.

У *Limnophilidae* непарная железа представляет единую трубку. Железистый эпителий состоит из крупных одноядерных клеток с довольно ясными границами (рис. 3, в). Вопреки мнению Жильсона, который считал, что концевой отдел железы представляет собою тонкую хитиновую трубку, железистый эпителий располагается вокруг протока на всем его протяжении, от дистального конца до выводного отверстия, но секреторные клетки концевой отдела значительно мельче, чем основного. В апикаль-

ной части клеток заметна ясная радиальная исчерченность. Внутренний канал железы межклеточный, а его хитиновая выстилка гладкая. Железа располагается над нервной цепочкой.

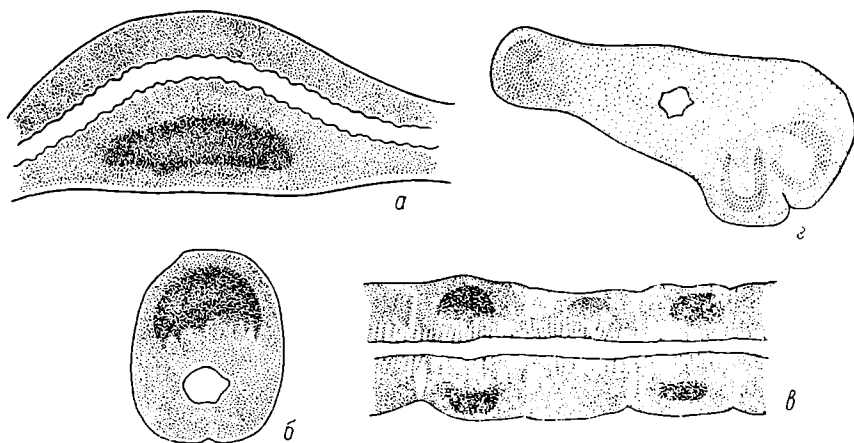


Рис. 3. Детали строения жильсоновых желез.

а — продольный срез секретирующей трубки *Phryganea grandis* L.; б — поперечный срез секретирующей трубки *Phryganea grandis* L.; в — продольный срез железы *Glyptotaelius pellucidus* Retz.; г — поперечный срез железы *Silo pallipes* Fbr.

Несмотря на столь значительные различия в строении жильсоновых желез этих семейств, вряд ли можно сомневаться в том, что проторакальные железы *Phryganeidae* и *Limnophilidae* гомологичны. Их парность и метамерное расположение в первом из этих семейств уже из общеморфологических соображений следует считать первичными. Это допущение подтверждается и тем, что филогенетически лимнофилиды значительно моложе фриганейд, представленных в Европе современными родами уже с олигоцена и частично с эоцена (Мартынов, 1924). Из балтийского янтаря, относящегося к нижнему олигоцену, Ульмером (Ulmer, 1912) описаны виды почти из всех современных семейств, за исключением *Limnophilidae* и *Sericostomatidae*, которые являются наиболее молодыми группами отряда.

Кроме фриганейд и лимнофилид, рог на простернуме имеется также у личинок семейств *Goeridae* и *Lepidostomatidae*, жильсоновы железы которых не были до сих пор известны. Оба эти семейства известны уже из нижнего олигоцена, и, следовательно, их филогенетический возраст приблизительно одинаков с *Phryganeidae*. Поэтому нам представлялось интересным исследовать жильсоновы железы у личинок этих семейств.

Из *Goeridae* были изучены личинки *Silo pallipes* Fbr., а из *Lepidostomatidae* — *Lepidostoma hirtum* Fbr.²

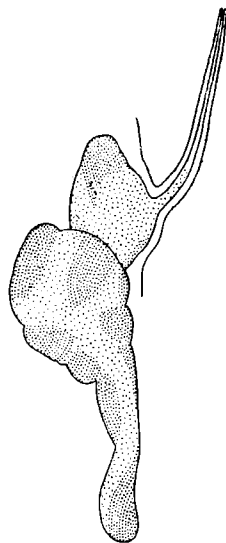


Рис. 4. Жильсонова железа *Silo pallipes* Fbr.

² Личинки *Silo pallipes* собраны в апреле 1962 г. в небольшом ручье в окрестностях Роппи под Ленинградом. Несколько личинок *Lepidostoma hirtum* из коллекции Зоологического института АН СССР были любезно предоставлены С. Г. Лепневой, которой автор приписывает свою глубокую благодарность.

Жильсонова железа *Silo pallipes* непарная и имеется только на первом грудном сегменте (рис. 4). Она мала по размерам, неправильной формы и располагается между гиподермой и нервной цепочкой. Дистальный конец ее достигает переднего края мезостернума.

Железа разделяется на отделы: передний, средний и задний. Передний отдел неправильной формы; вентрально от него отходит тонкий, длинный выводной проток, открывающийся на вершине простерального рога. Средний отдел отделен от переднего глубокой перетяжкой. На его поверхности, так же как и на поверхности всей железы, заметны небольшие вздутия,

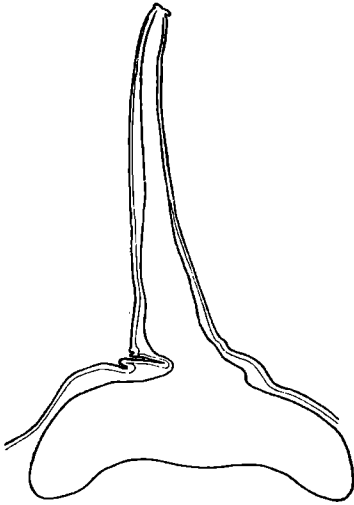


Рис. 5. Жильсонова железа
Lepidostoma hirtum Fbr.

соответствующие ядрам железистых клеток. Задний раздел вытянут в длину и уплощен. Иногда на его дорсальной поверхности выражен продольный желобок. В переднем и среднем разделах железы проток делает несколько петель, в заднем проходит в виде прямой трубки. По общей конфигурации железа асимметрична.

Железистый эпителий состоит из крупных клеток с плотной тонко гранулированной цитоплазмой. Границы между клетками трудно различимы. Ядра крупные, овальные, богатые хроматином, большей частью с лопастевидными выростами, направленными в сторону просвета протока, что свидетельствует об активном участии ядра в секреторной деятельности клетки (рис. 3, з). В апикальной части клеток заметна ясная радиальная исчерченность. Железистый эпителий располагается вокруг протока на всем его протяжении, вплоть до выводного отверстия. Проток железы межклеточный, его хитиновая выстилка морщинистая.

Жильсонова железа *Lepidostoma hirtum* также непарная и имеется только на первом грудном сегменте. По форме и размерам она напоминает резервуар проторакальной железы *Phryganea grandis*. Это самая маленькая из всех известных нам жильсоновых желез (рис. 5). Клетки железистого эпителия мелкие, с овальными, богатыми хроматином ядрами и окружают проток вплоть до выводного отверстия. Жильсоновы железы *Lepidostoma hirtum* и *Silo pallipes* лежат под нервной цепочкой.

Таким образом, железы *Silo pallipes* и *Lepidostoma hirtum* имеют лимнофилидный тип строения. Они непарные и имеются только на первом грудном сегменте. Проток железы межклеточный. Железистый эпителий достигает выводного отверстия. Но в отличие от желез лимнофилид, которые располагаются над нервной цепочкой, железы *Goeridae* и *Lepidostomatidae* лежат под ней. Отличается и строение простерального рога, который у *Silo pallipes* и *Lepidostoma hirtum* имеет коническую форму и выводное отверстие в виде круглой поры. У личинок лимнофилид рог на простернуме цилиндрический, лишь слегка утончающийся к вершине, приблизительно в 1.5 раза длиннее, чем у фриганейд. Его вершина срезана косо, края среза с зазубринами.

В жильсоновых железах личинок всех семейств мускулатура отсутствует, так что секрет изливается наружу по мере его выработки.

Функция жильсоновых желез неизвестна. Жильсон (Gilson, 1896) утверждал, что у *Phryganea grandis* секрет жироподобный, не смешивающийся с водой и представляет собою эмульсию, в которой жировые капли взвешены в жидкости, имеющей щелочную реакцию. Анзеваль (Hense-

val, 1896) высказал предположение, что секрет жильсоновых желез ручейников аналогичен маслянистому секрету мандибулярных желез *Cossus lingiperda* и служит для защиты личинок от паразитов. Броше (Brocher, 1923), исследовавший личинок *Limnophilus flavicornis*, предполагал, что функция жильсоновых желез тесно связана с работой прядильной железы. Их секрет повышает клейкость прядильной нити и способствует ее быстрейшему затвердению. Заттлер (Sattler, 1958) полагает, что секрет жильсоновых желез находит применение при строительстве домиков.

Вскрывая большое количество личинок разных видов, я обратила внимание на то, что секрет жильсоновых желез *Limnophilidae* в отличие от *Phryganeidae* гомогенный, более густой и вязкий. Для выяснения природы этого секрета было произведено гистохимическое исследование жильсоновых желез личинок семейств *Limnophilidae* и *Phryganeidae*. Реакция на липоиды производилась по методу Чаччо, на углеводы (гликоген) — по Шабадашу и на рибонуклеиновую кислоту — по Броше. Реакция на липоиды дала совершенно неожиданные результаты. Для секрета желез фриганейд она оказалась отрицательной. У лимнофилид же секрет проторакальной железы окрашивался суданом III в ярко-оранжевый цвет, что указывает на его жировую природу. Секрет гомогенный и почти целиком заполняет просвет протока. Мельчайшие включения липондов хорошо прослеживаются в плазме клеток. По радиальным каналам секрет направляется к хитиновой выстилке протока, под которой скапливается в небольшом количестве, и через нее проникает в просвет протока.

Реакция секрета фриганейд оказалась отрицательной не только на липоиды, но также и на углеводы, и на рибонуклеиновую кислоту. Действительно жироподобным можно считать лишь секрет проторакальной железы лимнофилид. Вопрос о химической природе секрета фриганейд остался пока не разрешенным.

ЛИТЕРАТУРА

- Мартынов А. В. 1924. Ручейники. Практическая энтомология, вып. 5, Госиздат, Л.
Brocher F. 1923. La corne prosternale des larves des Trichopteres. Ann. Biol. Lac., t. 12.
Gilson G. 1896. On segmentally disposed thoracic glands in the larvae of the Trichoptera. Journ. Linn. Soc. London, vol. XXV.
Henseval M. 1896. Etude comparée des glandes de Gilson. La Cellule, t. XI.
Sattler W. 1958. Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von *Hydropsyche* Pict. mit besonderer Berücksichtigung des Netzbaues. Zeitschr. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 47, H. 2.
Ulmer G. 1912. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins. Beitr. Naturk., H. 10.
-

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ, ТЕМПОМ РОСТА И СПОСОБНОСТЬЮ К ПЕРЕНЕСЕНИЮ ВЫСЫХАНИЯ У *MUSCULIUM LACUSTRE* (MÜLLER)

Биология сфериинд изучена крайне слабо. Только в работах Тиля (Thiel, 1926a, 1926b, 1926c) приводятся результаты серьезных полевых и экспериментальных исследований по жизненному циклу, темпу роста и размножению *Sphaerium corneum* L.; отдельные сведения по биологии сфериинд сообщаются В. И. Жадиным (1952) и Пеннаком (Pennak, 1953). Поэтому все новые данные по биологии сфериинд представляют известный интерес. В настоящей статье излагаются результаты наблюдений над биологией *Musculium lacustre* (Müll.).

В небольшом пруду близ Борка, выкопанном в 1959 г. в непосредственной близости от осушной зоны Рыбинского водохранилища, до 1962 г. не было никаких сфериинд. Впервые многочисленные особи *Musculium lacustre* были обнаружены здесь в мае 1962 г. на травянистой растительности, главным образом на осоке. Эта популяция и послужила объектом наблюдений.

В 1962 г. от момента наполнения водоема талыми водами (конец апреля) до начала наблюдений (25 мая) прошло около месяца. В это время моллюски имели длину раковины от 1.9 до 3.5 мм, при средней взвешенной длине 2.75 мм (рис. 1; табл. 1).

Раковины были очень тонкие, почти кожистые. При вскрытии оформленных эмбрионов в марсупиях не обнаружено.

В месяце, предшествовавшем началу наблюдений, температура воды колебалась в пределах 4—17°. Как будет показано ниже, *M. lacustre* в пересыхающих и промерзающих водоемах перезимовывают в виде молоди размерами 1.5—2 мм. Исходя из этого, можно вычислить, что средний прирост за первый месяц составил около 60%.

С повышением температуры темп роста ускорился. Через декаду (5 июня) средняя длина составляла 3.85 мм; следовательно, лицевой прирост равнялся 40%. Моллюски, достигшие 4 мм длины, имели в марсупиях 4—6 оформленных эмбрионов; таких особей было 40% от общего числа. Понижение температуры, последовавшее затем, временно задержало процесс роста, возобновившийся с наступлением теплых дней (табл. 1). Из каждых 100 моллюсков 72 достигли и превысили длину 4 мм и имели в марсупиях эмбрионов.

В середине июля наблюдалось массовое отрождение молоди; размеры новорожденных 1.5 мм. В это время зародышей у отдельных особей стало больше. Как и у видов *Sphaerium*, у крупных особей *Musculium lacustre* (размерами более 5 мм) наблюдалось до трех порций эмбрионов разной величины и степени зрелости, всего 12—18.

Средняя взвешенная длина взрослых особей к 16 июля возросла до 5.16 мм; 92% животных достигли и превысили длину 4 мм. За две декады, от 26 июня до 16 июля, несмотря на довольно высокую температуру (14.2—

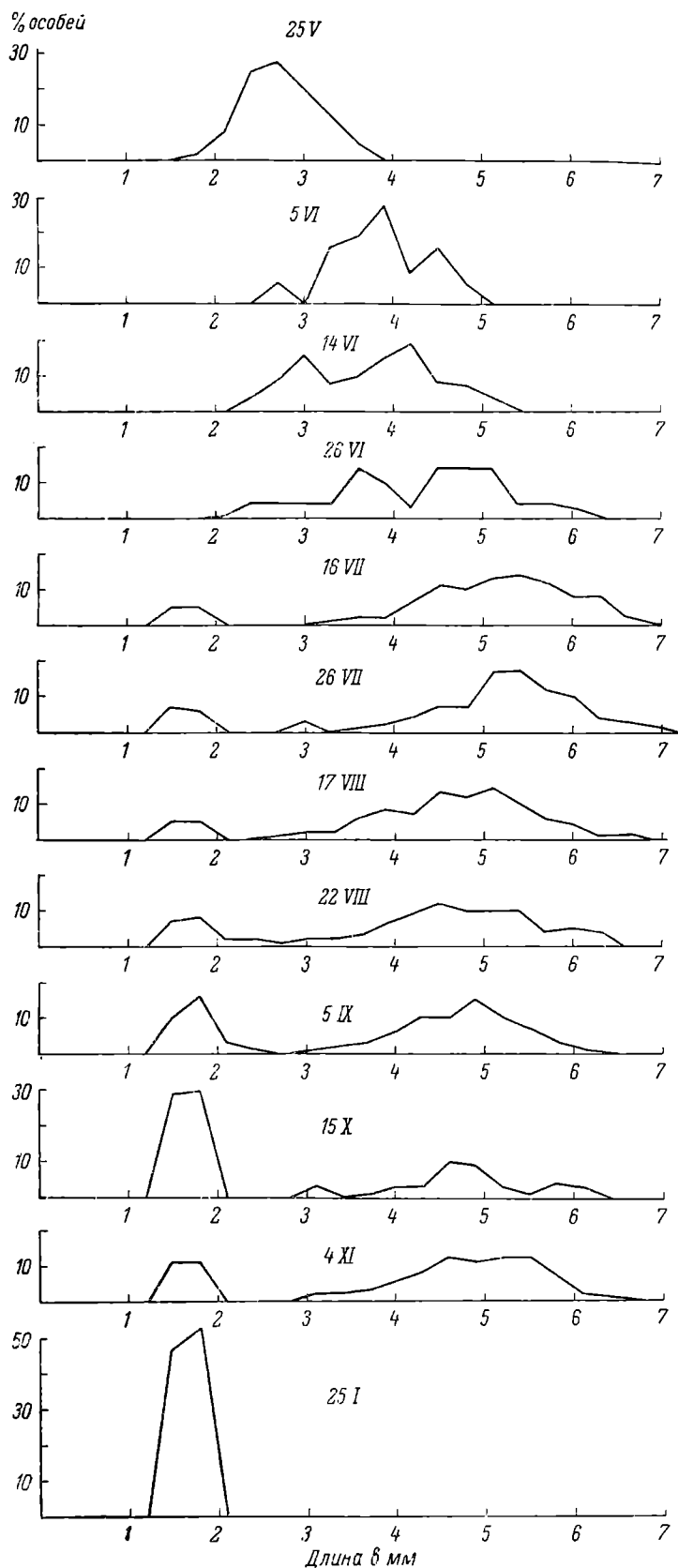


Рис. 1. Вариационные кривые длины створок *Musculium lacustre* Müller в мае—ноябре 1962 г. и в январе 1963 г.

Таблица 1

Длина створок, прирост и соотношение размерных групп
Musculium lacustre в 1962—начале 1963 г.

Дата	Длина створки (мм)	Средняя взвешенная длина (мм)	Абсолютный прирост (мм)	Прирост (%)	Особи длиной 4 мм (%)	Температура (°C)
1962 г.						
25 V	1.9—3.5	2.75	1	60	—	4—17
5 VI	2.3—4.7	3.85	1.1	40	40	13—20
14 VI	2.4—5.2	3.85	—	—	40	10—15
26 VI	2.4—5.9	4.22	0.37	9	72	13.8—22
16 VII	3.4—7.4	5.16	0.94	22	92 *	14.2—20.2
	и молодь					
	1.3—2.0					
26 VII	2.9—7.0	5.28	0.12	2.3	95 *	17.3—22.4
	и молодь					
	1.3—2.0					
17 VIII	1.5—6.7	4.40	—	—	75 **	16.5
22 VIII	1.5—6.4	4.18	—	—	69	
5 IX	1.5—6.3	3.8	—	—	62	
15 X	1.5—6.0	2.8	—	—	30	
1963 г.						
2 I	1.4—6.1	2.5	—	—	30	
25 IV	1.5—1.8	1.6				

20.2°), средний прирост равнялся 22%, в то время как за вдвое меньший отрезок времени, от 25 мая до 5 июня, при температуре 13—20° он составил 40%. Это объясняется тем, что максимальный прирост наблюдается у более молодых (мелких) животных, что отмечено также и Тилем (Thiel, 1926a) для *Sphaerium corneum*.

Отрождение молоди, начавшееся 16 июля, продолжалось и через 10 дней. 26 июля было много молоди размером 1.5—2 мм и попадались створки недавно отмерших крупных особей. Средняя длина моллюсков (с молодью) составляла 5.28 мм. В результате нарастания численности молодых и отмирания старых особей средняя взвешенная длина с конца июля стала уменьшаться. Так, 17 августа она была равна 4.4 мм, т. е. на 0.9 мм меньше, чем на 26 июля. Особи, не достигшие 4 мм, в середине августа составляли 25%. Таким образом, можно говорить об отмирании перезимовавшего поколения и о постепенной замене его новым, летним. Такую же картину для *Sphaerium corneum* наблюдал Тиль (Thiel, 1926a, 1926b). Молодь, появляющаяся в июле—августе, оказалась в благоприятных для роста и созревания температурных условиях. Средняя температура воды в первой половине августа была 16.5°. Продолжался процесс постепенной смены поколений: 17 августа особи менее 4 мм составляли 25%, а через 5 дней (22 августа) — 31%; средняя длина соответственно равнялась 4.18 мм против 4.4 мм. 5 сентября количество молоди составляло 38%, а средняя длина моллюсков уменьшилась до 3.8 мм. Если учесть, что перезимовавшие молодые особи стали производить потомство в середине июля, пройдя в основном период роста и развития за 1.5—2 месяца, то можно предположить, что молодь июльского отрождения в свою очередь начала производить потомство в сентябре. Она с момента рождения сразу

* От старого поколения, без молоди.

** От всей популяции.

попала в условия благоприятных температур и быстро созрела. Окончательно молодь стала преобладать в октябре. 15 октября моллюски, не достигшие 4 мм, составляли 70% от общего количества, причем 62% приходилось на долю особей размером до 2 мм. Средняя длина равнялась 2.8 мм. Крупные особи еще сохранились. При их вскрытии обнаружены отдельные эмбрионы числом не более 2.

В начале ноября, накануне заморозания водоема, в нем еще были представлены все размерные группы. К январю воды подо льдом в пруду не осталось. 2 января из-под льда взята проба влажного грунта с остатками осоки. В ней обнаружено много створок погибших крупных особей, несколько живых моллюсков размерами 4.3—6.1 мм и много молодежи величиной 1.4—2 мм.

По всей вероятности, находимые осенью и в начале зимы крупные особи принадлежат к народившемуся летом поколению, которое в свою очередь в значительной части успело к началу зимы оставить потомство.

Musculium lacustre не закапываются глубоко в грунт, а зимуют у основания стеблей осоки, в их прикорневой части, под прикрытием отмерших листьев. 25 января грунт на буграх подо льдом был слегка подморожен, живых взрослых моллюсков не было вовсе, найдены только створки погибших и живая молодь размером 1.5—2 мм.

Порционное отрождение молодежи очень ступеневывает картину чередования поколений. Осенью трудно судить, являются ли молодые моллюски

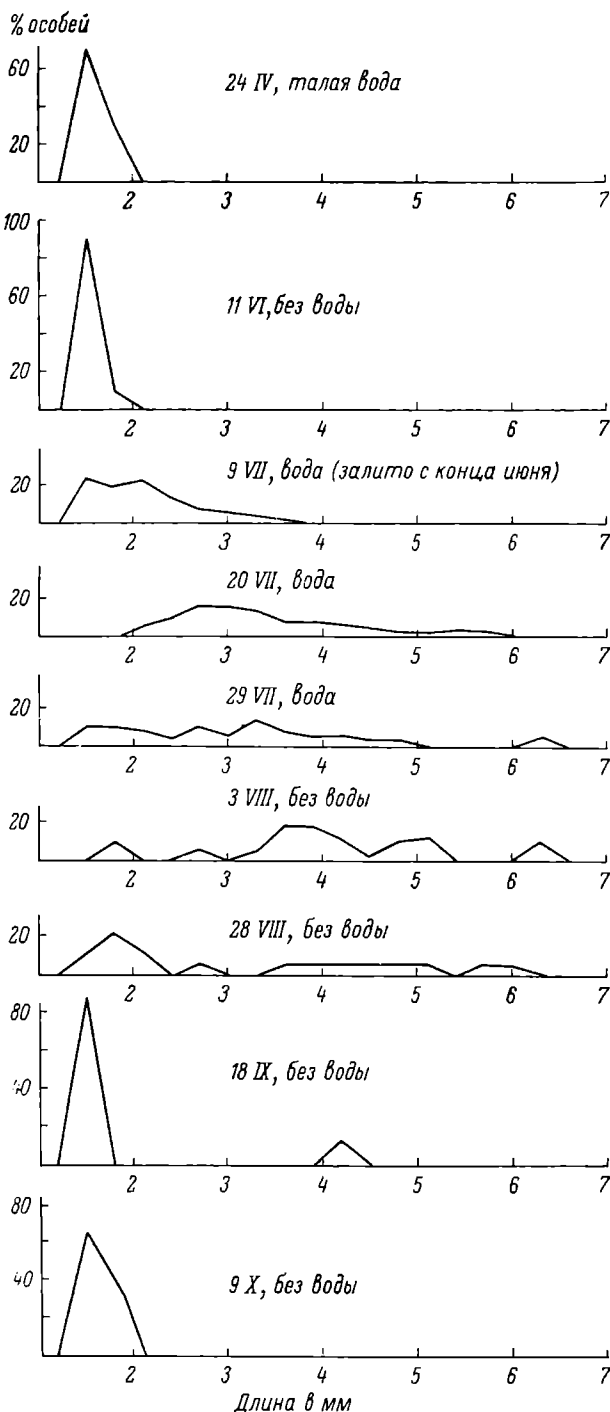


Рис. 2. Вариационные кривые длины створок *Musculium lacustre* Müller в апреле—октябре 1963 г.

продуктом размножения поколения, народившегося нынешним летом, или же они происходят из последних «порций» эмбрионов перезимовавших и еще не успевших погибнуть особей. Отмирание перезимовавших моллюсков можно наблюдать в середине лета после отрождения ими молоди. В это время попадает много пустых крупных створок хорошей сохранности, что указывает на недавнюю гибель их обитателей. К сожалению, не удалось полностью учесть пустые створки, так что еще неизвестно, сколько моллюсков и в какое время отмирает и какая часть перезимовавшего поколения доживает до осени. Отмирание во время зимовки большинства, если не всех, крупных особей не вызывает сомнения.

Наблюдения в следующем году велись в необычных условиях. Водоем после кратковременного весеннего наполнения пересох и оставался сухим до конца июня (почти два месяца), затем вновь заполнился и простоял с водой до августа. С августа вода в нем окончательно исчезла.

23 апреля 1963 г. пруд был заполнен тающим снегом. 25 апреля он растаял полностью, и с этого дня были начаты наблюдения. Воды скопилось немного. Моллюски имели размеры 1.3—1.8 мм (табл. 2; рис. 2) при средней взвешенной длине 1.6 мм. Это подтвердило, что *M. lacustre* переживает зимовку в пересыхающем и обмерзающем водоеме в виде молоди, имеющей размеры новорожденных.

К 5 мая водоем уже пересох. До конца июня, когда после обильных дождей пруд начал заполняться водой, моллюски продолжали в нем существовать, хотя некоторая часть их погибла. Размеры моллюсков не увеличивались. Из-за непрочности створок таких мелких особей трудно было вести учет погибших и процент отхода установить не удалось.

Наблюдения 9 июля 1963 г. показали, что после заполнения водоема моллюски начали чрезвычайно быстро расти и развиваться: их прирост за 6 дней (от 9 до 15 июля) составил 48% (табл. 2). 15 июля 21% особей достиг и превысил длину 4 мм, а в их марсупиях появились зародыши. Ле-

Таблица 2

Длина створок, прирост и соотношение размерных групп в 1963 г.

Дата	Длина створок (мм)	Средняя длина (мм)	Абсолют. прирост (мм)	Прирост (%)	Молоди до 2 мм (%)	Особей длиной 4 мм (%)	Длина створок погибших особей (мм)	Погибло особей (%)
25 IV	1.3—1.8	1.6	—	—	100			
9 V	1.3—1.8	1.6	—	—	100			
15 V	1.3—1.8	1.6	—	—	100	—	1.3—1.8	
25 V	1.3—1.8	1.6	—	—	100	—	1.3—1.8	
11 VI	1.3—1.8	1.6	—	—	100	—	1.3—1.8	
9 VII	1.4—3.6	2.08	0.48	30	55			
15 VII	1.8—5.0	3.07	0.99	48	8	21		
20 VII	2.1—5.8	3.47	0.40	13	—	27		
25 VII	2.1—6.3	3.51	0.04	1	7	29		
29 VII	2.1—6.5	3.54	0.03	0.8	21	31		
	и молодь							
	1.4—2.0							
12 VIII	1.4—5.5	—	—	—	—	—	1.4—6.5 *	
27 VIII	1.4—5.9	3.2	—	—	47	41	2.7—6.2	45
18 IX	1.3—4.3	2.04	—	—	77	11	1.3—5.5	93
9 X	1.3—1.9	1.65	—	—	100	—	1.73—2.0	54 **

* Другие показатели не учитывались — было мало данных для вычислений.

** Все погибшие экземпляры — молодь.

том 1962 г. в пересыхающем водоеме длины в 5 мм отдельные моллюски достигли за 25 дней от начала их роста, а летом 1963 г. — за 15 дней. Это, видимо, можно объяснить более высокой температурой в период роста.

25 июля воды в пруду оставалось мало. Все моллюски, начиная с 4 мм, имели оформленных эмбрионов, но в марсупиях их бывало не более 10. Наблюдались единичные случаи отрождения молоди. Средняя длина моллюсков была 3.51 мм, но отдельные особи достигли 6.3 мм. Они успели начать отрождение молоди до полного пересыхания водоема. 25 июля новорожденные составляли 7% общего числа моллюсков, а через 4 дня (29 июля) — 21%. Воды в пруду в это время почти не оставалось. 2 августа водоем высох окончательно. Моллюски к этому времени еще не начали отмирать. Несмотря на дожди, прошедшие 4, 5, 10 и 11 августа, пруд продолжал оставаться сухим. 12 августа были обнаружены створки погибших особей всех размерных групп. 27 августа, через 25 дней с момента окончательного высыхания водоема, погибло 45% особей, створки мертвых моллюсков имели длину 2.7—6.2 мм, а живых — 1.4—5.9 мм. 18 сентября, через 47 дней с момента вторичного пересыхания водоема, отмерло 93% моллюсков. Среди живых особи длиной 1.3—1.5 мм составляли 77%, а самая крупная из них имела длину 4.3 мм.

К 9 октября, через 68 дней, в грунте сохранились живыми лишь особи до 1.9 мм, а все крупные погибли. В группе 1.3—2 мм живых было 46%, остальные погибли. Живая молодежь встречалась до ледостава, а водоем так и не наполнялся водой.

Таким образом, жесткий режим, когда два месяца в начале лета и вторично около трех месяцев, с августа до зимы, водоем стоял сухим, не мог полностью уничтожить моллюсков, которые перенесли его в стадии молоди, имеющей размеры новорожденных. На этой стадии развития они оказываются наиболее приспособленными к перенесению неблагоприятных условий как во время зимнего промерзания водоема, так и во время его летнего пересыхания. Эта особенность проливает некоторый свет и на вопрос о способах заселения пруда сферидами. В пруд, выкопанный в 1959 г., моллюски, вероятнее всего, попали из прибрежной зоны водохранилища именно в стадии, имеющей размеры новорожденных: их могли занести птицы или вместе с частицами почвы перенесли на ногах люди и животные.

В. В. Богачев (1924), цитируя Н. Шарлеманя, приводит случаи переноса двустворчатых моллюсков птицами и сообщает о наблюдавшемся им переносе мелких сфериид на конечностях летающих насекомых (клопов, плавунцов). Осохшее прибрежье водохранилища в маловодные годы неоднократно использовалось для выпаса скота. В непосредственной близости от пруда проходит канал, на месте которого раньше была прогонно-лодочная канава. Здесь часто проходят люди, возвращающиеся из прибрежной зоны водохранилища.

Наши наблюдения позволяют сделать следующее заключение.

1. *Musculium lacustre* — вид с коротким, занимающим менее года жизненным циклом. В районе наблюдений установлено два поколения — летнее, которое появляется в середине июля и отмирает к началу зимы, и осенне-весеннее, перезимовывающее и отмирающее к середине лета.

2. В пересыхающем и промерзающем водоеме этот моллюск перезимовывает во влажном и частично промерзшем грунте в виде молоди, имеющей размеры новорожденных.

3. Перезимовавшая молодежь при достижении температуры воды примерно 15° начинает интенсивно расти и развиваться. Прирост длины составлял до 40% за 10 дней в 1962 г. и до 48% за 6 дней в 1963 г.

4. При достижении размера 4 мм у моллюсков в марсупиях появляются оформленные эмбрионы: вначале 4—6, затем, по мере роста, их становится

больше, и у крупных особей (более 5 мм) можно наблюдать три порции эмбрионов разной величины и степени зрелости.

5. Отрождение молоди начинается летом и продолжается до глубокой осени. В 1962 г. первое массовое отрождение наблюдалось в середине июля.

6. Перезимовавшие и давшие потомство особи отмирают после массового отрождения молоди. К ледоставу и в течение подледного периода все крупные особи погибают почти полностью. Отмирающие в осенне-зимний период моллюски принадлежат, по всей вероятности, в основном к поколению, народившемуся летом.

7. Молодь размером с новорожденных наиболее приспособлена к перенесению неблагоприятных условий — перезимовка, летнее пересыхание водоема.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б о г а ч е в В. В. 1924. Пресноводная фауна Евразии. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 135.
- Ж а д и н В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Изд. АН СССР, М.—Л.
- P e n n a k R. W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. N. Y.
- T h i e l M. E. 1926a. Vorläufige Mitteilung über das Wachstum und die Fortpflanzung von *Sphaerium corneum* L. im Hamburger Hafen. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.
- T h i e l M. E. 1926b. Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum* L. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.
- T h i e l M. E. 1926c. Die Vermehrung von *Sphaerium corneum* im Hamburger Hafen. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.
-

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ НЕКОТОРЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЛЕТОМ 1962 г.

В прибрежье Рыбинского водохранилища много брюхоногих моллюсков. А так как «фауна прибрежной зоны в районе Борка может считаться достаточно типичной для водохранилища в целом» (Мордухай-Болтовской, Мордухай-Болтовская и Яновская, 1958, стр. 165), то можно полагать, что виды, обнаруженные около Борка, характерны и для всего прибрежья. Нами здесь собраны *Anisus vortex* (L.), *A. spirorbis* (L.), *Armiger crista* (L.), *Gyraulus albus* (Müller), *Planorbis planorbis* (L.), *P. contortus* (L.), *Coretus corneus* (L.), *Lymnaea stagnalis* (L.), *Galba palustris* (Müller), *Radix pereger* (Müller), *R. ovata* (Draparnaud), *Physa fontinalis* (L.), *Bithynia tentaculata* (L.), *Viviparus contectus* (Millet), *Valvata pulchella* (Studer). Всего 13 видов легочных моллюсков и 3 — переднежаберных.

Цель настоящей работы — выяснить колебания численности и биомассы наиболее обычных видов брюхоногих моллюсков, а также изучить их жизненные циклы. В наибольших количествах встречались виды: *V. pulchella*, *A. crista*, *P. contortus*, *C. albus* и *A. vortex*.

Работа проводилась с мая по сентябрь. В сентябре уровень воды сильно понизился и учеты были прекращены. Избранный для наблюдения участок водоема имел глубину 30—40 см, твердое, заросшее дерном дно.

К середине лета на этом месте сильно развились высшие растения — *Agrostis stolonizans*, *Callitriche palustris*, *Spirodella polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Alisma plantago*, *Polygonum amphibium*.

Брать количественные пробы зарослечерпателем Бута или количественным скребком Дулькейта было невозможно, так как место сбора имело незначительную глубину и твердое дно. Поэтому использовался обычный скребок, 25 см в поперечнике. Его протягивали по дну на отрезке в 1 м два-три раза подряд. Сборы производились каждую неделю. Результаты учетов представлены в таблице.

Anisus vortex появился в середине мая. В начале июня численность и биомасса его резко увеличились, но не за счет молодежи, которая в пробах еще не встречалась, а, по-видимому, за счет животных, мигрировавших из более глубоких мест. В июле численность катушек продолжала интенсивно возрастать, но биомасса увеличивалась незначительно — в это время наблюдалась массовая гибель взрослых особей. Изменения численности и биомассы в августе обусловлены отмиранием прошлогодних особей, в то время как молодежь продолжает интенсивно расти. В начале сентября молодежь попадает редко, преобладают особи средних размеров.

Armiger crista. Численность в начале мая была 120 экз./м². В начале июля произошло массовое вылупление молодежи, численность и биомасса моллюсков резко возросли. Как и у *A. vortex*, одновременно

Динамика численности и биомассы брюхоногих моллюсков

Месяц	Число	Anisus vortex			Ammeg cristata			Gyrinus albus			Planorbis contortus			Valvata putchella		
		количе- ство осо- бей на 1 м²	биомасса на 1 м²	средний вес особи (мг)	количе- ство осо- бей на 1 м²	биомасса на 1 м²	средний вес особи (мг)	количе- ство осо- бей на 1 м²	биомасса на 1 м²	средний вес особи (мг)	количе- ство осо- бей на 1 м²	биомасса на 1 м²	средний вес особи (мг)			
Май.	8	0	0	0	120	92.8	0.8	0	0	0	0	77	217.7	2.8		
	14	5	18.9	3.8	56	32.0	0.6	0	0	0	0	172	338.5	1.9		
	21	12	39.3	3.2	65	44.8	0.7	0	0	0	0	201	456.1	2.2		
	31	9	105.3	11.5	43	48.3	1.1	4	16.7	4.2	8	154	850.3	5.5		
	Среднее за месяц . .	7	40.9	5.9	71	54.5	0.8	1	4.2	4.2	2	12.1	6.0	151	465.5	3.1
Июнь.	7	27	212.9	7.1	27	42.7	1.6	15	83.7	5.5	8	83	568.9	6.8		
	13	131	1626.3	12.3	23	55.2	2.3	16	186.6	11.7	20	59	706.6	12.0		
	20	130	1303.4	10.0	14	63.2	4.5	12	113.2	9.4	22	118	1266.0	10.7		
	28	558	550.4	9.5	24	24.8	1.0	10	100.0	10.0	10	92	732.0	7.9		
	Среднее за месяц . .	86	923.2	10.7	22	46.5	2.1	13	120.9	9.3	15	130.0	8.7	88	818.4	9.3
Июль.	3	240	532.3	2.2	677	176.8	0.3	29	106.9	3.6	129	706.6	5.4	101	1160.5	11.5
	10	260	1851.0	7.3	441	206.0	0.5	76	409.0	5.4	168	1022.8	6.1	138	1324.0	9.6
	20	174	1160.0	6.7	64	98.4	1.5	10	23.2	2.3	66	503.4	7.6	72	500.0	6.9
	26	220	1381.6	6.3	106	52.8	0.5	26	93.8	3.6	26	108.3	4.1	28	124.4	4.4
	Среднее за месяц . .	223	1231.2	5.5	322	133.5	0.4	35	158.2	4.5	97	568.2	5.8	85	777.2	9.1
Август.	2	188	1472.2	7.8	82	32.0	0.4	8	139.6	17.4	24	146.4	6.1	30	112.6	3.7
	7	198	980.0	4.8	98	54.2	0.5	5	88.4	17.7	140	550.2	3.9	18	35.2	2.0
	14	126	720.0	5.7	34	18.4	0.6	12	55.8	4.6	164	805.2	4.9	56	300.0	5.3
	23	112	1109.2	9.9	42	31.2	0.7	28	163.0	5.8	4	35.8	9.0	10	29.6	3.0
	Среднее за месяц . .	156	1070.3	6.9	64	34.0	0.5	13	111.7	8.6	83	384.4	4.6	28	119.3	4.3
Сентябрь.	4	122	1507.2	12.3	20	6.6	0.3	0	0	0	4	17.0	4.2	8	29.2	3.5

с вылуплением молоди наблюдалось отмирание взрослых особей; правда, процесс этот протекал менее интенсивно, но продолжался до сентября.

Gyraulus albus появился в конце мая в небольшом количестве. Численность и биомасса этих животных в июне увеличивалась, что связано с появлением высших растений. Отмирание взрослых особей началось за две недели до появления молоди в водоеме: в это время в пробах стали встречаться пустые раковины взрослых катушек. В начале июля началось вылупление молоди, а количество отмерших взрослых особей возросло. Наблюдалось много отмершей молоди. Лето 1962 г. было необычайно холодным, что, по-видимому, неблагоприятно сказывалось на выживании *G. albus*, так как молодь отмирала в значительно больших количествах, чем у других видов моллюсков; вероятно, этот вид теплолюбив.

Planorbis contortus так же, как и предыдущий вид, появляется в прибрежной зоне водохранилища в конце мая. В июне животные, по-видимому, мигрируют в прибрежье из более глубоких мест. В конце июня началось отмирание взрослых. В начале июля идет интенсивное вылупление молоди. Во второй половине июля усиливается процесс отмирания взрослых; наблюдается также смертность молоди. В середине августа происходила вторичная вспышка отрождения молоди. В начале осени катушки встречались редко.

Valvata pulchella появился в большем количестве в начале мая. Когда мелководе заливается водой, из глубоких мест током воды приносятся затворки, которые, в противоположность легочным моллюскам, прикрепляются к субстрату слабо. В июне наблюдается отмирание взрослых, однако рост молодых затворок компенсирует потерю биомассы популяции. Молодь появилась в конце июля; вылупление проходило вяло, а отмирание взрослых особей интенсивно. В пробах того периода встречается множество пустых раковин. Это объясняет, почему, несмотря на вылупление молоди, численность затворок в конце июля не увеличилась, а уменьшилась. В августе и в сентябре продолжается снижение численности и биомассы. Однако оно не могло произойти лишь за счет отмирания взрослых особей, так как в пробах мы находили лишь небольшое количество пустых раковин. Возможно, затворки смываются водой, отходящей с прибрежья при понижении уровня.

Изучавшиеся виды моллюсков появляются в прибрежной зоне в мае: *A. crista* и *V. pulchella* — в начале, *A. vortex* — в середине, *G. albus* и *P. contortus* — в конце месяца. Появление большинства легочных моллюсков связано с разрастанием высших растений, на которых они живут, размножаются и находят пищу. Молодь у большинства видов вылупляется в июле, одновременно отмирают взрослые.

Наибольшая численность и биомасса всех моллюсков была в июле (рис. 1), что связано с вылуплением молоди из яиц; в августе и в начале сентября численность падает резко, а биомасса — постепенно. Падение

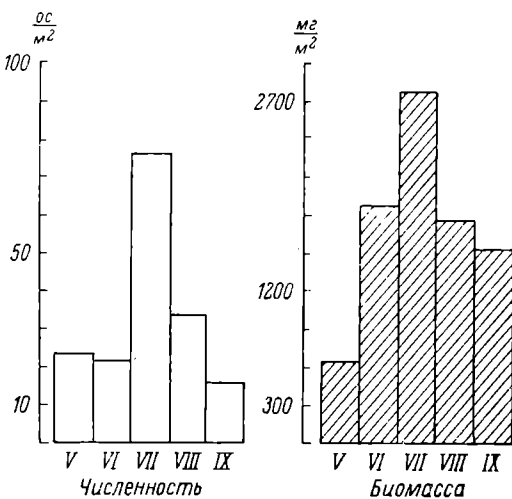


Рис. 1. Динамика численности и биомассы пресноводных брюхоногих моллюсков летом 1962 г.

численности вызывается смертностью молоди и гибелью взрослых после размножения, биомасса уменьшается не так заметно, потому что вылупившаяся из яиц молодь интенсивно растет.

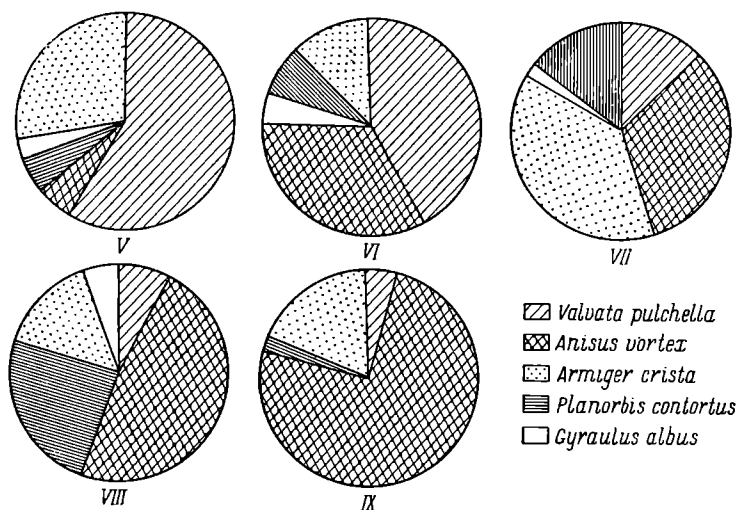


Рис. 2. Соотношение численности некоторых видов брюхоногих моллюсков в различные месяцы (в %).

В мае по численности и биомассе преобладал *Valvata pulchella*, второе место занимал *Armiger crista*, биомасса и численность *Anisus vortex* были незначительными (рис. 2 и 3). В конце лета первое место по численности

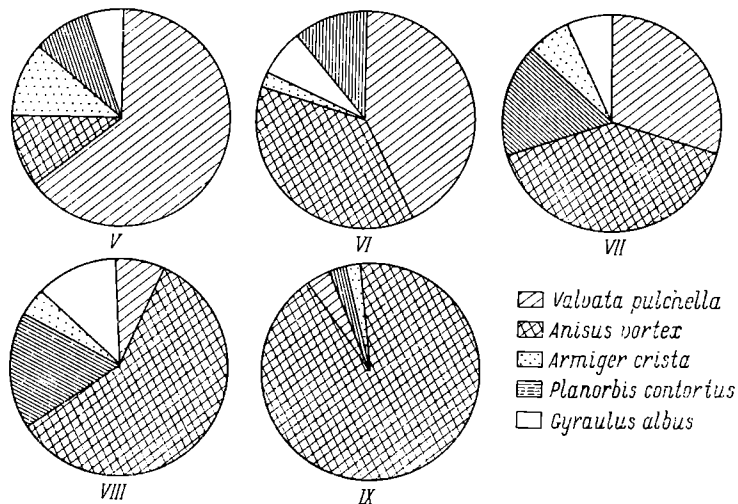


Рис. 3. Соотношение биомассы некоторых видов брюхоногих моллюсков в различные месяцы (в %).

и биомассе переходит к *A. vortex*. Таким образом, численность и биомасса наиболее массовых видов — *A. pulchella* и *A. vortex* — изменяются как бы «в противоположных направлениях» — у *A. vortex* они от весны к осени увеличиваются, у *A. pulchella* уменьшаются.

Все пять изученных видов имеют одногодичный жизненный цикл и после откладки яиц взрослые особи отмирают. У этих животных один период размножения, который начинается во второй половине июня. Массовое вылупление молоди происходит в июле, смертность ее велика. Между тем некоторые авторы полагают, что для этих животных характерен двухгодичный жизненный цикл (Cooke, 1895; Baker, 1911). Но другие указывают, что все брюхоногие моллюски, за небольшим исключением, имеют простой одногодичный жизненный цикл (Cleland, 1954; De Witt, 1955; Geldiay, 1956; Hunter, 1957, 1961; Duncan, 1959), что подтверждается и нашими данными.

Хантер (Hunter, 1961) сравнил жизненные циклы некоторых брюхоногих моллюсков и обнаружил, что циклы, одинаковые по длительности их прохождения — один год, существенно различаются. Так, например, *Planorbis albus* (= *Gyraulus albus*), населяющий открытый берег Лох-Ломонда (Loch Lomond) в западной Шотландии, размножается летом, а тот же вид моллюсков, живущий у защищенного берега указанного водосма, размножается ранней весной. То же самое отмечалось Хантером и у *Ancylus fluviatilis*. Условия Рыбинского водохранилища, по-видимому, сходны с условиями открытого берега в Лох-Ломонде, так как жизненный цикл *G. albus* проходит у нас точно так же, как и в этом месте западной Шотландии.

Крупные пресноводные брюхоногие моллюски, как легочные (*Limnaea stagnalis* и *Coretus corneus*), так и переднежаберные (род *Viviparus*, *Bithynia tentaculata*), имеют двухгодичный жизненный цикл, а вивипарусы живут даже несколько лет (Lilly, 1953; Schäffer, 1953; Hunter, 1961).

ЛИТЕРАТУРА

- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Baker F. C. 1911. The Lymnaeidae of North and Middle America, recent and fossil. Spec. Publ. Chicago Acad. Sci., № 3.
- Cleland D. M. 1954. A study of the habits of *Valvata piscinalis* (Müller) and the structure and function of the alimentary canal and reproductive system. Proc. Malac. Soc. London, vol. 30.
- Cooke A. H. 1895. Molluscs. Cambridge Nat. hist., vol. 3.
- De Witt W. F. 1955. The life cycle and some other biological details of the fresh-water snail *Physa fontinalis* (L.). Bacteria, vol. 19.
- Duncan C. J. 1959. The life cycle and ecology of the fresh-water snail *Physa fontinalis* (L.). Journ. Animal. Ecol., vol. 28.
- Geldiay R. 1956. Studies on local populations of the fresh-water limpet *Ancylus fluviatilis* Müller. Journ. Animal. Ecol., vol. 25.
- Hunter W. R. 1957. Studies on fresh-water snails of Loch Lomond. Glasg. Univ. Publ., Stud. Loch Lomond., vol. 1.
- Hunter W. R. 1961. Life cycles of four fresh-water snails in limited populations in Loch Lomond, with a discussion of infraspecific variation. Proc. Zool. Soc. London, vol. 137, № 1.
- Lilly M. M. 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). Proc. Malac., Soc. vol. 30, London.
- Schäffer H. 1953. Untersuchungen zur Ökologie von *Bithynia tentaculata*. Arch. Molluskenkunde, Jahrg. 82.

УСВОЕНИЕ ЗАТВОРКОЙ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ПИЩИ

Затворка *Valvata pulchella* Studer в массе встречается в прибрежье Рыбинского водохранилища. Питание этого моллюска изучено слабо. По нашим наблюдениям, затворка поедает детрит и донные водоросли (Цихон-Луканина, 1963).

В литературе приводятся данные, указывающие на плохое усвоение брюхоногими моллюсками некоторых видов бактерий (Schmid, 1934), водорослей (Lilly, 1953; Гаевская, 1954; Цихон-Луканина, 1958) и высших водных растений (Lilly, 1953). Однако эксперименты В. С. Ивлева (1938) показывают, что усвояемость смеси зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей брюхоногим моллюском *Radix ovata* довольно высока и составляет, по нашим расчетам, в среднем 76% от всего количества потребленной пищи.

Целью нашей работы было определение количества усвоенной пищи и степени ее усвояемости затворкой. Для решения этого вопроса использовался радиоуглеродный метод (Сорокин и Мешков, 1958; Монаков и Сорокин, 1961).

Моллюсков размером 4 мм собирали в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища около Борка.

Опыты продолжительностью 5—7 час. ставились в чашках Петри с 50 мл воды, взятой из водохранилища, профильтрованной через мембранный фильтр и имеющей температуру 16—18°. В чашки вносился корм (всегда в избытке), меченный C^{14} . После его осаждения в каждый сосуд переносили по 6 животных.

В контрольных опытах с убитыми формалином моллюсками радиоактивность животных была ничтожной.

После опытов моллюсков отмывали от радиоактивного корма и помещали на 2—3 часа в сосуды с немеченой пищей для освобождения кишечника от радиоактивного корма. Затем животных опять отмывали, фиксировали и приклеивали к стеклу. Препараты 2—3 часа высушивались в термостате при 60°. После этого определялась их радиоактивность.

Бактерий метили C^{14} , выращивая их на агаризованной среде, содержащей соли фосфора, азота и небольшое количество глюкозы. На поверхность среды в чашки Петри вносили по 1.5 мл жидкости, зараженной штаммом бактерий, выделенных из воды водохранилища и растущих на синтетической среде с глюкозой. В эту среду добавлялись 0.5 мг/л пептона и глюкоза, меченная C^{14} , в количестве 1 мг/мл с активностью $10 \cdot 10^6$ имп./мин. Выросший налет бактерий смывали 5 мл воды. Полученную взвесь бактерий отмывали от остатков меченой глюкозы трехкратным центрифугированием.

Водоросли метились C^{14} выращиванием в присутствии радиоактивного карбоната. Общая радиоактивность C^{14} в среде составляла $20—40 \cdot 10^6$ имп./мин. Водоросли отделялись от среды на мембранных фильтрах или центрифугированием и обрабатывались 0.005 н. соляной кислотой для удаления остатков радиоактивного карбоната. Из отмывших от среды

меченых водорослей готовилась взвесь с содержанием углерода (0.5—1.5 мг/л), которая предлагалась животным.

Растительный детрит, меченный C^{14} , готовился из вошерии и элодеи, выращенных на среде, которая содержала меченный C^{14} карбонат. Меченные растения отмывались от среды и растирались с небольшим количеством чистого песка. Полученную смесь переносили в воду, взбалтывали и отстаивали некоторое время, достаточное для осаждения песка; затем взвесь меченого детрита сливали и в таком виде использовали в опытах.

Брюхоногие моллюски охотно поедают отмершие растения (Цихон-Луканина, 1958). Поэтому животным предлагались растения, подвергнутые бактериальному распаду. Для приготовления такого вида корма брали растения, предварительно убитые нагреванием, и смешивали с небольшим количеством свежего наипка из водоема. Полученную смесь помещали в термостат на 2—3 суток при 30° .

Количество органического углерода (C_y), перешедшего с пищей в тело моллюсков, рассчитывали по формуле:

$$C_y = C_r \cdot r \text{ мкг С/эка.},$$

где C_r — количество органического вещества корма, приходящееся на 1 имп. его радиоактивности; r — радиоактивность 1 особи животного с поправкой на самопоглощение излучения C^{14} в его теле.

Для определения C_r корма вычисляли отношение содержания углерода в 1 мл взвеси к его радиоактивности. Количество углерода определяли мокрым сжиганием 0.1 н. раствором бихромата в крепкой серной кислоте в течение 2 час. при 100° . Коэффициент самопоглощения был определен для

Таблица 1

Количество усвоенного затворкой корма (мкг С/сут.)

Вид корма	Число исследованных животных	Усвоено корма на 1 животное		
		максимальное	минимальное	среднее
Бактерии	12	24	17	20
Chlorella pyrenoidosa { живая	30	63	18	37
{ отмершая	12	89	62	76
Scenedesmus quadricauda { живой	24	25	15	19
{ отмерший	30	30	14	21
Coelosphaerium dubium { живой	24	82	33	53
{ отмерший	24	142	71	107
Microcystis aeruginosa { живой	12	63	29	46
{ отмерший	12	0	0	0
Anabaena Scheremetievi { живая	12	32	28	30
{ отмершая	12	18	15	17
Aphanisomenon flos-aquae { живой	18	74	20	39
{ отмерший	12	139	111	125
Nitzschia sp. { живая	24	57	22	38
{ отмершая	24	63	26	38
Растертая в живом виде Vauscheria sp.	24	69	20	42
Растертая в отмершем виде Vauscheria sp.	24	75	30	54
Растертая в живом виде Elodea canadensis	24	73	29	51
Растертая в отмершем виде Elodea canadensis	24	79	44	57

15 особей животных с помощью ранее описанного метода (Сорокин, 1961). Коэффициент самопоглощения для затворки равен 31.

Величина C_y есть то количество пищи, которое перешло в тело животного при поедании им того или иного вида корма, т. е. прирост его тела. Усвоенная пища расходуется на прирост и затраты, идущие на энергетический обмен. При этом часть меченого корма теряется при дыхании и выделении. Однако эти потери при небольших сроках опытов относительно невелики, поскольку в данном случае энергетический обмен идет главным образом за счет массы немеченого вещества тела животного и лишь в небольшой мере за счет вновь вошедшего вещества меченого корма (Монаков и Сорокин, 1961). Принимая во внимание сказанное, величину C_y (прирост) приближенно можно считать эквивалентной количеству усвоенного за время опыта меченого корма.

Радиоуглеродный метод для определения количества усвоенной пищи менее трудоемок, чем обычный метод, используемый для этой цели (Карзинкин, 1935; Яблонская, 1935).

В некоторых опытах мы определили рационы на различных видах пищи, что дало нам возможность вычислить усвояемость этих кормов в процентах от всего количества поглощенной пищи. Рационы определялись измерением концентраций меченого корма до и после опыта (Монаков и Сорокин, 1961).

Водоросли в 6 случаях из 9 затворка усваивала лучше в отмершем виде, чем в живом. Наиболее интенсивно усваиваются отмершие синезеленые водоросли *Coelosphaerium*, *Aphanisomenon*. Отмершие *Microcystis* совсем не усваивается (табл. 1), что связано, по-видимому, с тем, что при отмирании эта водоросль выделяет токсические вещества. Отмершая *Anabaena* усваивается хуже, чем живая. *Nitzschia* усваивается животным одинаково как живая, так и отмершая.

Усвояемость затворкой всех видов растительной пищи довольно высокая: она примерно такая же, как и у *Radix ovata* (Ивлев, 1938). Исключение составляет хлорелла (табл. 2).

Таблица 2

Усвояемость затворкой некоторых видов корма

Вид корма	Количество исследованных животных	Суточный рацион 1 животного (мг С)	Количество усвоенного корма 1 животным за 1 сутки (мг С)	Усвояемость (%)
<i>Chlorella pyrenoidosa</i> , живая	18	144	20	14
<i>Scenedesmus quadricauda</i> {	живой	6	30	50
	отмерший	18	58	41
<i>Nitzschia</i> sp. {	живая	6	36	61
	отмершая	12	75	61
Растертая в живом виде <i>Elodea canadensis</i>	6	96	68	75

ЛИТЕРАТУРА

- Гаевская Н. С. 1954. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Тр. Инст. океанол. АН СССР, т. 8.
- Ивлев В. С. 1938. О превращении энергии при росте беспозвоночных. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир. отд. биол., т. 47, вып. 4.

- К а р з и п к и н Г. С. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками *Esox lucius* L. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 20.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водоохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- С о р о к и н Ю. И. 1964. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водоохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- С о р о к и н Ю. И. и А. Н. М е ш к о в. 1958. Применение радиоактивного углерода C^{14} для определения усвояемости протококковых водорослей мотылем *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1958. Питание некоторых пресноводных *Gastropoda*. Тр. Мосрыбвтуза, вып. 9.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1963. О раце *Valvata pulchella* Studer. (*Gastropoda-Prosobranchia*). В сб.: Матер. по биолог. и гидробиол. волжских водоохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- Я б л о н с к а я Е. А. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение V. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов. Тр. Лимнол. ст. в Косине, вып. 20.
- L i l l y M. 1953. The mode of life and the structure and functioning of the reproductive ducts of *Bithynia tentaculata* (L.). Proc. Malac. Soc. London, vol. 30.
- S c h m i d G. 1934. Verhalten von Planorbis zu Purpurbakterien. Arch. Molluskenkunde, Jahrg. 66.
-

УСВОЕНИЕ ЗАТВОРКОЙ ВЗВЕШЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ КОНЦЕНТРАЦИИ В СРЕДЕ

До сих пор было известно, что затворка *Valvata pulchella* Studer (*Gastropoda-Prosobranchia*) питается детритом (Цихон-Луканина, 1963). Однако многие морские и пресноводные переднежаберные брюхоногие моллюски питаются не только с помощью радулы, но также и фильтрационным способом. Из пресноводных переднежаберных гастропод фильтрационный способ питания установлен у живородки *Viviparus viviparus* (L.) (Cook, 1949), битинии *Bithynia tentaculata* L. (Schäfer, 1952) и у затворки *Valvata piscinalis* (Müller) (Цихон-Луканина, 1961). О степени усваивания пищи этими животными при фильтрационном способе питания никаких указаний в литературе не имеется.

Цель настоящей работы — выяснить два вопроса: может ли затворка *V. pulchella* питаться фильтрационным способом, и если она потребляет взвешенную в воде пищу, то как последняя усваивается при различной ее концентрации в среде.

Для разрешения этих вопросов использовался радиоуглеродный метод (Сорокин и Мешков, 1958; Монаков и Сорокин, 1961).

Моллюски размером 4 мм собирались в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища около Борка. Работа проводилась в конце июля—начале августа 1962 г.

Опыты продолжительностью 3 часа при температуре воды 14—15° ставились в специальных стеклянных сосудах с приспособлением для постоянного интенсивного перемешивания пищевых организмов (Луканин, Поддубная и Цихон-Луканина, 1960). Пищей служили зеленые (*Chlorella pyrenoidosa* и *Scenedesmus quadricauda*) и синезеленые (*Coelosphaerium dubium*) водоросли, меченные C^{14} , концентрация которых составляла 25, 50, 100, 200 и 400 тыс. клеток или ценобиов в 1 мл воды, взятой из водохранилищ и профильтрованной через предварительный мембранный фильтр; объем среды составлял 200 мл. В каждый сосуд вносились по 3 особи животных и давалось им время для прикрепления к стенкам; затем начиналось перемешивание воды и вливалась пища. Параллельно ставился контроль с убитыми моллюсками и взвешенными в воде водорослями, а также контроль с живыми затворками, но пища предлагалась им в осажденном виде. Во всех контрольных опытах с убитыми животными радиоактивность последних была близка к нулю.

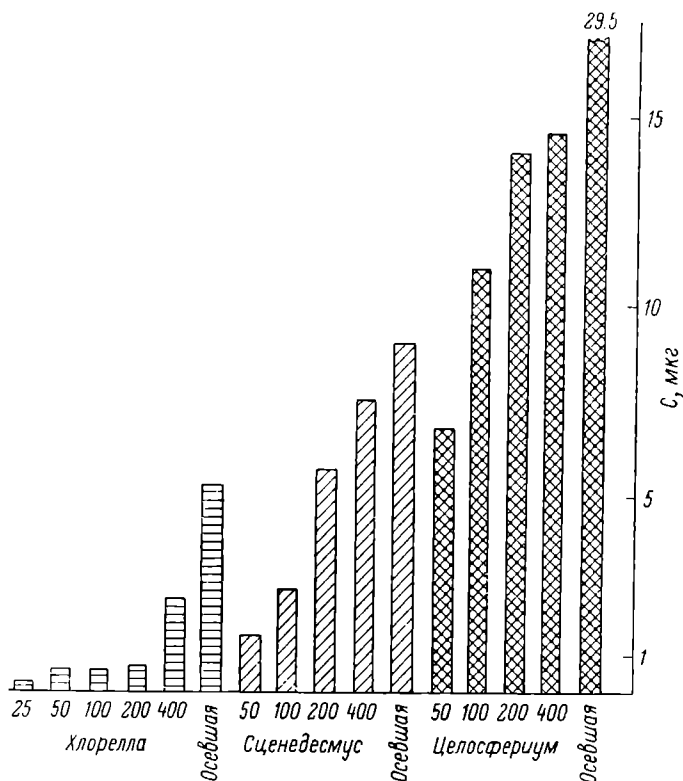
Было проведено 3 серии опытов с 2—3 повторностями для каждой концентрации. Результаты опытов (см. рисунок) показали следующее.

Во-первых, вещество меченых водорослей, находящихся во взвешенном состоянии, переходит в тело затворки, т. е. видна способность этого моллюска питаться фильтрационным способом.

Во-вторых, количество усвоенной затворкой пищи увеличивается по мере повышения концентрации пищевых частиц в среде (в пределах предложенных нами концентраций).

В-третьих, количество усвоенной пищи больше, когда животное питается с помощью радулы, т. е. поедает пищу, которая осела на дне или на какой-либо другой поверхности, нежели при фильтрационном способе питания.

Следовательно, можно полагать, что последний способ питания у данного вида затворки побочный, хотя он и обеспечивает у близких видов



Количество усвоенной затворкой пищи (в С, мг на 1 животное) в зависимости от различной концентрации водорослей, взвешенных в среде.

прозобранхий *Bithynia tentaculata* (L.) и *Valvata piscinalis* (Müller) их нормальное существование (Цихон-Луканина, 1961).

В наибольших количествах как во взвешенном, так и в осажденном виде поедался целосфериум, в наименьших — хлорелла.

В наших опытах использовались пищевые частицы размером: хлорелла (клетка) — 4 мк, сценедесмус (ценобий) — 12×16 мк, целосфериум (колония) — около 50 мк.

В данной серии опытов интенсивность усвоения водорослей затворкой была несколько ниже, чем в опытах, описанных нами ранее, что связано, по-видимому, с более низкой температурой воды. К тому же последние опыты проводились в начале осени, когда жизнедеятельность брюхоногих моллюсков снижается и они поедают меньше пищи, чем в конце весны — начале лета. Последнее мы наблюдали во многих опытах с брюхоногими моллюсками, даже если температура воды в лаборатории в начале лета и в конце его была одинакова.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Луканин В. С., Поддубная Т. Л. и Цихон-Луканина Е. А. 1960. Сосуд для изучения питания водных беспозвоночных. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- Мопанков А. В. и Сорокин Ю. И. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Сорокин Ю. И. 1961. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Сорокин Ю. И. и Мешков А. Н. 1958. Применение радиоактивного углерода C^{14} для определения усвояемости протококковых водорослей мотылем *Tendipes plumosus*. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Цихон-Луканина Е. А. 1961. К вопросу о фильтрационном способе питания у *Bithynia tentaculata* (L.), *Valvata piscinalis* (Müller) (*Gastropoda-Prosobranchia*). Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Цихон-Луканина Е. А. 1963. О росте *Valvata pulchella* (Studer) (*Gastropoda-Prosobranchia*). В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжск. водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Cook P. M. 1949. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.). Proc. Malacol. Soc. London, vol. 27.
- Schäfer H. 1952. Ein Beitrag zur Ernährungsbiologie von *Bithynia tentaculata* L. (*Gastropoda-Prosobranchia*). Zool. Anz., Bd. 148, H. 9—10.
-

ФАУНА СКОПЛЕНИЙ НИТЧАТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В период образования Куйбышевского водохранилища и формирования его фауны затопленные деревья, кустарники, выступающие на поверхность воды в различных его участках, играли особую роль в жизни животного населения этого водоема. Верхушки деревьев, возвышавшаяся над зеркалом водохранилища, производили впечатление огромных островов: их площади во многих случаях измерялись десятками гектаров. В течение всего вегетационного периода 1957 г. эти деревья и кустарники были покрыты зеленой листвой. На затопленных стволах и ветках в массе развивались нитчатые водоросли, образуя обрастания, распространявшиеся на глубину до 1 м. Мощное обрастание нитчатками затопленных деревьев превратило их в особый биотоп, на котором развивалось животное население в такой численности, какой оно не достигало ни на одном из затопленных субстратов.

Особенностью этого биотопа было не только максимальное обрастание нитчатками, среди которых создавались оптимальные условия для жизни водных личинок насекомых, но и наличие оптимальных условий для имаго, находивших приют среди веток и листьев деревьев, возвышавшихся над водой. Последнее было важно в условиях отдаленности от берегов, иногда на десятки километров.

На затопленных субстратах, пронизывающих всю толщу воды и выступающих на поверхность (деревья, сваи и т. п.), нитчатые водоросли во многих случаях достигали длины 10—20 см.

Обрастания нитчатками затопленных водой субстратов называют «ковром» (Аристовская, 1958), или просто скоплением нитчаток. Эти общие понятия не характеризуют очень важную с экологической точки зрения особенность обрастаний нитчаток (*Cladophora*, *Lyngbia* и др.), которые прикрепляются одним концом нити к субстрату, в то время как другой конец свободно висит в воде. Такие нити в массе образуют своеобразные космы, или, как их называют в народе, «косы русалок». В этих космах и развивается богатейшая фауна тендипедид и других животных. Скопления нитчаток, оторвавшихся от субстрата и не образующих косм, обычно скудно заселены гидробионтами. Обилие животных в космах, взвешенных в поверхностных слоях водной толщи, объясняется тем, что здесь происходит энергичная аэрация и постоянный водообмен, приносящий питательные вещества для животных-фильтраторов.

Облов косм нитчаток производился при помощи сачка, который подводился в воде под обросшие ими ветки. Последние срезались целиком или нитчатки соскабливались с них ножом. Материал фиксировался формалином, выборка животных производилась в лаборатории. Одновременно измерялся объем косм, для чего они помещались в мерный цилиндр с водой, где принимали близкое к естественному взвешенное состояние. Животные выбирались обычно из объема косм, не превышавшего 1 л, и количество

их пересчитывалось на 1 м³. Пересчет численности и биомассы животных на площадь 1 м² производился с учетом того, что в водоеме космы образуют обычно слои в среднем толщиной в 10 см, и поэтому численность животных в 1 м³ делилась на 10. Этот пересчет нужен для сравнения с данными других авторов, пересчитывавших биомассу на площадь.

По видовому составу фауна косм нитчаток небогата. Здесь встречались: из олигохет — *Stylaria lacustris* (от 20 до 1488 экз. на 1 л) и другие наниды; из пиявок — *Piscicola geometra*, *Erpobdella nigricollis*; из моллюсков — виды катушек, прудовиков и *Dreissena* (поствелигерные стадии, иногда много); из бокоплавов — *Pontogammarus* sp., *Dikerogammarus haemobaphes*; некоторые виды клещей; из насекомых — личинки *Lestes*, *Ordella*, ручейники *Hydroptila*, клоп *Micronecta*, жуки, личинки *Culicidae*, *Culicoides*.

Из тендипедид в космах были найдены *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* Kieff., *Tendipedini* gen.? *l. macrophtalma* Tschernovski, *Cryptochironomus* ex gr. *parastrostratus* Lenz, *Polypedilum* ex gr. *convictum* Walk, *Endochironomus* ex gr. *tendens* F. (от 63 до 4097 экз. в 1 л), *Glyptotendipes* ex gr. *gripecoveni*, *Tanytarsus* ex gr. *mancus* v. d. Wulp, *Cricotopus* ex gr. *silvestris* F. (массовая форм — от 38 до 3677 экз. в 1л), *Corynoneura*.

Важной особенностью косм нитчаток было то, что в них создавались исключительно благоприятные условия для массового развития личинок тендипедид, преимущественно *Endochironomus* и *Cricotopus*. По численности во многих случаях мало уступала последним и *Stylaria lacustris*. Максимальное количество животных в 1 м³ иногда достигало невероятной величины — 4754000 экз. весом 12.305 кг, из них тендипедид — 4504000 экз. весом 12.25 кг, *Stylaria lacustris* — 250000 экз. весом 55 г (таблица).

Массовое развитие тендипедид в космах нитчаток связано с образом жизни этих животных: личинки *Endochironomus* являются фильтраторами (Константинов, 1959), и космы служат им удобным местом обитания, где они могут строить домики, склеивая нити водорослей (*Cladophora*).

Численность животных и их биомасса в космах нитчаток

Группы животных	На 1 м ² (в среднем)		На 1 м ³ (в среднем)		Колебания	
	количество (экз.)	вес (г)	количество (экз.)	вес (г)	количество (экз.)	вес (г)
<i>Oligochaeta</i>	54900	10.40	549000	104.00	250000	55.00
<i>Tendipedidae</i>	141200	271.60	1412000	2716.00	4504000	12250
Все животные	183600	305.3	1836000	3053.00	4754000	12305

Личинок *Endochironomus*, находящихся в домиках, трудно заметить сразу при извлечении косм из воды. Только через несколько минут пребывания на воздухе они, покидая домики, становятся видимыми.

Обилие личинок тендипедид в космах нитчаток проявлялось и в обилии имаго. Лёт комаров происходил в течение июля, августа и сентября 1957 г. на «островах» затопленных деревьев; всегда обращали на себя внимание тучи имаго тендипедид, покрывавших листья и ветви. Мощный лёт звонцов наблюдался в Черемшанском заливе у Борка в ночь с 31 VII на 1 VIII 1957 г. Тучи комаров покрывали исследовательский катер, забиваясь во все его помещения. В воздухе стоял сплошной гул. Утром трава на о. Борке была покрыта комарами. Вдоль берега, у уреза воды, образовалась сплошная кайма из их трупов. О массовом размножении тендипедид, главным образом рода *Tendipes* в водохранилищах, сообщили Ф. Д. Мордухай-Болтовской и А. Ф. Гунько (Мордухай-Болтовской и Гунько, 1959;

Мордухай-Болтовской, 1961). Те же авторы в совместной работе (Мордухай-Болтовской и Гунько, 1959) отмечают массовую встречаемость личинок *Endochironomus* на пойменной свежезатопленной луговой почве Горьковского водохранилища в 1957 г.

Есть основание выделить из широкого биоценоза обрастаний затопленных субстратов более узкий, с ярко выраженными крайними чертами биоценоз «косм нитчаток». Этот биоценоз недолговечен — с отмиранием нитчаток он прекращает свое существование. Осенью среди отмиравших нитчаток, скопившихся у берегов и в других местах, было очень мало животных. По-видимому, все его животное население к зиме погибает или переходит в другие биотопы.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1958. Кормовая база (бентос) зоны затопления Куйбышевского водохранилища. Тр. Татарск. отд. Гос. НИОРХ, вып. 8.
- Копстантинов А. С. 1959. Питание личинок хирономид и некоторые пути повышения кормности водоемов. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод, АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. Первые этапы формирования бентоса Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 1 (4).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гунько. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
-

ЗАСЕЛЕНИЕ ДРЕВЕСНОГО СУБСТРАТА ИЗ ТОЛЩИ ВОДЫ

Для выяснения вопроса о заселении эпибионтами удаленных от берега затопленных лесов непосредственно из толщи воды в 1961—1962 гг. нами были проведены наблюдения в открытом прибрежье Рыбинского водохранилища у Борка. Станция для проведения этих наблюдений была уста-

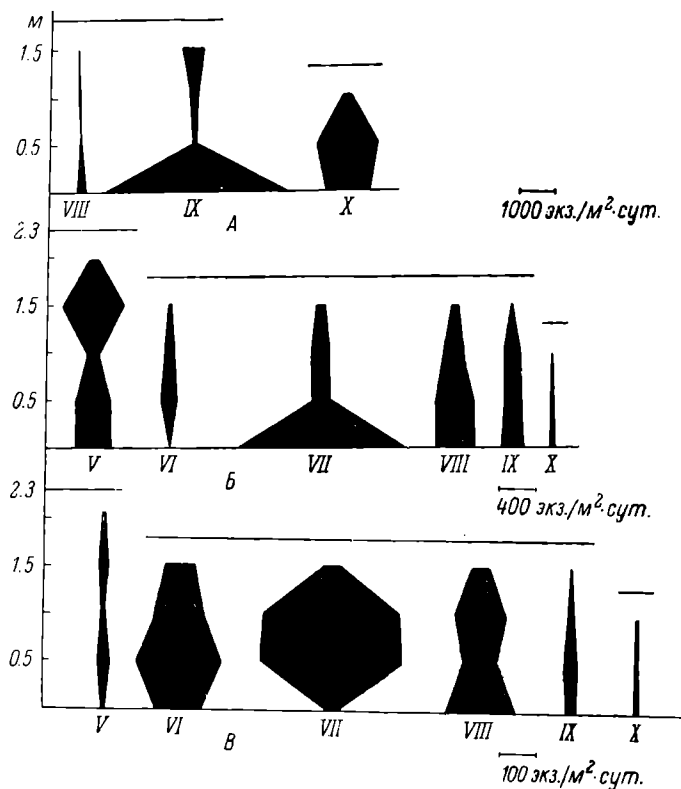


Рис. 1. Интенсивность заселения субстрата гидробионтами на разных глубинах.

A — *Tendipedidae*; B — *Naididae*; B — *Dreissena polymorpha*.

новлена примерно в километре от берега на глубине 2.3 м. На этой станции с мая по октябрь 3 раза в месяц в воду погружался па двое суток шест с горизонтально расположенными деревянными пластинками (25×25 см), укрепленными на расстоянии 50 см друг от друга. Верхняя пластинка крепилась на глубине 20—30 см от поверхности воды, а нижняя соприкасалась с дном. В зимний период вехи с пластинками ставились на 10 дней один раз в месяц. Шест с пластинками осторожно поднимался на

поверхность. Эпибионтов с верхней стороны каждой пластинки смывали током воды, фильтровали через планктонную сеть и затем фиксировали формалином. После тщательной обработки проб вычислялась интенсивность заселения поверхности дерева. Под интенсивностью заселения подразумевается количество животных, заселивших за сутки древесный субстрат площадью в 1 м^2 (экз./ $\text{м}^2 \cdot \text{сут.}$).

На той же станции в первых числах мая было одновременно закреплено 6 вех с деревянными пластинками. Тридцатого числа каждого месяца, с мая по октябрь, одна из вех поднималась и с пластинок производился сбор эпибионтов. Полученный таким образом материал давал возможность выяснить сезонные изменения в составе и количестве эпифауны.

Процесс заселения дерева эпибионтами из толщи воды представлен на диаграммах (рис. 1). Меняющийся по сезонам уровень воды отмечен на рисунках горизонтальными линиями. Из-за непостоянства уровня глубина погружения деревянных пластинок показана состоянием от дна.

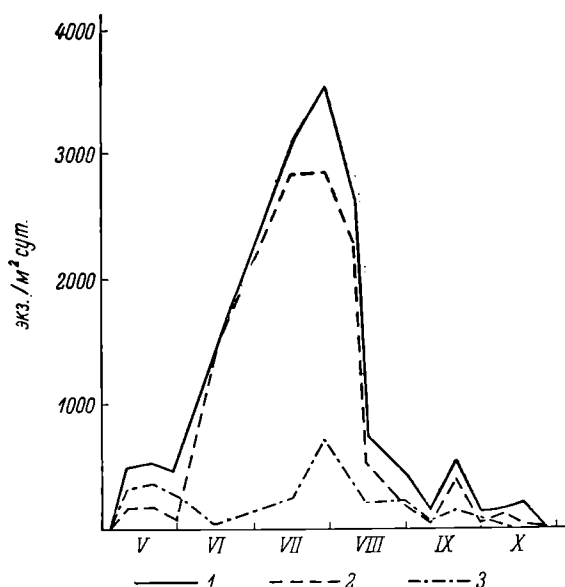


Рис. 2. Интенсивность заселения субстрата эпибионтами из толщи воды.

1 — все эпибионты; 2 — *Tendipedidae*; 3 — *Naididae*.

Интенсивность заселения (в % от общей численности) дерева личинками *Tendipedidae* различных возрастов

Возраст	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
I	Нет.	5.8	Нет.	28.4	1.1	6.6
II	49.0	26.9	62.7	34.0	48.6	12.9
III	40.3	60.3	26.7	22.7	30.6	25.8
IV	10.7	7.0	10.6	14.9	19.7	54.7

Из тендипедид в эпибионтах обнаружены *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *C. latidentatus*, *Endochironomus albipennis*, *Cryptochironomus longiforceps*, *Corynoneura* sp., *Glyptotendipes glaucus*, *Limnochironomus nervosus*, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus*, *Tanytarsus* ex gr. *lobatifrons*, *Ablabesmyia monilis*.

В мае личинки тендипедид заселяли дерево одинаково медленно от поверхности до дна. Наиболее интенсивным заселение было в июне и июле. Оно шло главным образом из средних горизонтов, а к поверхности и ко дну уменьшалось. В августе интенсивность заселения по сравнению с июнем начинает падать и в октябре становится минимальной. С ноября по

май эпибионты из толщи воды на субстрате не селятся. Главная роль в заселении тендипедид принадлежит личинкам второго и третьего возраста и лишь поздней осенью, в октябре, — четвертого. Личинки первого возраста играют обычно второстепенную роль. Только в августе интенсивность заселения ими дерева несколько возросла, поскольку в начале этого месяца происходит массовое появление тендипедид. Кроме того, в этот период наблюдались сильные и постоянные ветры. Под действием ветровых

течений и перемешиваний личинки могли далеко относиться от берега и равномерно распределяться в толще воды. В 1960 г., когда пробы брались у самого берега, в основном на субстрате селились личинки первого возраста. Можно предполагать, что они держатся в непосредственной близости от берега.

С мая по август включительно на станции была взята серия дночерпательных проб, а среди водной растительности примерно в 300 м от стан-

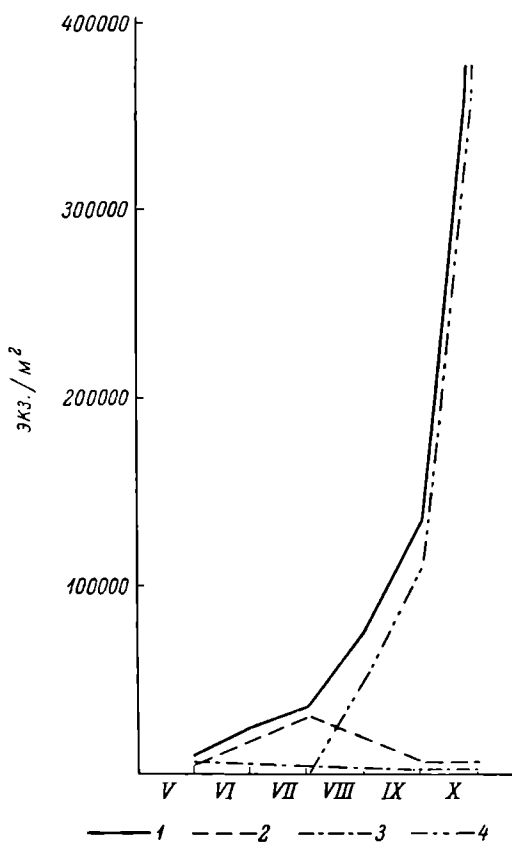


Рис. 3. Динамика численности эпибионтов в среднем по всем горизонтам.

1 — общая численность; 2 — численность *Tendipedidae*; 3 — численность *Naididae*; 4 — численность *Dreissena polymorpha*.

лять субстрат в августе. Заселение происходило из всей толщи воды (рис. 1, B). Однако в сентябре наиболее интенсивно дрейссена заселяла пластинки, лежащие на дне.

На рис. 2 изображена сезонная динамика заселения субстрата эпибионтами. Кривые построены по усредненным величинам интенсивности заселения пластинок, находящихся в толще воды. Данные по заселению пластинок, лежащих на дне, не учитывались. Наибольшая интенсивность заселения установлена для личинок тендипедид в конце июля. Начало заселения из толщи воды отмечено 10 мая, конец — 17 октября.

Данные ежемесячных обследований эпифауны представлены на рис. 3. Численность эпибионтов с июня по октябрь непрерывно растет. Первые три месяца подавляющую часть населения составляют тендипедиды (см. таблицу), затем численность эпибионтов резко возрастает за счет появляю-

щейся собиравшейся фитофильная фауна. В результате установлено, что видовой состав личинок тендипедид, поселившихся на искусственном субстрате и собранных в зарослях прибрежья, был весьма сходен, тогда как бентофауна личинок оказалась совершенно иной. В ней преобладали *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Procladius ferrugineus* и *Tendipes plumosus*. Лишь иногда попадались отдельные личинки *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis* и *Cricotopus ex gr. silvestris*, встречавшиеся также в зарослях и на деревянных пластинках. Таким образом, личинки, обнаруженные на этих пластинках, приплывали из заросших участков прибрежья. Это еще раз свидетельствует о том, что личинки многих фитофильных видов тендипедид ведут бродячий образ жизни и поднимаются в толщу воды.

Из наидид на пластинках были обнаружены *Nais barbata*, *Stylaria lacustris*, *Ripistes parvita* и *Chaetogaster longirostris*. Все они заселяли субстрат из толщи воды (рис. 1, B) и так же, как тендипедиды, приплывали из прибрежья. Личинки *Dreissena polymorpha* начали засе-

щейся в августе дрейссены. К октябрю количество тендипедид и наидид в эпибиозах значительно сокращается, дрейссена становится почти единственным представителем эпифауны. Интересно, что в кратковременных опытах интенсивность заселения дрейссеной древесного субстрата довольно низка (рис. 1, *B*), тогда как в долгосрочных опытах, продолжавшихся месяцами, дрейссена заселяла дерево в громадных количествах (рис. 3). Иначе говоря, интенсивность заселения дерева дрейссеной пропорциональна ее плотности на субстрате. Это происходит, видимо, вследствие того, что дрейссена предпочитает оседать в местах, уже заселенных этим моллюском.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ ЗАСЕЛЕНИЯ ЭПИБИОНТАМИ ЗАТОПЛЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Имеющиеся в литературе сведения об эпифауне затопленных лесов водохранилищ содержат данные главным образом по видовому составу эпибionтов и их количественной характеристике (Иоффе, 1954; Мордухай-Болтовской, 1956; Остроумов, 1959; Соколова, 1959; Громов, 1961).

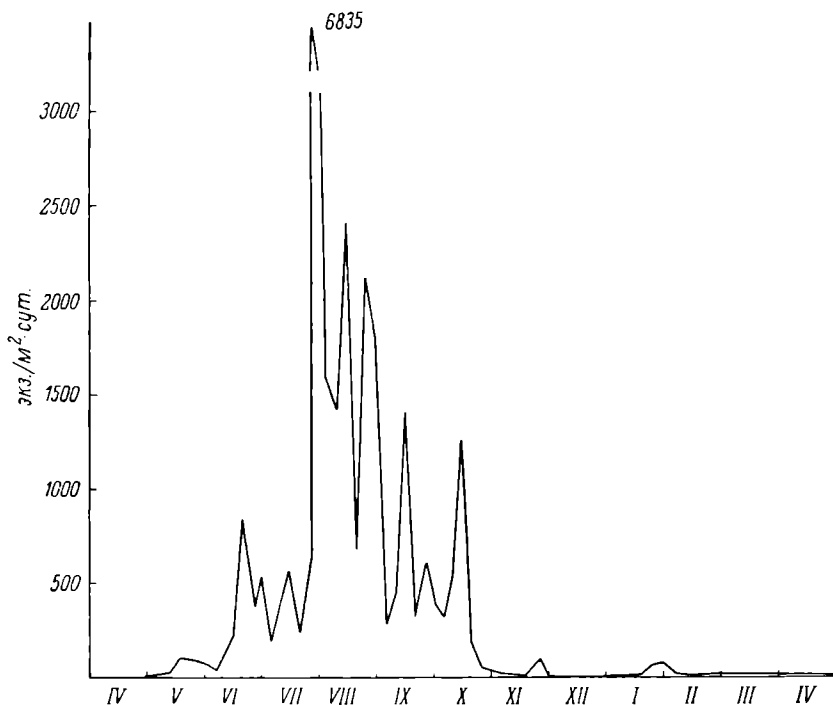


Рис. 1. Сезонные изменения скорости заселения топляка всеми эпибionтами по их численности.

Некоторыми авторами (Иоффе, 1954; Костарева, 1959; Соколова, 1959; Громов, 1961) проводились также наблюдения над интенсивностью заселения гидробионтами древесины в зависимости от продолжительности пребывания ее в воде. Однако до сих пор остается неясным, как в разное время года протекает процесс заселения затопленных деревьев.

Мы поставили задачу выяснить сезонные изменения в скорости заселения затопленных деревьев эпибionтами. С этой целью в Рыбинском водо-

хранилище в течение года нами были проведены регулярные наблюдения, результаты которых изложены ниже.

Опыты ставились на затонувшем стволе дерева без коры — топляке, — площадь поверхности которого составляла 0.15 м^2 . Наблюдения были начаты 26 апреля 1960 г. сразу же после ледохода и окончены 29 апреля 1961 г. Ствол был опущен на дно среди пней в прибрежье Борка на глубине 0.7 м. Весной и летом поселившаяся на нем эпифауна снималась раз

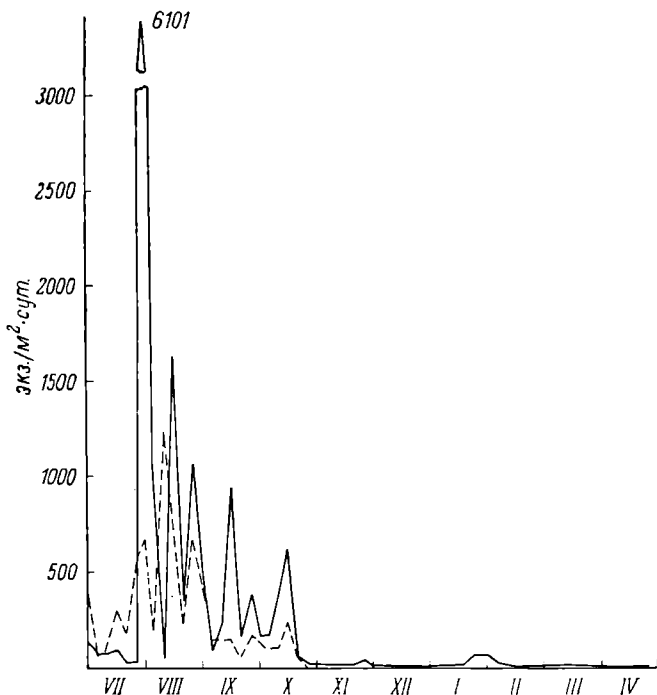


Рис. 2. Сезонные изменения скорости заселения топляка личинками *Tendipedidae* по их численности.

Сплошная линия — личинки с поверхности древесины; пунктирная линия — личинки из мин.

в 3—4 дня, а осенью и зимой — раз в неделю. С февраля по апрель пробы брались два раза в месяц. При отборе проб затонувший ствол осторожно поднимался на поверхность. Эпibiонты быстро смывались током воды в ведро и затем отфильтровывались в планктонной сетке. Каждый раз пробы брались в 10 час. утра. В это же время измерялась придонная температура воды. С первого июля эпibiонты собирались с поверхности дерева и из мин отдельно. Подробно методика сбора описана нами ранее (Луфферов, 1963). Для каждой пробы рассчитывались численность и биомасса эпibiонтов на 1 м^2 поверхности дерева. Разделив численность эпibiонтов на время (в сутках), за которое они осели, получаем величину, которую мы называли среднесуточной скоростью заселения (экз./м² · сут.).

Необходимо подчеркнуть, что в нашем опыте фактор перенаселенности не имел места: ствол дерева постоянно и полностью очищался от эпibiонтов. Поэтому они круглый год оседали на незаселенный субстрат.

Основную часть населения затопленных коряг в месте, где проводился опыт, составляли личинки тендипедид, из которых массовыми формами были *Glyptotendipes glaucus*, *Limnochironomus nervosus*, *Cricotopus ex gr. silvestris*.

Весной, в последних числах апреля, первыми поселяются на топляке пиявки (*Herpobdella octoculata*, *Helobdella stagnalis*) и ручейники (*Phry-*

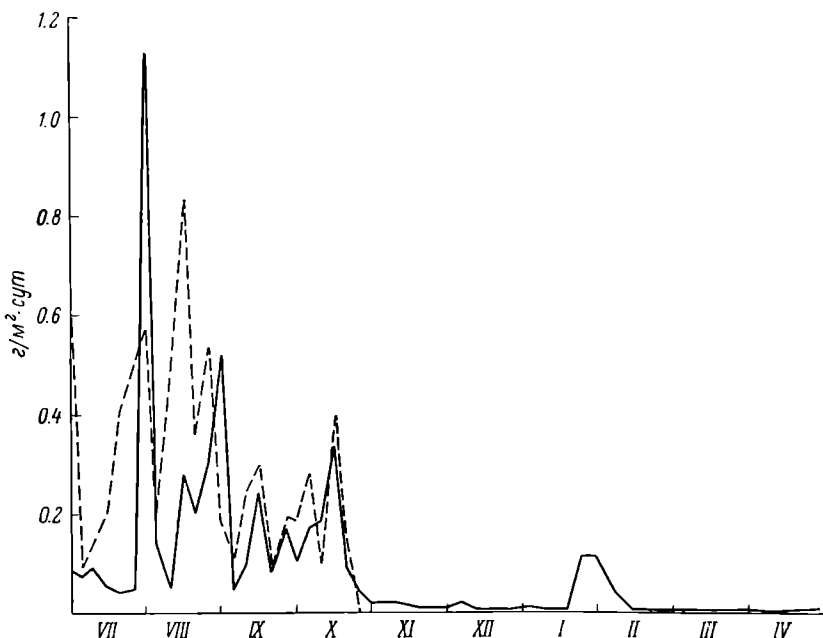


Рис. 3. Сезонные изменения скорости заселения топляка личинками *Tenebrionidae* по их биомассе. Обозначения те же, что на рис. 2.

ganea grandis). В мае заселение шло главным образом за счет личинок *Endochironomus albipennis*. В июне на топляке преобладали *Glyptotendipes*

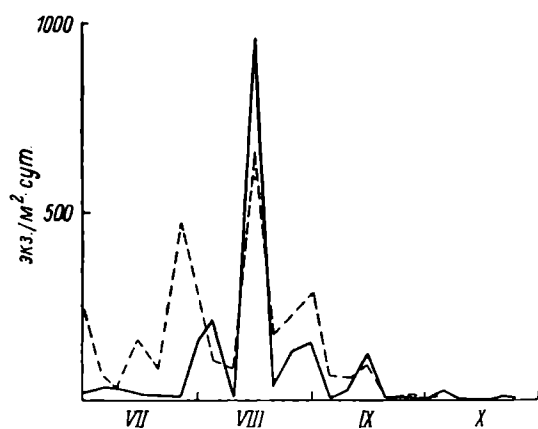


Рис. 4. Сезонные изменения скорости заселения топляка личинками *Glyptotendipes glaucus* по их численности. Обозначения те же, что на рис. 2.

glaucus и *Cricotopus silvestris*. В июле массовой формой является *Limnochironomus nervosus*, а в августе — *Glyptotendipes glaucus*. В осенний период (сентябрь—октябрь) заселение происходило преимущественно за счет личинок *Cricotopus silvestris*, *Limnochironomus nervosus*; зимой даже при нулевой температуре заселение топляка продолжалось, но скорость его резко снизилась. В основном в наиболее холодный период зимы (январь—февраль) поселялись почти исключительно личинки *Polydora convictum*. Процесс заселения топляка идет очень неравномерно, хотя общая

тенденция его ясна (рис. 1). Внезапные подъемы и спады скорости заселения нередко зависят от состояния погоды. Летом в безветренные дни, скорость заселения резко возрастает, а в штормовую погоду внезапно па-

дает. На резкое снижение интенсивности оседания эпибионтов во время ветров указывают В. Н. Никитин и Е. П. Турпаева (1958), проводившие наблюдения на Черном море. Кроме того, Хольм (Holm, 1925), Даниель (Daniel, 1958), Н. И. Тарасов (1961) и другие исследователи указывают, что повышение скорости течения воды выше определенного предела ограничивает возможность прикрепления личинок к субстрату. Таким образом, ветровые течения могут оказывать на процесс оседания эпибионтов существенное влияние.

В наших опытах в конце апреля, вскоре после вскрытия льда, скорость заселения топляка оставалась еще довольно низкой и не превышала 5 экз./м² · сут. К середине мая скорость заселения возрастала и к 17 мая достигала 108 экз./м² · сут. В июне скорость заселения возрастала еще больше и в конце июля достигала максимума (6835 экз./м² · сут.) и оставалась высокой весь август, когда она колебалась в пределах 670—2500 экз./м² · сут. В сентябре и октябре отмечено падение скорости, хотя она все еще остается довольно высокой (300—1400 экз./м² · сут.). В конце октября скорость заселения топляка резко падает и вплоть до мая остается очень низкой (от 1 до 80 экз./м² · сут.).

Осенью с падением температуры отдельные формы прекращали заселение топляка. Установлено, что в естественных условиях личинки

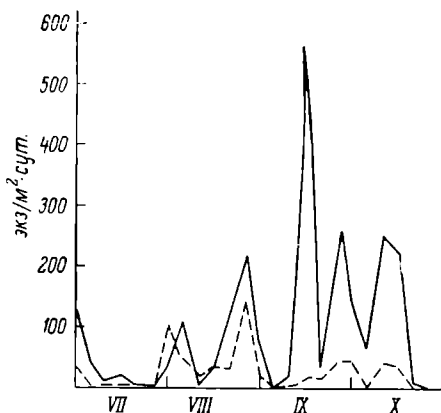


Рис. 5. Сезонные изменения скорости заселения топляка личинками *Cricotopus* ex gr. *silvestris* по их численности.

Обозначения те же, что на рис. 2.

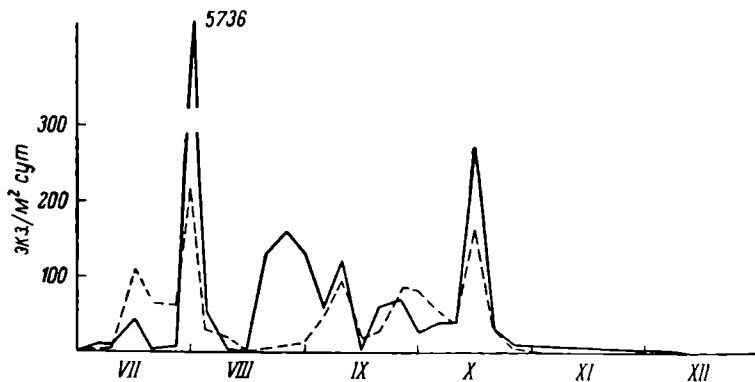


Рис. 6. Сезонные изменения скорости заселения топляка личинками *Limnochironomus nervosus* по их численности.

Обозначения те же, что на рис. 2.

Endochironomus albipennis прекращают заселение при 6.2°, *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *Dreissena polymorpha* (личинки) — при 1—1.5°, *Helobdella stagnalis* — при 8—10°. При нулевой температуре из тендипедид топляк заселяли только личинки *Polypedilum convictum*. Максимальная среднесуточная скорость заселения ими топляка составила 65 экз./м² · сут. при температуре воды —0.1°. Прекращение минирования

древесины тендипедами в конце октября—начале ноября определяется, видимо, также температурой, которая в этот период не выше 1° . Заселение тендипедами поверхности дерева идет более интенсивно, чем минирование древесины (рис. 2). Однако скорость заселения, рассчитанная по биомассе ($\text{г/м}^2 \cdot \text{сут.}$), оказывается выше в минах (рис. 3). Вообще биомасса тендипедид в минах, как правило, оказывается выше, чем на поверхности дерева, тогда как численность личинок в минах обычно меньше. Объясняется это тем, что основные минёры — личинки *Glyptotendipes Endochironomus* — очень крупные и имеют довольно большой вес. Среди тендипедид было установлено две группы личинок, из которых одна —

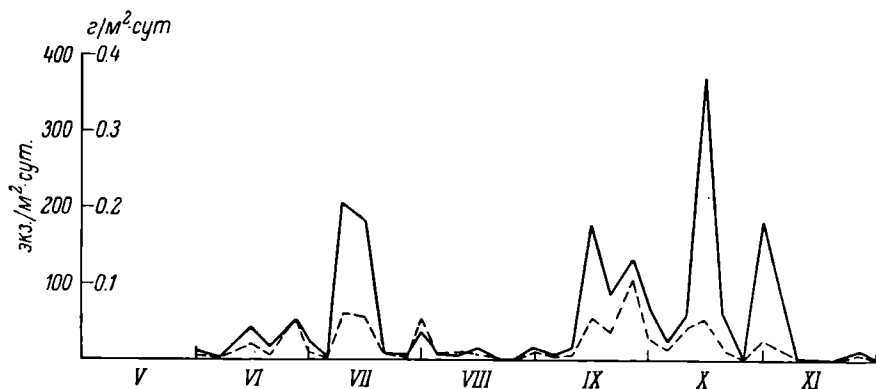


Рис. 7. Сезонные изменения скорости заселения топляка *Naididae*.

Сплошная линия — скорость заселения, рассчитанная по численности; прерывистая линия — скорость заселения, рассчитанная по биомассе.

Glyptotendipes glaucus — более интенсивно заселяла собственно древесину, делая в ней мины (рис. 4), а другая — *Cricotopus* ex gr. *silvestris* — предпочитала заселять поверхность топляка. Сезонные изменения скорости заселения топляка этой личинкой представлены на рис. 5.

Личинки *Limnochironomus nervosus* занимают некоторое промежуточное положение, так как соотношение скоростей заселения поверхности дерева и мин у них постоянно меняется (рис. 6). Однако скорость заселения мин личинками *L. nervosus*, рассчитанная по биомассе, оказывается, как правило, более высокой, чем скорость заселения поверхности дерева. Это объясняется тем, что минируют древесину главным образом крупные личинки третьего и четвертого возрастов.

Из наидид в эпибиозах преобладали *Stylaria lacustris*. Эта форма встречается только на поверхности дерева (рис. 7). Скорость заселения топляка очень непостоянна. Это объясняется, по всей видимости, тем, что наидиды очень подвижны. *S. lacustris*, в частности, быстро передвигается в толще воды прибрежья. Постоянно двигаясь, стилирии, очевидно, не задерживаются долго на одном дереве. Они ведут скорее всего бродячий образ жизни, и поэтому количество их на древесном субстрате резко колеблется.

Из пиявок встречались главным образом *Helobdella stagnalis*. Максимальная скорость заселения топляка пиявками отмечена в сентябре (рис. 8).

Изложенный материал свидетельствует о том, что процесс заселения затопленных деревьев, лежащих на дне, идет непрерывно круглый год, достигая максимума в июле—августе и значительно замедляясь в зимний период. По данным В. В. Громова (1961), зимой древесина не заселяется.

Однако необходимо отметить, что В. В. Громов проводил наблюдения за заселением древесины, находившейся в толще воды. Наши опыты ставились с древесиной, лежащей на дне. Вполне возможно, что зимой вследствие понижения активности эпибионты не поднимаются в толщу воды, а перемещаются по грунту и поэтому заселяют только лежащие на дне деревья.

Процесс заселения деревьев эпибионтами проходит очень быстро. С. Н. Дуплаков (1925) указывает, что фауна эпибиозов формируется в течение 10—12 дней. Заселение деревьев начинается сразу же после их помещения в воду. Стволы деревьев, опущенные в июне, начинали заселяться личинками тендипедид уже в первые два часа. По нашим наблюдениям, формирование видового состава эпиофауны затопленных лесов в летний

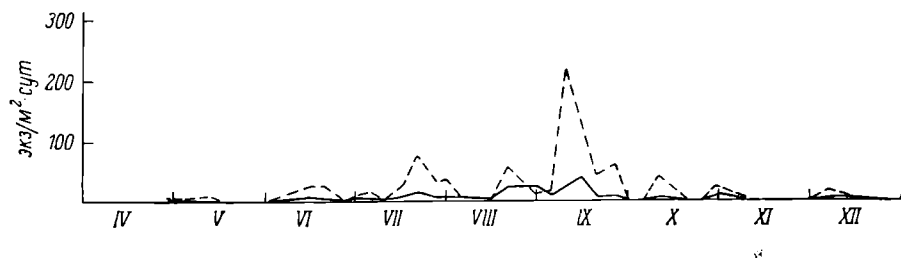


Рис. 8. Сезонные изменения скорости заселения топляка пиявками *Helobdella stagnalis*.

Обозначения те же, что на рис. 7.

период завершается в течение 2—3 суток. Далее происходит рост количества эпибионтов. К такому же выводу приходит В. С. Ивлев (1930), исследовавший эпифауну водорослей и простейших.

Мы пришли к выводу, что эпибионты находятся в постоянном движении, интенсивность которого, очевидно, зависит от температуры, волнения, освещения и других факторов среды. В основном вновь поселяются в эпибиозах тендипедиды первых трех возрастных стадий.

Личинки тендипедид первого возраста, как известно, держатся в толще воды и являются хорошими пловцами (Алексеев, 1955; Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955; Луферов, 1959, и др.). Они составляют основную массу быстро поселяющихся на субстрате форм. Однако любой субстрат, в том числе и древесный, используется ими, видимо, в течение короткого времени, после чего личинки вновь поднимаются в толщу воды. Только личинки третьего и особенно четвертого возраста заселяют деревья окончательно до завершения метаморфоза.

Можно полагать, что значительная часть эпибионтов затопленных лесов селится на топляке. К ним, кроме личинок тендипедид первых возрастных стадий, относятся поденки, ручейники, наидиды, пиявки и т. д. Постоянных, немигрирующих эпибионтов в водохранилищах фактически очень мало (мшанки, губки). Это объясняется прежде всего тем, что среди пресноводной эпифауны очень мало форм, постоянно прикрепленных к субстрату, которых так много в морях.

Древесный субстрат заселяется в водохранилищах главным образом подвижными организмами, многие из них — хорошие пловцы. Существенным является также и тот факт, что тендипедиды, которые в водохранилищах составляют основную часть населения эпибиоза, в течение года имеют нередко несколько генераций, вследствие чего происходит частая смена состава эпифауны. Таким образом, большинство эпибионтов заселяют древесину на сравнительно короткий период.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- А л е к с е е в Н. К. 1955. О распределении личинок хирономид по водоему. *Вопр. ихтиол.*, вып. 5.
- Г р о м о в В. В. 1961. Гидрофауна затопленной древесины Сылватского залива Камского водохранилища. *Зоол. журн.*, т. 40, вып. 3.
- Д у н л а к о в С. Н. 1925. Исследование процесса обрастания в Глубоком озере. *Тр. гидробиол. ст. на Глубоком оз.*, т. 6, вып. 2—3.
- И в л е в В. С. 1930. К изучению обрастаний Поликарповского пруда. *Тр. гидробиол. ст. на Глубоком оз.*, т. 6, вып. 5.
- И о ф ф е Ц. И. 1954. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования. *Изв. ВНИОРХ*, т. 34.
- К о с т а р е в а Н. П. 1959. Заселение древесной растительности гидробионтами в Пермском водохранилище. *Изв. естеств.-научн. инст. при Пермском унив. им. А. М. Горького*, т. 14, вып. 3.
- Л у ф е р о в В. П. 1959. Исследования по биологии хищных личинок *Tendipedidae* Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. Ярославль.
- Л у ф е р о в В. П. 1963. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. *Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР*, вып. 6 (9).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1956. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. *Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР*, т. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и А. И. Ш и л о в а. 1955. О временном планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes*. *ДАН СССР*, т. 105, № 1.
- Н и к и т и н В. Н., Е. П. Т у р п а е в а. 1958. Процессы обрастания в Черном море. Оседание личинок в районе Геленджика. *АН СССР*, т. 121, № 1.
- О с т р о у м о в Н. А. 1959. Развитие жизни в Пермском водохранилище в первые годы его существования. В сб.: *Биол. основы рыбн. хоз.*, Томский унив. им. Куйбышева.
- С о к о л о в а Н. Ю. 1959. О фауне обрастаний водохранилищ и водоводов. *Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод*, ДАН СССР, Л.—М.
- Т а р а с о в Н. И. 1961. О морском обрастании. *Зоол. журн.*, т. 40, вып. 4.
- D a n i e l A. 1958. Settlement of marine foulers and borers in the Madras harbour in relation to velocity of water currents. *J. Scient. a. Ind. Res.*, vol. 17, № 1.
- H o l m. 1925. Über die Suctorien der Elbe bei Hamburg und ihre Lebensbedingungen. *Arch. f. Hydrobiol.*, Bd. IV, L. 3.
-

О ПАГОНЕ ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Уровень прибрежной зоны Рыбинского водохранилища постоянно колеблется. Спад воды, начинающийся в июне, продолжается до марта. За этот период обнажается площадь дна, равная 255—400 га (Буторин, Бакастов, Ершова, 1962). При этом все побережье обсыхает и зимой промерзает.

Возник вопрос, как переносят зимовку организмы, замороженные в грунте и на затопленных деревьях, и как они весной заселяют древесину?

В связи с этим в период с 20 по 25 марта и затем с 22 апреля до середины мая 1960 г. в побережье Рыбинского водохранилища у Борка были произведены наблюдения. Поскольку постепенное падение уровня происходит в течение длительного периода (лето, осень, зима), участки обнаженного дна обсыхают и промерзают неодновременно. Поэтому мы выделили три станции с различными сроками промерзания дна. Станция 1 находилась в непосредственной близости от берега. Грунт на ней обнажался в конце августа и поэтому сначала обсыхал, а затем промерзал. Станция 2 располагалась в отдалении от берега, где грунт в период ледостава был залит водой примерно на 5 см и замерзал одновременно с образованием льда. Станция 3 была наиболее удалена от берега. Грунт здесь промерзал только в январе, так как лишь к этому времени вода уходила и лед ложился на дно.

На каждой станции в грунте вырезалось по две площадки, обычно в 0.25 м² каждая. Промерзший грунт собирался отдельно от непромерз-

Таблица 1

Бентофауна обсохшего и затем промерзшего побережья

Вид	Численность (экз./м ²)					
	I слой (0—7 см), замерзший дерн		II слой (7—10 см), незамерзший дерн		III слой (10—15 см), незамерзшая глина	
	живых	мертвых	живых	мертвых	живых	мертвых
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>gri-pekoveni</i>	37	5	—	—	23	5
<i>Psectrocladius</i> ex gr. <i>psi-lopterus</i>	9	Нет.	—	—	5	Нет.
<i>Argyra</i> sp.	48	»				
<i>Pseudolimnophila</i> sp. . .	5	»				
<i>Pisidium henslowanum</i>	51	5				
<i>Enchytraeidae</i>	9	Нет.	147	Нет.		
Всего	159	10	147	0	28	5

шего. В лаборатории непромерзший грунт помещался в сито и промывался струей воды. Промерзший грунт в течение двух суток оттаивал и затем тоже промывался. На станции 2, помимо проб грунта, собиралась эпифауна с лежащих на дне деревьев. При камеральной обработке материала живые и мертвые организмы подсчитывались отдельно.

На станции 1 грунт представлял собой торфянистый дерн, промерзший на 7 см; толщина снега в марте составляла 1.7 м. По составу фауны и ее численности эта станция оказалась самой бедной (табл. 1). Здесь обнаружено 6 форм. Однако все они хорошо перенесли осеннее подсыхание и зимнее промерзание. Общий отход (мертвые организмы) составил всего 8.4%.

Таблица 2

Бентофауна грунта, замерзшего в период ледостава

Вид	Численность (экз./м ²)	
	I слой (0—16 см), замерзший грунт	
	живых	мертвых
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>griepkoveni</i>	158	200
<i>Stictochironomus</i> ex gr. <i>histrio</i>	110	50
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>psilopterus</i>	27	33
<i>Endochironomus albipennis</i>	67	53
<i>Psectrocladius</i> ex gr. <i>psilopterus</i>	19	11
<i>Procladius nigriventris</i>	6	3
<i>Pentapedilum exsectum</i>	88	81
<i>Cloeon dipterum</i>	Нет.	4
<i>Nemertini</i> gen.	9	Нет.
Всего	484	435

Станция 2 находилась в более суровых условиях, так как снеговой покров составлял всего 0.3 м. Грунт — слабо заиленная почва с массой растительных остатков. Глубина промораживания 16 см. В этом слое грунта обнаружено 9 форм (табл. 2), из которых массовыми являются *Glyptotendipes* ex gr. *griepkoveni* и *Stictochironomus* ex gr. *histrio*. Наиболее выносливыми к промерзанию оказались личинки *S.* ex gr. *histrio* (отход 19%). Общий отход составил 47.2%. Во II слое (16—30 см, незамерзший грунт) эпифауна не обнаружена.

На этой же станции собиралась эпифауна затопленных промерзших деревьев,

лежащих на дне. Эпхионты извлекались из щелей древесины и из-под коры. Обнаружено 11 форм (табл. 3). Общий отход равнялся 17%. Основная часть его — *Dreissena polymorpha*, которая совершенно не выносит промерзания. Личинки же *Endochironomus* и *Glyptotendipes* под корой дерева переносят промерзание гораздо лучше, чем в грунте (отход соответственно 0.0—2.6 и 44.2—56.0%). На станции 3 грунт промерз только на 7 см. В этом слое обнаружено 20 форм. Массовыми были личинки *Tendipes plumosus*, *Procladius ferrugineus*, *Glyptotendipes* ex gr. *griepkoveni*. Самыми выносливыми оказались *Tendipes plumosus*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *C.* ex gr. *vulneratus*, *Phryganea grandis*, *Sphaerium corneum*, *Valvata piscinalis*. У этих форм отхода или совсем не было, или он был незначительным (табл. 4). С наибольшим отходом (60—100%) промерзание перенесли личинки *Ablabesmya monilis*, *Procladius ferrugineus*, *Glyptotendipes* ex gr. *griepkoveni* и *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*. Общий отход в промерзшем грунте составил 41.2%. Поскольку толщина промерзшего грунта на третьей станции была невелика, многие гидробионты смогли закопаться глубже слоя промерзания. Это были *Procladius ferrugineus*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *Tendipes plumosus*, *Limnodrilus claparedianus*, *Herpobdella nigricollis*. На станции 1 с иным составом фауны, где грунт

также промерзал только на 7 см, в незамерзший слой зарылись почти все *Endochironomus* и значительная часть *Glyptotendipes* ex gr. *gripenkovi*. На станции 2 грунт промерз слишком глубоко — на 16 см, и, видимо, поэтому в незамерзшем грунте не было обнаружено ни одного организма.

Из изложенного следует, что значительная часть, примерно 30—40% бентофауны, зимующей в промерзшем грунте побережья, гибнет. К аналогичному выводу приходит В. Н. Грезе (1960), производивший наблюдения на Камском водохранилище. Если учесть количество эпибионтов, гибнущих на стволах деревьев от высыхания при падении уровня, то процент отхода значительно возрастет.

Т а б л и ц а 3

Эпифауна затопленных деревьев, замерзших в период ледостава

Вид	Численность (экз./м ²)	
	живых	мертвых
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>gripenkovi</i>	71	2
<i>Endochironomus albipennis</i>	10	Нет.
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>defectus</i>	4	»
<i>Procladius ferrugineus</i>	6	»
<i>Bithynia tentaculata</i>	86	12
<i>Valvata piscinalis</i>	20	8
<i>Pisidium henslowianum</i>	33	Нет.
<i>Sphaerium corneum</i>	100	»
<i>Dreissena polymorpha</i>	Нет.	52
<i>Helobdella stagnalis</i>	33	Нет.
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	2	»
Всего	365	74

В апреле, после того как грунт начал оттаивать, мы наблюдали, как происходит заселение деревьев организмами из пагона. Уровень в 1960 г. был очень низким, и поэтому в течение длительного времени мы могли собирать материал в лужах талой воды на обсохшем дне побережья. 22 апреля в эпифауне вновь залитых деревьев, коряг и пней по численности преобладали тендипиды (410 экз./м²). Массовыми формами были *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Cryptochironomus* ex

gr. *defectus*, *Cricotopus* ex gr. *silvestris*. В меньшем количестве (148 экз./м²) встречались пиявки — *Herpobdella octoculata*, *H. nigricollis*, *Helobdella stagnalis*. Общая численность эпибионтов составляла 632 экз./м². Почти все обнаруженные эпибионты зимовали несомненно в замороженном состоянии на корягах, так как грунт в то время еще не оттаял. К 26 апреля температура воды в лужах поднялась до 13,5° и грунт начал оттаивать. С организмами, зимовавшими на промерзших корягах, частично смешивались и те, которые вышли из оттаявшего грунта. В основном это были различные личинки тендипид, ручейники, пиявки. В массе появились крупные половозрелые *Herpobdella nigricollis*, зимовавшие, очевидно, в промерзшем грунте. Выставляя в лужи контрольные чурки, мы установили, что среднесуточная интенсивность заселения дерева гидробионтами из пагона составляла 171 экз./м². Рост биомассы в сутки достигал 2,55 г/м².

Весь май мы находили на корягах и пнях в лужах большое количество герпобделл. Однако на постоянно выставляемых контрольных чурках пиявок не было. Это объясняется тем, что к концу апреля, когда почти весь грунт оттаял, основная масса пиявок покидает грунт и к маю заселяет деревья.

На основании произведенных сборов мы составили список форм, заселяющих весной затопленные деревья из пагона.

Oligochaeta: *Limnodrilus udekemianus* Claparede.

Hirudinea: *Herpobdella nigricollis* Brandes, *H. octoculata* L., *Helobdella stagnalis* L., *Glossiphonia complanata* L.

Т а б л и ц а 4

Бентофауна грунта, замерзшего в январе

Вид	Численность (экз./м ²)			
	I слой (0—7 см), замерзший грунт		II слой (7—14 см), незамерзший грунт	
	живых	мертвых	живых	мертвых
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>gregarius</i>	37	62	—	—
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>griepkoveni</i>	137	324	21	12
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>defectus</i>	162	3	264	Нет.
<i>Procladius</i> <i>ferrugineus</i>	106	500	565	»
<i>Tendipes</i> <i>plumosus</i>	750	Нет.	760	»
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>vulneratus</i>	12	»	12	»
<i>Glyptotendipes</i> <i>politomus</i>	1	»	Нет.	2
<i>Endochironomus</i> <i>albipennis</i>	7	11	1	Нет.
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>lauterborni</i>	9	2	—	—
<i>Ablabesmyia</i> <i>monilis</i>	Нет.	250	—	—
<i>Cyrtus</i> <i>flavidus</i>	12	5	—	—
<i>Anabolia</i> sp.	12	Нет.	—	—
<i>Phryganea</i> <i>grandis</i>	243	2	—	—
<i>Sphaerium</i> <i>corneum</i>	87	Нет.	—	—
<i>Valvata</i> <i>piscinalis</i>	62	»	—	—
<i>Pisidium</i> <i>casertanum</i>	12	»	—	—
<i>Limnodrilus</i> <i>claparedeanus</i>	—	—	50	Нет.
<i>L. udekemianus</i>	1	Нет.	1	»
<i>Herpobdella</i> <i>nigricollis</i>	1	1	30	10
<i>Helobdella</i> <i>stagnalis</i>	—	—	4	Нет.
Всего	1651	1160	1708	24

Mollusca: *Viviparus viviparus* L., *Bithynia tantaculata* L., *Valvata piscinalis* Müll., *Sphaerium corneum* L., *Pisidium henslowianum* Sheppard.

Isoпода: *Asellus aquaticus* L.

Trichoptera: *Phryganea grandis* L., *Cyrtus flavidus* McLeach.

Tendipedidae: *Glyptotendipes glaucus* Mg., *Endochironomus albipennis* Mg., *Cricotopus* ex gr. *silvestris* F., *C. versidentatus* Tshern., *Limnochironomus nervosus* Staeg., *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* Eaton, *Polypedium* ex gr. *convictum* Walk, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* Kieff., *Corynoneura* sp., *Ablabesmyia monilis* L., *Procladius ferrugineus* Kieff.

К середине мая среднесуточная интенсивность заселения древесного субстрата эпибионтами достигла 300—400 экз./м². В дальнейшем появилась возможность заселения луж гидробионтами из водохранилища, и поэтому наблюдения были прекращены.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б у т о р и н Н. В., С. С. Бакастов и М. Г. Ершова. 1962. Размеры затопляемых площадей береговой зоны Рыбинского водохранилища при различной высоте его уровня. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Г р е з е В. Н. 1960. Холодостойкость литоральной фауны Камского водохранилища и его биологическая продуктивность. Зоол. журн., т. 39, вып. 12.

	Стр.
Э. Д. Мордухай-Болтовская. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища	3
Э. Д. Мордухай-Болтовская и Ю. И. Сорокин. Питание парамеций водорослями и бактериями	12
Э. Д. Мордухай-Болтовская. Материалы по распределению и сезонной динамике <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse и <i>A. herricki</i> de Guerne (<i>Asplanchnidae</i> , <i>Rotatoria</i>) Рыбинского водохранилища	15
Т. Л. Поддубная. Формирование фауны тубифицид и их распределение в Рыбинском водохранилище	20
Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра	37
Л. Г. Буторина. Наблюдения над поведением <i>Polyphemus pediculus</i> и функцией его конечностей в процессе питания	44
Н. Н. Смирнов. <i>Macrothricidae</i> и <i>Sididae</i> Волжских водохранилищ	54
Л. М. Маловицкая. Наблюдения над жизненным циклом <i>Eudiaptomus gracilis</i> (C. Sars) и <i>Eu. graciloides</i> (Lill.) (<i>Copepoda</i> , <i>Calanoida</i>) Рыбинского водохранилища	58
Б. А. Вайнштейн. О системе водяных клещей и их месте в подотряде <i>Trombidiformes</i>	66
Б. А. Вайнштейн. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (<i>Hydrachnellae</i>)	84
А. И. Шилова. Метаморфоз и биология <i>Stictochironomus crassiforceps</i> Kieff. (<i>Diptera</i> , <i>Tendipedidae</i>)	91
А. И. Шилова. Метаморфоз <i>Parachironomus vitilosus</i> Goetgh. и некоторые данные по его биологии (<i>Diptera</i> , <i>Tendipedidae</i>)	102
Р. А. Родова и Ю. И. Сорокин. Количественные данные о питании <i>Cricotopus silvestris</i> F.	110
С. Н. Заречная. Железы личинок ручейников. II. Жильсоновы железы	113
В. И. Митропольский. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у <i>Musculium lacustre</i> (Müller)	118
Е. А. Цихон-Луканина. Жизненные циклы, изменение численности и биомассы некоторых брюхоногих моллюсков в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища летом 1962 г.	125
Е. А. Цихон-Луканина и Ю. И. Сорокин. Усвоение затворкой различных видов пищи	130
Е. А. Цихон-Луканина и Ю. И. Сорокин. Усвоение затворкой взвешенных водорослей в зависимости от их концентрации в среде	134
М. Я. Кпрниченко. Фауна скоплений нитчатых водорослей в Куйбышевском водохранилище	137
В. П. Луферов. Заселение древесного субстрата из толщи воды	140
В. П. Луферов. Сезонные изменения скорости заселения эпибионтами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища	144
В. П. Луферов. О пагоне прибрежья Рыбинского водохранилища	151

	Page
E. D. Mordukhaja-Boltovskaja. Some data on the biology of the Ciliates of the Rybinsk reservoir	3
E. D. Mordukhaja-Boltovskaja and J. I. Sorokin. The feeding of <i>Paramecium</i> on algae and bacteria	12
E. D. Mordukhaja-Boltovskaja. Notes on the distribution and seasonal dynamics of <i>Asplanchna priodonta</i> Gosse and <i>A. herricki</i> de Guerne (<i>Asplanchnidae</i> , <i>Rotatoria</i>) in the Rybinsk reservoir	15
T. L. Poddubnaja. On the tubificid-fauna of the Rybinsk reservoir	20
P. H. D. Mordukhaja-Boltovskoj. Caspian polyphemids in the Don- and Dniepr-reservoirs	37
L. G. Butorina. Observation on the feeding habits and functioning of legs in <i>Polyphemus pediculus</i> (<i>Cladocera</i>)	44
N. N. Smirnov. <i>Macrothricidae</i> and <i>Sididae</i> (<i>Cladocera</i>) of the Volga-reservoirs	54
L. M. Malovitskaja. Observations on the life-cycle of <i>Eudiaptomus gracilis</i> (G. Sars) and <i>E. graciloides</i> (Lill.) (<i>Copepoda</i> , <i>Calanoida</i>) of the Rybinsk-reservoir	58
B. A. Wainstein. On the system of <i>Hydrachnellae</i> and their position in the suborder of <i>Trombidiformes</i> (<i>Acarina</i>)	66
B. A. Wainstein. On the biology and taxonomy of aquatic mites (<i>Hydrachnellae</i>)	84
A. I. Shilova. The metamorphosis and biology of <i>Stictochironomus crassiforceps</i> Kieff. (<i>Diptera</i> , <i>Tendipedidae</i>)	91
A. I. Shilova. The metamorphosis of <i>Parachironomus vitilosus</i> Goetg. and some data on its biology (<i>Diptera</i> , <i>Tendipedidae</i>)	102
R. A. Rodova and J. I. Sorokin. Some quantitative data on the feeding of <i>Cricotopus silvestris</i> F.	110
S. N. Zarechnaja. The glands of caddis-worms	113
W. I. Mitropolskji. Observations on the life-cycle, growth rate and tolerance for drying in <i>Musculium lacustre</i> (Müller) (<i>Lamellibranchia</i>)	118
E. A. Tsikhon-Lukanina. The life-cycles and number- and biomass-dynamics of some snails in the shore-zone of the Rybinsk reservoir in the summer of 1962	125
E. A. Tsikhon-Lukanina and J. I. Sorokin. The assimilation of food by <i>Valvata piscinalis</i> (Gastropoda)	130
E. A. Tsikhon-Lukanina and J. I. Sorokin. The assimilation by <i>Valvata piscinalis</i> of algae suspended in various concentrations	134
M. J. Kirpichenko. The fauna of the filamentous algae coenosis in the Kuibyshev reservoir	137
W. P. Lufarov. The populating of wood substratum by aquatic invertebrates	140
W. P. Lufarov. Seasonal changes of the populating rate of the submerged trees by the invertebrates in the shore-zone of the Rybinsk-reservoir	144
W. P. Lufarov. On the «pagon» in the shore-zone of the Rybinsk-reservoir . . .	151
