

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

# ПЛАНКТОН и БЕНТОС

ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ



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

Редактор издания  
доктор биологических наук  
*Б. К. Штегман*

## О НЕКОТОРЫХ ОЧЕРЕДНЫХ ЗАДАЧАХ ГИДРОБИОЛОГИИ

Изучение водных организмов — их систематики, морфологии, развития, распространения и т. п. — началось, вероятно, в те же времена, что и аналогичное изучение наземных животных и растений. Работы по этим вопросам вполне укладывались в рамки традиционной зоологии и ботаники. Возникновение гидробиологии формально можно датировать временем появления первых работ по фауне и флоре водоемов. До тех пор, пока содержание этих работ сводилось лишь к перечислению форм животных и растений, встречающихся в том или ином водоеме, и к выяснению простейших отношений между ними, гидробиология также была чисто биологической дисциплиной. Постепенно фаунистико-флористический аспект в работах гидробиологов стал все более уступать место экологическому. Складывалось представление о водных биоценозах. От рассмотрения отдельных видов переходили к оперированию коллективными единицами различного содержания, каковы планктон, бентос, литораль, профундаль, заросли водной и прибрежно-водной растительности, микрофлора и т. п. Качественные характеристики живого населения водоемов (его видовой состав) отошли на второй план и уступили место количественным: численности и биомассе. Выявление взаимоотношений между экологическими комплексами привело к представлению о живом населении водоема как о едином целом, неразрывно связанном с неорганической средой обитания и характерно обусловленном ее факторами. При этом основной интерес гидробиологов закономерно переместился в область наиболее обобщенной проблемы экологического изучения водоемов — продуцирования и трансформации органического вещества, а несколько позднее — также и энергетики этих процессов.

Этот очень конспективно очерченный путь развития гидробиологии вполне закономерен. Поскольку гидробиология — дисциплина по существу экологическая, она своевременно попала в общий поток развития экологии и на ней в полной мере отразилось ставшее характерным для последней преобладание количественного направления в изучении живого населения нашей планеты, ее преимущественный интерес к массовым процессам. И это оправдано не только общим ходом развития данной отрасли науки, но в значительной мере и запросами хозяйственной практики, — в первую очередь запросами рыбного промысла, который ставил задачу оценки рыбных запасов, а в связи с этим и кормовой базы рыб. Также и практика борьбы с болезнями, передаваемыми через посредство водных организмов, и охраны водоемов от загрязнения была заинтересована в изучении массовых биологических процессов, протекающих в водоемах. И необходимо признать, что развитие гидробиологии весьма существенно содействовало решению этих и некоторых других практических задач.

Однако с того момента, как центральной задачей гидробиологии стало изучение процессов продуцирования и трансформации органического вещества в водоемах, она как бы переключилась на решение задачи, по существу своему геохимической. Между тем, как и прежде, разработка ее осуществляется биологами с относительно лишь небольшим участием химиков. Не заключено ли в этом некоторое противоречие? Не перестала ли гидробиология быть биологической дисциплиной и не следует ли ее рассматривать как один из разделов геохимии?

Думается, что нет. Наиболее интегрированной единицей жизни является биосфера. Каждое частное биологическое исследование направлено на ее изучение. Понятие биосферы можно считать геохимическим. Но содержание его комплексное, химико-биологическое. И роль биологии в познании биосферы все же остается преобладающей, хотя бы даже только по объему исследований, подлежащих выполнению. Это вполне справедливо и в отношении гидробиологии, которая от того, что она исследует некоторую часть биосферы, — и притом даже в значительной мере в аспекте, приближающемся к геохимическому, — все же не перестает быть дисциплиной биологической.

Мы можем только сказать, что в гидробиологии на современном этапе ее развития геохимические вопросы приобрели доминирующее значение. Но останутся ли в ней чисто биологические вопросы на втором плане и в будущем? — Это и будет рассмотрено в дальнейшем изложении.

При устремлении внимания гидробиологов на количественное и массовое оно неизбежно отвлеклось от качественного и индивидуального. Между тем именно качественные характеристики особенно важны для всех проявлений жизни. И именно по ним различаются виды животных и растений. А виды и представляют собой те индивидуальности, с которыми конкретно имеют дело биологи при изучении жизненных процессов, в том числе и массовых.

Никким образом нельзя отрицать ценность коллективных понятий, какими оперируют гидробиологи. Они применяются не к фикциям, но к вполне реальным явлениям. Именно с их помощью было создано представление о водоеме как о едином комплексе населяющих его организмов и условий среды. Они были необходимы для оценки важнейшего свойства водоемов — их биологической продуктивности — и для выявления ее основных факторов.

Но конечная цель изучения природных явлений — не описание их, а изыскание путей управления ими, для чего безусловно необходимо раскрытие их механизма. Переход от описания наблюдаемых процессов к выявлению их механизмов составляет новую, более высокую ступень развития любой области научного исследования. Его требуют не только сами по себе законы развития науки, но в первую очередь хозяйственная практика. Однако такой переход к решению более сложной задачи возможен лишь при очень значительном увеличении объема исследований и при выполнении их с помощью более совершенных и точных методов.

Если в итоге проведенных до настоящего времени гидробиологических исследований дано описание биологических процессов, протекающих в естественных водоемах, то практически мы не располагаем почти никакими возможностями активно вмешиваться в них и направлять их в желаемую сторону. А если иногда и вмешиваемся, то проводим свои мероприятия, в сущности, вслепую, не будучи в состоянии сколь-нибудь точно предвидеть результаты своего вмешательства. Мы определяем трофику водоемов, так или иначе оцениваем количественно их животное, растительное и бактериальное население, выявляем сезонную и



многолетнюю динамику численности ихтиофауны, планктона, бентоса, микрофлоры и высшей водной растительности. Но уже оценка трофических взаимосвязей водных организмов производится очень обобщенно и приближенно, так как состав пищи даже руководящих видов водных беспозвоночных и способы их питания изучены пока еще очень недостаточно. И уж совсем в зачатке находится изучение кормовой ценности разных видов пищи для отдельных представителей зоопланктона, зообентоса и рыб. Нет никаких точных данных о факторах массовой гибели водных животных, включая и молодь рыб. А между тем эти данные безусловно необходимы для выяснения механизма динамики популяций водных животных. Процессы трансформации органического вещества в водоемах изучены крайне недостаточно как с чисто химической стороны, так и с биологической. Так, например, не существует никаких серьезных исследований по бактериальному распаду высшей и низшей водной растительности. А между тем этот распад составляет важнейшее звено трансформации органики и во многих случаях оказывает значительное влияние на химизм воды и на ее питьевые качества.

Можно ли ожидать, что перечисленные и многие другие коренные вопросы гидробиологии будут решены, если гидробиологические исследования будут и дальше вестись на том уровне, на котором они ведутся, и если не будет предприниматься никаких попыток глубже проникнуть в качественную сторону изучаемых процессов?

Для раскрытия механизма любого процесса прежде всего необходимо выявить особенности его конкретных участников и определить их относительную роль. Конкретные участники биологических процессов — это виды животных, растений и бактерий. Любое сообщество, будь то бентос, планктон, заросли высшей водной растительности и т. п., складывается из определенных видов организмов, характерные особенности которых и определяют физиономию данного сообщества и сущность связей между его компонентами. И не только структура и жизнь отдельных сообществ, но и жизнь водоема в целом определяется в конечном итоге особенностями видов населяющих его организмов.

Совершенно немыслимо допустить, чтобы какое бы то ни было исследование в области химии могло быть в наши дни произведено без знания свойств химических элементов. Но элементам в химии вполне соответствуют в биологии виды. Химия как наука существовала и до того, как были описаны и точно характеризованы все известные теперь элементы. Но подъем ее на принципиально новую, более высокую ступень произошел после создания периодической системы элементов, позволившей определить все важнейшие свойства каждого из них. Свойства же подавляющего большинства биологических элементов — видов — остаются до сих пор мало изученными, а многие существующие виды пока еще даже не описаны.

Это сопоставление дает понятие о колоссальном масштабе работы, необходимой для того, чтобы поднять биологические исследования на уровень, более или менее приближающийся к современному уровню химических работ. При этом следует иметь в виду, что видов организмов существует в десятки тысяч раз больше, чем химических элементов, а характеристика каждого из них неизмеримо сложнее. Все существенные свойства химических элементов однозначно определяются их атомным весом, иначе говоря — их положением в таблице системы элементов, которая, таким образом, является системой коррелятивной. Такой универсальной характеристики виды живых существ не имеют. Естественная система организмов (кстати, до сих пор не построенная окончательно и

пока еще очень далекая от завершения) основана на совершенно другом принципе, а именно — на принципе соподчинения групп. Эта система иерархическая. При этом такой ее характер обусловлен не произвольно выбранным биологами методом классификации, а дивергентным ходом эволюционного процесса, который, следовательно, естественная система организмов и отражает объективно. Положение вида в ней определяет многие его свойства, но не все существенные, а главное — не функционально.

В последнее время от специалистов в разных областях науки, в том числе и от физиков, часто можно слышать мнение, что вслед за современной эрой в науке, которую можно назвать эрой физики, должна наступить эра биологии. Однако эти специалисты не имеют представления о той подавляющей массе предварительной работы, какую нужно проделать для того, чтобы поднять биологию на уровень, достигнутый физикой уже давно, не говоря о ее современном уровне. Но не только представители более точных естественных дисциплин находятся в неведении относительно истинных размеров исследований, необходимых для решения сколько-нибудь сложных биологических вопросов. Не представляют себе этого и многие биологи. В частности, и гидробиологи нередко принимают исследования, имеющие цели явно недостижимые при современном уровне познаний о жизни водных организмов и о среде их обитания.

Огромные успехи кибернетики и вычислительной техники делают возможным решение сложнейших задач в самых различных областях науки и практики. Это вселяет во многих надежду, что и сложные биологические вопросы могут быть решены с помощью вычислительных устройств. Можно не сомневаться, что кибернетические методы будут применены для этой цели. Более того — без их применения, вероятно, такие вопросы и невозможно решать. Но чтобы получить правильный ответ на вопрос, поставленный перед кибернетической машиной, необходима достаточная информация. А этой-то информации в биологии как раз остро не хватает. И для получения ее нужно проделать гигантскую работу. Совершенно очевидно, что такая работа не может быть предпринята немедленно же. Для нее прежде всего не хватит исполнителей. И вряд ли можно рассчитывать, что в ближайшее время будут созданы огромные биологические институты с тысячами научных сотрудников, оснащенные сложнейшим оборудованием. Однако все же необходимо иметь представление о масштабах предстоящей работы, выполнение которой рано или поздно будет обусловлено ходом развития науки и запросами практики. Необходимо хотя бы для того, чтобы не ставить на разработку вопросов, которые в настоящее время не могут быть решены, а задаваться целями, достижение которых более реально и безусловно необходимо.

Первой из таких целей для гидробиологии в настоящей фазе ее развития нам представляется всестороннее изучение руководящих видов водных организмов — от бактерий до рыб. Без этого невозможно углубление исследований по выявлению закономерностей массовых биологических процессов в водоемах. Это изучение должно быть именно всесторонним, т. е. оно должно охватывать систематику всех гидробионтов, их жизненные циклы, экологию, поведение, физиологию, морфологию, питание, размножение, развитие, распространение и т. д.

Систематика водных организмов должна быть приведена в порядок в первую очередь. Если мы говорим о биологии в и д о в, то прежде всего необходимо их точно различать. А это возможно далеко не для всех групп, даже играющих первостепенную роль в жизни водоемов. Достаточно

в этом отношении назвать хотя бы хирономид, личинки которых составляют основную массу бентоса пресных водоемов. Гидробиологи в своих работах до сих пор не различают большинство их видов, а определяют личинок с точностью до так называемых «групп», включающих иногда около десятка разных видов. И эти личиночные группы не находятся ни в каком соответствии с систематикой взрослых форм. Во многих группах молодых беспозвоночных и водорослей некоторые морфологические варианты обозначаются как «форма» того или другого вида. Что имеется в виду под этим термином? Это может быть и абберация, и модуляция вариационного ряда, и экологическая фаза, и географически обособленная форма, и, наконец, самостоятельный вид. Систематика рыб разработана лучше. Но и в ней таксономическое значение отдельных форм не всегда ясно.

Важность изучения видов с других точек зрения (кроме систематической) настолько очевидна, что вряд ли есть необходимость ее аргументировать.

Но не только знание биологии видов водных организмов необходимо для решения общих задач гидробиологии на более высоком уровне. Для раскрытия механизмов массовых биологических процессов, протекающих в водоемах, нужна и более совершенная методика учета численности их живого населения, чем применяющаяся ныне. Опять-таки нельзя сказать, что общепринятые теперь методы количественного учета планктона, бентоса, фауны зарослей и т. п. совершенно непригодны. С их помощью можно получать данные, необходимые для обрисовки лишь обобщенной картины жизни водоемов. Но данные эти относительно и очень приближены. Главный недостаток решительно всех способов количественного учета, применяющихся в гидробиологии (да и вообще в экологии), тот, что все они в принципе рассчитаны на случайное (равномерное) распределение учитываемых организмов в изотропном пространстве. Между тем такое распределение если и встречается в природе, то не как правило, а как редкое исключение, и притом на небольших участках. Задача сколько-нибудь точного учета водных организмов при неравномерном их распределении до сих пор никак не решена. Между тем в гидробиологических, особенно в альгологических работах бросается в глаза удивительное несоответствие между точностью приводимых в них величин численности и биомассы организмов и репрезентативностью проб, на основании которых эти величины устанавливаются. Средние количественные характеристики популяций даются нередко со многими десятичными знаками, тогда как либо количество проб невелико, либо, если их достаточно, они взяты в очень отдаленных одна от другой точках водоема или же в разные сроки. И уж во всяком случае все они относятся к популяциям, распределение которых весьма неравномерно. На получение «точных» цифр численности и биомассы планктона и бентоса затрачено и продолжает тратиться огромное количество труда и времени. Между тем эти цифры совершенно нереальны. Для точности, какую позволяют получить недостаточно репрезентативные пробы, вполне достаточно было бы каких-либо приближенных количественных оценок. Такие оценки, по существу, гораздо «точнее» вычисленных с видимой точностью, но заведомо неверных, — и именно потому, что они не претендуют на точность, которой в действительности нет. Изыскание возможно более точных методов количественного учета фауны и флоры водоемов не только желательно, но безусловно необходимо.

Гидробиология, поскольку она изучает явления, обусловленные многочисленными и весьма разнородными факторами, и процессы, в ко-

торых принимают участие многие виды самых разнообразных организмов, — дисциплина комплексная. Однако ее комплексность не остается неизменной. Она возрастает по мере развития гидробиологии как науки, по мере перехода ее к решению все более сложных задач. Для первых гидробиологических работ достаточный комплекс обеспечивался участием нескольких специалистов — зоологов и ботаников. Затем он пополнился несложными химическими и простейшими гидрологическими данными об изучаемых водоемах. Далее гидрохимические исследования приобретали в гидробиологических работах все больший вес. Комплекс усложнился включением в него водной микрофлоры. Примерно такой уровень комплексности сохраняют гидробиологические исследования и до настоящего времени. Как сказано, этот уровень достаточен для описания общей картины жизни водоемов.

Переход гидробиологии на следующий этап развития, характеризующийся постановкой задачи выявления механизма биологических процессов, протекающих в водоемах, требует, кроме углубления сведений по биологии гидробионтов, дальнейшего расширения комплекса исследований и увеличения их объема. В них должны принимать участие, кроме биологов — специалистов по разным группам водных организмов, также физиологи разнообразных направлений, биохимики, биофизики, гидрохимики, гидрологи, гидрогеологи, климатологи и, вероятно, представители некоторых других дисциплин. В таком комплексе не работает пока ни одно гидробиологическое учреждение, — и, по-видимому, нельзя рассчитывать на это в скором времени.

Между тем уже теперь нередко приходится слышать высказывания о недостаточной комплексности проводимых в настоящее время гидробиологических исследований. Причину этого недостатка, когда он отмечается в работе того или иного исследовательского учреждения, видят обычно в том, что между отдельными специалистами или между разными лабораториями данного учреждения нет необходимой увязки, что они работают разобщенно, без единого общего плана и т. п. Говорят также и об отсутствии увязки между работами разных учреждений соответствующего профиля, имея при этом в виду, что устранение этого недостатка позволило бы комплексно решать поставленную задачу. Так ли это в действительности?

Есть принципиальное различие между комплексным изучением того или иного предмета и более или менее разносторонним. Комплексным изучение может считаться только в том случае, если оно охватывает все существенные стороны данного явления. Ибо комплекс есть нечто целое. Если в нем недостает хотя бы только одного компонента — он уже не комплекс. Но в то же время комплексность должна определяться задачей, стоящей перед исследованием. Она никак не может быть самоцелью. В зависимости от решаемой задачи комплекс может быть и довольно немногосложным. Например, анатом и физиолог всего лишь вдвоем могут обеспечить вполне комплексное изучение работы какого-либо органа. Вряд ли нужно говорить, что даже при очень полном охвате разных сторон данного явления изучение его может считаться комплексным лишь при том условии, если конечная цель его ясно определена, а все исследования строго координированы и проводятся по единому плану.

Комплексность исследований на начальных этапах развития гидробиологии была достаточной, поскольку изучаемые явления рассматривались обобщенно и поверхностно. В таком аспекте изучения ее предмет не составлял сложного комплекса. С усложнением задач гидробиологии усложнился и комплекс вопросов, подлежащих решению. Его разработка

в настоящее время не обеспечивается составом специалистов, работающих в гидробиологических учреждениях, и их количеством. Как бы ни был тесен контакт между ними, они могут вести лишь более или менее разносторонние исследования, но не комплексное. Не обеспечивают комплексности и существующие методы исследования жизни в водоемах.

Вполне комплексное решение сложной научной задачи мыслимо, вероятно, лишь в идеале. Ни в одном явлении не могут быть изучены абсолютно все его стороны. Но то или иное приближение к этому идеалу возможно. Кроме того, всякое разностороннее изучение предмета более ценно, чем одностороннее, и оно тем ценнее, чем большее число сторон предмета изучается. Не следует в настоящее время требовать от гидробиологии комплексного решения проблемы продуцирования и трансформации органического вещества в водоемах, чтобы не ставить перед ней заведомо неразрешимую на данном этапе ее развития задачу. Но нужно, увеличивая разносторонность гидробиологических исследований и углубляя изучение каждой из разрабатываемых сторон проблемы, направленно идти по пути ее действительно комплексного решения.

Настоящая статья не претендует на значение какой бы то ни было программы гидробиологических исследований. Постановка такой задачи требовала бы систематического обзора и критической оценки всего того, что сделано в данной области до настоящего времени, а также полного перечисления и обоснования направлений, в которых надлежит вести дальнейшую работу. Составление такой программы, — если и допустить, что в ней ощущается надобность, — просто непосильно для автора, который имел в виду лишь обратить внимание на существующую недооценку необходимости всестороннего изучения биологии водных организмов и на недостаточность имеющихся конкретных знаний для решения задач, встающих перед гидробиологией при переходе от описания жизни водоемов к выявлению механизмов протекающих в них биологических процессов. Эти более сложные задачи нужно решать и на более высоком уровне.

---



## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БЕНТОСА В ВОЛЖСКОМ ПЛЕСЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Общая сводка по составу и распределению бентоса всего Рыбинского водохранилища впервые дана в статье Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955). Позднее Т. Л. Поддубная (1958) уточнила видовой состав бентоса и подтвердила установленную ранее картину его распределения. В. И. Митропольский (1963) отметил, что общее состояние бентоса Рыбинского водохранилища в течение ряда лет оставалось почти неизменным. Волжский плес Рыбинского водохранилища при этом подробно не исследовался. В настоящем сообщении мы даем картину распределения в нем бентоса на основании большего числа станций, чем при проведении съемок в предыдущие годы.

Обследование бентофауны Волжского плеса производилось в мае и октябре 1963 г. В районе от села Глебово на юге до Шуморовского острова на севере была установлена 51 станция. Местоположение станций фиксировалось по возможности точно, в ряде случаев с помощью пеленгования по береговым ориентирам. Пробы грунта брались дночерпателем Экмана — Берджа площадью 0.04 м<sup>2</sup>. На каждой станции производились четыре подъема дночерпателя. При этом измерялась температура придонного слоя воды. Грунт промывался через мельничный газ № 15. Отобранные пробы помещались в специальные мешочки, которые складывались в цинковый ящик и фиксировались формалином. На обследованном участке были обнаружены следующие грунты: серый ил, переходный ил (торфянисто-сапропелевый), торфянистый ил, заиленная почва, заиленный песок и чистый песок. На старом русле Волги преобладал серый ил, реже встре-

чался заиленный песок и переходный ил. Грунт поймы в основном состоял из заиленной почвы, переходного ила и песка.

В мае придонная температура в русловых наиболее глубоких участках составляла 7—10°, а на пойме — 12—15°.

На русле общая численность бентоса была выше, чем на пойме (табл. 1), тогда как биомасса, наоборот, на пойме была почти вдвое более высокой, чем на русле. Высокая биомасса бентоса на пойме объясняется большим количеством дрейссены. Как в пойменной, так и в русловой части плеса моллюски представлены (в основном) дрейссеной, которая по биомассе превышает 90%. Русло отличалось от поймы большим количеством хирономид и особенно олигохет. Из первых в русле преобладали *Chironomus plumosus*; кроме того, постоянно встречались *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *Procladius* sp. и изредка *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*. Других хирономид не было обнаружено. Из олигохет на русле преобладали *Limnodrilus newaensis*, *L. hoffmeisteri*, *Ilyodrilus hammoniensis*, в меньшем количестве *Psammoryctes barbatus*, *Ilyodrilus moldaviensis* и *Limnodrilus claparedeanus*. На пойме массовыми видами хирономид были те же, что и на русле, но, кроме того, в небольшом количестве постоянно встречались *Limnochironomus* ex gr. *nervosus* и изредка *Pentapedilum* ex gr. *exsectum* и *Polypedilum breviautentatum*.

Видовой состав олигохет на пойме был такой же, что и на русле, но встречался также *Pelosclex ferox*. Биомасса бентоса значительно менялась в зависимости от грунта. Наибольшая численность и биомасса установлены на заиленной почве (табл. 1), где преобладала дрейссена. По численности она составляла 78.2%, а по биомассе — 98.7% от общего количества бентоса. Наибольшее количество личинок хирономид установлено на сером и переходном илах. Олигохет было больше всего на сером иле и заиленном песке.

Практический интерес представляет величина кормовой биомассы, в состав которой входит вся бентофауна, кроме крупных моллюсков и дрейссены. Это та часть бентофауны, которая наиболее интенсивно потребляется рыбами-бентофагами. За последние годы в Рыбинском водохранилище кормовым объектом становится и дрейссена. По данным А. Г. Поддубного (1966), на питание дрейссеной перешла плотва открытых плесов, что обусловило усиление темпа ее роста и улучшение товарных качеств. Кроме плотвы, дрейссену потребляют язь, густера и частично лещ. Поскольку не все бентофаги в одинаковой мере питаются дрейссе-

Таблица 1

Волжском плесе в мае 1963 г.

## Распределение бентофауны

Гидробионты	Серый ил		Переходный ил		Торфянистый ил	
	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
<i>Chironomidae</i> . . . . .	314	4.233	297	5.299	458	8.39
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	559	3.818	487	5.036	308	0.95
<i>Mollusca</i> . . . . .	516	580.118	530	174.401	173	260.13
В том числе <i>Dreissena</i> . . .	494	577.863	492	173.867	152	259.75
<i>Varia</i> . . . . .	15	0.042	56	0.127	4	0.01
Всего . . . . .	1404	588.211	1370	184.863	943	269.50
Без крупных моллюсков и дрейссены . .	911	10.348	878	10.996	790	9.75

ной, мы выделяем биомассу без дрейссены и крупных моллюсков как кормовую для всех бентосоядных рыб. Самая высокая кормовая биомасса

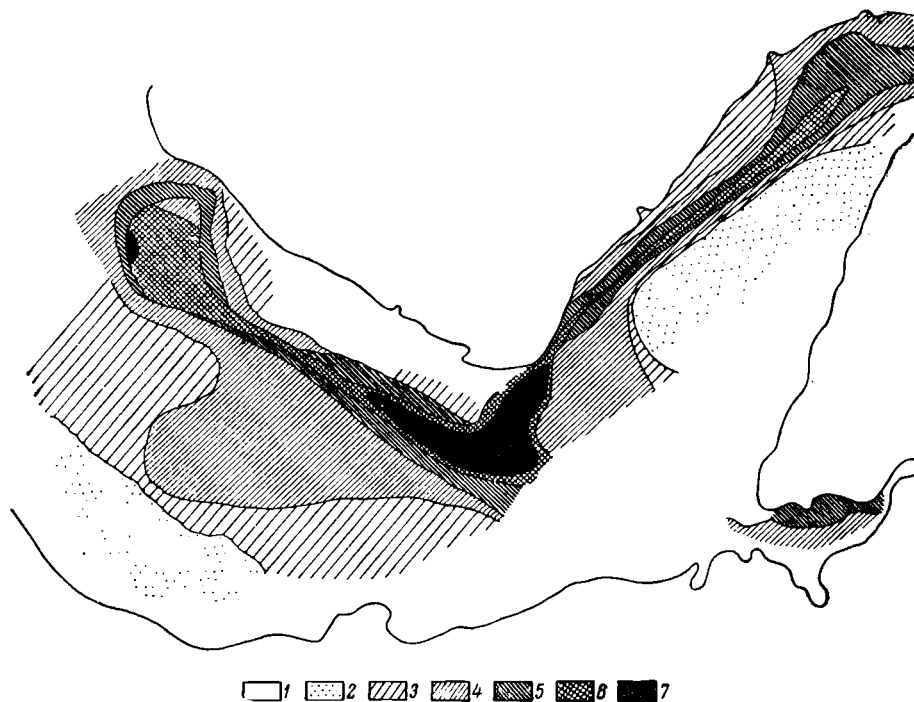


Рис. 1. Распределение биомассы бентоса (без крупных моллюсков) в Волжском отроге в мае.

1 — биомасса от 20 до 30 г/м<sup>2</sup>; 2 — биомасса от 15 до 20 г/м<sup>2</sup>; 3 — биомасса от 10 до 15 г/м<sup>2</sup>; 4 — биомасса от 5 до 10 г/м<sup>2</sup>; 5 — биомасса от 1 до 5 г/м<sup>2</sup>; 6 — биомасса от 0.1 до 1 г/м<sup>2</sup>; 7 — не обследовано.

и численность оказались на сером иле и заиленном песке, в основном за счет олигохет. Наибольшее количество хирономид обнаружено на переходном и несколько меньше на сером илах.

Т а б л и ц а 2

Волжском плесе в октябре 1963 г.

Заиленная почва		Запленный песок		Русло		Пойма	
численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
462	8.300	67	0.248	195	3.244	318	4.964
202	0.487	368	2.854	493	5.834	404	1.996
6	0.062	310	61.409	32	5.752	572	397.354
0	0	275	60.149	6	5.363	542	343.310
12	0.032	8	0.022	20	0.132	25	0.442
682	8.881	753	64.533	740	14.962	1319	404.756
682	8.881	478	4.383	734	9.329	776	8.086

На карте (рис. 1) изображено распределение биомассы бентоса без дрейссены. Самые высокие биомассы сконцентрированы на русле на всем протяжении Волжского плеса. За пределами русла кормовая биомасса уменьшается, оставаясь низкой на значительной части поймы. Концентрация бентофауны на русле волжских водохранилищ отмечалась ранее Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1961). Особенно высокая биомасса, 20—30 г/м<sup>2</sup>, обнаружена на участке русла около Коприна. В этом районе отмечено большое скопление мотыля и олигохет. Биомасса личинок *Chironomus plumosus* достигала здесь на отдельных станциях 20.0 г/м<sup>2</sup>, а *Limnodrilus newaensis* — 30.0 г/м<sup>2</sup>. В среднем для всего Волжского плеса биомасса без дрейссены в мае составляла 11.8 г/м<sup>2</sup>.

В октябре придонная температура на русле и на пойме колебалась в пределах 10—11.5°. Общая биомасса и численность бентоса на пойме были значительно выше, чем на русле (табл. 2). Объясняется это массовым развитием дрейссены, которая на пойме по биомассе составляла 85%, а по численности — 41% бентофауны. На русле дрейссены было очень мало. Кормовая численность и биомасса на русле и пойме практически одна и та же. Количество личинок хирономид на русле и пойме почти одинаковое. Олигохет больше на русле.

Из хирономид на русле преобладал *Chironomus plumosus*. В меньшем количестве, но постоянно встречались *Procladius* sp. и *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*. Массовыми формами олигохет на русле были *Limnodrilus newaensis*, *L. udekemianus*, *L. hoffmeisteri*. На пойме из хирономид преобладали: *Chironomus plumosus*, *Procladius* sp. и *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*. Реже встречались *Allochironomus*. Из олигохет на пойме преобладали те же виды, что и на русле, но, кроме того, в небольшом количестве встречались *Lumbriculus variegatus*, *Limnodrilus claparedeanus*, *Psammoryctes barbatus*, *Stylaria lacustris*, *Enchytraeus albidus*, *Ilyodrilus moldaviensis*. Самая высокая общая численность и биомасса бентоса были отмечены на сером иле (табл. 2), при этом 98.2% от общей биомассы составляла дрейссена. Кормовая биомасса в октябре на илах и заиленной почве оказалась довольно высокой и почти одинаковой. При этом на долю личинок хирономид и олигохет приходилось 77—99% биомассы.

В октябре, вследствие падения уровня, некоторые станции оказались на мели, и материал на них не собирался. Поэтому карта распределения

бентофауны (рис. 2) оказалась неполной. Тем не менее, общие закономерности распределения кормовой биомассы бентоса видны достаточно отчетливо. Распределение бентофауны в октябре примерно то же что и в мае: наибольшие биомассы сосредоточены на русле. Большую часть кормовой

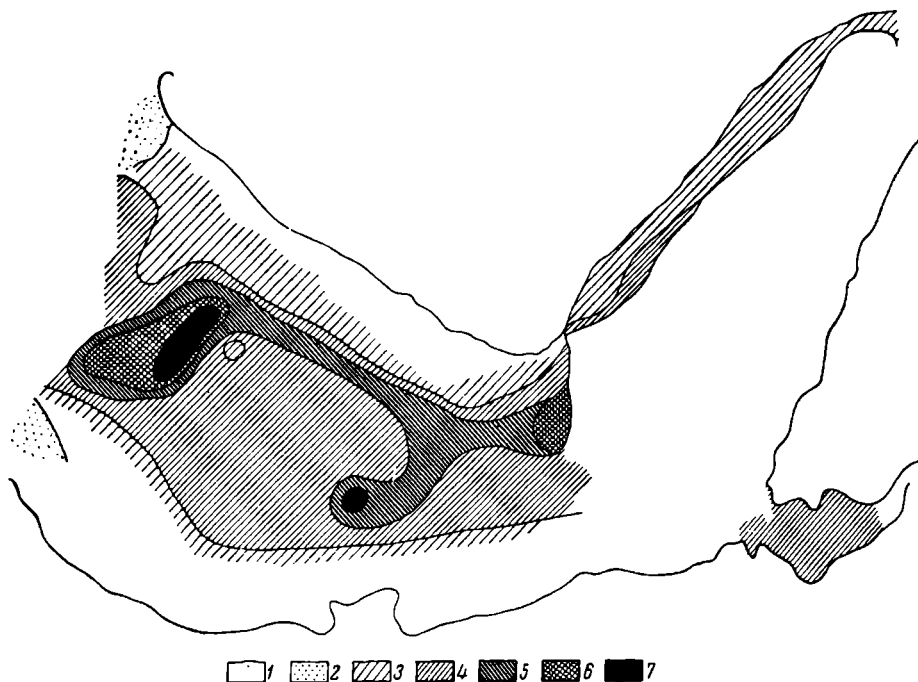


Рис. 2. Распределение биомассы бентоса (без крупных моллюсков) в Волжском отроге в октябре.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

биомассы составлял мотыль. Его максимальная биомасса на одной станции достигла  $20.0 \text{ г/м}^2$ . Максимальная биомасса *Limnodrilus newaensis* составила  $16.5 \text{ г/м}^2$ .

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Майская бентосная съемка проходила в период, когда только начинался вылет хирономид и новая генерация еще не появилась. Таким образом, в мае мы застали бентофауну в том состоянии, в котором она перенесла зимовку. Обращает на себя внимание то, что весной личинок хирономид и олигохет на русле больше, чем на пойме, тогда как осенью большая часть хирономид и значительная — олигохет держится на пойме (табл. 1, 2). Интересно, что весной численность дрейссены на пойме только в два раза выше, чем на русле, а осенью — в 90 раз. Объясняется это тем, что осенью велигеры в массе оседают на пойме. Существенно, что к осени численность дрейссены на русле падает в 36 раз. Создается впечатление, что на русле условия для обитания дрейссены менее благоприятны, чем на пойме.

Судя по результатам октябрьской съемки, к осени происходит заселение донными формами небольшой части прирусловой поймы. Однако основная часть кормовой биомассы концентрируется в русловых районах



плеса и весной, и осенью. Таким образом, наиболее кормовыми районами для рыб-бентофагов являются в Волжском плесе старое русло Волги и в меньшей степени прирусловая пойма.

#### ЛИТЕРАТУРА

- М и т р о п о л ь с к и й В. И. 1963. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища. В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4(7).
- П о д д у б н а я Т. Л. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- П о д д у б н ы й А. Г. 1966. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменения условий обитания. В сб.: Биол. рыб волжских водохр., изд. «Наука», М.—Л.
-

# КРАТКАЯ СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭПИФАУНЫ ЗАТОПЛЕННЫХ ЛЕСОВ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В период с 1959 по 1961 г. нами была обследована эпифауна затопленных лесов и пней водоемов нижней Волги. Результаты исследований на Рыбинском водохранилище опубликованы ранее (Луферов, 1963). В Горьковском водохранилище сборы эпифауны производились в указанный период один-два раза в год на десяти постоянных станциях, расположенных в устьях рек и прибрежной зоне. Эпибионты собирались с определенной площади поверхности дерева, что давало возможность рассчитать их численность и биомассу на единицу поверхности. За три года всего было взято 99 проб. В составе эпифауны Горьковского водохранилища были обнаружены следующие формы: *Oligochaeta* — *Stylaria lacustris* L., *Chaetogaster diaphanus* Gruith., *Ophidonais serpentina* Müll., *Nais barbata* Müll., *Ripistes parasita* O. Schm., *Dero obtusa* d'Udekem., *Enchytraeidae*, *Tubificidae* g. g.; *Hirudinea* — *Herpobdella nigricollis* Brandes, *H. octoculata* L., *H. testacea* Savigny, *Glossiphonia complanata* L., *Piscicola geometra* L., *Helobdella stagnalis* L., *Hemiclepsis marginata* Müll.; *Mollusca* — *Limnaea stagnalis* L., *Radix ovata* Drap., *Valvata piscinalis* Müll., *Dreissena polymorpha* Pall.; *Amphipoda* — *Pontogammarus obesus* G. Sars, *Dikerogammarus haemobaphes* Eichw., *Corophium curvispinum* G. Sars; *Isopoda* — *Asellus aquaticus* L.; личинки *Ephemeroptera* — *Ecdyonurus* sp.; личинки *Trichoptera* — *Phryganea grandis* L., *Phr. striata* L., *Agrypnia pagetana* Curt., *Neureclipsis bimaculata* L., *Holocentropus dubius* Rumb., *Cyrnus flavidus* McLach.; личинки *Heleidae* — *Bezzia* sp.; личинки *Chironomidae* — *Tanytarsus* ex gr. *lobatifrons* Kieff., *Cryptochironomus* ex gr. *pararostratus* Lenz, *Glyptotendipes glaucus* Mg., *G. polytomus* Kieff., *G. paripes* Edw., *Endochironomus albipennis* Mg., *E. impar* Walk., *Limnochironomus nervosus* Staeg., *Polypedilum* ex gr. *nubeculosum* Mg., *P. ex. gr. convietum* Walk., *Allochironomus* sp., *Pentapedilum exsectum* Kieff., *Tendipedini* gen.? *I. macrophthalmus* Tshern., *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* Eaton., *Microtendipes* ex gr. *chloris* Mg., *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *C. ex gr. algarum* Kieff., *C. versidentatus* Tshern., *C. latidentatus* Tshern., *Orthocladius* ex gr. *batoophilus* Kieff., *Trichocladius* ex gr. *lucidus* Staeg., *Limnophyes* ex gr. *pusillus* Eaton., *Procladius nigriventris* (Kieff.), *Ablabesmiya monilis* L.; личинки *Syrphidae* — *Eristalis* sp.

Видовой состав эпифауны Горьковского водохранилища (57 форм) оказался значительно более бедным, чем в Рыбинском водохранилище (115 форм). Затопленные леса здесь встречаются обычно в виде небольших групп деревьев и никогда не образуют таких огромных массивов, как в Рыбинском. Условия обитания в них довольно однообразны, так как все они относятся к одному типу полужащенных лесов (Луферов, 1962, 1963). Основную часть эпифауны составляют личинки *Chironomidae*,

Т а б л и ц а 1

Средняя численность и биомасса эпифауны Горьковского водохранилища  
в мае и октябре 1959 г.

Эпибионты	Май		Октябрь	
	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	численность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
Личинки <i>Chironomidae</i> .	246	1.456	1207	3.333
Личинки <i>Trichoptera</i> .	—	—	2	0.016
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	21	0.026	384	0.068
<i>Hirudinea</i> . . . . .	—	—	14	0.284
<i>Varia</i> . . . . .	6	0.027	—	—
Всего . . . . .	273	1.509	1607	3.701

из которых, как обычно, массовыми являются *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis* и *Cricotopus ex gr. silvestris*, составляющие 80—95 % от общей численности и биомассы. Сопоставление количества эпибионтов в затопленных лесах одного типа (полузащищенных) обоих подоемов (табл. 1—4) приводит к выводу, что численность и биомасса эпифауны в Горьковском водохранилище в 2—3 раза выше, чем в Рыбинском.

Т а б л и ц а 2

Средняя численность и биомасса эпифауны полузащищенных затопленных лесов  
Рыбинского водохранилища в 1959 г.

Эпибионты	Июнь		Июль		Август		Октябрь	
	числен- ность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	числен- ность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	числен- ность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>	числен- ность, экз./м <sup>2</sup>	биомасса, г/м <sup>2</sup>
Личинки <i>Chironomidae</i> .	384	1.269	269	0.262	1045	2.242	175	0.254
Личинки <i>Trichoptera</i> . .	0	0	0	0	4	0.031	0	0
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	19	0.004	42	0.068	108	0.018	11	0.521
<i>Hirudinea</i> . . . . .	0	0	2	0.004	20	0.217	70	0.176
<i>Mollusca</i> . . . . .	1	0.104	1	0.002	1	0.010	0	0
<i>Varia</i> . . . . .	6	0.050	0	0	14	0.005	0	0
Всего . . . . .	410	1.427	314	0.336	1192	2.523	256	0.951

Так, например, в октябре 1959 г. численность эпибионтов в Горьковском водохранилище в среднем составила 1607 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 3.701 г/м<sup>2</sup>, тогда как в Рыбинском — всего 256 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 0.951 г/м<sup>2</sup>. В октябре 1960 г. в Горьковском водохранилище средняя численность эпибионтов достигла 4684 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 9.437 г/м<sup>2</sup>. Такой высокой численности и биомассы в Рыбинском водохранилище в 1959 г. не отмечалось даже в защищенных лесах (Луферов, 1963), фауна которых наиболее богата. Очевидно, незначительность площадей затопленных лесов в Горьковском водохранилище вызывает повышение концентрации эпибионтов. Аналогичное явление отмечено Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1961) на примере фитофильной фауны, которая очень богата, несмотря на слабое развитие прибрежной растительности. Таким образом, эпифауна Горь-

ковского водохранилища по видовому составу значительно беднее Рыбинского, но по численности и биомассе богаче.

Среди эпибионтов Горьковского водохранилища обнаружены каспийские бокоплавы *Pontogammarus obesus*, *Dikerogammarus haemobaphes*. Несколько экземпляров *Pontogammarus obesus* мы обнаружили в августе

Т а б л и ц а 3  
Средняя численность и биомасса  
эпифауны Горьковского водохранилища  
в октябре 1960 г.

Эпибионты	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>
Личинки <i>Chironomidae</i>	4363	7.709
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	124	0.016
<i>Hirudinea</i> . . . . .	2	0.027
<i>Dreissena polymorpha</i>	184	1.507
<i>Varia</i> . . . . .	11	0.178
Всего . . . . .	4684	9.437

1961 г. в небольшом заливе, образованном Бупнинским оврагом на левом берегу примерно против Чкаловска и в устье р. Мочи. Это нахождение является самым северным в его распространении по Волге. Ранее *P. obesus* в районе Горьковского водохранилища (даже до зарегулирования Волги) совсем не встречался. *Dikerogammarus haemobaphes* обнаружен был в октябре 1960 г. в устье р. Немды у островов против дер. Завражье и в устье р. Мичи. Оба бокоплава попадались единичными эк-

земплярами. В Рыбинском водохранилище они не обнаружены.

*Dreissena polymorpha* встречалась в бентофауне Горьковского водохранилища постоянно, но в небольшом количестве (Мордухай-Болтовской, 1961). В 1961 г. в эпибиозах затопленных лесов побережья дрейссена не была обнаружена. В 1960 г. молодь дрейссены начала заселять затопленные леса и отдельные деревья в устьях рек Немды, Унжи, Мичи. По Унже она поднялась до дер. Татаринovo. В 1961 г. расселение моллюска продолжалось, хотя численность его оставалась очень низкой (табл. 4). Дрейссена появилась в устьях рек Мочи, Ячменки и в заливах самого водохранилища. Таким образом, ее расселение идет очень медленно.

Среди затопленных лесов встречались разнообразные породы деревьев: ель, сосна, можжевельник, береза, дуб, осина, ольха, черемуха. Существенной разницы в плотности заселения эпибионтами различных пород деревьев не обнаружено.

В Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах и на нижней Волге от Волгограда до Каспия сбор эпифауны производился на 57 станциях в июле и августе 1961 г. Если в Горьковском водохранилище основная часть затопленных лесных участков относится к категории полузащищенных, то в Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах и на нижней Волге преобладали незащищенные затопленные леса или отдельные де-

Т а б л и ц а 4

Средняя численность и биомасса эпифауны  
Горьковского водохранилища в августе 1961 г.

Эпибионты	Численность, экз./м <sup>2</sup>	Биомасса, г/м <sup>2</sup>
Личинки <i>Chironomidae</i>	1444	2.217
<i>Oligochaeta</i> . . . . .	7	0.004
<i>Hirudinea</i> . . . . .	26	0.885
<i>Dreissena polymorpha</i>	29	0.070
<i>Mollusca</i> . . . . .	2	2.500
<i>Varia</i> . . . . .	2	0.134
Всего . . . . .	1510	5.810

ревья и пни. В Волгоградском водохранилище и на нижней Волге затопленных лесов нет, и поэтому эпифауна собиралась с пней и затонувших коряг. В Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах и нижней Волге подавляющую часть эпибиозов составляет дрейссена, которая и определяет высокую численность и биомассу. На нижней Волге в рассматриваемый период численность дрейссены в среднем составляла 6423 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 32.112 г/м<sup>2</sup>, в Куйбышевском — 7267 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 28.710 г/м<sup>2</sup>. В эпибиозах Горьковского водохранилища дрейссены значительно меньше: численность ее составляет всего 20 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса — 0.070 г/м<sup>2</sup>. В Рыбинском водохранилище количество ее в затопленных лесах также невелико (Мордухай-Болтовской, 1955; Соколова, 1959). Лишь в отдельных местах (Средний Двор) биомасса дрейссены достигает значительных размеров (Луферов, 1963).

Состав эпифауны обследованных водоемов сходен, но количественное соотношение групп различно. Прежде всего от Горьковского водохранилища к Каспию в эпибиозах сокращается количество личинок хирономид. Так, в Горьковском водохранилище их численность в среднем составляла 1444 экз./м<sup>2</sup>, в Куйбышевском — 954 экз./м<sup>2</sup>, в Волгоградском — 492 экз./м<sup>2</sup>, в нижней Волге — 153 экз./м<sup>2</sup>. При этом общая численность эпибионтов в трех последних водоемах оставалась примерно равной (см. рисунок). Массовой формой среди личинок хирономид во всех водоемах был *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, характерный для эпибиозов незащищенных затопленных лесов (Луферов, 1963). В значительном количестве встречались также *Glyptotendipes glaucus* и *Endochironomus albipennis*. Из ручейников, встречавшихся редко, более обычными были *Hydropsyche ornatula*, *Cyrtus flavidus* и *Neureclipsis bimaculata*. В отдельных случаях ручейники образовывали большие скопления. Так, например, на Шашкарском перекате (Куйбышевское водохранилище) численность *Hydropsyche ornatula* достигала 340 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 5.6 г/м<sup>2</sup>, а на нижней Волге у о. Грачевый численность этого же вида составляла 105 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 1.5 г/м<sup>2</sup>. У Мордого (Волгоградское водохранилище) обнаружено было скопление *Neureclipsis bimaculata* численностью в 455 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 4.7 г/м<sup>2</sup>. Пиявки почти полностью отсутствовали. В незначительном количестве были обнаружены только *Herpobdella nigricollis*, *H. octoculata* и *Piscicola geometra*. В эпибиозах Куйбышевского водохранилища в значительном количестве появляются каспийские гаммариды: *Dikerogammarus haemobaphes* и *Pontogammarus obesus*. Их средняя численность составила 477 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 6.258 г/м<sup>2</sup>. В отдельных случаях, как например в Куйбышевском водохранилище в районе Шеланги, численность гаммарид достигала 3100 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 49.7 г/м<sup>2</sup>, в Волгоградском, в районе Нижней Банновки, — 1030 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 30.7 г/м<sup>2</sup>.

На распределение гаммарид по водоему большое влияние оказывает течение. На основании наблюдений, сделанных во время экспедиции, можно считать, что на участках, где скорость течения превышает 0.45 м/сек., они уже не встречаются. При этой скорости отдельные особи гаммарид были обнаружены в эпибиозах у Макарьева (Куйбышевское водохранилище). Близ пристани Сызрань, у правого берега, где наблюдалось течение 0.30 м/сек., бокоплавы встречались под камнями и на корягах, у левого же, где скорость течения была 0.5 м/сек., ни одного бокоплава обнаружено не было.

Из корофид в эпибиозах найден только *Corophium curvispinum*. Он встречался очень редко и по численности не превышал 30 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 0.060 г/м<sup>2</sup>. В Куйбышевском водохранилище он был обнаружен у Морквашей (выше Казани) и у Шеланги (ниже Казани), а выше



не встречался. Другие каспийские бокоплавы вплоть до самого моря обнаружены не были. В противоположность личинкам хирономид, по мере приближения к Каспию количество бокоплавов увеличивается: в эпибиозах Рыбинского водохранилища их нет, в Горьковском они встречаются единичными экземплярами, в Куйбышевском численность бокоплавов составляла 477 экз./м<sup>2</sup>, в Волгоградском — 520 экз./м<sup>2</sup>, в нижней Волге — 643 экз./м<sup>2</sup>.

Обобщая изложенный материал, необходимо прежде всего отметить появление в Горьковском водохранилище бокоплава *Pontogammarus obesus*. В целом видовой состав эпифауны Горьковского водохранилища беднее, чем в Рыбинском, но богаче по численности и биомассе. Заселение затопленных лесов Горьковского водохранилища дрейссеной началось с 1960 г. Основную часть эпибиозов в Куйбышевском, Волгоградском водохранилищах и нижней Волге составляет дрейссена. По мере приближения к Каспию численность эпибионтных личинок хирономид уменьшается. Существенное влияние на распределение гаммарид оказывает скорость течения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Луферов В. П. 1962. Биотопы затопленных лесов Рыбинского водохранилища и их фауна. В сб.: Вопр. экологии, т. 5, по материалам 4-й экол. конф.
- Луферов В. П. 1963. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, вып. 9.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4(7).
- Сokolova Н. Ю. 1959. К фауне обрастаний водохранилищ и водоводов. Тр. V совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, Л.

## О ДОННОЙ ФАУНЕ ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРВЫЕ ДВА ГОДА ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

Череповецкое водохранилище расположено в Вологодской области и возникло в результате зарегулирования стока верхнего участка р. Шексны и Белого озера. После заполнения до проектной отметки уровень воды у плотины (пос. Усть-Угольское) на 11 м превысил прежний уровень реки. Новый водоем имеет длину 265 км, объем  $6.5 \text{ км}^3$  и площадь  $1670 \text{ км}^2$ .

Около 80% —  $5.1 \text{ км}^3$  по объему и  $1271 \text{ км}^2$  по площади водохранилища — составляет Белое озеро, уровень воды в котором в результате подпора повысился на 2 м, а остальное занимает р. Шексна и затопленная суша. Заполнение водохранилища началось 1 июня 1963 г. и осуществлялось в основном за счет стока Белого озера, так как паводковые воды боковых притоков Шексны к этому времени уже прошли. Заполнение шло быстро, и через месяц уровень у плотины не достигал проектного всего на 1.5 м. Дальнейшее повышение, напротив, очень затянулось, уровень поднимался на несколько сантиметров в месяц, и проектная отметка была достигнута только в июле 1964 г.

Череповецкое водохранилище простирается с северо-запада на юго-восток. Верхняя часть его образована Белым озером, крупным водоемом довольно правильной овальной формы (рис. 1), с очень однообразным рельефом дна и небольшой глубиной. Берега озера низменные и лишены леса на большом своем протяжении, береговая линия развита слабо. Объем озера до затопления составлял  $3 \text{ км}^3$  и сменялся примерно один раз в год, т. е. это был слабопроточный водоем (Мосевич, 1955). Проточность озера в настоящее время — после подъема уровня, — естественно, снизилась еще больше. Нижняя часть Череповецкого водохранилища образована р. Шексной и ее притоками. Прибрежная полоса сильно изрезана, заболочена и покрыта лесом. До затопления р. Шексна имела постоянное течение со скоростью  $0.5\text{--}0.7 \text{ м/сек.}$  Резкое изменение скоростного режима началось вскоре после перекрытия реки. В приплотинном участке и выше, вплоть до разлива у д. Ниловцы и в самом разливе, течение прекратилось полностью в результате того, что гидростанция первые месяцы не работала. Выше д. Ниловцы течение сохранилось, но скорость его снизилась до  $0.09$  (д. Деревенька) и  $0.19$  (д. Крохино) м/сек.

С началом работы ГЭС весной 1964 г. восстановилась проточность всего речного участка водохранилища. Скорость течения в приплотинном участке и у разлива была  $0.04 \text{ м/сек.}$ , а на верхнем участке реки достигла  $0.38 \text{ м/сек.}$  (данные М. Г. Ершовой).

По геоморфологическим особенностям и гидрологическому режиму в Череповецком водохранилище довольно четко выделяются четыре характерных участка: Белое озеро, верхний речной участок, ниловецкий рукав и нижний (приплотинный) речной участок. Особенности форми-

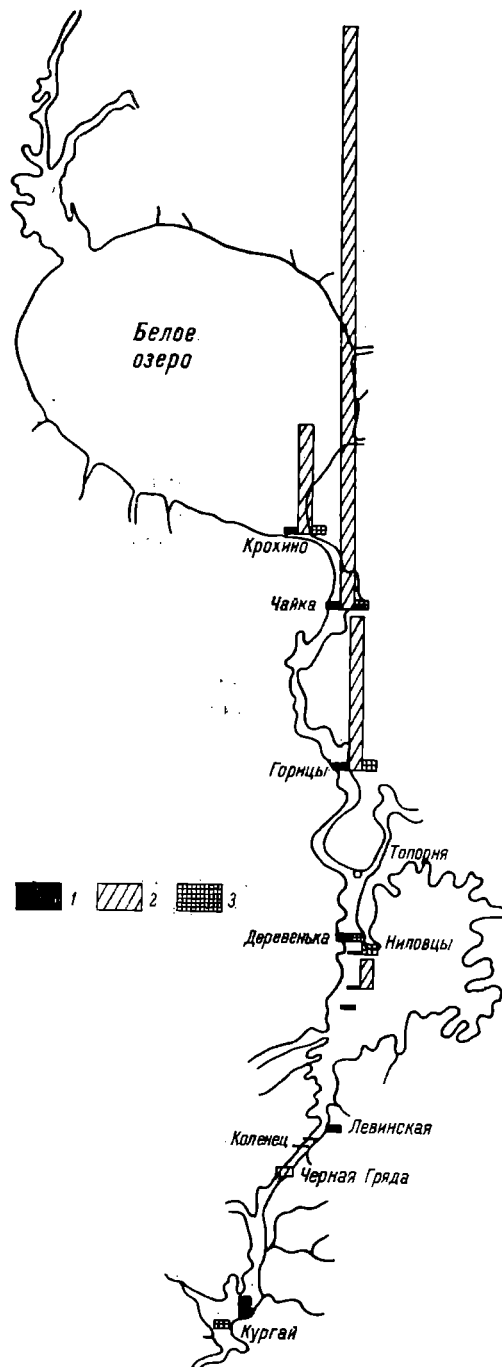


Рис. 1. Схема распределения биомассы бентоса осенью 1963 г. в Череповецком водохранилище.

1 — хирономиды; 2 — олигохеты; 3 — сфериды.

рования донной фауны водохранилища в первый и второй годы его существования целесообразно рассмотреть на каждом участке отдельно.

Для обследования водохранилища было установлено 30 стандартных бентосных станций: 8 на разных участках старого русла Шексны, 8 на затопленной суше, 4 на Белом озере и 10 в прибрежной полосе с глубинами 1—2 м. В 1963 г. сборы бентоса производились в июне, июле, августе и сентябре, а в 1964 г. в мае, августе и сентябре. Всего за два года было собрано и обработано 190 бентосных проб (115 проб из открытых частей водоема и 75 — из прибрежья). Пробы бентоса собирались малым коробочным дночерпателем Экмана—Берджа площадью сечения  $1/25 \text{ м}^2$ , а в некоторых случаях дночерпателем Петерсена с площадью захвата  $1/25 \text{ м}^2$  или  $1/40 \text{ м}^2$ . На станциях брались чаще всего 5 (реже 2—4) проб, которые затем промывались вместе через сито из газа №№ 11 и 15. В прибрежной зоне сборы осуществлялись с помощью трубчатого дночерпателя и зарослечерпателя Бута. Первичную обработку проб проводили В. А. Ястребков и Л. А. Матвеева.

В составе донной фауны Череповецкого водохранилища обнаружено 97 видов животных. Видовой состав фауны на отдельных участках показан на табл. 1, из которой можно видеть, что наибольшим разнообразием отличается донное население речного участка водохранилища, а состав бентоса в Белом озере значительно более однороден.

**Белое озеро.** Литературные данные о гидробиологическом режиме водоема немногочисленны. Общие сведения о характере озера и его фауне содержатся в работах И. В. Кучина (1902), Н. И. Арнольда (1925) и Н. А. Мосевича (1955), более подробно донная

Т а б л и ц а 1

Список донных беспозвоночных Череповецкого водохранилища

Виды животных	Белое озеро		Речная часть водохранилища			
	1963 г.	1964 г.	верхняя		нижняя	
			1963 г.	1964 г.	1963 г.	1964 г.
OLIGOCHAETA						
Naididae						
<i>Stylaria lacustris</i> L. . . . .	+	+	+	+	+	+
<i>Nais barbata</i> Müll. . . . .	—	—	+	—	+	+
<i>N. simplex</i> Pig. . . . .	—	—	+	—	+	+
<i>N. communis</i> Pig. . . . .	—	—	—	—	+	+
<i>N. elinguis</i> Müll. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>N. variabilis</i> Pig. . . . .	—	—	+	+	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i> Müll. . . . .	—	—	+	+	+	+
<i>Chaetogaster diastrophus</i> Gruith. . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Ch. diaphanus</i> Gruith. . . . .	—	—	+	+	+	+
<i>Ch. langi</i> Brets. . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Ch. limnaei</i> Baer. . . . .	—	—	+	—	—	—
<i>Pristina longiseta</i> Ehrenb. . . . .	—	—	+	—	+	+
Tubificidae						
<i>Limnodrilus michaelsoni</i> Last. . . . .	—	—	—	+	—	+
<i>L. newaensis</i> Mich. . . . .	+	+	+	+	+	—
<i>L. udekemianus</i> Clap. . . . .	+	+	+	+	+	+
<i>L. hoffmeisteri</i> Clap. . . . .	+	+	+	+	+	+
<i>L. claparedianus</i> Ratz. . . . .	—	—	—	+	+	+
<i>Euliyodrilus hammoniensis</i> Mich. . . . .	—	—	—	—	+	+
<i>Psammoryctes albicola</i> Mich. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>P. barbatus</i> Grube . . . . .	+	+	+	—	—	+
<i>Tubifex tubifex</i> Müll. . . . .	—	—	—	—	+	+
<i>Peloscotlex ferox</i> Eisen. . . . .	—	—	—	—	+	+
Enchytraeidae						
<i>Fridericia callosa</i> Eisen. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>Enchytraeus albidus</i> Henle . . . . .	—	—	—	—	+	—
Lumbriculidae						
<i>Lumbriculus variegatus</i> Mich. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>Stylodrilus heringianus</i> Clap. . . . .	—	—	—	—	+	—
Lumbricidae						
<i>Eisenia rosea</i> Sav. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>Allolobophora caliginosa</i> Sav. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffm. . . . .	—	—	—	—	+	—
<i>L. terrestris</i> L. . . . .	—	—	—	—	+	—
HIRUDINEA						
<i>Herpobdella nigricollis</i> Brandes . . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>H. sp.</i> . . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Glossiphonia complanata</i> L. . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Piscicola geometra</i> L. . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Helobdella stagnalis</i> L. . . . .	—	—	+	—	+	—
<i>Hirudo medicinalis</i> L. . . . .	—	—	+	—	—	—
<i>Hemiclepsis marginata</i> Müll. . . . .	—	—	—	+	—	—

Виды животных	Белое
	1963 г.
MOLLUSCA	
<i>Viviparus viviparus</i> (L.) . . . . .	—
<i>Anisus vortex</i> (L.) . . . . .	—
<i>A. spirorbis</i> (L.) . . . . .	—
<i>A. contortus</i> (L.) . . . . .	—
<i>Gyraulus albus</i> (Müll.) . . . . .	—
<i>Unio pictorum</i> (L.) . . . . .	—
<i>U. tumidus</i> Phil. . . . .	—
<i>Anodonta piscinalis</i> Nils. . . . .	—
<i>A. anatina</i> (L.) . . . . .	—
<i>Sphaerium rivicola</i> Lam. . . . .	—
<i>S. solidum</i> (Norm.) . . . . .	+
<i>S. corneum</i> (L.) . . . . .	—
<i>S. scaldianum</i> (Norm.) . . . . .	+
<i>S. lacustre</i> (Müll.) . . . . .	—
<i>S. sp.</i> . . . . .	+
<i>Pisidium amnicum</i> (Müll.) . . . . .	+
<i>P. henslowianum</i> (Sheppard.) . . . . .	+
<i>P. casertanum</i> (Poli) . . . . .	—
<i>P. subtruncatum</i> Malm. . . . .	—
<i>P. obtusale</i> Jenyns. . . . .	—
<i>P. moitessierianum</i> Palad. . . . .	+
INSECTA	
<i>Trichoptera</i> (личинки)	
<i>Cyrtus flavidus</i> Mc L. . . . .	—
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pict. . . . .	—
<i>Hydropsyche ornatula</i> Mc L. . . . .	—
<i>Diptera</i> (Chironomidae — личинки)	
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>lobatifrons</i> Kieff. . . . .	—
<i>T.</i> ex gr. <i>gregarius</i> Kieff. . . . .	—
<i>T.</i> ex gr. <i>manus</i> v. d. Wulp. . . . .	—
<i>T.</i> ex gr. <i>lauterborni</i> Kieff. . . . .	—
<i>Micropsectra</i> ex gr. <i>praecox</i> Mg. . . . .	—
<i>Cryptochironomus</i> ex gr. <i>fuscimanus</i> Kieff. . . . .	—
<i>C.</i> ex gr. <i>defectus</i> Kieff. . . . .	+
<i>C.</i> ex gr. <i>vulneratus</i> Zett. . . . .	+
<i>C.</i> ex gr. <i>pararostratus</i> Lenz . . . . .	+
<i>C. ussouriensis</i> Goetgh. . . . .	—
<i>C. sp.</i> . . . . .	—
<i>Glyptotendipes</i> ex gr. <i>griepkoveni</i> Kieff. . . . .	—
<i>G. paripes</i> Edw. . . . .	—
<i>Chironomus plumosus</i> (f. <i>l. plumosus</i> L.) . . . . .	+
<i>Ch. cingulatus</i> Mg. . . . .	—
<i>Ch. (Camptochironomus) tentans</i> F. . . . .	—
<i>Ch. dorsalis</i> Mg. . . . .	—
<i>Endochironomus albipennis</i> Meig. . . . .	—
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>convictum</i> Walk. . . . .	+
<i>P.</i> ex gr. <i>nubeculosum</i> Mg. . . . .	—
<i>P. breviantennatum</i> Tschern. . . . .	+
<i>P. aberrans</i> Tschern. . . . .	—
<i>Pentapedilum</i> sp. . . . .	—
<i>Diamesa campestris</i> Edw. . . . .	—



Т а б л и ц а 1 (продолжение)

[illegible]

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

Виды животных	Белое озеро		Речная часть водохранилища			
	1963 г.	1964 г.	верхняя		нижняя	
			1963 г.	1964 г.	1963 г.	1964 г.
<i>Prodiamesa ex gr. bathyphila</i> Kieff. . . . .	—	—	+	+	—	—
<i>Pulotanypus imicola</i> Kieff. . . . .	—	—	+	—	—	—
<i>Piretrocladius</i> sp. . . . .	—	—	—	—	—	+
<i>Orhocladius</i> sp. . . . .	—	—	—	—	—	—
<i>Smittia</i> sp. . . . .	—	—	+	—	—	—
<i>Procladius nigriventris</i> Kieff. . . . .	+	+	+	+	—	+
<i>P. ferrugineus</i> Kieff. . . . .	+	+	+	—	—	+

флуна исследовалась в 1954—1956 гг. (Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959).

Большая часть площади дна озера (около 90 %) занята серым глинистым илом с желтоватым налетом, на глубинах 2.5—3.5 м в прибрежной полосе встречаются песчаные и илесто-песчаные грунты, а еще ближе к берегу на участках с глубиной 1—2 м залегают чистые пески. В предыдущие годы, по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского и В. И. Митропольского (1959), донная фауна озера отличалась крайним однообразием и невысокой продуктивностью. Средняя биомасса бентоса составляла здесь 3.5 г/м<sup>2</sup>. Илы были заселены одним биоценозом лимнодрилов-мотылей. Этот биоценоз характеризовался резко выраженным преобладанием неевского лимнодрила (*Limnodrilus newaensis* Mich.) и личинок мотыля (*Chironomus plumosus* L.). Кроме того, в биоценоз входили личинки *Cryptochironomus* из гр. *defectus*, *Procladius*, другие хирономиды, тубифициды и сферииды. Фауна илесто-песчаных грунтов была близка к фауне илов, но отличалась значительно меньшим количеством мотыля и в связи с этим пониженной численностью и биомассой. Лимнодрилы присутствовали здесь в таком же или даже в большем количестве. На чистых прибрежных песках полностью исчезли мотыль и прокладий, остальные виды биоценоза сохранялись в том же составе. Численность и биомасса были ниже, чем на илах и илесто-песчаных грунтах.

В первый год заполнения водохранилища режим озера фактически не изменился, так как уровень его повысился лишь на 0.5 м. Существенных изменений в видовом составе донной фауны не произошло. Можно сказать, что лимнодрило-мотылевый биоценоз сохранился полностью (табл. 2). Однако численность руководящих видов несколько изменилась. Если в прежние годы в пробах преобладал *Limnodrilus newaensis*, то теперь на его месте оказался мотыль. Средняя биомасса бентоса в конце июля 1963 г. составила 1.193 г/м<sup>2</sup>, причем около 1 г биомассы приходилось на мотылей. Популяция мотыля в это время состояла в основном из личинок 3-го и 4-го возраста. На каждой станции встречались куколки и в небольшом количестве летающие комары, что указывало на начало вылета. Обследования 1963 г. проводились в те же дни (21—28 июля), что и в 1954—1955 гг., и показали полную идентичность в размерах мотылей в прежние годы и сейчас, но средняя численность и биомасса ее в 1963 г. оказалась несколько ниже (табл. 2). Еще больше по сравнению с прежними годами снизилась численность и биомасса второго руководящего вида биоценоза — *L. newaensis*.

Уровень Белого озера на второй год заполнения Череповецкого водохранилища повысился еще на 1,5 м, донные биоценозы оказались на боль-

Таблица 2

Численность (экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) донной фауны илистых грунтов  
Белого озера

Группы	1955 г.			1956 г., 6—10 X	1963 г., 21—28 VII		1964 г.					
	5—9 VI	24—27 VII	10—12 X		числен- ность	биомасса	20—28 V		3—15 VIII		3—15 IX	
	биомасса			числен- ность			биомасса	числен- ность	биомасса	числен- ность	биомасса	числен- ность
Мотыль . . . . .	1.235	1.651	1.407	2.797	37	1.193	23	0.886	3	0.011	—	—
Другие хироно- миды . . . . .	0.237	0.188	0.396	0.953	60	0.065	148	0.129	69	0.071	210	0.281
Невский лимнод- рил . . . . .	1.751	0.820	2.032	3.025	5	0.036	119	1.378	69	0.737	47	0.569
Другие тубифи- циды . . . . .	0.304	0.319	0.286	0.212	1	0.015	58	1.256	34	0.638	8	0.078
Сфебриды . . . . .	0.222	0.160	0.291	0.105	12	0.262	12	0.596	75	0.609	93	0.635
Всего . . .	3.749	3.138	4.412	7.092	115	1.571	360	4.245	250	2.066	358	1.563

Примечание. Данные 1955 и 1956 гг. взяты из работы Ф. Д. Мордухай-Болтовского и В. И. Митропольского (1959).

шей глубине, видовой состав их не изменился, а численность и биомасса повысились по сравнению с 1963 г., но были все же ниже, чем в годы, предшествовавшие заполнению. На первое место по обилию в биоценозе вновь вышел *L. newaensis*.

Популяция мотыля в последней декаде мая состояла из личинок размером 6—26 мм, в основном 3-го и 4-го возраста. В пробах были найдены личинки с набухшими грудными сегментами. Температура воды в придонных слоях на глубине 6.1—6.3 м в это время еще не превышала 6—7°. Вылет комаров должен был наступить позднее, после прогрева воды. Так как в пробах было много мелких и крупных личинок, то, вероятно, вылет комаров должен быть растянутым. В августовских пробах обнаруживались только мелкие личинки, размером 5—7 мм, т. е. личинки новой генерации.

Уменьшение численности и биомассы мотыля и олигохет в 1963 г. и следующее за ним увеличение в 1964 г. в Белом озере определяется, на наш взгляд, в первую очередь неточностью количественного учета бентоса дночерпателем при неравномерности его распределения и во вторую очередь — возможным воздействием суммы климатических и гидрологических факторов, но не связано непосредственно с изменившимся уровнем Череповецкого водохранилища.

Речная часть водохранилища. Обследования донной фауны р. Шексны от ее истока из Белого озера до плотины в период, предшествовавший заполнению водохранилища, не производилось. Поэтому единственным источником сведений об исходной фауне являются материалы первого июньского рейса 1963 г., проведенного спустя месяц после начала заполнения нового водоема.

В июне 1963 г. русло р. Шексны имело каменисто-галечные грунты с примесью песка и светло-серого и темно-серого ила. Донная фауна

отличалась исключительной бедностью. Из типичных речных форм здесь были найдены личинки *Micropsectra* ex gr. *praecox* и *Prodiamesa* ex gr. *bathypbila*. Кроме них, встречались пелореофильные виды: из хирономид — *Cryptochironomus ussouriensis*, *C. vulneratus*, *C. fuscimanus*; из олигохет — *Limnodrilus newaensis*, *L. michaelsoni* и моллюски — *Sphaerium scaldianum*, *Pisidium amnicum*, *P. moitessierianum*. Пелофильные формы представляли тубифициды *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. clapedeanus*, *L. udekemianus*, *Psammoryctes barbatus* и сферииды из рода *Pisidium* — *P. henslovianum*, *P. casertanum*, *P. subtruncatum* и др. Верхний участок реки от истока до Ниловецкого разлива был заселен более обильно (биомасса 3.180 г/м<sup>2</sup>). В нижней части реки многие виды, например *Sphaerium rivicola*, совершенно отсутствовали в пробах, а биомасса бентоса в целом была вдвое ниже, чем на верхнем участке.

Собственно период формирования и перестройки речной фауны начался в июле, после резкого повышения уровня и изменения скоростного режима. Проходил он на отдельных участках неодинаково.

**Верхняя часть речного участка.** Здесь повышение уровня при образовании водохранилища было меньшим, чем в нижней части. Русло сохраняло свои очертания, и лишь в нескольких местах на пойме образовались незначительные по площади мелководные разливы. В первый и второй годы заполнения сохранялась постоянная, достаточно выраженная проточность. Скорость течения в придонных слоях воды составляла 0.19—0.38 м/сек. Замедление течения по сравнению с речным периодом большого заиливания дна не вызвало. На станциях преобладали песчаные грунты с большей или меньшей примесью глины, гальки и ила. Кислородный режим на этом участке все время оставался благоприятным (3—6 мг/л растворенного кислорода по данным Ф. И. Безлера).

Уже в первый год здесь сложились благоприятные условия для развития невского лимнодрила (замедленное течение, хороший кислородный режим, наличие в грунте легко усвояемого органического вещества). Если в июне 1963 г. средняя биомасса невского лимнодрила была здесь 1.5 г (табл. 3), то к осени она возросла до 12.2 г/м<sup>2</sup>, а местами, в частности у пос. Чайки (рис. 1), до 26 г/м<sup>2</sup>. В волжских водохранилищах (Горьковском и Куйбышевском) невский лимнодрил достигал такого развития только на второй и третий годы (Мордухай-Болтовской, 1961) после затопления водохранилища.

На второй год донная фауна верхнего участка стала несколько богаче — ее биомасса весной достигала 18.404 г/м<sup>2</sup> и состояла преимущественно из невского лимнодрила (15.571 г/м<sup>2</sup>) и сфериид (2.292 г/м<sup>2</sup>). Количество хирономид (*Cryptochironomus defectus*, *Procladius nigriventris*, *Polypedilum nubeculosum*) по сравнению с первым годом затопления не изменилось и не превысило 0.271 г/м<sup>2</sup>. По-видимому, это связано с большой мутностью воды, вызванной преимущественно минеральной взвесью глинистого характера. Известно (Алексеев, 1965), что в планктонный период жизни личинок хирономид минеральная взвесь особенно неблагоприятна для их питания. К осени очень возросла численность типично речной формы *Sphaerium rivicola* и пелореофила *S. solidum*. Массовое развитие этих форм в период затопления не отмечалось ни на одном из обследованных ранее волжских водохранилищ.

**Нижний речной участок.** Этот участок водохранилища отличался от верхнего большей площадью затопленной суши. В зону затопления вошли многочисленные низины, болота, луга и леса. Характерной особенностью нижнего речного участка в первый год затопления было, как уже отмечалось, полное отсутствие проточности.

	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса	чис- лен- ность	био- масса
Мотыль . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Другие хирономиды	120	0.170	—	0.039	60	0.124	0.271	101	0.271	—	6	0.021	21	0.150	35	0.030	—	—
Невский лимнодрит	60	1.500	—	3.951	511	12.261	15.571	602	15.571	—	328	7.442	324	41.250	—	—	—	—
Другие тубифициды	—	—	—	0.0404	5	0.020	0.263	95	0.263	—	6	0.020	200	0.288	—	—	—	—
Пиявки . . . . .	15	0.170	5	—	—	—	0.007	3	0.007	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Сфериды . . . . .	30	1.340	5	1.680	30	0.221	2.292	41	2.292	—	203	2.736	569	80.300	—	—	—	—

Русло реки стало заметно заилиться. Грунты были представлены светло-серым вязким илом с примесью песка и гальки и темно-серым илом с примесью крупного песка и мелких камней. В образовавшейся застойной зоне протяженностью 70 км (от плотины ГЭС до д. Деревеньки), в связи с бурным разложением затопленной растительности, возник сильный замор. Он начался в середине июля в сильно заболоченном Ниловецком разливе и быстро распространился вниз к плотине на весь нижний речной участок. Содержание кислорода в воде в конце июля быстро снизилось в поверхностных слоях до 3—4 мг/л, а у дна он отсутствовал полностью. Во многих местах вода имела сероводородный запах. Замор продолжался до второй половины августа и приостановил начавшееся развитие донной фауны. В июле и августе на русле хирономиды в пробах отсутствовали совсем. Тубифициды были представлены только четырьмя видами: *Limnodrilus newaensis*, *L. hoffmeisteri*, *Euilodrilus hamtoniensis* и *Pelosclex ferox*. Если перед самым началом замора средняя биомасса невского лимнодрила была около 3 г/м<sup>2</sup> (табл. 4), то в сентябре она составляла лишь 0.205 г/м<sup>2</sup>. То же было и со сферидами. В начальный период средняя биомасса их была 5.225 г/м<sup>2</sup>, а осенью только 0.020 г/м<sup>2</sup>. В августовских и сентябрьских пробах встречалось очень много мертвых моллюсков *Sphaerium solidum*, *Pisidium amnicum* и др.

Хирономиды, в частности мотыль, стали появляться только в сентябре. Это были еще не крупные, размером 7—10 мм, молодые личинки 2—3-го возраста, относившиеся, видимо, ко второй генерации *Chironomus plumosus* и *Ch. dorsalis*, и мелкие *Glyptotendipes paripes*.

Таблица 4

Численность (экз./м<sup>2</sup>) и биомасса (г/м<sup>2</sup>) донной фауны нижнего речного участка

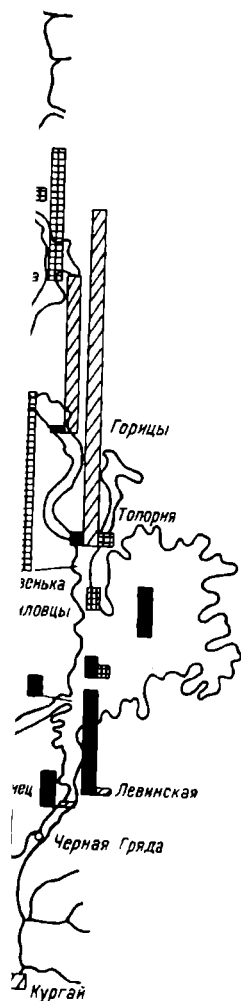
Группы	1963 г.						1964 г.					
	22—28 VI		19—26 VII		7—12 VIII		15—20 IX		21—31 V		3—15 VII	
	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса
Мотыль . . . . .	—	—	—	—	—	—	5	0.010	38	0.441	18	0.104
Другие хирономиды . . . . .	20	0.024	—	—	—	—	5	0.003	—	—	—	—
Невский лимнодрил . . . . .	—	—	—	—	—	—	5	0.003	—	—	—	—
Другие тубифициды . . . . .	5	0.015	130	2.971	13	0.420	8	0.205	—	—	3	0.004
Другие олигохеты . . . . .	5	1.275	—	—	40	0.020	5	0.014	—	0.050	—	—
Пиявки . . . . .	—	—	3	0.314	—	—	—	—	—	—	—	—
Сферииды . . . . .	—	—	83	5.225	17	0.730	3	0.020	—	0.125	33	0.217
Всего . . . . .	30	1.314	216	8.507	40	1.170	26	0.252	46	0.616	54	0.325
											35	0.259

Русло

Затопленная суша



Рис. 2. Схема распределения  
1964 г. в Череповецком  
Условные обозначения те же



биомассы бентоса  
одохранилище.  
что на рис. 1.

На затопленной суше в первый месяц существования нового водоема наблюдалась картина, характерная для этого периода заполнения: затопленные леса, кустарники, болота, луга были почти безжизненны. В июньских пробах дночерпателя обнаруживались только почвенные черви семейств *Enchytraeidae* — (*E. albidus*, *Fridericia callosa*) и *Lumbricidae* (*Allolobophora caliginosa*, *Lumbricus rubellus*, *L. terrestris*), дававшие среднюю биомассу  $7.616 \text{ г/м}^2$ . Хирономиды были обнаружены только на двух станциях. В июльских пробах встречались уже *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* и *Polypedilum* ex gr. *convictum*. Их численность и биомасса была еще незначительна (табл. 4). В августе количество хирономид не увеличилось. Но в сентябре они уже довольно заметно начинают заселять затопленную сушу нижнего речного участка. Это в основном *Chironomus dorsalis* и *Ch. plumosus*. Численность их достигает местами  $345 \text{ экз./м}^2$ , а биомасса —  $1.172 \text{ г/м}^2$ . Средняя биомасса почвенных червей к июлю снизилась до  $1.004 \text{ г/м}^2$  и продолжала падать в августе. В сентябре черви уже не встречались. В течение трех месяцев они оставались в водоеме, постепенно погибая.

Распределение донной фауны весной 1964 г. показано на рис. 2. Глубокий и длительный замор в 1963 г. определил низкий уровень численности донной фауны весной. Осенью 1963 г. средняя биомасса бентоса на русле составляла  $0.252 \text{ г/м}^2$ ,

а весной она возросла всего лишь до  $0.616 \text{ г/м}^2$ . Из хирономид в пробах были обнаружены только более стойкие к кислородному режиму *Ch. plumosus*, *Ch. tentans* и *Ch. dorsalis*. Их популяция на русловых станциях состояла из личинок размером 12—24 мм. В двух местах, в устье Ковжи (на глубине 11 м при температуре воды у дна  $10.2^\circ$ ) и между Деревенькой и Ниловцами (глубина 8.5 м, температура  $9.4^\circ$ ), были найдены куколки *Ch. dorsalis*. Здесь 28 мая, при температуре воды у дна  $11.9^\circ$ , начался вылет комаров. Из тубифицид были найдены только иловые формы: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Euliyodrilus hammoniensis*, *Pelosclex ferox*. Невский лимнодрил, более чувствительный к кислородному режиму, в пробах отсутствовал. Очень мало было сферид, обнаруживались только менее требовательные к кислороду *Pisidium henslowianum*, *P. casertanum*, *P. subtruncatum*. С первых чисел июля вся русловая часть нижнего речного участка, так же как и в предыдущем 1963 г., была охвачена замором. Этот замор оказался более длительным. Начался он в первых числах июля и продолжался до сентября. Личинки хирономид и тубифициды в это время встречались в пробах только единичными экземплярами. А осенью, в сентябре, сферид в пробах не было.

На затопленной суше весной (21—27 мая) 1964 г. обнаружилась своеобразная группировка, состоящая почти исключительно из личинок хирономид. В первую очередь были *Chironomus plumosus* и *Ch. tentans*, значительно меньше встречались *Ch. dorsalis* и *Ch. cingulatus*. Они составляли 90% от всех представителей донной фауны. Однако они не дали такой колоссальной вспышки, которая наблюдалась, например, Ф. Д. Мордухай-Болтовским на Горьковском водохранилище ( $40—50 \text{ г/м}^2$  с численностью  $3000—4000 \text{ экз./м}^2$ ). В Череповецком водохранилище максимальная численность личинок из рода *Chironomus* не превышала  $500 \text{ экз./м}^2$ , а биомасса —  $4 \text{ г/м}^2$ .

В большом количестве встречались личинки *Endochironomus albipennis* ( $100 \text{ экз./м}^2$  и  $0.50 \text{ г/м}^2$ ), а также *Polypedilum* ex gr. *convictum* и *Glyptotendipes paripes*. Эти виды хирономид, так же как и в других водохранилищах волжского каскада, оказались первыми заселенцами затопленной суши. Популяция личинок рода *Chironomus* весной была представлена личинками разного размера от 10 до 22 мм. На отдельных станциях встречались куколки. 24 мая на разрезе у Ниловцев, на акватории с глубинами 2 и 5.5 м при температуре воды у дна  $10.5^\circ$ , наблюдался лет комаров, среди которых были особи, принадлежащие роду *Chironomus*. 28 мая (правая пойма) у плотины над глубинами 7 м при температуре воды у дна  $11.5^\circ$  происходил уже массовый вылет хирономид. Из олигохет на затопленной суше были обнаружены только *Ophidonais serpentina* из сем. *Naididae* и тубифицида *Psammoryctes barbatus*. Других тубифицид на затопленной территории не было. Вспышки развития хирономид так и не последовало, а летом численность и биомасса их резко снизилась с  $4.605$  до  $0.441 \text{ г/м}^2$  (табл. 4): это можно объяснить вылетом комаров и гибелью личинок на ранних стадиях их развития.

Ниловецкий разлив образовался после затопления обширной низины на левобережной пойме Шексны. До затопления этот участок поймы был сильно заболочен и покрыт лесом. В настоящее время большая часть акватории разлива занята затопленным лесом и кустарником и очень мелководна. Пробы отбирались в части разлива, прилегающей к руслу Шексны, и на самом русле. В летние месяцы 1963 г. вода в разливе была полностью лишена кислорода и представителей бентоса в пробах найдено не было. Хирономиды (*Chironomus plumosus* и *Ch. dorsalis*) в небольшом количе-

стве (53 экз./м<sup>2</sup> и 0.120 г/м<sup>2</sup>) появились здесь только в сентябре. Кроме них, единичными экземплярами встречались тубифициды (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Tubifex tubifex*), а из сфериид был найден только *Pisidium obtusale*. На второй год существования водохранилища донная фауна разлива претерпела те же изменения, что и фауна нижнего речного участка. Биомасса бентоса в сентябре 1964 г. была здесь 0.375 г/м<sup>2</sup>. Основу ее составляли личинки рода *Chironomus* (0.262 г/м<sup>2</sup>).

Фауна прибрежной мелководной зоны Череповецкого водохранилища изучалась на 10 станциях, расположенных в верхнем и нижнем речных участках. Обследованные мелководья представляли собой затопленные луга и кустарники. Кое-где на них к концу лета появились заросли подводной мягкой растительности (преимущественно рдестов). Основные материалы, характеризующие фауну прибрежья и ее изменения в первые два года существования водохранилища, изложены в статье Н. Н. Смирнова (1966).

Здесь мы остановимся только на олигохетах из сем. *Naididae*. Всего обнаружено 12 видов наидид (табл. 1). Массовыми оказались *Stylaria lacustris*, *Chaetogaster diaphanus*, *Nais variabilis* и *Ophidonais serpentina*. Эти виды встречались на всех станциях и, видимо, по всему прибрежью водохранилища (особенно стилирия). В некоторых местах (Устье Ковжи) биомасса стилирии достигала 11 г/м<sup>3</sup>, а хетогастера — 5 г/м<sup>3</sup>. Биомасса прочих видов была невелика, и встречались они не на всех станциях. Самая высокая средняя биомасса наидид, 11.835 г/м<sup>3</sup>, наблюдалась в августе. В сентябре она снизилась до 6.390 и в октябре до 0.728 г/м<sup>3</sup>, т. е. произошел обычный, характерный для наидид, спад численности и биомассы к осени. Наиболее богато фауна наидид была представлена на станциях, где хорошо развилась погруженная водная растительность. Массовое развитие *Stylaria lacustris* и *Ophidonais serpentina* на затопленной суше в первые летние месяцы — явление, характерное для водохранилищ. Оно наблюдалось Д. А. Ласточкиным (1949) в Рыбинском, Днепровском и Иваньковском водохранилищах.

Основной особенностью формирования донной фауны в период затопления водохранилищ является прохождение двух стадий (Мордухай-Болтовской, 1961). Первая стадия формирования — это стадия разрушения реофильных и фитофильных биоценозов, которая при осеннем затоплении продолжается всю зиму, а при весеннем затоплении сокращается до 2—3 месяцев. Вторая стадия — стадия временного биоценоза мотыля, развивающего высокую биомассу. Эта стадия с начала первого лета, в зависимости от сложившихся условий, может продолжаться до двух лет.

Работы на Череповецком водохранилище показали, что установленная на других водохранилищах смена стадий формирования бентоса имела место и здесь, но только в нижней части речного участка, где течение почти прекратилось. Однако благодаря особенностям режима заполнения сроки прохождения стадий несколько сдвинулись. Основное значение при этом имели, во-первых, позднее заполнение водохранилища, происходившее в то время, когда первый лёт хирономид, видимо, уже закончился, а во-вторых — заморные явления в летний период как на первом, так и на втором году существования водоема. В результате этого в первый год затопления с июня по сентябрь в водохранилище на русловых участках сохранялась и частично разрушалась собственная фауна старого русла реки, а на затопленной суше встречались почти исключительно почвенные черви, что характерно для первой стадии формирования бен-



мса. Массового вселения мотыля, знаменующего собой наступление второй стадии, летом не произошло, а началось оно осенью первого года за-полнения, видимо, за счет второй генерации, что было причиной сравни-тельного обеднения биомассы.

Весной 1964 г., на второй год существования водохранилища, коли-чество хирономид — и в основном личинок рода *Chironomus* — сильно возросло, особенно на затопленной суше. Мотыль стал преобладающим элементом фауны. Однако массовой вспышки, как например на Горьков-ском и Куйбышевском водохранилищах, здесь не произошло. Причина, по-видимому, состоит в ухудшении условий питания. На второй год суще-ствования водоема уровень воды у плотины поднялся только на 1.5 м, вновь затопленная суша была невелика по площади, и уже не было изобилия органического вещества, которое поступало от распадающихся оста-тков затопленной наземной растительности. Основные массы питатель-ного детрита образовывались в первый год. Распад и минерализация органического вещества в первый год, по данным Г. Л. Марголиной, протекали очень интенсивно: процессы деструкции в десять раз превы-шали продукцию.

В верхнем речном участке, где сохранилось замедленное, но постоян-ное течение и хороший кислородный режим и где происходило заилие, как в первый, так и во второй год массовое развитие получил невский лимнодрил.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А л е к с е е в П. К. 1965. О питании личинок *Chironomidae* в планктонный период жизни. Научные докл. высшей школы, № 1.
- А р н о л ь д Н. И. 1925. Материалы по описанию рыболовства на Белом озере. Изв. Отд. прикл. ихтиол., т. III, вып. 2.
- К у ч и н И. В. 1902. Рыболовство на Белом озере и других озерах Белоозерского и Кирилловского уездов. Вестник рыбпром., №№ 6, 7, СПб.
- П а с т о ч к и н Д. А. 1949. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. I.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1961. Процессы формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и В. И. М и т р о п о л ь с к и й. 1959. Бентос Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- М о с е в и ч Н. А. 1955. Белое озеро (общее описание). Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Тр. ВНИОРХ, Вологда.
- С м и р н о в Н. Н. 1966. Прибрежные ветвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища. Настоящий сборник.

## ЗООПЛАНКТОН БЕЛОГО НИЛА И ЕГО ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ В РЕСПУБЛИКЕ СУДАН

Биологическому изучению внутренних водоемов африканского континента посвящено большое количество работ. Их подавляющее большинство представляет собой исследования по систематике и фаунистике и лишь ограниченное число статей содержит количественные данные.

Планктон Белого Нила в Республике Судан, в районе водохранилищ Джебель-Аулия и города Хартума, исследовался Бруком, Праузом Жоской и Теллингом (Brook a. Rzdoka, 1954; Rzdoka, Brook a. Prowse 1955; Prowse a. Talling, 1958; Rzdoka, 1961). Отдельные сведения о нилском планктоне на территории Судана встречаются и в статье Биши (Bishai, 1962).

В 1963—1964 гг. Советской рыбохозяйственной экспедицией было произведено двукратное обследование Белого Нила и его пойменных водоемов. Гидробиологические работы производились в осенне-зимний и весенне-летний период в комплексе с гидрологическими, гидрохимическими и ихтиологическими исследованиями. Материал собирался в определенных разрезах (створах) как в самой реке, так и в ее притоках и пойменных водоемах (рис. 1).

Для сбора планктона применялись планктобатометр Дзюбана емкостью 10 л (Дзюбан, 1960), планктоуловитель типа «торпеда» и планктонные сети. Лов батометром производился по горизонтам через каждые два метра, после чего содержимое нескольких проб одной станции сливалось в одну склянку. Такая проба принималась нами как средняя для всей толщи воды. В участках водоема с хорошо выраженным течением при отсутствии стратификации применялись планктонные сети, через которые профильтровывалось 100 л воды, взятой с поверхности. Такие сборы обычно дублировались интегральными ловами «торпеды».

Материал обрабатывался в полевой лаборатории на экспедиционном судне. Планктонные пробы концентрировались до определенного объема. С помощью пипетки в  $\frac{1}{100}$  объема пробы определялись и подсчитывались на счетном стекле коловратки и науплиальные стадии коловраток. Ракообразные и прочие организмы, встречающиеся в планктонных сборах, подсчитывались в камере Богорова в  $\frac{1}{10}$  объема пробы. По таблицам стандартных весов определялся вес планктонных животных и затем рассчитывалась биомасса. В общей сложности обработано около 200 проб планктона.

В обследованном нами районе по характеру планктона различаются верхний, или речной, участок Белого Нила, пойменные озера и водохранилища.

**Речной участок.** Белый Нил (с р. Собат) был обследован нами от г. Бадари на юге до г. Ренк (пункт выклинивания подпора) на севере (рис. 1). Зоо-

планктон этого участка однообразен. Его основу составляют личиночные стадии циклопид (наушлиусы, копеподиты) и единичные особи коловраток и клadoцер. Последние, представленные главным образом донными и зарослевыми формами родов *Macrothrix* и *Alona*, попадают в планктонные сборы случайно. Численность зоопланктона также очень низка, а его биомасса не превышает  $0.015 \text{ г/м}^3$  как в зимний, так и в летний сезоны (табл. 1; рис. 2). Численность планктонных животных бывает низкой во многих реках. В этом же районе она дополнительно снижается обилием взвесей в виде остатков отмирающих макрофитов и высокими скоростями течения (табл. 1). Примерно аналогичная картина наблюдалась в р. Собат — крупном правобережном притоке Белого Нила (рис. 1). Сборы планктона производились в 10—12 км выше его устья, в районе хора Фел-Лус. Планктон был очень беден. В пробах встречались личиночные стадии *Cyclopoidea*, единичные экземпляры *Cladocera* (*Moina dubia*, *Diaphanosoma excisum*) и половозрелые *Diaptomus galebi*. Биомасса зоопланктона по величине не отличалась от таковой речного участка Нила и колебалась от 0 до  $0.002 \text{ г/м}^3$ .

Пойменные водоемы. Х о р А л ь я б (рис. 1) представляет собой систему мелководных озер, соединяющихся многочисленными протоками. Местами хорошо выражено течение (до  $0.3 \text{ м/сек.}$ ), несущее заросли цветущей *Eichhornia* к главному проливу, связывающему озера с Нилом. Вследствие своей мелководности (средняя глубина около 2 м) водоем сильно подвержен волновому перемешиванию, возникающему в ветреную погоду. Зоопланктон Аль-ляб чрезвычайно беден и по своему составу, да и по численности практически не отличается от зоопланктона самой реки в этом районе. Средняя биомасса его открытых частей не превышает  $0.002 \text{ г/м}^3$  (табл. 2), т. е. практически зоопланктон отсутствует. В пробах встречались единично личиночные стадии *Copepoda*.

О з е р о Ш а м б е, так же как и Аль-ляб, чрезвычайно бедно планктоном. В пробах преобладают науплиальные и копеподитные стадии циклопид рода *Eucyclops* и половозрелые особи *Mesocyclops rylovi* var. *armifer*. *Cladocera* представлены преимущественно *Moina dubia* и *Diapha-*



Рис. 1. Схема района работ экспедиции. Черными кружками обозначены постоянные гидробиологические станции.

## ЗООПЛАНКТОН БЕЛОГО НИЛА И ЕГО ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ В РЕСПУБЛИКЕ СУДАН

Биологическому изучению внутренних водоемов африканского континента посвящено большое количество работ. Их подавляющее большинство представляет собой исследования по систематике и фаунистике и лишь ограниченное число статей содержит количественные данные.

Планктон Белого Нила в Республике Судан, в районе водохранилищ Джебель-Аулия и города Хартума, исследовался Бруком, Праузом Жоской и Теллингом (Brook a. Rzòska, 1954; Rzòska, Brook a. Prowse, 1955; Prowse a. Talling, 1958; Rzòska, 1961). Отдельные сведения о нильском планктоне на территории Судана встречаются и в статье Бишаи (Bishai, 1962).

В 1963—1964 гг. Советской рыбохозяйственной экспедицией был произведено двукратное обследование Белого Нила и его пойменных водоемов. Гидробиологические работы производились в осенне-зимний и весенне-летний период в комплексе с гидрологическими, гидрохимическими и ихтиологическими исследованиями. Материал собирался на определенных разрезах (створах) как в самой реке, так и в ее притоках и пойменных водоемах (рис. 1).

Для сбора планктона применялись планктобатометр Дзюбана емкостью 10 л (Дзюбан, 1960), планктоноуловитель типа «торпеда» и планктонные сети. Лов батометром производился по горизонтам через каждые два метра, после чего содержимое нескольких проб одной станции сливалось в одну склянку. Такая проба принималась нами как средняя для всей толщи воды. В участках водоема с хорошо выраженным течением при отсутствии стратификации применялись планктонные сети, через которые профильтровывалось 100 л воды, взятой с поверхности. Такие сборы обычно дублировались интегральными ловами «торпеды».

Материал обрабатывался в полевой лаборатории на экспедиционном судне. Планктонные пробы концентрировались до определенного объема. С помощью штемпель-пипетки в  $1/100$  объема пробы определялись и подсчитывались на счетном стекле коловратки и науплиальные стадии copepod. Ракообразные и прочие организмы, встречающиеся в планктонных сборах, подсчитывались в камере Богорова в  $1/10$  объема пробы. По таблицам стандартных весов определялся вес планктонных животных, и затем рассчитывалась биомасса. В общей сложности обработано около 200 проб планктона.

В обследованном нами районе по характеру планктона различаются верхний, или речной, участок Белого Нила, пойменные озера и водохранилище.

**Речной участок.** Белый Нил (с р. Собат) был обследован нами от г. Бор на юге до г. Ренк (пункт выклинивания подпора) на севере (рис. 1). Зоо

планктон этого участка однообразен. Его основу составляют личиночные стадии циклопид (науплиусы, копеподиты) и единичные особи коловраток и клadoцер. Последние, представленные главным образом донными и зарослевыми формами родов *Macrothrix* и *Alona*, попадают в планктонные сборы случайно. Численность зоопланктона также очень низка, а его биомасса не превышает  $0.015 \text{ г/м}^3$  как в зимний, так и в летний сезоны (табл. 1; рис. 2). Численность планктонных животных бывает низкой во многих реках. В этом же районе она дополнительно снижается обилием взвесей и виде остатков отмирающих макрофитов и высокими скоростями течения (табл. 1). Примерно аналогичная картина наблюдалась в р. Собат — крупном правобережном притоке Белого Нила (рис. 1). Сборы планктона производились в 10—12 км выше его устья, в районе хора Фел-Лус. Планктон был очень беден. В пробах встречались личиночные стадии *Cyclopoidea*, единичные экземпляры *Cladocera* (*Moina dubia*, *Diaphanosoma excisum*) и половозрелые *Diaptomus galebi*. Биомасса зоопланктона по величине не отличалась от таковой речного участка Нила и колебалась от 0 до  $0.002 \text{ г/м}^3$ .

Пойменные водоемы. Х о р А л ь я б (рис. 1) представляет собой систему мелководных озер, соединяющихся многочисленными протоками. Местами хорошо выражено течение (до  $0.3 \text{ м/сек.}$ ), несущее заросли цветущей *Eichhornia* к главному проливу, связывающему озера с Нилом. Вследствие своей мелководности (средняя глубина около 2 м) водоем сильно подвержен волновому перемешиванию, возникающему в ветреную погоду. Зоопланктон Альиба чрезвычайно беден и по своему составу, да и по численности практически не отличается от зоопланктона самой реки в этом районе. Средняя биомасса его открытых частей не превышает  $0.002 \text{ г/м}^3$  (табл. 2), т. е. практически зоопланктон отсутствует. В пробах встречались единично личиночные стадии *Copepoda*.

О з е р о Ш а м б е, так же как и Альиба, чрезвычайно бедно планктоном. В пробах преобладают науплиальные и копеподитные стадии циклопид рода *Eucyclops* и половозрелые особи *Mesocyclops rylovi* var. *termifer*. *Cladocera* представлены преимущественно *Moina dubia* и *Diapha-*

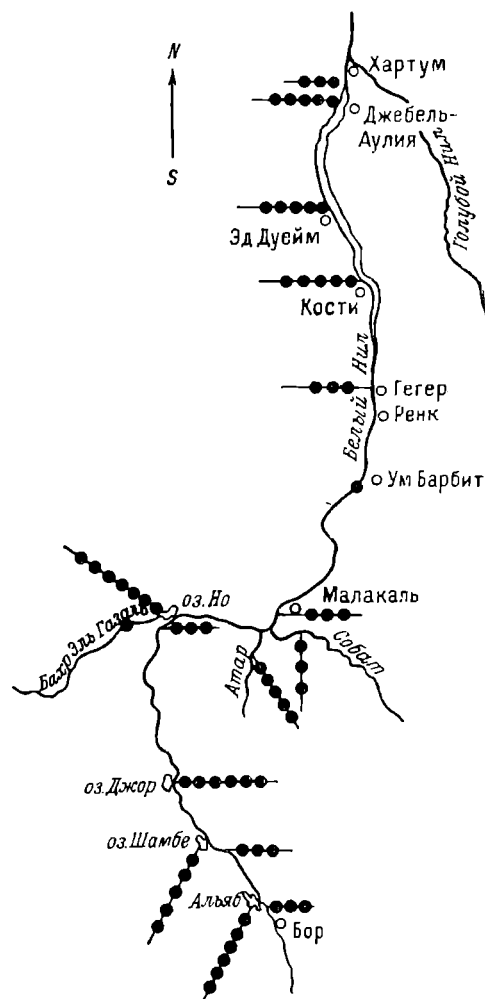


Рис. 1. Схема района работ экспедиции. Черными кружками обозначены постоянные гидробиологические станции.

Гидролого-гидрохимическая характеристика (по данным В. П. Курдина от Джебель Ау)

	Джебель Аулия, нижний бьеф	Джебель Аулия, верхний бьеф		Умм Шаба	Умм Арда	Эд Дуйем		Кости	
	2 IV 1964	14 XI 1963	3 IV 1964	10 IV 1964	13 IV 1964	19 XI 1963	17 IV 1964	28 XI 1963	19 IV 1964
Глубина станции (м) . . .	4.7	8.8	10.2	10.6	8.3	8.55	9.9	7.55	9.
Температура (°C) . . . .	24.4	24.1	26.4	26.4	27.9	25.0	28.6	24.0	27.
Прозрачность по белому диску (см) . . . . .	85	60	110	90	225	95	170	105	1.
Скорость течения на вертикали (м/сек.) . . . .	0.39	0.18	0.16	—	0.20	0.17	0.18	0.4	0.
Двуокись углерода (мгСО <sub>2</sub> /л) . . . . .	3.2	—	4.1	2.6	2.4	—	1.6	4.7	2.
Растворенный кислород (мгО <sub>2</sub> /л) . . . . .	8.45	—	7.78	7.78	7.73	—	6.04	5.64	6.
Окисляемость перманганатная (мгО <sub>2</sub> /л) . . . .	5.27	4.2	4.93	4.71	5.29	4.63	5.50	4.73	5.
Ph . . . . .	8.35	8.0	8.4	8.35	8.35	7.85	7.7	7.25	7.
Численность <i>Rotatoria</i> и <i>Crustacea</i> (экз./м <sup>3</sup> ) . .	129.350	75.200	32.622	39.400	22.600	41.600	36.600	2.950	2.

*nosoma excisum*; на некоторых станциях в незначительном количестве встречались коловратки рода *Brachionus*. Биомасса зоопланктона, достигающая максимальной величины 0.179 г/м<sup>3</sup>, в среднем по озеру очень низка и колеблется в пределах 0.002—0.040 г/м<sup>3</sup> (табл. 2).

Исключительная бедность планктона озер Альяб и Шамбе объясняется тем, что оба водоема, расположенные на левой пойме Нила, окружены папирусными болотами и по сути дела представляют собой открытые

Таблица 2

Гидролого-гидрохимическая характеристика (по данным В. П. Курдина) и биомасса зоопланктона пойменных водоемов Белого Нила в 1964 г.

	Альяб		Шамбе		Джор		Но		Атар
	26 I	26 V	3 II	21 V	9 II	17 V	15 II	10 V	30 IV
Температура (°C) . . .	24.6	28.8	26.2	28.8	23.9	29.8	23.9	29.9	28.2
Прозрачность по белому диску (см) . . . . .	130	120	110	85	185	135	100	95	45
Скорость течения на вертикали (м/сек.) . . . .	0.04	0.08	0.05	—	0.07	—	—	—	—
pH . . . . .	7.1	7.05	6.95	7.05	7.4	7.25	7.65	8.00	8.00
Растворенный кислород (мгО <sub>2</sub> /л) . . . .	2.3	2.25	2.52	2.40	5.43	3.88	6.90	8.14	6.88
Двуокись углерода (мгСО <sub>2</sub> /л) . . . . .	11.1	11.3	10.2	9.2	6.0	7.9	3.1	0.40	0.8
Окисляемость перманганатная (мгО <sub>2</sub> /л) . . . .	3.74	5.07	4.98	6.21	4.81	5.47	6.26	6.96	8.05
Средняя биомасса зоопланктона (г/м <sup>3</sup> ) . .	0.002	0.001	0.002	0.040	0.021	0.049	0.138	0.107	0.246

Таблица 1

■ численность зоопланктона на русловых станциях Белого Нила  
 ▲ Альяба

Гегер		Умм Барбит	Малакаль		У хора Атар	У озера Но		У озера Шамбе		У озера Альяб	
11 XII 1963	22 IV 1964	12 XII 1963	20 XII 1963	26 IV 1964	30 IV 1964	14 II 1964	9 V 1964	3 II 1964	21 V 1964	26 I 1964	26 V 1964
0.8	5.6	6.0	10.3	8.6	4.9	8.5	7.7	8.3	9.7	4.4	6.10
2.3	27.4	22.8	26.0	28.2	29.5	23.4	29.6	26.7	28.8	26.3	29.8
115	85	160	120	75	110	130	85	125	110	75	65
0.51	0.40	0.7	0.96	0.59	0.63	0.53	0.64	0.80	0.80	0.94	1.02
7.3	2.7	9.4	12.0	7.9	9.8	9.6	9.9	9.8	12.4	6.0	7.1
1.03	6.52	2.97	1.68	3.31	2.57	3.76	2.43	2.3	0.66	4.86	3.82
1.0	5.07	4.82	5.28	5.39	5.39	5.59	6.21	3.87	4.94	3.76	4.29
7.2	7.7	7.2	7.1	7.4	7.35	7.25	7.17	7.1	7.0	7.3	7.25
640	120	20	4.160	6.400	600	1.200	2.000	2.920	7.400	0	2.040

участки чистой воды среди зарослей макрофитов. Оба они в достаточной степени проточны и по своим гидрохимическим показателям близки к Нилу в этом же районе (табл. 1, 2).

Озеро Джор отличается большим разнообразием зоопланктона его открытых частей. Помимо большого количества копепоидитных стадий и половозрелых особей *Mesocyclops rylovi* var. *vermifer*, чаще встречаются различные *Cladocera*. Доминируют обычно *Moina dubia* и *Diaphanosoma excisum*. При очень низкой средней биомассе — 0.020—0.049 г/м<sup>3</sup> (табл. 2) — в отдельных участках озера были отмечены скопления планктонных ракообразных, своеобразные пятна, где биомасса *Moina dubia* достигала 0.400 г/м<sup>3</sup>. Такие концентрации встречались редко.

Значительные площади дна озера заняты подводными зарослями *Najas* sp., богатыми фитофильной фауной. Ее отдельные представители (*Pseudosida* sp., *Simocephalus elisabethae*, *Alonopsis* sp., *Camptocercus* sp. и др.) постоянно встречаются в планктонных сборах.

Озеро Но представляет собой расширенное устье крупного левобережного притока Белого Нила — р. Бахр-эль-Газаль. Его зоопланктон по своему составу, да и по численности заметно отличается от планктона, населяющего лежащие выше водоемы. В пробах содержатся в большом количестве диаптомусы — *Diaptomus galebi*, *Moina dubia*, встречаются *Daphnia lumholtzi*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. rylovi* var. *vermifer*. В мае зоопланктон обогащается коловратками родов *Filinia*, *Kellicottia*, *Brachionus*, *Synchaeta* и *Keratella*.

Средняя биомасса открытого плеса в 4—6 раз превышает биомассу озер Шамбе и Джор (табл. 2), но все же остается очень низкой. Дополнительные сборы, произведенные в р. Бахр-эль-Газаль выше оз. Но (рис. 1), позволяют предполагать, что река оказывает определенное влияние на формирование озерного планктона, поскольку в участках со слабо выра-

женным течением (около 0.1 м/сек.) состав зоопланктона был таким же, а его биомасса иногда превышала озерную.

Х о р А т а р — мелководный залив с пологими, лишенными растительности берегами. Его зоопланктон, представленный преимущественно *Moina dubia* и личиночными стадиями *Cyclopoidea*, на отдельных станциях имеет сравнительно высокие показатели биомассы, которая достигает 0.612 г/м<sup>3</sup>. В среднем же по водоему она составляет 0.246 г/м<sup>3</sup> (табл. 2).

Из табл. 2 достаточно ясно видно влияние папирусных болот на количественное развитие планктофауны: первые три водоема, имеющие наи-

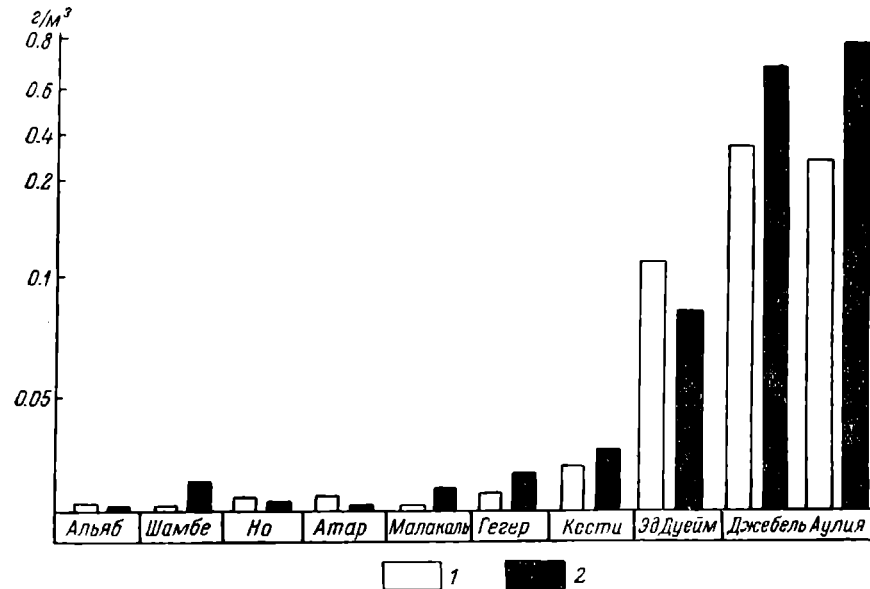


Рис. 2. Биомасса зоопланктона в г/м<sup>3</sup> чистоводья Белого Нила.

1 — осенне-зимний период; 2 — весенне-летний период.

более низкую биомассу, расположены в центре болот, оз. Но — на их северной границе, хор Атар (наиболее богатый планктоном) — за пределами болотистой местности.

**Водохранилище Джебель-Аулия.** К северу от г. Ренк — места выклинивания подпора, создаваемого плотиной Джебель-Аулия, — вплоть до этой плотины тянется широкой полосой водохранилище. В планктонный комплекс этого участка входят типичные озерные формы, в отдельных частях образующие значительные скопления. Это: из коловраток — *Keratella quadrata*, *Asplanchna* sp. и *Filinia* sp.; из ракообразных — *Moina dubia*, *Diaphanosoma excisum*, *Ceriodaphnia quadrangula typica*, *C. quadrangula hamata*, *C. laticaudata*, *C. rigaudi*, *Daphnia lumholtzi*, *D. longispina*, *Bosmina longirostris*, *Mesocyclops leuckarti*, *M. rylovi* var. *vermifer* и *Diaptomus galebi*. Планктон южной части водохранилища (от Ренка до Кости) по своему составу и величине биомассы близок к таковому речного участка (рис. 2). Но уже начиная от г. Кости с падением скоростей течения (табл. 1) биомасса зоопланктона возрастает (рис. 2). В среднем по всему водохранилищу она составляла 0.155 г/м<sup>3</sup> в ноябре и 0.303 г/м<sup>3</sup> в апреле и достигала максимальных значений в приплотинной части. Здесь, на левой пойме Нила, была зарегистрирована наибольшая



Биомасса, равная 1.125 г/м<sup>3</sup>; ее основу составляли *Ceriodaphnia rigaudi*, *Diaphanosoma excisum* и *Diaptomus galebi*.

Брук и Жоска (Brook a. Ržòska, 1954), производившие исследования в этом районе в декабре 1951 г., приводят близкие цифры численности зоопланктона. Каких-либо закономерностей распределения зоопланктона по профильным разрезам водохранилища мы не обнаружили; в одних случаях пойменные станции открытого плеса были богаче, чем русловые, в других планктон распределялся равномерно по створу (табл. 3). На

Таблица 3

Сравнительные данные по биомассе (г/м<sup>3</sup>) зоопланктона русловых и пойменных станций водохранилища Джебель-Аулия

	Джебель-Аулия, верхний бьеф		Эд-Дуэйм		Кости		Гегер	
	пойма	русло	пойма	русло	пойма	русло	пойма	русло
рейс (14 XI—11 XII 1963)	0.320	0.388	0.113	0.161	0.027	0.003	0.016	0.009
рейс (3 IV—22 IV 1964)	0.784	0.195	0.081	0.092	0.018	0.009	0.025	0.004

На всех станциях планктонные животные концентрировались обычно в поверхностных слоях. Общий характер распределения планктонной фауны по длине водохранилища, установленный нами в осенне-зимний период, сохранился и весной (рис. 2). Аналогичную картину (постепенное увеличение численности зоопланктона по направлению к приплотинной части водохранилища) наблюдали Брук и Жоска (Brook a. Ržòska, 1954).

Таким образом, в обследованном районе можно выделить три участка, различающиеся характером планктона: верхний или речной участок Вхр-эль-Джебель (включая озера Альяб, Шамбе и Джор) с минимальными биомассами, не превышающими 0.035 г/м<sup>3</sup>; пойменные водоемы Но Атар — с более высокими биомассами (от 0.132 до 0.176 г/м<sup>3</sup>) и, наконец, водохранилище Джебель-Аулия с относительно богатым планктоном (в среднем 0.230 г/м<sup>3</sup>).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дюбан Н. А. 1960. Батометр (новая конструкция). Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Ишай Н. М. 1962. The water characteristics of the Nile in the Sudan with a Note on the effect of *Eichhornia crassipes* on the Hydrobiology of the Nile. Hydrobiologia, vol. XIX, № 4.
- Brook A. J. and J. Ržòska. 1954. The influence of the Gebel Aulyia Dam on the development of Nile plankton. Journ. Animal Ecol., vol. 23, № 1.
- Prowse G. and J. Talling. 1958. The seasonal growth and succession of plankton algae in the White Nile. Limnol. and Oceanogr., № 3.
- Ržòska J. 1961. Some aspects of the hydrobiology of the River Nile. Verh. Intern. Verein., vol. XIV, part 1.
- Ržòska J., A. J. Brook and G. A. Prowse. 1955. Seasonal plankton development in the White and Blue Nile near Khartoum. Verh. Internat. Verein. Limnol., vol. XII.

# ЗООПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1956—1963 гг.

Институт биологии внутренних вод АН СССР начиная с 1952 г. производит сезонные наблюдения над планктоном Рыбинского водохранилища.<sup>1</sup> С этой целью на постоянных станциях, число которых с 1956 г.

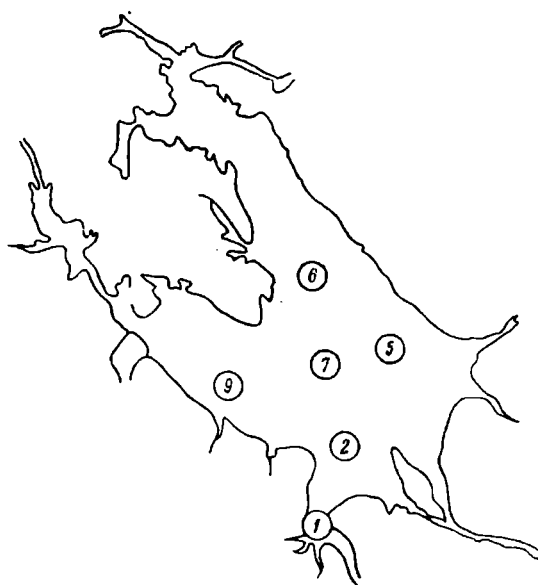


Рис. 1. Схема расположения стандартных станций.

1—9 — стандартные станции.

сокращено до 6, собирается зоопланктон. Такие «стандартные» рейсы обычно совершаются раз в декаду или два раза в месяц, начиная с ранней весны (сразу же после вскрытия водоема) и кончая преддоставным периодом. Расположение станций дано на рис. 1, из которого видно, что почти все они лежат в открытой части водоема на глубинах от 7 до 16 м, лишь станция 1 расположена в средней части Волжского плеса.

До 1962 г. основным орудием лова был большой планктоночерпатель Богорова емкостью 50 л. С 1962 г. он был полностью заменен автоматическим захлопывающимся планктобатометром системы Фридингера—Дьяченко—Ламбергса емкостью 10 л. Преимущество этого прибора перед планкто-

черпателем Богорова стало очевидным после специальных работ И. П. Дьяченко (1963), посвященных вопросу уловистости различных планктособирающих. Пробы зоопланктона брались по горизонтали через каждые 2 м, после чего содержимое проб одной станции сливалось в одну склянку. Такая проба принималась нами условно как средняя для толщи воды. Обработка материала производилась обычным счетным методом. Пробы концентрировались до определенного объема, в  $1/100$  или

<sup>1</sup> Результаты исследований 1952—1955 гг. частично опубликованы в статье Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955) и Е. Ф. Мануйловой (1958).

и  $1/200$  которого просчитывались коловратки и личиночные стадии копепод. Прочие ракообразные подсчитывались в камере Богорова в  $1/10$  объема пробы. Расчет биомассы производился путем пересчета общей численности определенного вида на его индивидуальный вес по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954) и С. Н. Уломского (1961). В общей сложности было обработано 690 количественных проб.

#### ВИДОВОЙ СОСТАВ ПЛАНКТОНА

К двадцатому году существования Рыбинского водохранилища список видов зоопланктона его открытых частей может быть дополнен несколькими видами, не встречавшимися ранее. Из коловраток это два вида *Notholca* — *N. cornuta* и *N. cinetura* (Буторина и др., 1960).

Первый вид, найденный на территории СССР впервые, встречен в зимнем планктоне Шекснинского плеса. *N. cinetura* встречалась по всему водохранилищу в феврале и марте. С 1958 г. в планктоне открытых частей водоема стал попадаться (местами в значительном количестве) веслоногий рачок *Eurytemora lacustris*, проникший в Рыбинское водохранилище, по мнению Л. М. Маловицкой (1959), либо из верхней Волги, либо с севера по Шексне. Позднее в планктонных пробах был встречен другой вид этого рода, а именно *Eu. velox*, широко распространенный в Камском водохранилище (Уломский, 1959; Монаков, 1963) и в Оке (Монаков, 1964).

Однако в целом состав зоопланктона пелагиали по сравнению с предыдущими годами не изменился. По-прежнему руководящими (массовыми) формами весны, лета и осени были *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*. В середине лета в большом количестве развивались хищные клadoцера — *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*, а также *Limnospira frontosa*, *Daphnia cucullata* и *Heteroscopus appendiculata*. Ранней весной в планктоне в массе встречаются циклопы рода *Cyclops* — *C. kolensis* и *C. strenuus*. Кроме перечисленных форм, составляющих основу биомассы зоопланктона, в планктонных пробах постоянно встречаются фитофильные и придонные виды ракообразных и коловраток. Это *Sida crystallina*, *Acanthocyclops viridis*, *Macrocyclus albidus*, *Euchlanis dilatata* и многие другие. Временами их численность на отдельных станциях достигает заметных величин. Помимо этого, в сборах планктона встречаются и меропланктонные формы — велигеры дрейссены, планктонные стадии личинок тендипедид и статобласты мшанок.

Применявшаяся методика сбора не позволяла нам судить о составе и численности простейших. Можно лишь заметить, что в планктонных пробах нередко встречались *Vorticella* sp. sp., *Epistylis rotans*, *Tintinnopsis lacustris*.

#### СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА

Рассмотрим сезонную динамику массовых видов, составляющих основу биомассы зоопланктона на примере трех лет — 1957, 1961 и 1963 гг. Первые два года по своему уровню режиму были близки к НПГ, 1963 г. отличался маловодностью. Мы сознательно ограничили себя тремя годами, чтобы не перегружать текст иллюстративным материалом.

а. *Rotatoria*

Из коловраток мы выбрали 8 постоянно встречающихся форм.

*Keratella quadrata* и *K. cochlearis*. В мае численность этих видов нарастает и к концу месяца и в начале июня их биомасса достигает максимальной величины. К июлю—августу ее значения падают, и в течение всего лета биомасса *Keratella* остается крайне низкой, не превышая 1—7 мг/м<sup>3</sup> (рис. 2). Осенью эти виды встречаются в незначительном количестве.

В 1952 г., по данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955), эти виды дают второй пик численности осенью. В отдельные годы *K. quadrata* и *K. cochlearis* встречаются в зимнем планктоне (Монаков, 1958а).

*Kellicottia longispina*. Встречаясь в незначительном количестве в мае, эта коловратка дает первый ощутимый подъем численности в июне, когда ее биомасса достигает максимальной величины (от 0.045 до 0.105 г/м<sup>3</sup> в разные годы). В 1957 г. *Kellicottia* встречалась в незначительном количестве. В июле ее численность заметно снижается и биомасса колеблется от 0.001 до 0.005 г/м<sup>3</sup> (рис. 2). В начале августа наблюдается второй подъем ее биомассы, в 1961 и 1963 гг. близкий по своим абсолютным значениям к июньскому пику и в 1962 г. значительно меньший. В 1958 и 1960 гг. вторичного увеличения биомассы не наблюдалось. Начиная с сентября, биомасса *K. longispina* крайне низка и не выходит за пределы 0.014 г/м<sup>3</sup> (рис. 2).

*Asplanchna priodonta* и *A. herricki*.

Почти полностью отсутствуют в начале мая и дают четко выраженный пик биомассы в июне (рис. 2). С 1956 по 1959 и в 1961 гг. в конце июня отмечалось заметное падение биомассы, но к середине лета, а в 1960 г. в начале июля, биомасса этих хищников сильно возрастает и остается относительно высокой в течение августа (до 0.750 г/м<sup>3</sup> в 1959 г.). В 1962—1963 гг. вторичного подъема биомассы *Asplanchna* в июле—августе не наблюдалось. В эти годы ее биомасса после первого пика колебалась в незначительных пределах и не превышала 0.030 г/м<sup>3</sup>. Сезонная динамика *Asplanchna* в прибрежье Рыбинского водохранилища не отличалась от таковой в открытых частях водоема (Мордухай-Болтовская, 1965).

Приуроченность этих видов к теплоте времени года (Монаков, 1958а), очевидно, объясняется характером их питания. По данным Т. М. Трибуш (1960), Ю. И. Сорокина и Э. Д. Мордухай-Болтовской (1962) и Е. Ф. Мануйловой (1964), основной пищей *Asplanchna* являются мелкие планктонные животные: коловратки, многие кладоцеры и личиночные стадии

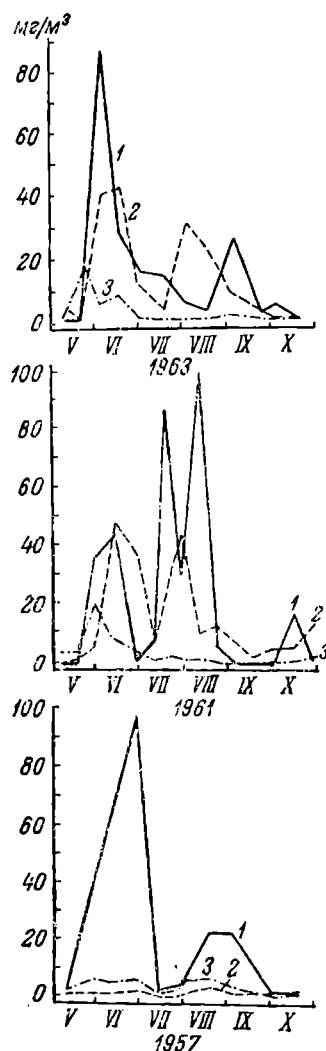


Рис. 2. Биомасса *Rotatoria* (средняя из 6 станций).

1 — *Asplanchna priodonta* и *A. herricki*; 2 — *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*; 3 — *Kellicottia longispina*.

период. Из сопоставления кривых сезонной динамики (рис. 2) видно, что первый максимум биомассы *Asplanchna*, наблюдающийся в июне, совпадает с нарастанием численности бос- и коловраток рода *Keratella*. Последние, по наблюдениям Т. М. Трибуш (1960), чаще встречаются в желудках аспланхны.

*Polyarthra vulgaris*. Форма, постоянно встречающаяся в летнем планктоне. Биомасса обычно не превышает  $0.024 \text{ г/м}^3$ . В разные годы достигает максимальной величины в июне—августе (рис. 3). По данным Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955), *P. vulgaris* в Рыбинском водохранилище в 1952 г. давала один пик массового развития, приходящийся на июль. Иногда она в значительном количестве встречалась и в зимнем планктоне Волюжского плеса (Мордухай-Болтовская, 1958а).

*Conochilus unicornis*. Отдельные особи этой колониальной коловратки начинают встречаться в мае, и уже к середине июня численность ее заметно возрастает. В этом месяце наблюдается первый максимум биомассы, которая в отдельные годы достигает  $0.190 \text{ г/м}^3$ . К началу июля (почти во все годы) биомасса падает, а затем снова возрастает в конце июля—первых числах августа. Этот второй подъем биомассы (до  $0.200$ – $0.300 \text{ г/м}^3$ ) наиболее четко был выражен в 1958—1961 и 1963 гг. (рис. 3). В 1962 г. он был значительно ниже первого максимума, а в 1956—1957 гг. вообще отсутствовал. Аналогичный тип кривой для этого вида в 1952 г. приводит Э. Д. Мордухай-Болтовская (1955).

*Synchaeta* sp. sp. Весенне-летние коловратки, дающие первый подъем биомассы в мае. Ежегодно в этом месяце среди прочих коловраток *Synchaeta* по биомассе занимает безусловно первое место. Л. А. Эрман (1963) указывает, что большинство синхет — фитифаги, специализирующиеся на питании группными водорослями. Время максимального размножения *Synchaeta* в Рыбинском водохранилище совпадает с периодом цветения диатомовых. Как правило, к июню численность этих коловраток снижается и вновь возрастает в июле, давая почти во все годы второй подъем биомассы. В конце лета и осенью численность *Synchaeta* уменьшается (рис. 3).

#### б. Cladocera

Кладоцеры составляют основную биомассу зоопланктона в летний, а иногда и в зимний период.

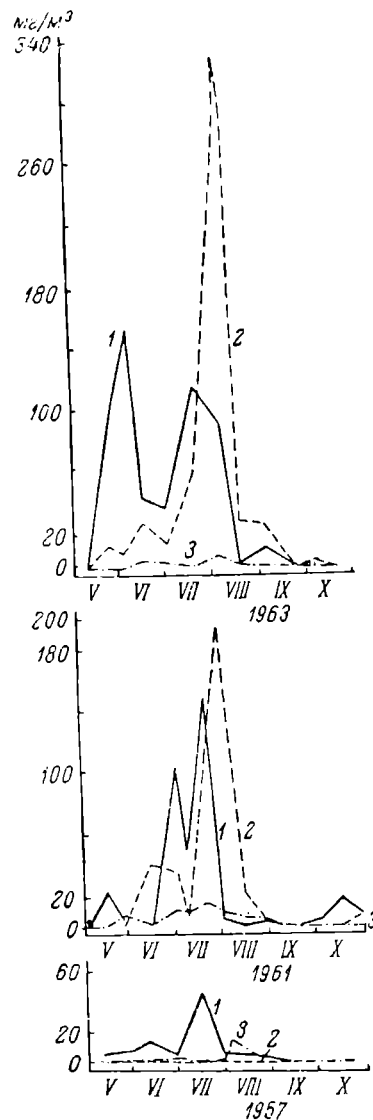


Рис. 3. Биомасса *Rotatoria* (средняя из 6 станций).

1 — *Synchaeta* sp. sp.; 2 — *Conochilus unicornis*; 3 — *Polyarthra vulgaris*.

*Daphnia longispina*. До середины мая этот вид в сборах зоопланктона практически отсутствует, но уже в июне—июле, при прогревании водоема до 15—20°, его биомасса возрастает. Однако прямая зависимость массового развития *D. longispina* от температурного фактора не устанавливается, поскольку этот эвритермичный вид, по литературным данным способен к партеногенетическому размножению в течение круглого года. Правда, при зимних температурах очень сильно замедляются процессы роста и развития. Однако иногда численность дафний подо льдом повышается таковую летнего периода (Мануйлова, 1955). Очевидно, причины массового развития следует искать в совокупности температурных и пищевых условий.

Существенная роль бактерий в питании ветвистоусых рачков была доказана давно (Гаевская, 1946; Родина, 1951). Е. Ф. Мануйловой (1955) удалось получить в аквариуме устойчивые культуры *D. longispina*, полностью исключив из питания этого рачка водоросли. Ю. И. Сорокин (1955) установил, что продуцируемая при хемосинтезе бактериальная биомасса служит хорошей пищей фильтраторам, населяющим водохранилища. Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1963) указывал, что по содержанию кшечников *D. longispina*, собранных в открытых частях Рыбинского Горьковского водохранилища, можно заключить, что пищу этого вида составляют бактерии и детрит. Таким образом, пищевая ценность бактериального корма для *D. longispina* не вызывает сомнения.

По данным С. И. Кузнецова (1959), количество бактерий в воде Рыбинского водохранилища в зимние месяцы сравнительно высоко и в среднем для всего водоема в отдельные годы составляет 1.3 млн кл/мл. Кроме того, зимой в придонных слоях водоема, в зоне максимальной активности хемосинтеза, развивается богатая автотрофная микрофлора (Сорокин, 1957). Концентрация бактериального корма в зимний период близка к оптимальной (для питания дафний), полученной нами в эксперименте, — около 1.7 млн кл/мл (Монаков и Сорокин, 1961), особенно если учесть, что при низких температурах процессы обмена идут значительно медленнее. Однако массовое появление *D. longispina* по всему водоему начинается только весной. Это обусловлено тем, что развитие покоящихся яиц рачкоотложенных осенью, происходит только после весеннего прогревания. Последнее было доказано Е. Ф. Мануйловой (1958) по наличию в июньских пробах планктона морфологически различных особей — зимних и весенних. Надо сказать, что обычно массовое размножение эвритермных видов, населяющих водоемы умеренных широт, происходит в летний период, поскольку при высоких температурах процессы роста и развития значительно сокращаются во времени.

Таким образом, вышедшее из эфиппиев поколение попадает в благоприятные температурные и пищевые условия и дает первую вспышку численности и биомассы. Этот процесс в разных участках водохранилища идет различными темпами, что связано прежде всего с неравномерностью прогревания водоема, идущего от периферии к центру (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

В 1957 г. биомасса *D. longispina* достигала максимальной величины в конце июня. Затем следовало довольно резкое ее падение, продолжавшееся до конца августа, когда биомасса вновь возрастала. Сентябрь и октябрь характеризовались низкими значениями биомассы.

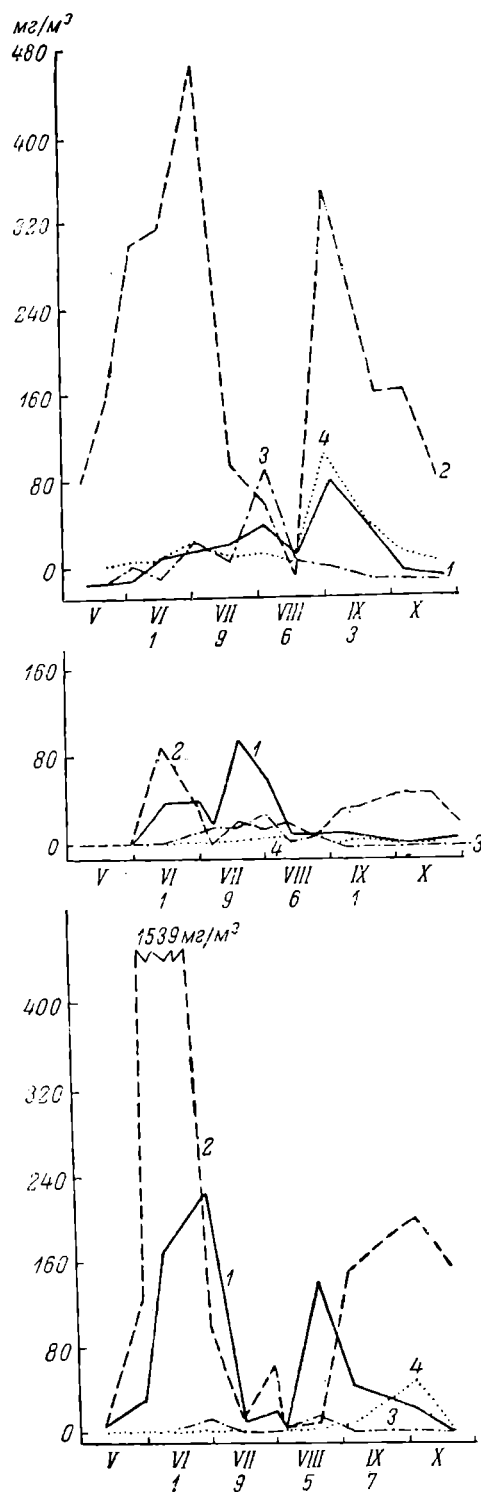
В течение июня 1961 г. биомасса *D. longispina* держалась примерно на одном уровне, но уже в 1-й декаде июля снижалась почти вдвое (рис. 4) хотя численность бактерий в этот период возрастала (рис. 6). Возможно, что похолодание, наступившее в конце июня (рис. 7), отрицательно ска-

шлось на размножении дафний, поскольку со следующим во второй декаде июля потеплением возросла биомасса рачков, что совпало с высокой численностью бактерий (рис. 4 и 6). Е. Ф. Мануйлова (1958), анализируя динамику *D. longispina* в Рыбинском водохранилище по материалам 1954 г., приходит к выводу, что падение биомассы, вызванное ухудшением условий питания, сопровождается полным размножением рачков. вполне возможно, что это явление имеет место и в 1961 г. В августе биомасса дафний резко снижается (рис. 4). Одновременно с этим заметно снижается и численность бактерий (рис. 6). Период падения, начинающийся в конце июля, совпадает с увеличением численности хищных клadoцер, когда биомасса *Leptodora* достигает  $0.025 \text{ г/м}^3$  (рис. 4). Экспериментальные наблюдения Э. Д. Мордухай-Болтовской (1958, 1960) над питанием *Leptodora* и *Bythotrephes* показали, что эти крупные хищники, поедая преимущественно других клadoцер, способны уничтожить в летние месяцы (в июле—августе) в 9—12 раз больше других (мирных) рачков, чем молодь судака. А последняя, по данным Г. П. Романовой (1958), питается в эти же месяцы преимущественно дафниями. В июле и августе происходит также нарастание численности хищных копепоид. Это *Cyclops vicinus*, *Heterocope appendiculata* и *Mesocyclops leuckarti* (рис. 5). В питании последнего молодь клadoцер иногда занимает значительное место (Монаков, 1959б).

На вопросе влияния хищных беспозвоночных достаточно подробно останавливается Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1963).

Рис. 4. Биомасса *Cladocera* (средняя из 6 станций).

1 — *Daphnia longispina*; 2 — *Bosmina coregoni*; 3 — *Leptodora kindtii*; 4 — *Chydorus sphaericus*.



В сентябре 1961 г. биомасса *Daphnia longispina* оставалась низкой. Несколько особняком стоит 1963 г., когда биомасса *D. longispina* вообще невысокая в этом году — после понижения в середине августа, дает ощутимое повышение лишь в сентябре (рис. 4). Вполне возможно,

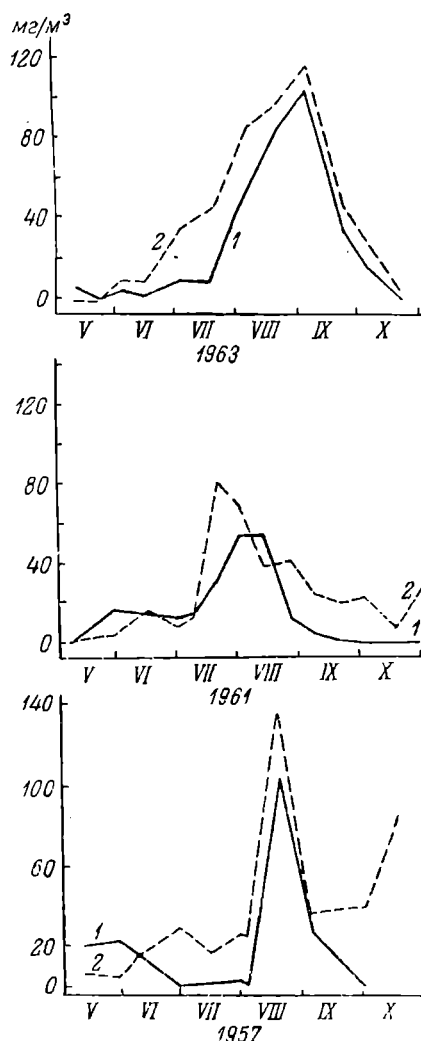


Рис. 5. Биомасса *Copepoda* (средняя из 6 станций).

1 — *Mesocyclops leuckarti*; 2 — *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*.

что специфические условия этого года (высокие осенние температуры и обеспеченность бактериальным кормом, см. рис. 6) благоприятствовали выходу нового поколения дафний. Это явление наблюдалось Е. Ф. Мануйловой в 1954 г. в Рыбинском водохранилище (Мануйлова, 1958). По ее мнению, из эфиппиев, отложенных в июне—июле, при благоприятных условиях в осенний период может выйти новое поколение 1954 г. отличался особенно теплым летом.

В 1956, 1958—1960 и 1962 гг. сохранялась примерно такая же картина, как в 1957, 1961 и 1963 гг. первый подъем биомассы отмечался в июне—июле, а в августе следовало ее падение. Только в 1959—1960 гг. в конце августа—сентябре наблюдалось очень слабое вторичное увеличение численности этого вида.

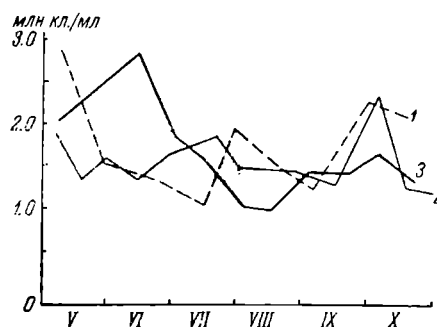


Рис. 6. Численность бактерий в воде (средняя из 6 станций).

1 — 1957 г.; 2 — 1961 г.; 3 — 1963 г.

В предыдущие годы (Монаков, 1958а) в Волжском плесе максимальная численность дафний наблюдалась в конце июня—начале июля в 1948, 1951, 1952 и 1954 гг. и в конце июля в 1949, 1950 и 1953 гг., причем только в 1948 и 1954 гг. намечался второй осенний пик биомассы. Для открытых частей Рыбинского водохранилища в 1952 г. был отмечен одновершинный характер кривой (Мордухай-Болтовской, 1955) и в 1954 г. — двuverшинный (Мануйлова, 1955).



Таким образом, в Рыбинском водохранилище массовое появление *D. longispina* происходит в летний период после весеннего прогревания водоема, когда из покоящихся яиц выходит новое поколение рачков. Максимум развития, наблюдающийся, как правило, в июле, совпадает с высокими летними температурами. Обычно к августу численность дафний в водоеме снижается и остается низкой в течение осени. Ухудшение условий питания или резкое похолодание в период массового развития может вызывать наступление двуполого размножения. Из отложенных в это время эфиппиев при благоприятных температурных условиях в конце лета может появиться новое поколение рачков, дающих второй подъем их численности в водоеме.

*Bosmina coregoni* — вид, занимающий в летнем планктоне значительное место. Несмотря на то, что развитие *Bosmina* приурочено к теплему времени года, Мануйлова (1954) справедливо относит ее к stenothermным видам, избегающим высоких температур. По ее наблюдениям в оз. Коломенском и позднее в Рыбинском водохранилище, сильный перегрев воды в весенний период может вызвать ослабление интенсивности партеногенеза и даже гибель значительной части популяций. Это дает основание автору предполагать, что сроки массового размножения *B. coregoni* определяются главным образом температурным режимом водоема. Наши данные за 1956—1963 гг. в значительной мере подтверждают это мнение.

Первые особи, вышедшие из покоящихся яиц, появляются в планктоне вскоре после вскрытия водоема. Их численность с повышением температуры до 10—15° заметно нарастает и в июне (реже в начале июля) дает во все годы первый максимум биомассы (рис. 4). В 1957 и 1963 гг. температура воды в это время в открытых частях колебалась в пределах 10—15°, а в 1961 г. достигала 20°. Возможно, что высокая температура воды в июне 1961 г. сказалась на численности босмины, вследствие чего ее биомасса была значительно ниже, чем в годы с более низкими июньскими температурами (рис. 4, 7).

К июлю температура воды открытого плеса повышается до 18—20°, и одновременно с ее повышением сокращается численность босмины. Биомасса этих рачков в течение периода максимальных температур (в июле—августе) во все годы держится на низком уровне.

Падение температуры в сентябре—октябре и осеннее нарастание численности бактерий создают благоприятные условия, и в этот период *B. coregoni* дает второй (обычно несколько меньший) пик биомассы (рис. 4).

Таким образом, можно полагать, что два обстоятельства приводят к тому, что в течение лета биомасса *B. coregoni* держится на сравнительно низком уровне: высокие летние температуры и ухудшение условий питания, вызванное падением численности бактерий в этот период.

Наблюдения над планктоном Волянского плеса в 1948—1954 гг. (Мордухай-Болтовская, 1958а) показали, что во все предыдущие годы, за немногим исключением, численность *B. coregoni* дает двувёршинную кривую. В открытом плесе водохранилища с 1952 по 1955 г. наблюдалась аналогичная картина (Мануйлова, 1955; Мордухай-Болтовская, 1955).

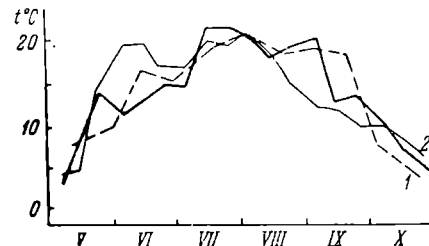


Рис. 7. Температура воды открытого плеса.

Условные обозначения те же, что на рис. 6.

***Leptodora kindtii*.** Появление метанауплиев лептодоры, вышедших из зимних яиц, происходит в 1-й декаде мая (Мордухай-Болтовская, 1962). Но, как видно из рис. 4, биомасса рачков в этом месяце еще очень низка.<sup>1</sup> Она начинает нарастать по мере прогревания водоема и в 1956—1963 гг. достигала максимума в конце июля—начале августа. По наблюдениям Э. Д. Мордухай-Болтовской (1962), в предыдущие годы максимальная численность лептодоры также отмечалась в июле или в августе. Этот теплолюбивый рачок держится в планктоне водохранилища до осени; в октябре попадаются только единичные особи, а в ноябре он совсем исчезает. Э. Д. Мордухай-Болтовской (1958, 1960, 1962) был установлен температурный оптимум для этого вида, лежащий в пределах от 15 до 20°. По данным этого автора, пищей лептодоре в весенний период служат коловратки и циклопиды, летом их пищу составляют ветвистоусые. Трудно предположить, что, обладая относительно высокой пластичностью питания, эти хищники ощущают недостаток в пище.

Возможно, что одним из факторов, лимитирующих численность этих рачков в водоеме, следует считать температуру.

***Chydorus sphaericus*.** Динамика численности этого вида характеризуется резкими сменами подъемов и спадов. Это, возможно, связано с тем, что *Ch. sphaericus* использует в качестве субстрата планктонные водоросли и при этом, под действием ветра и течения, может образовывать значительные скопления (Scourfield, 1898; Woltereck, 1913). Чаще всего он обнаруживался в поверхностных слоях.

Некоторое увеличение биомассы этого рачка отмечается в августе—сентябре (рис. 4). *Ch. sphaericus* имеет небольшие размеры, поэтому его роль в общей биомассе невелика, хотя по численности он часто (особенно осенью) преобладает над другими ветвистоусыми.

#### в. *Copepoda*

В планктоне Рыбинского водохранилища постоянно и часто в значительном количестве встречаются *Copepoda*. Это *Cyclops kolensis*, *C. strenuus*, *Mesocyclops leuckarti* и *M. oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*. Из форм, не развивающихся в большом количестве, следует указать *Heterocope appendiculata*, *Eurytemora lacustris* и *Cyclops vicinus*.

***Cyclops kolensis*.** Этот рачок вместе с *C. strenuus*, численность которого значительно ниже, постоянно встречается в зимнем планктоне. Сразу же после вскрытия водоема численность его нарастает, а в первой декаде мая начинается его интенсивное размножение, о чем свидетельствует наличие в пробах большого количества половозрелых особей. Однако это процесс довольно кратковременный: уже к концу мая численность взрослых особей заметно снижается, а к середине июня в планктоне попадают исключительно копеподитные стадии. С дальнейшим прогреванием водоема *C. kolensis* совершенно исчезает из планктона и, по-видимому, переселяется в пелоген, что, по наблюдениям С. Н. Уломского (1960), имеет место в некоторых водоемах Урала. Этот автор справедливо называет его планкто-бентосной формой, меняющей один биотоп на другой в зависимости от сезона года.

Отдельные особи этого вида начинают встречаться лишь в предледоставный период.

<sup>1</sup> Для количественного учета крупных планктонных организмов нами применяются специальные торпедообразные планктоуловители. Приводимые данные по биомассе *Leptodora*, собранные планкточерпачком и планктобатометром, неточны и вообще не сколько занижены.

А. П. Щербаков (1955) в планктоне Глубокого озера отмечал максимум развития циклопов группы «*strenuus*» в мае. Но уже в июне эти рачки концентрировались в придонных слоях водоема, достигая там максимальной численности в сентябре.

*Mesocyclops leuckarti* — вид, занимающий среди копепод летнего планктона по численности одно из первых мест. Но, имея малые размеры, он составляет небольшую часть в общей биомассе зоопланктона. Биомасса этого циклопа редко превосходит  $0.1 \text{ г/м}^3$ . В Рыбинском водохранилище взрослые особи этого вида начинают встречаться в планктонных пробах в апреле, а иногда даже в марте. В мае, после вскрытия водоема и постепенного прогрева водной толщи, численность *M. leuckarti* начинает заметно возрастать за счет созревания перезимовавших копеподитов (Монаков, 1959б), а в конце мая—начале июня начинается интенсивное размножение циклопов. В планктоне преобладают половозрелые особи появившиеся науплиальные стадии первой летней генерации. В конце и в середине июня (1956—1958, 1960—1962 гг.) наблюдается первый подъем численности и биомассы за счет созревших особей первой генерации (рис. 5).

В 1959 г. он был сдвинут на середину июля, а в 1963 г. отмечался первой декаде мая, но был слабо выражен (рис. 5).

По лабораторным наблюдениям, продолжительность метаморфоза этого вида при температуре  $18-20^\circ$  составляет около 20 дней (Монаков, 1958а).

В конце июня—начале июля, как правило, численность и биомасса *M. leuckarti* снижаются, что, возможно, связано с отмиранием перезимовавших особей, давших первую летнюю генерацию. Затем биомасса снова нарастает и в конце июня—августе достигает своей максимальной величины (рис. 5). Это вызывается нарастанием численности половозрелых особей и сокращением числа копеподитов. К этому времени достигает половозрелости вторая летняя генерация циклопов. В 1960 и в 1963 гг. второй подъем биомассы был сдвинут на начало сентября.

В конце августа (рис. 5) и численность, и биомасса *M. leuckarti* начинают снижаться. В октябре в планктоне встречаются только копеподитные стадии; часть их завершает свой метаморфоз и созревает, другая часть — более поздние пометы — прекращает развитие на 4—5-й копеподитной стадии и опускается на дно водоема, где проводит зиму в активном состоянии (Монаков, 1959а).

Таким образом, *M. leuckarti* в планктоне Рыбинского водохранилища встречается только в летний период. Его теплолюбивость отмечалась многими авторами (Herbst, 1951, 1955; Smyly, 1961; Боруцкий, 1950; Домский, 1953, 1957). В наших экспериментах температура  $4-5^\circ$  вызывала гибель науплиусов (Монаков, 1959б).

Дувершинность кривой биомассы *M. leuckarti* в Волжском плесе водохранилища отмечалась и в прежние годы. Смещались только сроки пиков и изменялась величина биомассы. Это подтверждает высказанное ранее предположение о дицикличности этого вида (Монаков, 1959б).

*Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Сезонная динамика этих видов в Рыбинском водохранилище в 1958 и 1959 гг. была предметом специальных исследований Л. М. Маловицкой (1961, 1962), которая на основании наблюдений в природе и в лаборатории приходит к выводу о дицикличности этих видов. По мнению Л. М. Маловицкой, первый подъем биомассы объясняется тем, что к июню—июлю достигает половозрелости первое поколение рачков, вышедшее в мае из латентных и субимматурных яиц перезимовавших самок. Продолжительность метаморфоза этих видов при температуре  $18-20^\circ$  составляет от 25 до 43 дней. В летний

период происходит интенсивное размножение, о чем свидетельствует возрастающее число самок с яйцевыми мешками и науплиусов, которые дают начало второй генерации эудиаптомид, достигающей половой зрелости в сентябре. Ко времени осеннего похолодания часть ранних приплод первой генерации отмирает, а остальные продолжают размножаться, причем самки начинают продуцировать латентные яйца. При этом в планктоне резко сокращается численность личиночных стадий (Маловицкая, 1961). 1960 и 1961 гг. более или менее близки к 1958 и 1959 гг., но в 1957 и 1962 гг. намечаются три максимума, а в 1963 г. — всего один, приходящийся на конец августа (рис. 5).

Вероятно, ежегодные колебания сроков наступления массового развития эудиаптомусов в значительной мере связаны с условиями питания. Л. М. Маловицкая (1962), анализируя содержимое кишечника этих видов, установила, что их пищу в водоеме составляет детритообразная масса, к которой в летний период примешиваются протококковые и диатомовые водоросли. Синезеленые водоросли встречались очень редко. Однако численность протококковых в водоеме низка и, по данным Маловицкой (1961), не может обеспечить условия для нормального питания рачков, которые создаются при концентрации водорослей около 10 тыс. кл./л. Концентрация диатомовых близка к оптимальной лишь в весенние месяцы. В течение лета роль этих водорослей, равно как и протококковых, ничтожна. А синезеленые, развивающиеся в массе в этот период, используются эудиаптомусами несравненно хуже. В связи с этим большой интерес представляют данные Н. А. Зиминской по составу взвесей в воде Рыбинского водохранилища. Органическая часть их состоит из бактерий, планктонных организмов и бесформенного детрита, причем бактерии во все сезоны по численности занимают первое место — от 1 до 3 млн. кл./л. (Зиминская, 1965).

Очевидно, в летний период, после исчезновения из планктона диатомов, основной пищей эудиаптомид является бактериодетрит.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ сезонной динамики массовых видов планктонных животных показал, что большинству их всегда, а некоторым — в отдельные годы свойственно двукратное увеличение биомассы: в весенне-летний и летне-осенний периоды. Сроки наступления массового появления у отдельных видов часто не совпадают. В связи с этим при построении кривой сезонной динамики зоопланктона в целом не всегда четко выступает ее двувершинный характер, что имело место в 1959—1960 и в 1963 гг. (рис. 8). Кривые общей биомассы и численности зоопланктона в 1956 г. давали две вершины (рис. 8). Аналогичная картина наблюдалась и в 1957 г., хотя абсолютное значение средних величин биомасс было значительно выше. В 1958 г. период депрессии в развитии планктона также приходился на середину июля, однако кривая динамики биомассы, в отличие от кривой численности, имела не две, а три вершины. При этом в конце августа минимальной биомассе соответствовала максимальная численность, что объяснялось преобладанием в планктоне мелких коловраток.

В 1959 г. численность и биомасса зоопланктона равномерно возрастали и достигали максимума к первым числам августа. В начале сентября они снижались и давали вторичный подъем в конце этого месяца (рис. 8).

1960 г. характеризовался двумя максимумами в июне—июле (с последующим большим падением в конце июня) и в сентябре. Этот маловодный год отличался наиболее высокими средними значениями биомассы.

В 1961—1962 гг. кривые давали а подъема, хотя период падения ил непродолжительным и наблю-лся в конце июня—начале июля.

Наименее четкая картина наблю-лась в маловодном 1963 г.; однако исовая форма *Bosmina coregoni* пала два подъема численности и юмассы (рис. 4).

Из года в год в планктоне во-хранилища происходят измене-ия; смещаются сроки максимумов, именяется величина численности и юмассы животных. Такие измене-ия, особенно в численности отдель-ых видов, вызываются рядом фак-ров — температурными, уровнем жкимом водоемов и условиями пи-ния.

Изменения, происходящие еже-дно в планктоне, как это отмечал . Д. Мордухай-Болтовской (1965), осят характер флюктуаций — коле-ний, противоположных сукцес-ии, характеризующимся извест-ой направленностью. Руководя-ими, массовыми формами остаются те же самые виды, и величины био-массы не выходят за определенные ределы.

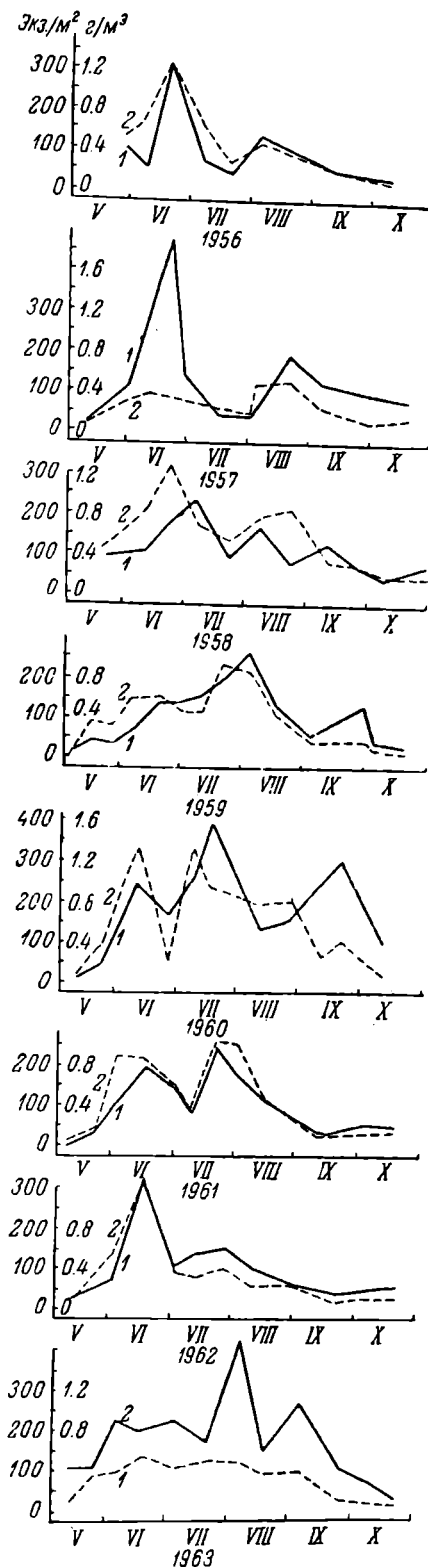
Очевидно, в основе причин, опре-мляющих двувёршинный характер ривой, лежит более или менее стойчивая цикличность в размно-ении беспозвоночных.

Срок же наступления массового множения и численность живот-ых определяется прежде всего двумя факторами — температурой и усло-иями питания. Температура может ызывать как прямое действие, что ело место в случаях с *B. coregoni* некоторых циклопов, так и кос-инное — через стимуляцию продук-онных процессов в водоеме.

Пищевые условия в водоеме, оче-дно, для разных видов различны. ак говорилось выше, для основных мпонентов зоопланктона — филь-

Рис. 8. Общая биомасса и численность зоопланктона (средняя из 6 станций).

1 — биомасса; 2 — численность.



раторов дафний и босмин — первостепенное значение имеет численность бактериального населения. Сопоставляя кривые изменения численности бактерий во времени (по данным тех же стандартных рейсов, — см. рис. 4) с сезонной динамикой босмины и дафнии (рис. 4), можно видеть, что период максимальной биомассы этих видов, совпадающий с высокой численностью бактерий, охватывает небольшой отрезок времени. После него следует довольно резкое падение к середине августа. Такое снижение биомассы этих рачков отражается на ходе кривой общей биомассы зоопланктона и определяет, в известной степени, ежегодную летнюю депрессию. Последняя обычно совпадает с нарастанием численности синезеленых водорослей. К. А. Гусевой (1952) и Е. Ф. Мануйловой (1955, 1959) было установлено, что в период интенсивного «цветения» водоема заметно снижается скорость размножения бактерий, а следовательно — и их численность. Это достаточно четко проявляется в 1961—1963 г.

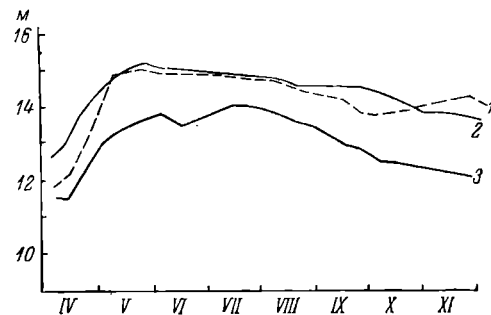


Рис. 9. Уровень водохранилища по данным Копринского водомерного поста. Условные обозначения те же, что на рис. 6.

в 1961—1963 г. (рис. 6). Таким образом, в августе заметно ухудшаются условия питания рачков-бактериофагов и в результате этого их биомасса резко снижается (рис. 4). Снижению численности способствует также возросшая к этому времени роль планктонных хищников (*Lepidodora*, *Bythotrephes*, некоторые циклоподы), для которых численность бактерий не является фактором, лимитирующим их развитие (рис. 4 и 5). Последнее, по-видимому, справедливо и для *Eudiatomus*, питающихся преимущественно детритом и водорослями.

В сентябре численность бактериального населения начинает возрастать (рис. 6), что, вероятно, связано с поступлением нового запаса органического вещества за счет взмучивания донных отложений в штормовую погоду и в результате гибели части популяций ветвистоусых и начала отмирания синезеленых водорослей. Эти два обстоятельства, по мнению С. И. Кузнецова (1954), могут обусловить нарастание численности бактерий и в результате этого быть причиной новой массовой вспышки размножения кладоцер (Мануйлова, 1961). Второй, осенний подъем биомассы ветвистоусых, несмотря на благоприятные пищевые условия, характеризуется более низкими цифрами (рис. 4). Осеннее похолодание снижает темпы размножения и развития планктонных животных. С другой стороны в этот период в главном плесе водохранилища резко увеличивается количество взвесей, в составе которых заметно снижается роль органического вещества и возрастает содержание кварцевых частиц, что обусловлено размыванием донных отложений в период осенних штормов (Зиминев, 1962, 1965). В некоторых озерах взмучивание донных отложений при волнении может вызывать массовую гибель ветвистоусых (Мануйлова, 1955). Вполне возможно, что влияние этого фактора имеет место в Рыбинском водохранилище, сильно подверженном ветровому перемешиванию.

К ноябрю биомасса зоопланктона снижается и держится на низком уровне в течение всей зимы. Таким образом, биомасса зоопланктона открытой части Рыбинского водохранилища в течение теплого сезона

поддержана значительным колебаниям. Однако в среднем за этот период величина в годы нормального уровня изменяется мало и составляет около  $0.4 \text{ г/м}^3$  (рис. 9; см. также таблицу). Можно сказать, что при уровнях, близких к НПГ, ее величина достаточно стабильна. Достаточно устойчива в эти годы и численность бактерий (см. таблицу).

Сравнение состава зоопланктона Волжского и Центрального плесов показало, что в первом большую роль играл аллохтонный планктон, поступающий из Угличского водохранилища. Планктон Центрального плеса по своему происхождению автохтонный. Последнее было отмечено ранее (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

Маловодные годы, какими были 1960 и 1963 гг., характеризовались уменьшенными величинами биомассы (см. таблицу). Это явление наблю-

дана биомасса и численность зоопланктона и бактерий в открытом плесе Рыбинского водохранилища (средняя с мая по октябрь)

	1956 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.	1960 г.	1961 г.	1962 г.	1963 г.
Биомасса зоопланктона ( $\text{г/м}^3$ )	0.31	0.49	0.44	0.43	0.73	0.38	0.38	0.69
Численность зоопланктона (тыс. экз./ $\text{м}^3$ )	72	65	130	93	126	106	83	77
Численность бактерий (млн экз./мл)	0.8	1.7	1.5	2.1	1.0	1.5	1.3	1.7
<i>Cladocera</i> в общей биомассе	58	33	41	42	44	34	42	50

Примечание. 1960 и 1963 гг. отличались низким уровнем.

лось и ранее (Воронина, 1957; Монаков, 1958а). Заметное увеличение (более чем в 1.5 раза) биомассы зоопланктона в годы низкого уровня можно было бы понять, если бы в эти годы возрастала численность бактерий. Однако это не происходит. Попытка рассчитать абсолютную биомассу с учетом объема водохранилища при разных уровнях дала величины, близкие к исходным. Таким образом, выдвинутое нами ранее (Монаков, 1958а) предположение о «разбавлении» водоема в годы высокого уровня оказалось преждевременным. В этом случае абсолютные значения биомассы зоопланктона в годы различного уровня режима были бы равными. Вероятно, в дальнейшем на этот вопрос можно будет ответить, сопоставив продукцию зоопланктона с продукцией биомассы бактерий.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Борусский Е. В. 1950. Сезонное вертикальное распределение планктонных *Copepoda* в толще водной массы Белого озера в Косине по отдельным стадиям развития. Зоол. журнал, т. 29, вып. 2.
- Воронина Л. Г., Л. А. Кутикова и Л. А. Луферова. 1960. О колониальных формах рода *Notholca* Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 8—9.
- Воронина Н. М. 1957. К вопросу о годовых изменениях зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 8.
- Гаврилова Н. С. 1946. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Моск. инст. рыбной пром. и хоз. им. Микояна, вып. 3.
- Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 4.
- Давыденко И. П. 1963. Сравнительный анализ уловистости планкточерпателя системы Богорова и планктобатометра. В сб.: Матер. по биол. и гидрол. волжских водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.

- Зимнинова Н. А. 1962. О количестве взвесей в воде Рыбинского водохранилища в летне-осенний период 1960 года. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Зимнинова Н. А. 1965. Состав взвесей Рыбинского водохранилища. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- Кузнецов С. И. 1954. Основные подходы к изучению соотношений между первичной продукцией органического вещества и биомассой бактерий. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН. Вып. 2. Проблемы гидробиол. внутр. вод, М.—Л.
- 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 году. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Кузнецов С. И. 1962. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище в 1959, 1960 годах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Маловицкая Л. М. 1959. О нахождении *Eurytemora lacustris* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Маловицкая Л. М. 1961. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* и *E. graptoides* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Маловицкая Л. М. 1962. Биология диаптомид Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. Ростов н/Д.
- Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961. Экспериментальное изучение питания *Diaptomus*. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Мануйлова Е. Ф. 1954. Некоторые данные о динамике численности ветвистых рачков в озерах в связи с термическими и пищевыми факторами. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН. Вып. 2. Проблемы гидробиол. внутр. вод, М.—Л.
- Мануйлова Е. Ф. 1955. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Мануйлова Е. Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- Мануйлова Е. Ф. 1959. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. Бюлл. МОИП, отдел биол., № 1.
- Мануйлова Е. Ф. 1961. Гибель зоопланктона как фактор нарастания численности бактерий в водоемах. Научные докл. высшей школы. Биол. науки, № 1.
- Мануйлова Е. Ф. 1964. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л.
- Монаков А. В. 1958а. Зоопланктон Волжского участка Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, № 3.
- Монаков А. В. 1958б. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti*. Докл. АН СССР, т. 120, № 2.
- Монаков А. В. 1959а. Основные черты биологии циклопов. Автореф. дисс.
- Монаков А. В. 1959б. О зимовке *Mesocyclops leuckarti* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Монаков А. В. 1963. Планктон и бентос Камского водохранилища. Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.—Л.
- Монаков А. В. 1964. Зоопланктон Оки. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. XXX.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1955. Материалы по распределению сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Докл. АН СССР, т. 122, № 1.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1960. О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1962. Биология хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes*. Автореф. дисс. М.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1965. Материалы по распределению сезонной динамике *Asplanchna priodonta* и *A. herricki* (сем. *Asplanchnidae*) Рыбинского водохранилища. В сб.: Пресноводные беспозвоночные, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу взрослых беспозвоночных бассейна Дона. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН. Вып. 2. Проблемы гидробиол. внутр. вод, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1963. Основные трофические связи в водоемах. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 5 (8).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Итоги работ по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. В сб.: Биол. процессы во внутр. водоемах, изд. «Наука», М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. В. Монаков. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. В сб.: Биологические аспекты изучения водохр., М.—Л.



- одипа А. Г. 1951. О роли бактерий в продуктивности водоемов. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН, вып. 1, М.—Л.
- оманова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- орокин Ю. И. 1957. Результаты и перспективы применения радиоактивного углерода ( $C^{14}$ ) для изучения круговорота органических веществ в водоемах. Тр. Всесоюз. совещ. по применению радиоизотопов в науке и произв., М.—Л.
- орокин Ю. И. 1959. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. Микробиология, т. XXVIII, вып. 6.
- орокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания коловраток *Asplanchna* с помощью  $C^{14}$ . Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- рибущ Т. Л. 1960. Некоторые наблюдения над коловратками семейства *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- ломский С. Н. 1953. Новое в экологии некоторых видов веслоногих ракообразных (*Copepoda*) *Mesocyclops leuckarti*. Докл. АН СССР, т. 90, № 2.
- ломский С. Н. 1957. Мезобентос пелогена уральских озер. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIX.
- ломский С. Н. 1959. Основные черты и направления развития планктона Камского водохранилища. Совещ. по вопросам экспл. Камского водохр., Пермь.
- ломский С. Н. 1960. О сезонных изменениях численности и биомассы организмов в водоемах Урала. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. X.
- ломский С. Н. 1961. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища как рыбохозяйственный водоем. Свердловск.
- ербаков А. П. 1955. Динамика численности и биомасса некоторых представителей микробентоса Глубокого озера. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. VII.
- рман Л. А. 1963. Питание коловраток. Автореф. дисс. М.
- erbst H. 1951. Ekologische Untersuchungen über die Crustaceen-fauna Südschleswiger Kleingewässer mit besonderer Berücksichtigung der Copepoden. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 45, H. 2.
- erbst H. 1955. Untersuchungen zur quantitativen Verteilung des Zooplanktons im Grossen Plöner See. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 50, H. 2.
- mly W. J. P. 1961. The Life-cycle of the Freshwater copepod *Cyclops leuckarti* Claus in Esthwaite water. J. Anim. Ecology, № 30.
- ourfield D. J. 1898. A very common water-flea (*Chydorus sphaericus*). «The Illustrated Annual of Microscopy». London.
- oltereck R. 1913. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogenannten «Schwebefortsätze» pelagischer Cladoceren. Zoologica, Bd. 26.

# ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ ПО ДАННЫМ СИНХРОННЫХ СЪЕМОК

О горизонтальном распределении зоопланктона в Рыбинском водохранилище известно немного. В работе Е. И. Киселевой (1954) сравнивается численность и биомасса планктона отдельных участков водоема по материалам 1946 и 1948 гг. Позднее в статье Э. Д. Мордухай-Болтовской (1955) приводится карта распределения зоопланктона в августе 1952 г. Специально посвящена этому вопросу только работа Н. В. Воронин (1959); в ней дается анализ состава и распределения зоопланктона северных плесов Рыбинского водохранилища. Все эти работы основывались на сборах, производившихся в 2—3-недельных рейсах. Уже одно это могло быть причиной впечатления крайней неравномерности в составе и распределении зоопланктона. Естественно, за такое длительное время при кратком жизненном цикле планктонных животных их численность могла увеличиться или уменьшиться во много раз и состав мог заметно измениться.

Весной и в начале лета 1956 г. Институтом биологии внутренних вод (тогда Биологическая станция «Борок») была произведена планктонная съемка водохранилища. Материалы были собраны в двух специальных рейсах, продолжавшихся от 5 до 7 дней. Эта съемка, произведенная в штилевую погоду, дала относительно четкую картину распределения планктона. Выяснилось, что в течение весны циклопидный зимний планктон постепенно заменяется летним кладоцерным. Такая замена идет с периферии к центру водоема (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1962). Однако все же и эти рейсы продолжались около недели, в течение которых шел интенсивный прогрев и связанное с этим размножение планктонных рачков. Необходимо было исключить влияние фактора динамики популяций ракообразных, т. е. произвести съемку в максимально короткий срок. Для этого летом 1963 г. были организованы специальные сборы с целью получить истинную картину распределения зоопланктона.

Материал был собран в синхронных планктонных рейсах, при которых водохранилище условно делилось на части и в каждую из них направлялось экспедиционное судно. В работе, по заранее намеченной сетке станций, обычно одновременно участвовало 4 судна. Таким образом в один день удавалось обследовать почти весь водоем. Это дает основание предполагать, что полученные данные отображают действительный характер распределения планктона в данный момент.

Синхронный рейс был выполнен 14 VI 1963 и повторен 4 IX 1963. Для сбора планктона мы применяли торпедообразный планктоуловитель сконструированный Ф. И. Вовком. О преимуществах и недостатках

этого прибора уже сообщалось раньше (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963).

В сентябре 1964 г. был произведен 3-й синхронный рейс. Зная, что «Торпеда» облавливает только поверхностные слои и недоучитывает мелкие планктонные формы, мы в этом рейсе одновременно на всех станциях производили вертикальные ловы автоматически захлопывающимся планктоботометром системы Фридингера—Дьяченко—Ламбергса. В общей сложности собрано и обработано 230 количественных проб планктона. На каждой станции измерялась температура поверхностного и придонного слоев, прозрачность и в отдельных участках определялась мутность воды.

Пробы планктона обрабатывались в лаборатории обычным счетным методом.

Июнь 1963 г. Прежде чем приступить к изложению данных по планктону, остановимся коротко на температурном режиме водохранилища. Июнь 1963 г. был безветренным и холодным; после потепления в конце мая наступило довольно резкое похолодание, продолжавшееся в течение всего месяца. Температура поверхностных слоев воды ко времени съемки 14 июня составляла в среднем по водоему  $13.3^{\circ}$  и колебалась в крайне незначительных пределах. Максимальная температура в  $15^{\circ}$  была зарегистрирована на станции 36 в вершине Моложского плеса. Температура придонных слоев была примерно такой же, составляя в среднем по водоему  $12.5^{\circ}$ . Таким образом, к моменту 1-й синхронной съемки водохранилище характеризовалось гомотермией; по-видимому, мы застали период, когда перестройка зимнего планктона на летний уже закончилась. Об этом свидетельствовал прежде всего состав планктонной фауны, носившей мелкоочерный характер. Около 80% от общей биомассы зоопланктона в поверхностных слоях составляли три вида: *Bosmina coregoni* (38.5%), *Leptodora kindtii* (27.2%) и *Daphnia longispina* (13.7%). С учетом *D. cucullata*, *D. cristata*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Holopedium gibberum* доля *Cladocera* в общей биомассе достигала 93%.

Роль веслоногих в этот период была крайне незначительной. Обычно в середине июня холодолюбивые циклопы группы *strenuus* в планктоне встречаются реже, а массовое размножение диаптомид в 1963 г. наблюдалось в конце августа—начале сентября (Луферова и Монаков, 1965).

Состав планктона в это время был однороден, изменялось лишь соотношение руководящих форм. Так, в Шекснинском плесе преобладала *Leptodora* (47% от общей биомассы), в планктоне центральной части водохранилища доминировала *Bosmina*, в Моложском плесе все три вида встречались примерно в равных количествах и, наконец, Воляжский отрог характеризовался преобладанием *Daphnia*.

Говоря о составе зоопланктона, следует упомянуть о *Holopedium gibberum*. Этот вид, встречавшийся в прежние годы исключительно в северных частях водохранилища, в июньских сборах 1963 г. был обнаружен повсеместно за исключением Моложского плеса.

При сравнительно однородном составе планктона распределен он неравномерно (рис. 1). Из приведенной карты, где размеру столбцов соответствуют значения биомассы, видно, что наиболее богатыми планктоном оказываются районы Моложского и Воляжского плесов; здесь, на многих станциях, биомасса планктона составляет около  $0.200 \text{ г/м}^3$  при максимальной численности до 2800 экз./ $\text{м}^3$ . В северной части Шекснинского плеса на значительной площади восточной части Центрального плесов биомасса была ниже (в среднем  $0.022 \text{ г/м}^3$ ), а на отдельных станциях не превышала  $0.010 \text{ г/м}^3$ .

Отсутствие данных по северу Центрального плеса водохранилища (планктоуловитель в результате обрыва троса был утоплен) мешает произвести сравнение всех участков водоема по численности ракообразных. Обращает внимание большой размах колебаний в величинах биомассы зоопланктона — иногда максимальная биомасса и численность превышала минимальную в 60 раз. При такой пестроте видно, что Молож

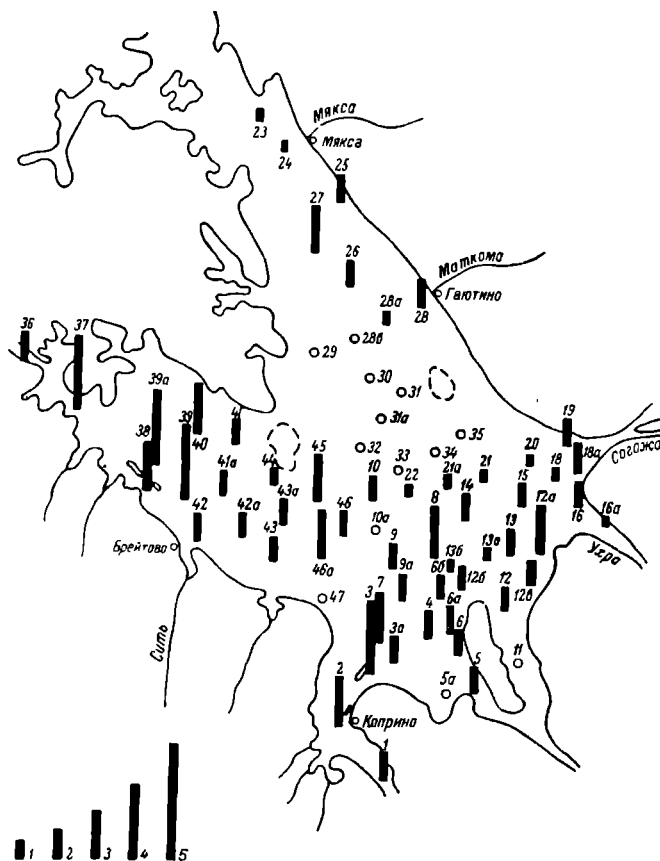


Рис. 1. Распределение биомассы зоопланктона (в г/м<sup>3</sup>) в июне 1963 г. по данным торпедообразного планктоноуловителя.

1 — 0.003—0.01; 2 — 0.01—0.05; 3 — 0.05—0.1; 4 — 0.1—0.2; 5 — 0.2—0.3.

ский и Волжские плесы, со средней биомассой 0.068 и 0.051 г/м<sup>3</sup>, в июле 1963 г. оказывались значительно богаче центральной части водохранилища, где биомасса в среднем составляла 0.022 г/м<sup>3</sup>.

Таким образом, первая, «мгновенная» съемка водохранилища выявила крайнюю неравномерность распределения ракообразных в поверхностных слоях водоема. Последняя особенно четко проявилась не в составе, а в численности планктона. При этом, в отличие от донной фауны, концентрирующейся преимущественно в прибрежных и эстуарных участках водоема (Мордухай-Болтовской, 1955б), планктон распределен совершенно иначе и планктонные рачки образуют значительные скопления в открытых плесах Рыбинского водохранилища.

На причинах колебаний численности планктонных животных от станции к станции мы остановимся ниже, а сейчас рассмотрим распределение планктона в сентябре.

Сентябрь 1963 г. Съемка производилась 4 сентября 1963 г. при штормовой погоде. 1963 г. отличался исключительно теплой осенью, во время сбора материала температура воды в поверхностном слое в среднем составляла  $20.9^{\circ}$  и в придонном была всего лишь на один градус ниже. Максимальная температура ( $22.5^{\circ}$ ) наблюдалась в центральных частях водохранилища, минимальная ( $19.5^{\circ}$ ) была зарегистрирована в средней части Волжского плеса.

Синхронная съемка была произведена в период максимального развития в водоеме синезеленых водорослей, главным образом родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*.

Состав зоопланктона к этому времени по сравнению с июнем изменился мало. По-прежнему в нем явно преобладали кладоцеры, составляющие 97.2% от общей биомассы планктона. Массовыми формами остались те же самые виды: *Daphnia longispina* — 60.6%, *Bosmina coregoni* — 33.2%, *Leptodora kindtii* — 12.4% от общей биомассы. Однако соотношение между руководящими формами несколько изменилось. Если в июне планктон значительной части водоема был «босминным», то в сентябре, при более высоких температурах воды, во всех плесах явно преобладали дафнии и лишь в верхней части Волжского отрога, в районе Коприна и Сменцова, доминировала *L. kindtii*, составлявшая 88% от общей биомассы.

Роль веслоногих в планктоне поверхностных слоев оставалась незначительной, и лишь на отдельных станциях численность диаптомид достигала 40—90 экз./м<sup>3</sup>.

На рис. 2 приводится карта распределения зоопланктона в сентябре 1963 г., из которой видно, что наиболее богатой зоопланктоном оказалась Центральная часть водохранилища с максимальной биомассой 0.3 г/м<sup>3</sup>. Здесь, на отдельных станциях, численность ракообразных колебалась от 1 до 3 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Шекснинский и волжские плесы были беднее планктоном, в них максимальная биомасса не превышала 0.15 г/м<sup>3</sup>, хотя по ее средним значениям (0.070 г/м<sup>3</sup>) они были близки к центральному плесу, где средняя биомасса составляла 0.086 г/м<sup>3</sup>. Планктон Моложского плеса был бедным (максимальные значения биомассы составляли 0.088 г/м<sup>3</sup>, в среднем 0.038 г/м<sup>3</sup>).

Итак, повторная синхронная съемка в сентябре 1963 г. подтвердила неравномерность распределения планктона, хотя размах колебаний биомассы ракообразных между отдельными станциями был значительно меньшим и не превышал 40 раз, против 60 в июне. Общий характер распределения ракообразных в сентябре стал несколько иным, — наиболее богатым оказался Центральный плес.

Сентябрь 1964 г. Ровно через год такая съемка была повторена с целью проверки полученных ранее данных, а также для того, чтобы иметь представление о распределении не только рачкового планктона и не только в поверхностных слоях. Поэтому в сентябре 1964 г. помимо «торпедных» суров мы на тех же станциях произвели сборы планктоботометром во всей толще воды.

Синхронный рейс был осуществлен в начале второй половины месяца при средней температуре поверхностных слоев  $12.4^{\circ}$ . В дни, предшествующие съемке, наблюдалась штормовая погода, в результате которой в водоеме установилась полная гомотермия. На всей площади водохранилища



Взяв три горизонта: <sup>1</sup> придонный, средний и поверхностный. Это дало нам приблизительную картину распределения всего зоопланктона во всей толще воды.

Сопоставив рис. 3 и 4, можно увидеть, что, несмотря на более высокие абсолютные значения биомассы в сборах планктобаторометром, общий

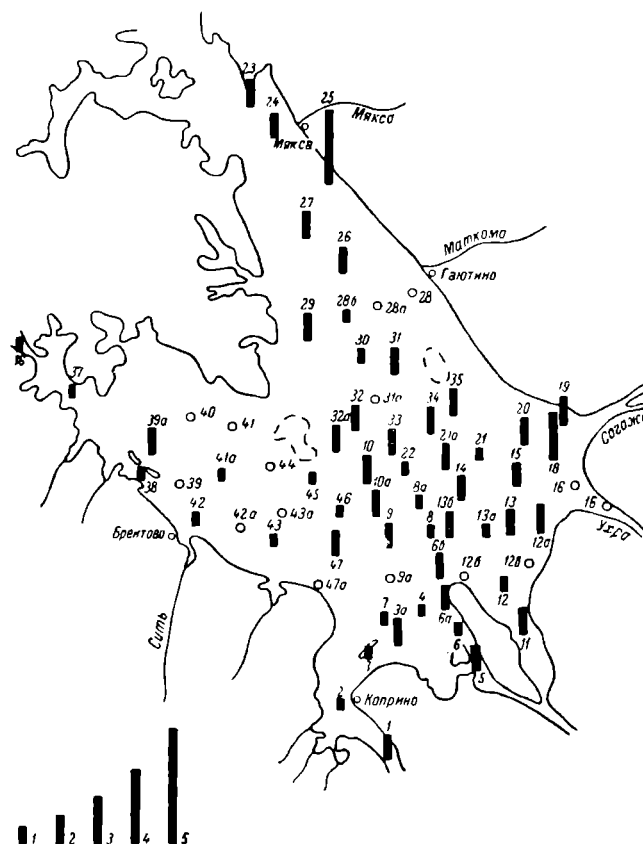


Рис. 3. Распределение биомассы зоопланктона (в г/м<sup>3</sup>) в сентябре 1964 г. по данным торпедообразного планктоноуловителя.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Характер распределения планктона изменился мало. Массовой формой, как и в сборах торпеды, была *Bosmina*, составившая 47.1 % от общей биомассы. Более подвижные *Daphnia* встречались в меньшем количестве, а крупные *Leptodora* практически отсутствовали.

В пробах планктона, собранных планктобаторометром, заметно возросла роль коловраток и веслоногих. Значение первых, из-за их небольших размеров, в общей биомассе невелико, хотя численность коловраток на отдельных станциях составляла около 44 % от общей численности всех планктонных животных. Примерно одну треть (28 %) от общей биомассы планктона составляли веслоногие.

<sup>1</sup> Содержимое трех проб сливалось в одну склянку. Такая проба условно принималась нами как средняя для всей толщи воды.

Размах колебаний биомассы зоопланктона в пробах, собранных планктоботометром, снизился до 20. Это, видимо, связано с тем, что батометр облавливает толщу воды, а «торпеда» — поверхностные слои, где планктон распределен, очевидно, наиболее неравномерно. Поверхностный слой представляющий собой границу двух сред, более подвержен влиянию внешних факторов. Возможно также, что в период интенсивного цветения

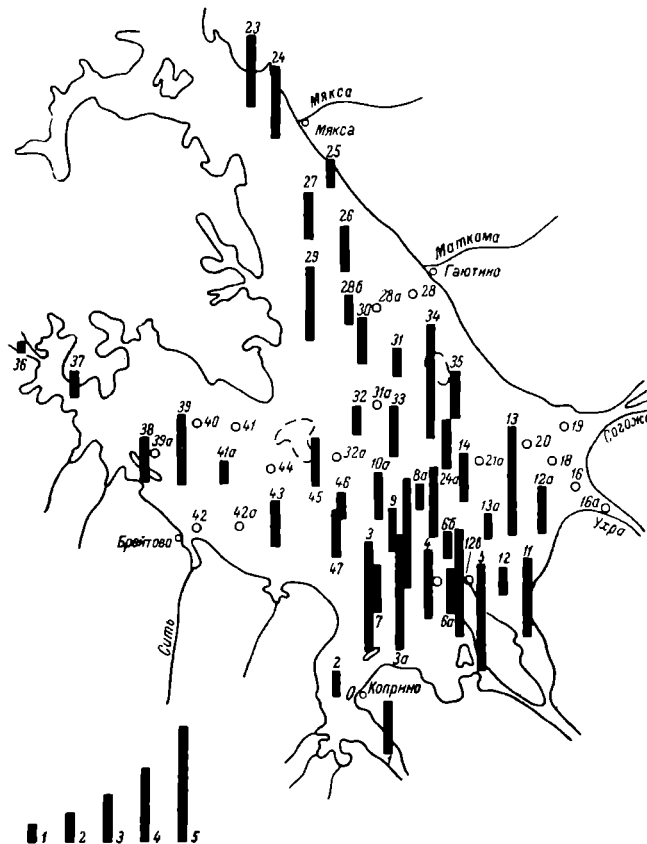


Рис. 4. Распределение биомассы зоопланктона (в г/м³) в сентябре 1964 г. по данным планктоботометра.

1 — 0.02—0.1; 2 — 0.1—0.2; 3 — 0.2—0.5; 4 — 0.5—1.0; 5 — 1.0—2.0.

синезеленых, образующих на поверхности сплошные пленки, зоопланктонные животные мигрируют на глубину. Это явление было отмечено ранее (Монаков, 1958).

Сравнение цифр биомассы, полученных на основании сборов разными орудиями лова, показало, что «торпедные» ловы давали значительно меньшие величины. Даже в том случае, когда мы исключали из пробы собранных планктоботометром, коловраток и копепод, биомасса кладов в них часто в десять раз превышала биомассу ветвистоусых в торпедных сборах. Казалось бы, «планкто-торпеда», облавливающая значительные объемы, нежели планктоботометр, должна давать и более высокие показатели уловистости. Однако этого не происходит. Нужно заметить, что влекаемые орудия лова вообще часто дают более низкие цифры.



Проведение синхронных съемок выявило и ряд других особенностей, на которых следует остановиться несколько подробнее. Прежде всего, это большой, достигающий 60 раз, размах колебаний биомассы зоопланктона в разных участках водохранилища.

С пятнистостью в распределении мы сталкиваемся, естественно, у бентосных форм, жизнь которых связана с определенным субстратом; но даже в пределах одного и того же биотопа, ограниченного незначительной площадью, донные животные распределяются крайне неравномерно (Мордухай-Болтовской и Поддубная, 1958; Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959). Как ни странно, аналогичную картину мы наблюдаем и среди планктонных животных, обитающих в более однородной среде, — причем не только в крупных водоемах, где различные их участки могут заметно отличаться, но даже в небольших прудах, площадь которых одна превышает 0.5 га, мы обнаруживаем пятнистость в распределении планктонных форм (Мордухай-Болтовской, 1955а).

Естественно, такая неравномерность может быть нарушена в результате воздействия гидрологических факторов, например волнения, сопровождающегося перемешиванием водных масс. На примере Рыбинского водохранилища мы видели, что синхронные съемки 1963 г., осуществленные в период, которому долгое время предшествовала штилевая погода, показали наибольшую неравномерность в распределении планктона. Сборы 1964 г., которые производились также в тихую погоду, но вскоре после штормовых дней, дали меньшую пестроту. Различие между максимальными и минимальными биомассами в сентябре 1964 г. сократилось вдвое по сравнению с 1963 г.

Итак, синхронные съемки в Рыбинском водохранилище доказали, что зоопланктон в нем распределяется действительно крайне неравномерно. При этом неравномерность в распределении планктона проявляется особенно сильно при штилевой погоде и в поверхностных слоях воды. Рассмотрим факторы, которые могут повлиять на количество планктона. Грунты, тесно связанные с глубиной и с характером рельефа дна и на первый взгляд не имеющие отношения к планктону, в действительности могут определять неравномерность в распределении рачкового планктона весной. Известно, что некоторые виды циклопид зимуют в копепоидитных стадиях в пелогене и локализуются в участках водоема с определенным характером грунта. В том случае, если после вскрытия водоема долгое время стоит тихая погода, циклопы, поднимающиеся в толщу воды и приступаящие к размножению, могут образовывать скопления в местах зимовок. Примерно аналогичную картину мы можем наблюдать и у ветвистоусых. Весной, с прогреванием водоема, из покоящихся яиц *Cladocera* (распределение которых, очевидно, также связано с грунтами и с рельефом дна) выходит поколение партеногенетических самок. Последние при благоприятных условиях питания обеспечивают в течение 5 дней увеличение численности в 4—5 раз (Мануйлова, 1965). Разумеется, такие процессы в разных участках водоема идут с различной скоростью, что и определяет наличие локальных скоплений. В данном случае глубина и характер грунта не сказались на распределении зоопланктона, поскольку все синхронные рейсы происходили в период, когда процессы перестройки зимнего планктона на летний уже закончились.

Температура — также один из факторов, который может иметь большое значение. Известно, что высокие температуры ускоряют процессы развития и размножения организмов, а прогревание крутых берегов идет постепенно — от периферии к центру, в результате чего мы сталкиваемся с резко выраженной горизонтальной гетерогенностью

в распределении планктонных животных в весенний период (Мордухай-Болтовской и Монаков, 1963). Синхронные съемки 1963 и 1964 гг. производились в штилевую погоду почти при полной гомотермии, поэтому мы, естественно, не могли уловить зависимость распределения ракообразных от термики водоема (разница между максимальными и минимальными температурами поверхностных слоев воды во всех рейсах не превышала 3°).

В крупных водоемах типа Рыбинского водохранилища большое значение должны приобретать течения, в особенности ветровые. Однако при проведении синхронных съемок они практически отсутствовали или были настолько малы, что не могли существенно повлиять на характер распределения планктонных животных. Точно так же не было установлено заметной корреляции между численностью планктона и прозрачностью, хотя отдельные участки водоема заметно отличались по этому показателю. Так, например, в июне 1963 г. на станциях с прозрачностью, превышающей 1 м, численность ракообразных колебалась от 50 до 1000 экз./м<sup>3</sup>. Наконец, условия питания — фактор, который должен играть существенную роль. Известно, что *Cladocera* не только концентрируются в местах с повышенной численностью бактерий (Мануйлова, 1958; Сорокин, 1957), но и способны совершать небольшие горизонтальные миграции в такие участки (Мануйлова, 1950). К сожалению, мы не располагаем данными по численности бактериального населения в местах, где производились сборы планктона в синхронных съемках. Однако параллельно определению мутности на тех же станциях сентябрьской съемки 1964 г. не обнаружило связи между количеством взвесей в воде, органическую часть которых в основе составляют бактерии (Зиминова, 1965), и концентрацией планктонных животных.<sup>1</sup>

Сборы фитопланктона в синхронных рейсах не производились. Следует сказать, что прямой связи между концентрацией водорослей и численностью рачков ожидать было трудно, поскольку основную пищу массовых форм ракообразных — фильтраторов Рыбинского водохранилища — составляют бактерии и детрит (Луферова и Монаков, 1966). Визуальные наблюдения, произведенные в синхронных рейсах, дали скорее картину обратной корреляции: на некоторых станциях, где наблюдалось интенсивное цветение синезеленых водорослей в поверхностных слоях, численность планктонных рачков была ниже.

Мы очень коротко остановились на причинах неравномерности распределения планктона.

В связи с большим размахом колебаний численности и биомассы зоопланктона встает вопрос о достоверности количественных данных по планктону, получаемых нами в результате сборов на постоянных стандартных станциях в Рыбинском водохранилище.<sup>2</sup> Разумеется, на основании данных по шести точкам мы не можем судить о распределении планктона в таком большом водоеме. Однако эти сборы позволяют нам следить за изменениями, происходящими в планктоне водоема, и дают относительно верное представление об его численности. Доказательство этому служат цифры средней биомассы планктона по водоему в целом за период с мая по октябрь. Начиная с 1956 г. по настоящее время он достаточно стабилен и колеблется в незначительных пределах, с не большими отклонениями в годы с низким уровнем (Луферова и Монаков, 1966).

<sup>1</sup> Определение мутности было произведено по нашей просьбе Н. А. Зимповой, которой мы, пользуясь случаем, выражаем благодарность.

<sup>2</sup> Сборы на 6 стандартных станциях производятся не реже 2 раз в месяц за период с мая по октябрь — начиная с 1953 г.

Сопоставление цифр общей средней биомассы по материалам сборов пиктометром в синхронной съемке 1964 г. со средней биомассой этого же периода по материалам стандартных станций также не дает больших расхождений, — соответственно 0.480 г/м<sup>3</sup> и 0.317 г/м<sup>3</sup>. Кроме того, на основании многолетних наблюдений на стандартных станциях, было установлено некоторое отличие в составе планктона между центральным плесом водохранилища и его Волжским отрогом, зоопланктон которого имеет общие черты с зоопланктоном Угличского водохранилища (Буфорова и Монаков, 1966). Это отличие проявляется ежегодно. Все вышесказанное дает нам основание полагать, что материалы стандартных станций относительно достоверны и более или менее полно отображают действительную картину.

Как говорилось, в результате синхронных съемок 1963 г. выяснилось, что в середине июня в поверхностных слоях водоема основная масса планктона концентрировалась в Моложском и Волжском плесах, в то время как центр водоема, и в особенности его восточная часть, были относительно бедными (рис. 1). К началу сентября картина несколько изменилась: относительно бедности Моложского плеса центральные части водохранилища отличались повышенными концентрациями планктона (рис. 2).

Прежде чем говорить о причине этого явления, целесообразно коротко остановиться на характеристике отдельных районов водохранилища. На основании многолетних гидрологических наблюдений, произведенных в синхронных съемках, в водохранилище было установлено наличие водных масс различного происхождения, отличающихся по своим физическим и химическим показателям, — это водные массы Волги, Шексны, Мологи и центральной части водоема (Буторин, 1965). Различия в них проявляется с разной полнотой в течение всего года.

Ранней весной по главным притокам водохранилища в водоем поступают воды половодья — относительно теплые моложские воды с более высокой цветностью, наиболее холодные и с более низкой цветностью шекснинские и волжские, отличающиеся от тех и других тем, что в их формировании принимают участие главным образом воды верхневолжских водохранилищ. Всю центральную часть водоема в этот период занимают холодные, прозрачные, зимние воды.

Различия в характере водных масс, заполняющих определенные районы водоема, сохраняется долгое время (хотя в период летнего максимального прогрева оно прослеживается труднее), и даже осенью, при интенсивном горизонтальном перемешивании, полного смешения водных масс не происходит (Буторин, 1965).

Июньская синхронная съемка 1963 г. была произведена в период активного прогрева водоема и температурной стратификации. Однако в результате того, что к моменту наблюдений произошло заметное похолодание, сопровождающееся дождями, температура воды по всей толще водохранилища выровнялась.

Границы водных масс в этот период были выражены достаточно четко.

Центральную и юго-восточные части Главного плеса занимали отчасти трансформированные зимние воды с бедным планктоном. Их основное гидро- и биологическое строение располагалось к востоку от Всехсвятского (рис. 1).

Южная граница бедных планктоном шекснинских вод продвинулась до Горбы—Гаютина. Моложские воды с более высокими биомассами зоопланктона располагались главным образом вдоль главного русла реки; их линия фронта проходила между станциями 42 и 43 (между Брейновым и Леонтьевским).

Граница волжской водной массы проходила немного севернее д. Рожновский мыс—Горькая Соль.

Распределение водных масс в сентябре 1963 г. было очень характерно для длительной штилевой погоды осеннего периода. В это время по Волге и Мологе шла более минерализованная вода, чем в Шекспе. Границы речных волжских масс лежали между Шумаровским островом и бывш. г. Мологой, моложских масс — немного ниже Первомайских островов (рис. 2). Тем не менее влияние этих вод прослеживалось и в центральной части водоема.

Граница шекспинских вод, по данным этой съемки, прослеживалась плохо и, вероятно, располагалась выше Ольхова.

Всю центральную часть водоема заполняли водные массы собственно водохранилища, характеризующиеся относительно богатым планктоном, причем южный, юго-западный и западный районы находились под влиянием вод Мологи и Волги, а северная и восточная части Центрального плеса были более однородными.<sup>1</sup>

Таким образом, создается впечатление, что богатые планктоном водные массы Мологи «переместились» в сентябре в восточную часть Центрального плеса. В связи с этим возникает вопрос о причине богатства моложских водных масс.<sup>2</sup> В том случае, если бы зоопланктон Рыбинского водохранилища по своему происхождению был аллохтоном, причина богатства вод половодья можно было бы объяснить обычным приносом в водоем зоопланктонных форм. Однако, как было показано ранее (Мухомов-Болтовской и Мощаков, 1963), биофондом, определяющим в конечном итоге общую продукцию планктона, являются зимующие стада гидробионтов, а реки, по сути дела, не имеют значения как источники его пополнения.

Следовательно, причину богатства планктоном водных масс Мологи следует искать в другом направлении. Вероятно, помимо температурного фактора, определяющего неравномерность в сроках появления летних форм планктона в разных участках водоема, имеет большое значение динамика самих водных масс. На примере июньской съемки 1963 г. можно видеть, что, несмотря на почти полную гомотермию, воды Моложского плеса оказывались все же богаче центральных районов водохранилища.

Оказывается, что в Моложском плесе еще задолго до вскрытия водоема наблюдаются изменения в гидрологическом режиме; сюда раньше начинают поступать воды половодья, и границы водных масс, хорошо прослеживаемые по показателям электропроводности, время от времени меняются; кроме того, этот район характеризуется повышенными придонными температурами и более высокой цветностью. В то время как Центральный плес водохранилища занят холодными прозрачными зимними водами с холодолюбивым планктоном, здесь, в Моложском плесе, уже наступает гидрологическая весна, дающая первый толчок к развитию весенне-летних форм.

В том случае, если после вскрытия водоема длительное время стоит штилевая погода, различие в планктоне водных масс Волги, Мологи

<sup>1</sup> Существенной разницы в составе зоопланктона разных водных масс в период проведения синхронных съемок не было обнаружено. И лишь в июне 1963 г., при сравнительно однородном составе планктона, Шекспинский, Центральный и Волжский плесы отличались доминирующими видами ракообразных.

<sup>2</sup> Волга занимает обособленное положение, поскольку в формировании ее водных масс принимают участие верхневолжские водохранилища, оказывающие влияние на состав планктона.

Главного плеса проявляется более четко и может сохраниться до осени, что наблюдалось в 1963 г.

Осенью 1964 г. в результате длительных штормов, предшествующих сентябрьской синхронной съемке, такое различие сгладилось и планктон был распределен более равномерно по всей акватории водохранилища.

Таким образом, синхронные съемки 1963 г. позволили установить некоторое соответствие между распределением планктона и различными водными массами водохранилища. Разумеется, мы не находим и вряд ли найдем прямую связь между отдельными показателями водных масс — электропроводностью, цветностью и прозрачностью — и концентрацией планктонных животных. Вероятно лишь одно — что изменения, происходящие в характере водных масс в период половодья, могут явиться причиной неравномерного наступления «биологической весны» в разных участках крупного водоема. Это в свою очередь в какой-то степени может объяснить богатство или бедность отдельных участков водохранилища планктоном.

В основе же причин, определяющих неравномерность распределения животных, очевидно лежат особенности их биологии — образа жизни, поведения.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р п и Н. В. 1965. К изучению водных масс Рыбинского водохранилища. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- В о р о н п и н а Н. В. 1959. Горизонтальное распределение планктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ., т. 9.
- З и м н и о в а Н. А. 1965. Состав взвесей Рыбинского водохранилища. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- К и с е л е в а Е. И. 1954. Планктон Рыбинского водохранилища. Тр. проблемы и темат. совещ. ЗИН. Вып. 2. Проблемы гидробиол. внутр. вод, М.—Л.
- Л у ф е р о в а Л. А. и А. В. М о н а к о в. 1966. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. Постоящий сборник.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1950. О пищевых миграциях *Cladocera*. Докл. АН СССР, т. 22, № 3.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1958. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 3.
- М а н у й л о в а Е. Ф. 1965. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. М.—Л.
- М о н а к о в А. В. 1958. К вопросу о распределении *Acanthocyclops viridis* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я Э. Д. 1955. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955а. К методике количественного учета фауны в мелких водоемах. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955б. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и В. И. М и т р о п о л ь с к и й. 1959. Бентос Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и А. В. М о н а к о в. 1963. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период. В сб.: Биол. аспекты изучения водохр., М.—Л.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и Т. Л. П о д д у б н а я. 1958. О зимних исследованиях бентоса в Волжском предустьевом районе Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- П о р о к и н Ю. И. 1957. Результаты и перспективы применения радиоактивного углерода ( $C^{14}$ ) для изучения круговорота органических веществ в водоемах. Тр. Всесоюз. совещ. по применению радиоизотопов в науке и произв., М.—Л.

Л. А. Луфрова

### ФОРМИРОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Череповецкое водохранилище, включающее р. Шексну и Белое озеро, наполнялось два года. Основное наполнение в 1963 г. было произведено в июне, когда весенний паводок уже прошел. Окончательное затопление в 1964 г. происходило за счет весенних вод в мае. Важной особенностью водохранилища было то, что оно наполнялось преимущественно водами Белого озера. Общая площадь водохранилища при НПГ составляет 1670 км<sup>2</sup>, объем — 6.5 км<sup>3</sup>. 76 % из общей площади и 78 % из общего объема приходилось на Белое озеро. В районе зарегулированной Шексны водохранилище руслового типа. Максимальная глубина его не превышает 20 м, средняя — 4—5 м.

Сбор зоопланктона начался с первого месяца наполнения водоема и производился раз в месяц за вегетационный период двух первых лет существования водохранилища. Пробы отбирались на зарегулированной Шексне, а также в Белом озере. В открытых районах зоопланктон собирался планктоботометром системы Фридингера—Дьяченко—Ламбергса емкостью 10 л с горизонтов: поверхность, 2 м, 5 м и через каждые 5 м до дна. Быстроплавающие рачки отлавливались торпедообразным планктоуловителем системы Вовка. Для сбора зоопланктона в прибрежье 100 л воды процеживалось через сеть Джудея. Обработка проб производилась по методике, принятой в нашем институте (Мордухай-Болтовская, 1956). Обработано 373 пробы зоопланктона. 20 станций, где собирался планктон, бентос, бактерии и производились гидрохимические наблюдения, располагались в различных частях водохранилища, отличающихся по гидрологическому режиму: на мало изменившемся Белом озере, уровень которого поднялся на 2 м, не превышая таким образом уровень некоторых многоводных лет до включения озера в водохранилище; в районе Верхней и Средней Шексны, сохранившем значительную проточность (0.3—0.1 м/сек.); на участке от разреза Коленец—Левинское до плотины, где влияние подпора было более заметным и течение вертушкой почти не улавливалось.

#### ЗООПЛАНКТОН ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ВОДОХРАНИЛИЩА

Первый год — 1963-й. Основным источником зоопланктона Череповецкого водохранилища следует считать планктон Белого озера. Однако сведения о планктоне этого водоема очень бедны. Некоторое представление о нем дает список кладоцер, найденных в озере (Линко, 1903), а также анализы пищевого комка белозерского снетка (Морозова, 1955). Незначительные изменения режима озера после того, как оно стало частью Череповецкого водохранилища, не могли вызвать существенных измене-

ний в составе его планктона. Как показали наши сборы, основную часть биомассы зоопланктона озера составляли ракообразные, среди которых преобладали копеподы. Руководящими формами были *Eudiaptomus gracilis* и *Eu. graciloides*, а также *Mesocyclops leuckarti*. Значительная роль в общей биомассе зоопланктона принадлежала сравнительно крупному *Heterocope appendiculata*, биомасса которого в некоторых случаях (июнь—июль 1964 г.) составляла 40—20 % общей биомассы зоопланктона. Среди кладоцер руководящая роль принадлежала босмине (*Bosmina coregoni*), дафниям (*Daphnia cucullata*, *D. cristata*), лимносиде, диафанозоме. Значительную роль играли лептодора и битотреф. Коловратки были представлены в основном *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Asplanchna* (*A. priodonta*, *A. herricki*), *Conochilus unicornis*. Роль коловраток в общей биомассе зоопланктона озера незначительна. Поэтому весной (май, начало июня), в период их максимального размножения, общая биомасса зоопланктона остается сравнительно низкой (рис. 2 и 3). Как следует из тех же рисунков, подъем общей биомассы зоопланктона Белого озера обычно происходит в летне-осенний период. Он связан с ростом биомассы ракообразных.

В первый год существования водохранилища на речном участке, где изменения в связи с зарегулированием были более заметны, в планктонных сборах нередко отмечались придонные виды, обитатели прибрежья, болот и водоемов прудового типа. Однако уже с первого месяца существования водохранилища на речном участке, аналогично Белому озеру, большинство составляли обитатели пелагиали (рис. 1).

В период основного затопления водохранилища, в июне, массовые виды белозерских ракообразных были представлены уже довольно широко. Поэтому с первого месяца существования водохранилища в пробах, собранных на зарегулированной Пексне, они имели большое, а иногда и решающее значение. Так, с июня и затем постоянно на станциях перед плотиной встречались почти все виды, характерные для планктона озера: *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Limnosida frontosa*, *Leptodora kindtii*, *Heterocope appendiculata*, *Eudiaptomus gracilis*, *Eu. graciloides*. Многочисленные особи характерной для белозерского планктона *Bosmina coregoni gibbera* на приплотинном участке были яйценосными, отмечалась их молодь. По Ф. Д. Мордухай-Болтовскому (1961), формирование фауны заканчивается тогда, когда заканчивается ее распространение по биотопам водохранилища, пригодным для заселения и размножения видов. Таким образом, уже в первый месяц существования Череповецкого водохранилища начали складываться черты сформированного зоопланктона, характерного для слабопроточных водоемов; появились виды, преобладающие в Белом озере, а также в сформированных водохранилищах бассейна Волги.

В таблице сопоставлена численность массовых видов и групп зоопланктона зарегулированной Пексны и озера. В первый год существования водохранилища численность всех массовых видов коловраток на бывшем речном участке была выше, чем на озерном. Самой высокой численности достигала *Kellicottia longispina*, являющаяся детритофагом (Эрман, 1963). Размножение этого вида, вероятно, было связано с обогащением вод водохранилища детритом, обычно интенсивно образующимся в первые годы при разложении затопленного почвенно-растительного покрова. Как *K. longispina*, так и другие виды, имеющие наибольшую численность на речном участке, — *Polyarthra platyptera*, *Conochilus unicornis* — характерные обитатели пелагиали озер и водохранилищ. В первый год существования водохранилища численность диаптомид и особенно *Eudiap-*

Средняя численность (тыс. экз./м<sup>3</sup>) массовых видов Череповецкого водохранилища с июня по октябрь 1963 г. и с мая по октябрь 1964 г.

Массовые виды и группы	1963 г.		1964 г.	
	зарегулиро- ванная Шексна	Белое озеро	зарегулиро- ванная Шексна	Белое озеро
<b>К о л о в р а т к и</b>				
<i>Kellicottia longispina</i> . . . . .	17.9	7.1	2.8	3.2
<i>Polyarthra platyptera</i> . . . . .	12.1	1.1	2.9	1.0
<i>Conochilus unicornis</i> . . . . .	10.2	0.1	2.5	3.0
<i>Keratella cochlearis</i> . . . . .	8.3	0.5	4.6	1.3
<i>K. quadrata</i> . . . . .	3.2	0.004	10.2	1.3
<i>Asplanchna priodonta</i> и <i>A. herri-</i> <i>cki</i> . . . . .	3.5	0.02	7.5	1.2
Общая численность коловраток .	60.0	9.3	40.3	14.1
<b>Р а к о о б р а з н ы е</b>				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> . . . . .	0.9	1.9	0.3	0.3
<i>Eu. graciloides</i> . . . . .	0.8	1.2	0.3	0.8
<i>Mesocyclops leuckarti</i> . . . . .	1.6	0.008	0.7	0.5
Nauplii . . . . .	13.8	3.5	13.4	4.8
Copepodita . . . . .	8.1	2.3	5.6	2.8
<i>Bosmina coregoni</i> . . . . .	3.6	0.6	0.1	1.7
<i>Daphnia cucullata</i> . . . . .	2.9	0.6	0.2	0.4
<i>D. cristata</i> . . . . .	2.7	0.1	0.4	0.2
Общая численность ракообразных	35.0	10.8	25.6	13.4

*tomus gracilis* на озерном участке была выше. Циклопы, личиночные стадии копепоид и массовые виды кладоцер на речном участке имели более высокую численность.

Биомасса зоопланктона вдоль водохранилища возрастала с уменьшением скорости течения. Как следует из рис. 2, в 1963 г. максимальная биомасса отмечалась на пойменных и русловых станциях в низовье водохранилища, начиная от разреза Коленец—Левинское до ГЭС.

Сравнение биомассы основных групп зоопланктона (рис. 1) показывает, что уже с первого года существования водохранилища в планктоне нижнего участка его преобладали ракообразные. Исключение составлял октябрь, когда биомасса коловраток была несколько выше, чем ракообразных. Господствующая роль ракообразных также свидетельствовала о том, что в зарегулированной Шексне сложился зоопланктон, характерный для водоемов с замедленным водообменом.

Быстрый распад затопленной растительности в первый год существования Череповецкого водохранилища способствовал поглощению кислорода из воды. В результате, как отмечает Г. Л. Марголина (1965), с июля 1963 г. в водохранилище образовались заморные участки, особенно стойкие и обширные в непроточной нижней части его, где содержание кислорода снизилось до 3—4 мг/л в поверхностных слоях и до нуля в придонных. В этом районе водохранилища в верхнем двухметровом горизонте концентрировалось до 70—83% общей численности зоопланктона, в то время как в придонных слоях численность ракообразных и особенно коловраток была крайне низкой.

**Второй год — 1964-й.** Окончательно наполнилось водохранилище в мае этого года, когда в планктоне Белого озера и на речном участке преобладали коловратки. На примере Горьковского водохранилища



(Луферова, 1963) было показано, что при затоплении водоема интенсивно размножаются виды, преобладающие в планктоне. В том случае, если коловратки численно преобладают над ракообразными, первые, благодаря коротким жизненным циклам и партеногенезу, в благоприятных трофических условиях, складывающихся в первые годы существования водохранилища, быстро опережают и по биомассе ракообразных. Поэтому результатом дополнительного затопления Череповецкого водохранилища весенними водами, богатыми коловратками, стало массовое размноже-

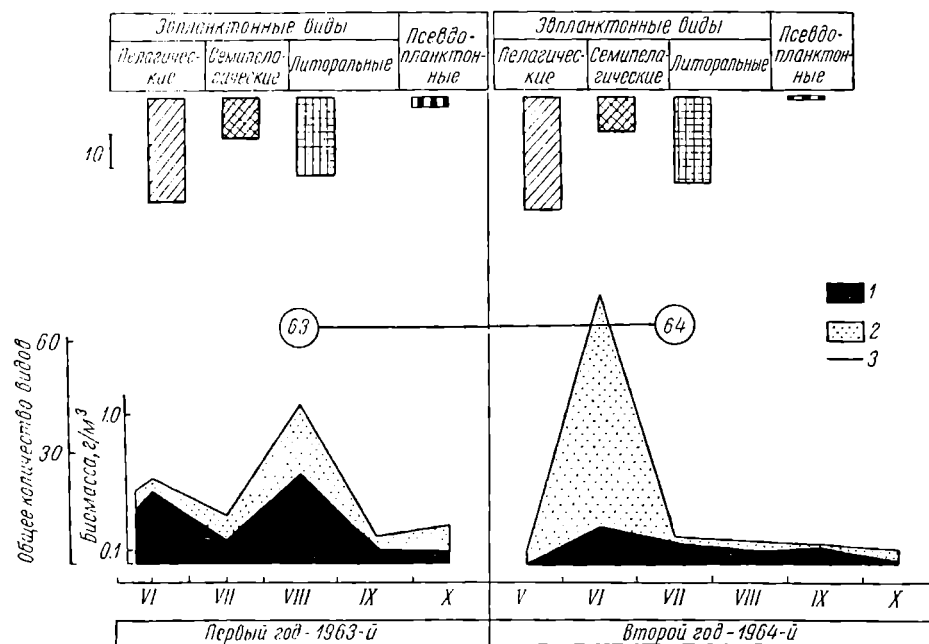


Рис. 1. Формирование зоопланктона на приплотинном разрезе речного участка Череповецкого водохранилища.

1 - биомасса ракообразных; 2 - биомасса коловраток; 3 - общая биомасса.

ние в мае и особенно в июне аспланхны. Биомасса коловраток в это время превышала биомассу ракообразных соответственно в 4 и 7 раз. Во все остальные месяцы вегетационного периода 1964 г., как и в 1963 г., биомасса ракообразных преобладала или почти равнялась (в октябре) биомассе коловраток (рис. 1).

Среди массовых видов коловраток на речном участке более высокую численность в 1964 г. имели *Keratella quadrata* и коловратки рода *Asplanchna*, а на озерном — *Kellicottia longispina* и *Conochilus unicornis* (см. таблицу). Как следует из таблицы, численность большинства массовых видов среди ракообразных — диаптомид, циклопов, дафний — на речном и озерном участках в 1964 г. была близка и лишь численность босмин была выше на озерном участке, а на речном возрастала численность личиночных стадий конепод. В целом, несмотря на некоторые изменения состава ведущих форм планктона речного участка, в 1964 г. по-прежнему планктонный фон составляли виды, характерные для водоемов с замедленным стоком.

На второй год существования водохранилища биомасса зоопланктон в целом уменьшилась. Особенно заметно это уменьшение на разрезе в слабопроточном нижнем участке (рис. 3). Лишь в июне и августе на этом участке отмечался подъем биомассы. В июне на разрезах приплотинном и Коленец—Левинское этот подъем был связан с размножением аспланхны, а в августе на станции у Черной Гряды и на разрезе Коленец—Левинское — с размножением диаптомид.

Общее количество видов, обнаруженных в планктонных сборах 1964 г. осталось почти без изменений (рис. 3). Как показано на рисунке, основная часть их, как и в 1963 г., относилась к группе пелагических.

#### ЗООПЛАНКТОН ПРИБРЕЖЬЯ

Подробные сведения о нем приводятся Н. Н. Смирновым (1966). Нам было обследовано несколько прибрежных станций для сравнения зоопланктона прибрежья и открытых частей водоема.

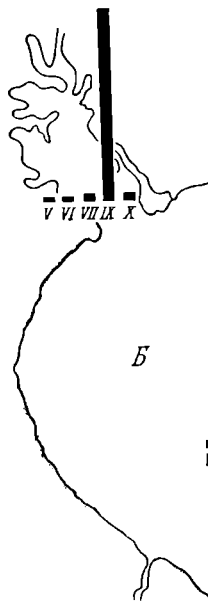
Для планктона Белого озера, послужившего основным фоном при формировании зоопланктона водохранилища, характерно резкое различие в составе фауны у берега и в пелагиали. На это обстоятельство было указано еще А. Линко (1903). В Череповецком водохранилище эта особенность проявилась с первого года существования водоема. В прибрежье его, еще лишенном характерной растительности и представляющем собой свежезатопленные леса, кустарники, дуга, были найдены типичные литоральные виды — *Polyphemus pediculus*, *Camptocercus rectirostris*, *Alona costata*, *Ceriodaphnia megalops*, *Platytias quadricornis* и др., не встреченные в открытой части. На второй год прибрежье еще не начало зарастать, однако в составе его животного населения по-прежнему изобиловали литоральные виды.

Максимальная биомасса зоопланктона в прибрежье в 1963 г. отмечалась в июле и составляла 1.42—1.55 г/м<sup>3</sup>, достигая в отдельных случаях 6.17 г/м<sup>3</sup>. В 1964 г. самая высокая биомасса отмечалась в июне, составляя 0.96—1.04 г/м<sup>3</sup>. В целом биомасса зоопланктона прибрежья была выше таковой открытых участков.

#### ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩА

Уже с первого месяца существования Череповецкого водохранилища господствующее положение в зоопланктоне заняли озерные формы. Обычными стали также лимнопелагиобионты, как *Heterocope appendiculata*, *Leptodora kindtii*, *Limnosida frontosa*. И лишь экологически близкий этим видам битотреф в первые два года отмечался довольно редко. В целом основной состав зоопланктона водохранилища довольно быстро пришел в соответствие с новыми гидрологическими условиями, основным из которых был замедленный водообмен. Быстрый темп формирования зоопланктона объяснялся тем, что главным источником планктона водохранилища служил планктон Белого озера, адаптированный к условиям замедленного течения. На второй год список массовых форм изменился мало. Произошла некоторая перестановка видов, занимавших первые места по численности. Однако основное ядро планктона по-прежнему включало преимущественно озерные виды (см. таблицу).

Основа биомассы белозерского зоопланктона была представлена ракообразными, достигшими к моменту основного наполнения водохрани-



ния 1963 г. по  
ктона в слабо-  
также из рако-  
производилось  
охранилище, со-  
скоростью вос-  
него дополни-  
ли коловраток,  
ракообразных.  
во вновь обра-  
ение их бакте-  
организмов, по-  
ась в Горьков-  
ай-Болтовской,  
в первый год  
луга, кустар-  
ость достигала  
была вспышка  
водохранилища  
ктона уменьши-

Череповецкого  
образия видов,  
и прибрежные  
*hnia reticulata*,  
щие у дна, —  
рой год состав  
, так и во вто-  
упне пелагиче-  
ода изменилось

да существова-  
и из кладоцер,  
тавало от фор-

водохранилища  
зания водоема.  
а, рассмотрен-  
форова, 1963).  
е наполнялось  
м. В процессе  
ланктона, при-

ании зоопланк-  
формирования  
е Горьковского  
Клязьминском,  
(1953), а также  
Мейснер, 1947)  
нение водохра-  
кое) или водо-  
е Сегозерского  
в и др., 1959),  
охранилище на

На второй г  
в целом умены  
в слабопроточн  
этом участке от  
тинном и Коле  
аспланхны, а в а  
Левинское — с

Общее колич  
осталось почти  
ная часть их, к

Подробные с  
было обследован  
тона побережья

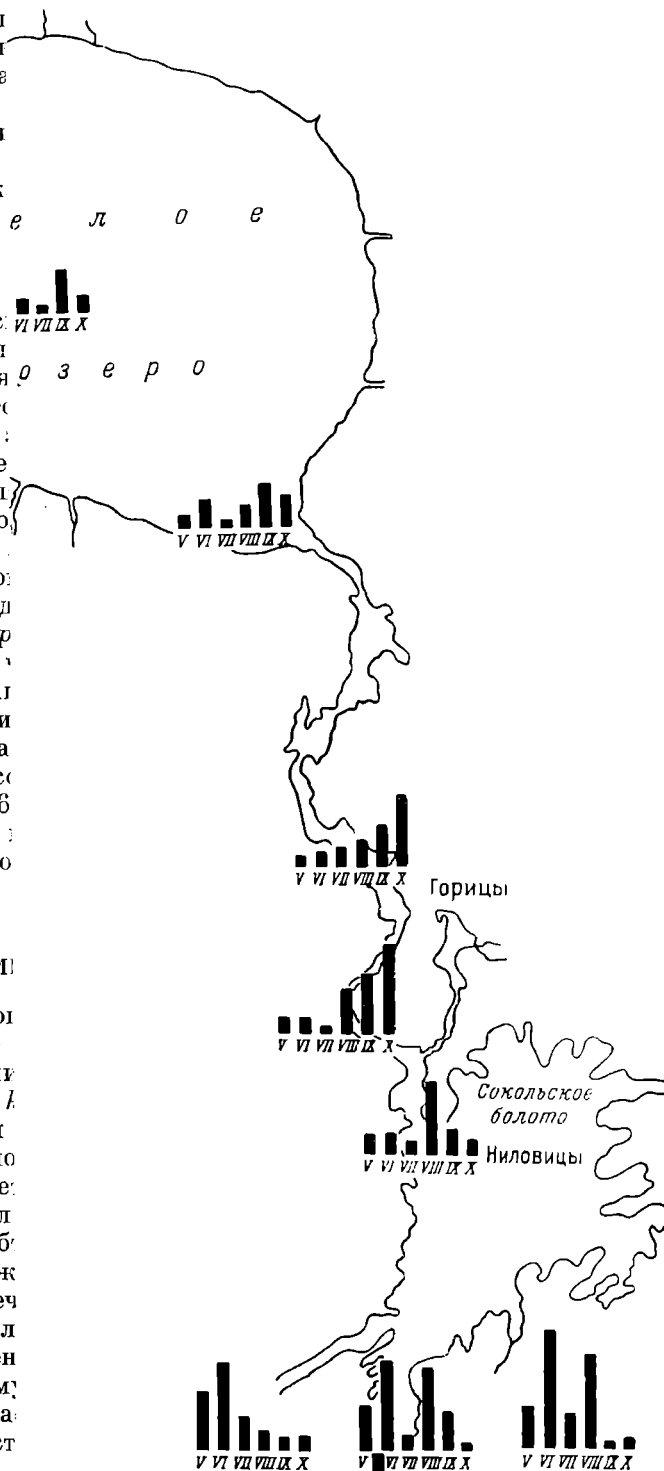
Для планкто  
формировании :  
личие в составе  
было указано е  
особенность про  
брежье его, еще  
собой свежезато  
литоральные вид  
*costata*, *Ceriodar*  
ные в открытой  
однако в состав  
литоральные ви

Максимальна  
лась в июле и с  
6.17 г/м<sup>3</sup>. В 196  
ляя 0.96—1.04 :  
выше таковой о

#### ФОРМ

Уже с первой  
господствующее  
Обычными стали  
*lata*, *Leptodora* и  
кий этим видам  
В целом основно  
пришел в соотве  
из которых был  
зоопланктона об  
хранилища служ  
замедленного теч  
мало. Произойд  
места по числен  
включало преим

Основа биом  
образными, дост



лища — июню — значительного развития. Поэтому с июня 1963 г. по сентябрь включительно основная часть биомассы зоопланктона в слабопроточной зоне речного участка водохранилища состояла также из ракообразных (рис. 3). Окончательное затопление в 1964 г. производилось в то время, когда в планктоне вод, поступивших в водохранилище, содержались в основном коловратки, обладающие большей скоростью воспроизводства, чем ракообразные. И, как следствие весеннего дополнительного затопления, отмечалась вспышка в размножении коловраток, преобладавших по биомассе в мае и особенно в июне 1964 г. ракообразных.

Распад затопленного почвенно-растительного покрова во вновь образующихся водохранилищах вызывает временное обогащение их бактериями и детритом. Вслед за этим происходит вспышка организмов, потребляющих детрит и бактерии. Такая картина наблюдалась в Горьковском, а также Куйбышевском водохранилищах (Мордухай-Болтовской, 1964; Луферова, 1963). В Череповецком водохранилище в первый год затопления на речном участке, где были затоплены леса, дуга, кустарники, также отмечалась вспышка бактерий. Их численность достигала 4,5—5,0 млн в 1 мл (Марголина, 1965). Следствием этого была вспышка зоопланктона в слабопроточном участке речной части водохранилища в июне и августе. На второй год общая биомасса зоопланктона уменьшилась (рис. 1).

Как следует из рис. 3, в первый год существования Череповецкого водохранилища отмечалось некоторое экологическое разнообразие видов, встречаемых в планктонных сборах. Были обнаружены прибрежные формы — *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Alona affinis*, *Schizocerca diversicornis* и др.; виды, обитающие у дна, — *Graptoleberis testudinaria*, *Lophocharis oxysternon*. На второй год состав зоопланктона стал несколько однообразнее. Как в первый, так и во второй год большинство найденных видов относилось к группе пелагических. Общее число найденных в планктоне видов за оба года изменилось незначительно.

В составе населения прибрежной зоны уже с первого года существования водохранилища встречались ее характерные обитатели из кладоцер, коловраток, конепод. Формирование зоны макрофитов отставало от формирования фауны.

Из сказанного следует, что зоопланктон Череповецкого водохранилища в основных чертах сформировался в первый год существования водоема. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища, рассмотренное ранее, продолжалось дольше — около трех лет (Луферова, 1963). Это было связано с тем, что Горьковское водохранилище наполнялось в основном речными водами, богатыми пелагопланктоном. В процессе формирования происходила сложная видовая сукцессия планктона, приводившая к зоопланктону озерного типа.

Учитывая характер планктонного фонда при формировании зоопланктона водохранилищ, мы предлагаем различать речной тип формирования и озерный. Первый был подробно рассмотрен на примере Горьковского водохранилища. Аналогично формировался зоопланктон в Клязьминском, Иловском, Петровском, Ивановском (Себенцов и др., 1953), а также в Учинском (Боруцкий, 1949) и Угличском (Себенцов и Мейснер, 1947) водохранилищах. Озерный тип имеет место, когда наполнение водохранилища идет в основном за счет озерных вод (Череповецкое) или водохранилища образовалось на озере, как это было в случае Сегозерского (Гордеева-Перцева и др., 1959), Выгозерского (Александров и др., 1959), Арпидического (Мешкова, 1960) водохранилищ, а также водохранилище на

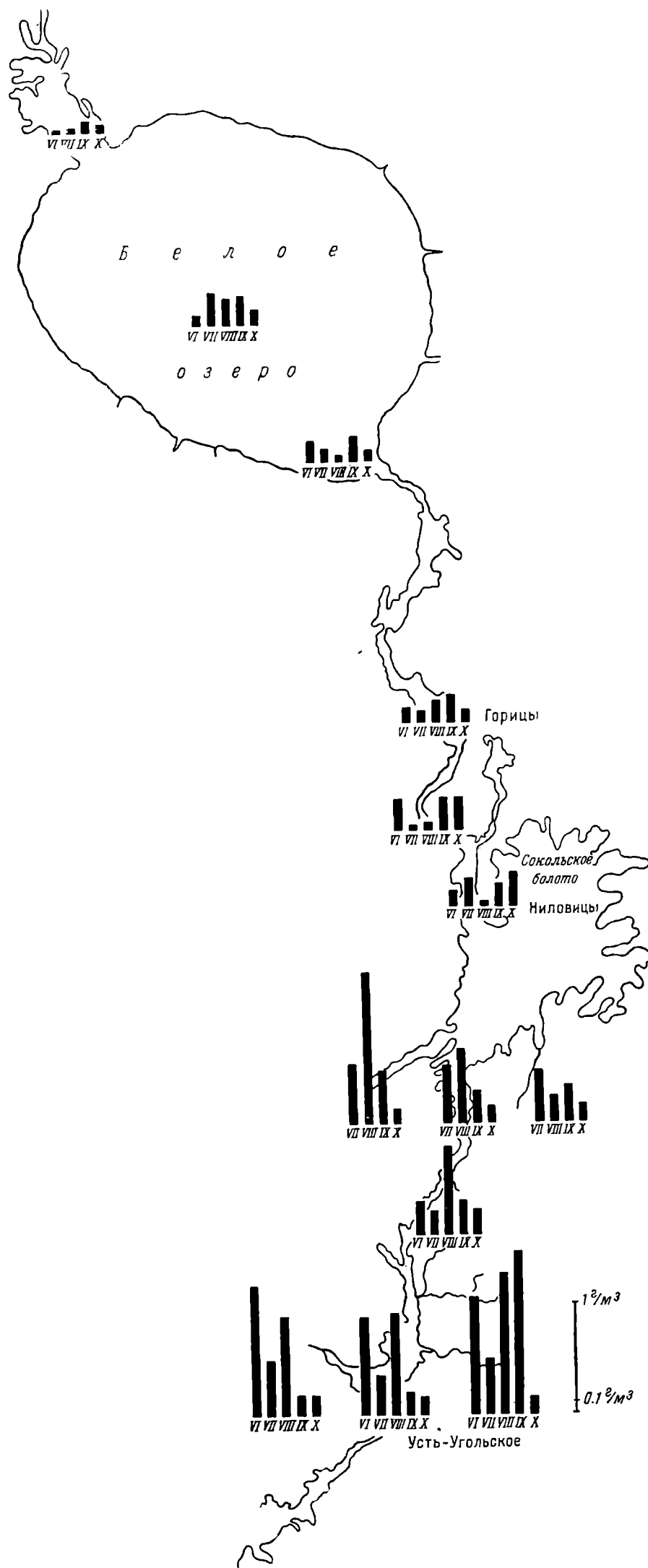
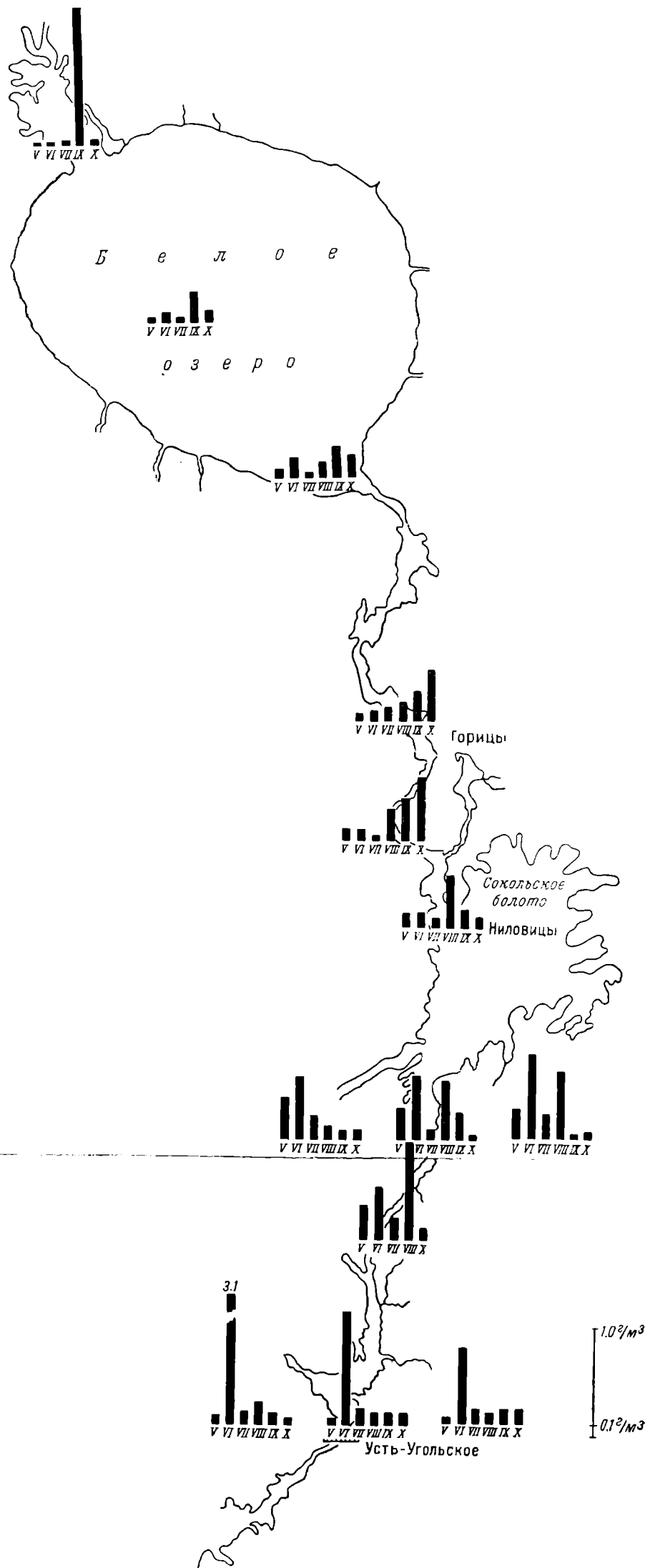


Рис. 2. Распределение общей биомассы зоопланктона Череповецкого



лица — июню — значительного развития. Поэтому с сентября включительно основная часть биомассы зоопланктона в проточной зоне речного участка водохранилища состояла из одноклеточных (рис. 3). Окончательное затопление в 1964 году в то время, когда в планктоне вод, поступивших в водохранилище, держались в основном коловратки, обладающие большой способностью к размножению, как следствие затопления, отмечалась вспышка в размножении ракообразных, превысивших по биомассе в мае и особенно в июне 1964 года.

Распад затопленного почвенно-растительного покрова в водохранилищах вызывает временное обилие органических веществ и детрита. Вслед за этим происходит вспышка размножения бактерий и грибов. Такая картина наблюдается в Горьковском, а также Куйбышевском водохранилищах (Морозов, 1961; Мухоморова, 1963). В Череповецком водохранилище затопления на речном участке, где были затоплены леса, также отмечалась вспышка бактерий. Их численность достигала 4.5—5.0 млн в 1 мл (Марголина, 1965). Следствием этого было обилие зоопланктона в слабопроточном участке речной части водохранилища в июне и августе. На второй год общая биомасса зоопланктона была (рис. 1).

Как следует из рис. 3, в первый год существования водохранилища отмечалось некоторое экологическое разнообразие встречаемых в планктонных сборах. Были обнаружены следующие формы — *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia affinis*, *Schizocerca diversicornis* и др.; виды, обитавшие в водохранилищах, были представлены *Graptoleberis testudinaria*, *Lophocharis oxysternon*. На второй год зоопланктон стал несколько однообразнее. Как в первый год большинство найденных видов относилось к проточным. Общее число найденных в планктоне видов за оба года было незначительно.

В составе населения прибрежной зоны уже с первого года водохранилища встречались ее характерные обитатели — коловратки, копепода. Формирование зоны макрофитов началось в первый год.

Из сказанного следует, что зоопланктон Череповецкого водохранилища в основных чертах сформировался в первый год существования водохранилища. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища началось ранее, продолжалось дольше — около трех лет. Это было связано с тем, что Горьковское водохранилище в основном речными водами, богатыми по планктону, в формировании происходила сложная видовая сукцессия, ведущая к зоопланктону озерного типа.

Учитывая характер планктонного фонда при формировании водохранилищ, мы предлагаем различать речной и озерный. Первый был подробно рассмотрен на примере Горьковского водохранилища. Аналогично формировался зоопланктон в Пятовском, Печенговском, Ивановском (Себенцов и др., 1949) и Угличском (Боруцкий, 1949) водохранилищах. Озерный тип имеет место, когда на водохранилище идет в основном за счет озерных вод (Череповецкое водохранилище образовалось в озере, как это было в сл. (Гордеева-Перцева и др., 1959), Выгозерского (Александров, 1959) и Арпильского (Мешкова, 1960) водохранилищ, а также

оз. Торрён (Runnström, 1955). Во всех этих водоемах не отмечалось глубокой перестройки зоопланктона и процесс формирования зоопланктона завершался быстрее.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александров Б. М., Е. Ф. Макарова, А. Ф. Смирнов. 1959. Озеро Выгозеро (водохранилище). В кн.: Озера Карелии. Петрозаводск.
- Боруцкий Е. В. 1949. К вопросу о формировании зоопланктона Учинского водохранилища канала им. Москвы. Зоол. журнал, т. XXVIII, вып. 1.
- Гордеева-Перцева Л. И., А. Ф. Смирнов, А. Ф. Стефановская. 1959. Озеро Сегозеро (водохранилище). В кн.: Озера Карелии. Петрозаводск.
- Линко А. 1903. *Cladocera* Белоозера и некоторых других, с ним соседних. В сб. Из Никольского рыбзавода, № 7, Вологда.
- Луферова Л. А. 1963. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Марголина Г. Л. 1965. Микробиологическая характеристика Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения. Микробиология, № 4.
- Мешкова Т. М. 1960. Изменение фауны озера Арпилыч в связи с превращением его в водохранилище. Зоол. журнал, т. XXIX, вып. 11.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1956. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Э. Д. 1961. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Кузнецком водохранилищах. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Морозова Н. П. 1955. Рыбы Белого озера и их промышленное использование. В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда.
- Себенцов Б. М., Е. В. Мейснер. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. ВНИИРХ, т. IV.
- Себенцов Б. М., Е. В. Мейснер, Н. В. Михеев. 1953. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения водохранилищ и рек. Тр. ВНИИРХ, т. VI.
- Смирнов Н. П. 1966. Прибрежные пелвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища. Настоящий сборник.
- Эрмал Л. А. 1963. Питание коловраток. Автореф. дисс. М.
- Runnström Sv. 1955. Changes in fish production in impounded lakes. Verh. Intern. Verein. Limnol., Bd. XII.



## О ПРИМЕНЕНИИ РАДИОАКТИВНОГО УГЛЕРОДА ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПИТАНИЯ И ПИЩЕВЫХ СВЯЗЕЙ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Конечный эффект продукционного процесса, протекающего в водоемах, зависит не только от общего уровня поступления исходного аллохтонного и автохтонного органического вещества, но и от условий его реализации в пищевых цепях, от того, какие промежуточные звенья, какое их число и в какой степени участвуют в превращениях заключенной в нем энергии.

Г. Г. Винберг (1934, 1936, 1960, 1962, 1964, 1965) и другие авторы (Lindeman, 1942; Ивлев, 1945, 1955, 1961; Rodhe, 1961; Macfadyen, 1948; Odum, 1953) обосновали необходимость выражения результатов биотического круговорота и его отдельных этапов в единых единицах — в единицах энергии. Однако, прежде чем оперировать величинами энергии, обобщая результаты изучения роли отдельных звеньев процесса в биотическом круговороте, прежде чем пускаться в ход математический аппарат, необходимо располагать подробной и достоверной информацией о самих процессах, об организмах, их осуществляющих, об их систематике экологии и физиологии. Иначе эти организмы невозможно распределить по трофическим уровням. Следовательно, количественный энергетический подход не исключает, но наоборот — должен основываться на результатах тщательного изучения систематики, основных черт биологии и физиологии руководящих массовых видов водных организмов (Винберг, 1965). Такой подход делает экологические и трофологические исследования более осмысленными и целеустремленными. Его последовательное проведение требует выполнения всесторонних гидробиологических работ, совершенствования методов, количественного исследования биологических процессов, протекающих в водной среде.

Наибольшие успехи в этом отношении достигнуты в разработке методов исследования первичной фотосинтетической продукции органического вещества в водоемах. Большую роль в решении методических вопросов, связанных с определением первичной продукции, сыграло применение радиоактивного углерода  $C^{14}$  для измерения скорости фотосинтеза водорослей. Использование радиоуглеродного метода повысило чувствительность определений на 2—3 порядка и явилось сильнейшим стимулом для широкого развертывания работ в данной области.

Не менее важно развивать методику и развертывать исследования вопросов вторичной продукции — вопросов использования первичного органического материала водными животными.

Возможность тонких и точных количественных исследований пищевых взаимоотношений водных животных в значительной степени лимитируется трудностями методического характера. Для изучения питания водных

животных, для определения спектра питания и пищевой ценности предлагаемого корма гидробиологи применяли методы визуального анализа содержимого кишечника и его изменений по мере продвижения пищи (Родина, 1950; Петипа, 1959; Жукова, 1954; Fryer, 1954, и др.) или методы воспитания животных на разных видах пищи, которое сопровождалось наблюдениями за их развитием, размножением и изменениями их морфологии (Гаевская, 1938, 1939, 1948; Родина, 1940, 1948; Горбунов, 1940; Zo Bell a. Faltham, 1938, и др.). В некоторых работах для определения пищевой ценности водорослей и бактерий для *Cladocera* сопоставляли, например, сезонную динамику бактерий в водоеме с морфологическими изменениями рачков, с колебаниями их численности (Мануйлова, 1955). Данные, получаемые с помощью таких наблюдений, носят в основном лишь качественный характер и дают самое общее представление о спектре питания.

Количественные данные о питании получают, определяя скорость изменения концентрации пищи в присутствии животных (Сущеня, 1951; Беляцкая, 1959; Ryther, 1954; Richman, 1948, и др.). Количество съеденной пищи учитывалось по ее характерным непереваренным остаткам или по количеству подмешанного в нее нейтрального вещества, которое обнаруживали в фекалиях (Ивлев, 1937, и др.; Петипа, 1959). Для получения характеристики использования пищи определяли весовой прирост, если животные были достаточно крупными (Ивлев, 1937). Пищевые потребности водных животных оценивают по интенсивности обмена, уславливаемой путем определения скорости потребления кислорода (Винберг, 1950, 1956).

Работы по изучению питания водных животных, выполненные с применением перечисленных методов, дали очень ценные материалы, раскрывающие пищевые взаимоотношения между ними. Многие из них были выполнены советскими авторами и заслужили всеобщее признание. К их числу следует отнести работы П. С. Гаевской и А. Г. Родиной, которые впервые применили методы воспитания стерильных животных, изучили трофическую роль бактерий и водорослей. Большую ценность имеют работы В. С. Ивлева и Г. Г. Винберга, высоко стоящие как по уровню экспериментальной техники, так и по глубине теоретических обобщений. Однако дальнейшее развитие количественного энергетического направления в изучении экологии и биологической продуктивности требует более совершенных методов исследования питания водных животных. Перечисленные выше методы визуального наблюдения и количественного учета большей частью далеки от совершенства и недостаточны в свете современных задач.

Визуальные методы вообще мало пригодны для строго количественного исследования. Основанные на них заключения часто бывают ошибочными, поскольку водные животные могут заглатывать пищевые частицы (водоросли, бактерии), не переваривая их. Методы учета потребления пищи по разности концентрации, учитываемой визуальным подсчетом, во многом субъективны, очень трудоемки, и точность их невелика. Методы воспитания животных на определенных видах пищи также весьма трудоемки, особенно в случае применения стерильных животных и бактериальной пищи. Результаты же этих опытов могут зависеть от многих случайных причин — от состояния животных, от их способности переносить условия опыта и т. п. Вообще условия длительного опыта сильно изменяют биологические свойства и экологическую адаптацию животных. Многие животные их вообще не переносят. Главный же недостаток перечисленных методов состоит в невозможности с их помощью

достаточно быстро и точно определить усвоение и усвояемость пищевых объектов, — а именно эти величины являются важнейшей количественной характеристикой питания, так как только с их помощью можно рассчитать эффективность использования пищи в процессах вторичной продукции и выразить результаты ее превращений на отдельных этапах продукционного процесса в единицах энергии (Вилберг, 1962, 1965; Edmondson, 1961).

Поиски более чувствительных количественных методов изучения питания водных животных побудили некоторых авторов использовать для этой цели радиоизотопную метку. Первые исследования такого рода выполнили Родина и Трошин (1954), а также Маршалл и Опп (Marshall a. Orr, 1957). Эти авторы применили для изучения питания планктонных ракообразных корма (водоросли, бактерии), меченные радиоактивным фосфором  $P^{32}$ . Эти первые опыты объективно показали больше качественный, чем количественный характер, хотя в них приводятся величины потребленной меченой  $P^{32}$  пищи. Дело в том, что фосфат, применявшийся в качестве метки, непригоден для количественных исследований такого рода ввиду лабильности фосфорорганических соединений, в виде которых фосфат связан в клетке. Эфиробразные связи фосфата с органическим веществом служат в клетке в качестве депо химически связанной энергии. В случае накопления последней они активно в ней синтезируются. При этом минеральный фосфат потребляется из среды и связывается в клетке. Наоборот, при расходовании энергии органические фосфаты разрушаются и происходит дефосфорилирование — выход из клеток минерального фосфата (Wiggert a. Werkman, 1939; Сорокин, 1952, 1959). Поэтому меченый  $P^{32}$  фосфат, потребленный клетками кормовых организмов (водорослями или бактериями) или клетками консумента, связан в них очень лабильно и легко их покидает. По данным самих авторов, применявших этот метод, за сутки активность животных, питавшихся меченым  $P^{32}$  кормом, может снизиться в 2 раза (Родина и Трошин, 1954; Родина, 1957). Кроме того, в опытах названных авторов вообще не определялась удельная активность корма. Поэтому полученные таким путем данные могут дать лишь весьма приблизительную картину потребления пищи, так как в зависимости от колебаний исходной удельной активности корма и ее последующих изменений, которые могли быть разными у разных видов микроорганизмов, служивших в качестве пищевых объектов, конечный результат — активность животных — мог изменяться в несколько раз.

Маршалл и Опп в своих опытах пытались определить с помощью  $P^{32}$  усвояемость пищи, сводя баланс активности исходного корма, фекалий и тел рачков (калянусов). Наряду с тем, что такой путь определения усвоения является косвенным и весьма трудоемким, ему также присущи отмеченные выше недостатки — лабильность связанного фосфата и отсутствие измерений удельной активности. Эти же авторы первыми поставили пробные опыты по кормлению калянусов водорослями, мечеными  $C^{14}$  (Marshall a. Orr, 1955).

Несомненное значение перечисленных выше работ состоит в том, что они указали на возможность применения метода меченых атомов для решения вопросов трофологии. Поэтому, когда в Институте биологии внутренних вод АН СССР, в связи с изучением биологии руководящих форм кормовых беспозвоночных, встала задача разработки чувствительного метода изучения их питания, мы взялись за разработку такого метода, применив для этой цели радиоизотоп углерода  $C^{14}$ . Важнейшим преимуществом  $C^{14}$  как метки в данном случае является то, что радио-

углерод входит в состав углеродных цепей пищевого объекта. Поэтому удельная активность живого корма весьма стабильна. Недостатком  $C^{14}$  как метки является низкая энергия его  $\beta$ -излучения и — как следствие этого — большая потеря излучения в толще препарата за счет самопоглощения. Однако величину самопоглощения, как будет показано ниже, можно контролировать введением соответствующих коэффициентов.

## МЕТОДЫ

Применяя  $C^{14}$ , нам удалось разработать новые приемы изучения питания водных животных, которые нашли широкое применение в работах гидробиологов Института биологии внутренних вод АН СССР. Радиуглеродный метод в его последнем варианте позволяет определять в сравнительно простых и кратковременных опытах все элементы основных балансовых уравнений, характеризующих питание:

$$P = R + T + I; P = R(T + I); A = T + I; K_1 = \frac{R \cdot 100}{P} \%; K_2 = \frac{R \cdot 100}{A} \%$$

В число элементов этих балансовых уравнений входят:  $P$  — рацион;  $A$  — усвоенная часть пищи;  $I$  — прирост;  $T$  — траты на обмен;  $R$  — неусвоенная часть пищи;  $I$  — усвояемость ( $\frac{A}{P}$ );  $K_1$  и  $K_2$  — коэффициенты использования потребленной и усвоенной пищи на рост (продукция) (Винберг, 1962).

Достижимая при этом чувствительность определений —  $10^{-4}$ – $10^{-5}$  мг  $C^{14}$ /экз. при точности 2–4%. Применяя этот метод в сотрудничестве с гидробиологами А. В. Монаковым, Л. М. Маловицкой, Д. А. Пановым, Т. И. Поддубной, В. П. Михеевым и другими авторами, мы изучали количественные показатели питания и его экологические особенности у целого ряда руководящих форм водных животных, обитающих в водохранилищах, начиная от инфузорий и кончая личинками рыб.

В основе метода лежит кормление животных меченым  $C^{14}$  кормом мечеными бактериями, водорослями или мелкими животными. Предварительно в органическом веществе корма определяется удельная активность углерода. Величина, обратная удельной активности и соответствующая отношению весового содержания углерода к радиоактивности, является отправной величиной для всех последующих расчетов интенсивности и эффективности питания. Определяя ее, мы как бы калибруем углерод корма по его радиоактивности. Измерив затем радиоактивность  $C^{14}$  в теле консументов после потребления и усвоения ими вещества меченого корма, мы можем перейти от величин радиоактивности к весовым единицам потребленного или усвоенного корма. Ниже в последовательном порядке рассматриваются методы мечения пищевых объектов радиоактивным углеродом  $C^{14}$ , методы анализа основных величин, необходимы для обработки результатов опытов (обратной удельной активности пищи, радиоактивности консументов и т. п.), приемы постановки и проведения опытов и, наконец, некоторые результаты исследований в качестве конкретных примеров использования радиоуглеродного метода.

## ПРИЕМЫ ПОЛУЧЕНИЯ ПИЩЕВЫХ ОБЪЕКТОВ, МЕЧЕННЫХ $C^{14}$

Соблюдение основного принципа метода — неизменности удельной активности вещества пищи в процессе усвоения в состав тела консумента — можно обеспечить лишь при сплошной равномерной метке вещества пищи

Поэтому мечение пищевых организмов следует производить в условиях, когда основная их масса нарастает в присутствии соединения, содержащего  $C^{14}$  в усвояемой для них форме. Равномерность метки можно проверить, определяя удельную активность углерода пищевого организма через определенные промежутки его развития в присутствии  $C^{14}$ . Постоянство этой величины указывает на равномерность метки.

### Получение меченых $C^{14}$ бактерий

При наличии в лаборатории глюкозы —  $C^{14}$  мы получали меченые бактерии, выращивая культуры гетеротрофных бактерий, выделенные из водоема, на простой жидкой среде, содержащей фосфат, нитрат, небольшое количество (0.1 мг/мл) носителя — немеченой глюкозы, 0.01 мг/л пептона и 0.5—1  $\mu$  Си/мл меченой  $C^{14}$  глюкозы. Меченые бактерии можно вырастить и на поверхности агара. Для этого агаризованная среда (2.5% агара), содержащая фосфат и нитрат и приготовленная на водопроводной воде, разливается в чашки Петри. После застывания агара на его поверхность наливается 2 мл жидкой среды, содержащей 1 мг/мл глюкозы, 0.1 мг/мл пептона и 1.0—1.5  $\mu$  Си/мл глюкозы —  $C^{14}$  и зараженной соответствующей культурой бактерий, хорошо растущих на минеральной среде с глюкозой. Выросшие бактерии отделяются от жидкой среды центрифугированием. С поверхности агара бактерии смываются кисточкой.

В случае отсутствия в лаборатории меченой глюкозы можно получить меченых  $C^{14}$  гетеротрофных бактерий на среде с гидролизатом водорослей, меченных с помощью бикарбоната —  $C^{14}$ . Для этого высушенные водоросли (*Chlorella*) гидролизуются небольшим количеством 80%-й  $H_2SO_4$  при нагревании на водяной бане в течение 5 часов. Затем гидролизат нейтрализуется, разводится, и на нем выращиваются бактерии.

При отсутствии глюкозы —  $C^{14}$  для мечения можно использовать также автотрофных водородокисляющих бактерий. Их легко выделить из ила на простой минеральной среде в атмосфере, содержащей водород. Для их мечения заготавливаются чашки Петри с минеральной агаризованной средой. На поверхность агаризованной среды наливают по 2 мл среды следующего состава (в 1 мл):  $NaH_2PO_4$  — 1 мг;  $K_2HPO_4$  — 3 мг;  $KNO_3$  — 1 мг;  $MgSO_4$  — 0.2 мг;  $Na_2CO_3$  — 0.1 мг (вода из водоема). Среда прогревается до кипения. После охлаждения ее pH доводится до 7.6, и в нее вносится карбонат —  $C^{14}$  — 2—4  $\mu$  Си/мл. Среда заражается культурой водородокисляющих бактерий. Чашки выдерживаются в эксикаторе в атмосфере, содержащей 3—5% водорода.

Меченые водородокисляющие бактерии в виде хлопьев можно легко получить, добавляя водород в склянки с придонной водой из водоема, в которую внесены карбонат —  $C^{14}$  и немного минеральной среды. Через несколько дней в воде обычно начинается бурный рост водородокисляющих бактерий, которые в виде хлопьев осаждаются на дне склянки.

### Получение меченых $C^{14}$ одноклеточных водорослей

Водоросли мечаются  $C^{14}$  путем выращивания на среде, содержащей бикарбонат —  $C^{14}$ , углерод которого они усваивают в процессе фотосинтеза. Для выращивания водорослей применяются обычные среды (Chu, Hedges), которые слегка забуфериваются добавлением кислого фосфата, нейтрализуемого бикарбонатом. Хлореллу или сценедесмус можно выращивать для мечения на простой забуференной среде:  $NaH_2PO_4$  — 1 г,  $K_2HPO_4$  — 3 г,  $NaNO_3$  — 0.10 г,  $MgSO_4$  — 0.05 г,  $Na_2CO_3$  — 0.2 г,

$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  — 0.01 г,  $\text{FeCl}_2$  — следы, вода водопроводная — 20 мл, вода дистиллированная — до 1 л. После стерилизации pH среды доводится до 7.6, в нее вносится 10—40 мкCi карбоната —  $\text{C}^{14}$ , и она заражается культурой водорослей. Водоросли отделяются и отмываются от среды последовательным центрифугированием или путем фильтрации на мембранных фильтрах средней плотности (№ 5).

Для удаления остатков радиоактивного карбоната водоросли центрифугировались в слабой 0.0005 N соляной кислоте или обрабатывались ею на фильтрах. Из очищенных таким способом водорослей приготавливалась густая взвесь, употреблявшаяся в опытах. Для получения водорослей в комках они подсушивались на фильтрах, и затем образовавшаяся пленка разбивалась жесткой кисточкой.

#### Получение меченого $\text{C}^{14}$ растительного детрита

Мы получали меченый  $\text{C}^{14}$  детрит из нитчатки и элодеи, меченых  $\text{C}^{14}$  через фотосинтез. Эти водоросли выращивали на среде, состав которой приведен выше. Затем живые водоросли растирали в ступке с песком и получали таким образом тонкий растительный детрит. Из него можно было получить и растительно-бактериальный детрит, дав свежему детриту постоять 2—3 дня в термостате.

#### Получение меченой животной пищи

Меченые инфузории получали, выращивая культуру туфельки и взвеси меченых бактерий. Инфузории почти полностью выедали бактерий, так что не было необходимости отделять их от среды.

Коловратки метились аналогичным образом. *Cladocera* метились путем выращивания или длительного их содержания на меченых водорослях или бактериях. Сроки мечения следует подбирать так, чтобы животные прошли линьку. Наиболее удобным для их мечения кормом являются мелкие хламидомонады, которые очень хорошо держатся в толще воды и прекрасно усваиваются. Хорошие результаты получаются также при использовании хлореллы или протококка.

Наиболее удобным объектом для мечения в опытах по изучению хитинового питания могут служить босмины, которые дают густые и очень чистые популяции в небольших водоемах. Эти рачки очень интенсивно питаются и быстро метятся. *Cladocera* отделялись от меченых водорослей отмыванием их в высоком стаканчике с дном, затянутым газом, который укрепляется в другом стаканчике большего диаметра с невысокими краями (рис. 1, а).

#### АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ ВЕЛИЧИН, НЕОБХОДИМЫХ ДЛЯ РАСЧЕТОВ ИНТЕНСИВНОСТИ И ЭФФЕКТИВНОСТИ ПИТАНИЯ

В число указанных величин входят:  $C_r$  — обратная удельная активность углерода органического вещества корма, выраженная в  $\gamma \text{ C/имп}$ ;  $R$  — радиоактивность углерода тел животных — консументов в имп./экз.;  $w$  — среднее содержание органического углерода в телах консументов в мг C/экз.;  $r_c$  — радиоактивность углекислоты, выдыхаемой консументами в имп./экз.;  $C_g$  — обратная удельная активность углерода выдыхаемой углекислоты.

### Определение величины $C_r$

Для нахождения величины  $C_r$  необходимо определить содержание органического углерода ( $w$ ) в заданном количестве корма: в единице объема взвеси водорослей или бактерий или в определенном числе экземпляров меченых животных. Далее, необходимо определить радиоактив-

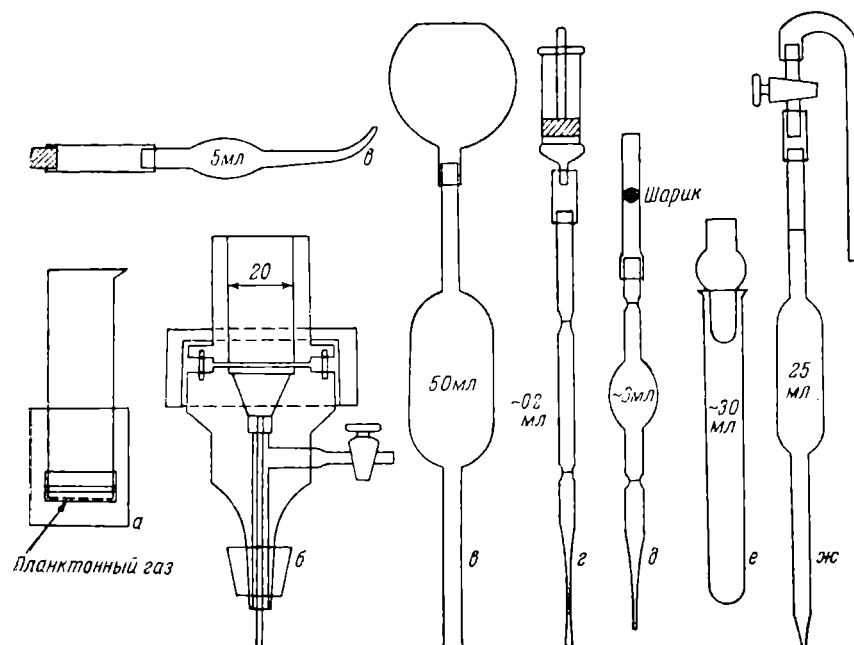


Рис. 1. Схемы приспособлений для постановки опытов.

а — стаканчик для отмывания животных от корма; б — плексигласовая воронка для фильтрации через мембранные фильтры; в — пипетки для отлавливания и пересадки животных; г — пипетка для отмеривания взвеси водорослей и бактерий; д — пипетка для отмеривания хромовой смеси; е — пробирка для сжигания; жс — пипетка для отбора жидкости из аквариумов для анализа.

ность ( $r$ ) углерода той же порции корма в стандартных условиях счета. Тогда:

$$C_r = \frac{w}{r} \gamma \text{ С/мл.}$$

За стандартные условия счета у нас принят счет активности в виде тонкого слоя водорослей на мембранном фильтре диаметром 20 мм, укрепленном в пластмассовой подложке. При подсчете радиоактивности осадков  $\text{BaCO}_3$  или меченых животных данные измерений приводятся к стандартным условиям через коэффициенты самопоглощения, снятые с кривой, нулевая точка которых установлена при упомянутых выше стандартных условиях счета (Сорокин, 1962).

В наших работах мы пользовались двумя разными методами определения величины  $C_r$ . Первый метод применяли чаще всего для определения  $C_r$  в очень активных взвесах водорослей бактерий и мелких беспозвоночных. Радиоактивность органического углерода в расчете на 1 мл взвеси ( $r$ ) определяли следующим образом. В плексигласовую фильтровальную воронку (рис. 1, б) с вставленным туда мембранным фильтром № 2 (для

бактерий) или № 4 (для водорослей) наливали 2—3 мл воды и добавляли туда точно калиброванной на аналитических весах пипеткой (рис. 1, а) около 0.5 мл анализируемой взвеси, разведенной в 10 раз. Взвесь в воронке перемешивали и отфильтровывали при небольшом вакууме. Фильтры прямо в воронке обрабатывали 0.01N HCl, сушили и определяли их радиоактивность торцовым счетчиком БФЛ-25 с диаметром окна 25 мм. Диаметр рабочей поверхности фильтра составлял 20 мм. Фильтры и все радиоактивные препараты считали в фиксированном положении при стандартной площади препарата.

Аналогичным приемом можно определить радиоактивность взвеси мелких меченных  $C^{14}$  животных (коллекторов, инфузорий), самопоглощение излучения в телах которых ничтожно мало. Небольшой произвольный объем взвеси отмытых животных профильтровывается через мембранный фильтр, как описано выше. Радиоактивность животных определяется на высушенном фильтре. Затем на нем же подсчитывается число осевших на нем животных и вычисляется радиоактивность 1 экз ( $r$ ). В случае необходимости определения  $C_p$  тел более крупных пищевых объектов, например дафний, последние фиксируются, отламливаются пипеткой в количестве 20—40 экз., помещаются на кусок предметного стекла в каплю 0.05%-го агара и распределяются равномерно в пределах круга диаметром 20 мм, который наносится на стекло восковым карандашом. Животные высушиваются, и их радиоактивность определяется под счетчиком. Для получения величины  $r$  найденная активность рассчитывается на 1 экз. с учетом самопоглощения (см. ниже).

Далее, для расчета величины  $C_p$  необходимо определить содержание органического углерода в той же порции корма, которая была принята для вычисления  $r$ . Анализ выполняется методом Г. Г. Винберга в модификации С. И. Кузнецова путем прямого сжигания пробы в хромовой смеси с последующим определением убыли бихромата при помощи иодометрического титрования. Хромовую смесь (0.1N) готовили растворением навески бихромата калия в концентрированной серной кислоте, нагретой до температуры  $150^\circ \text{C}$ , и хранили в специальной склянке с вставленной туда вместо пробки пипеткой для точного отмеривания стандартного объема хромовой смеси в пределах 2.5—3 мл (рис. 1, б). В пробирки для сжигания (рис. 1, в) вносили калиброванной пипеткой точный объем неразведенной взвеси водорослей или бактерий в пределах 0.5 или 1 мл. Далее в них специальной пипеткой добавляли хромовую смесь, перемешивали содержимое пробирок тонким капилляром с петлей на конце и нагревали их на кипящей водяной бане в течение 2 час. По окончании нагрева содержимое пробирок переносили в колбочку с 40 мл воды, охлаждали и содержимое колбочки переливали в колбочку с раствором КJ (20—40 мг сухого КJ заливали 30 мл воды). Через 5 мин. выделившийся иод оттитровывался 0.02N раствором гипосульфита. Аналогичным образом выполняли холостое определение, взяв вместо взвеси водорослей 0.5 мл воды. Обычно для каждого анализа  $C_p$  делается 3—4 параллельных определения. Расчет количества углерода ( $w$ ) производили по формуле  $w = (V_0 - V) \cdot 60 \gamma \text{C}$ , где  $V_0$  и  $V$  — число мл 0.02N гипосульфита, помещенного на титрование при холостом и опытном определениях.

Сжигание мелких кормовых беспозвоночных выполняется в маленьких пробирочках. Животные фиксируются серной кислотой (1 : 100) и отбираются по счету в пробирочку. Избыток жидкости в пробирке тщательно удаляется тонкой пипеткой после оседания животных. Затем в пробирочку вносят хромовую смесь и помещают ее внутрь пробирки для сжигания; между стенками пробирок наливают воду. После сжиге-



ния пробирочку извлекают, хромовую смесь переносят в колбочку и анализируют, как описано выше, пересчитывая количество углерода ( $w$ ) на то же число экземпляров животных, для которого была рассчитана радиоактивность ( $r$ ).

Второй способ определения  $C_p$  заключается в анализе удельной активности углекислоты, получаемой путем сжигания произвольной навески

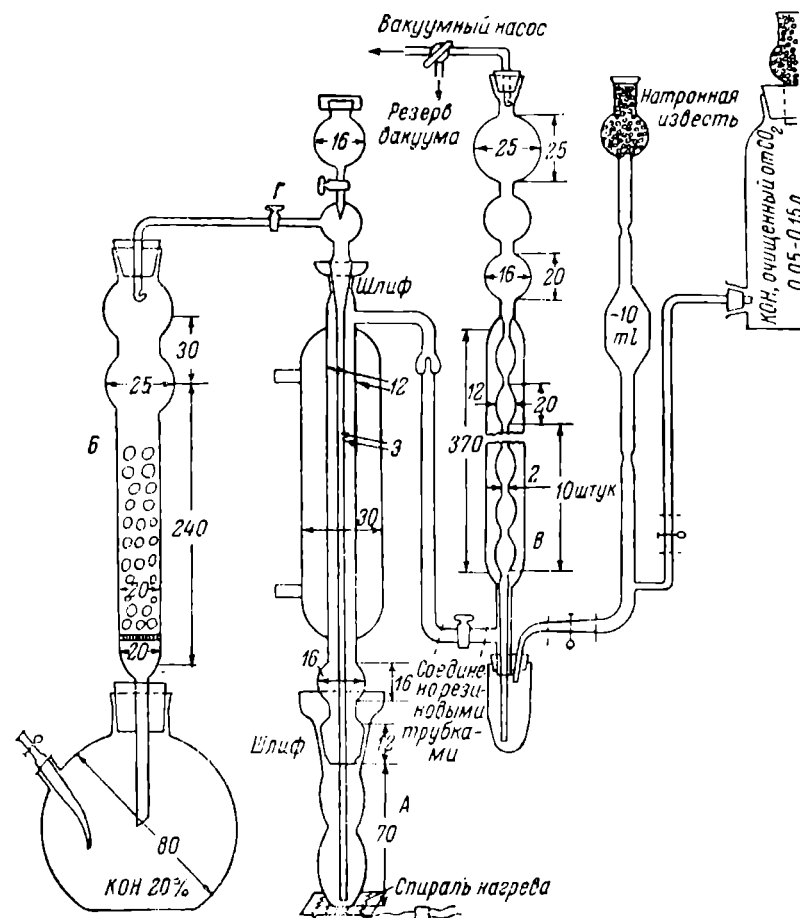


Рис. 2. Прибор для определения углерода и его удельной радиоактивности (объяснения см. в тексте).

меченого пищевого материала в приборе, описанном нами ранее (Сорокин, 1960а). Схема усовершенствованного его варианта приводится на рис. 2. Для анализа берут 0.5—1 мл взвеси меченых водорослей, помещая их в пробирку *A*. Животных вносят в пробирку после фиксации их  $H_2SO_4$  или в высушенном виде. Моллюски предварительно прогреваются в этой пробирке на водяной бане с 0.5—1 мл 20%-й  $H_2SO_4$  для растворения раковины. Далее пробирку присоединяют к прибору и через прибор просасывают воздух, очищенный от  $CO_2$  в поглотителе *B*, для удаления из прибора посторонней углекислоты. Затем в пробирку *A* вносят катализатор — кристаллик  $Ag_2SO_4$ , добавляют 0.2 мл 30%-го раствора окиси хрома ( $CrO_3$ ) и присоединяют пробирку к прибору. Поглотитель *B* про-

мывают свежeproкипяченной водой, создают в приборе вакуум, проверяют его на герметичность при закрытом кране Г, заполняют поглотитель 10 мл 0.05N раствора КОН, очищенного от  $\text{CO}_2$ . Хромовую смесь в пробирке А доводят до кипения и кипятят в течение 10 мин. при очень слабом токе воздуха. По окончании сжигания образовавшаяся углекислота отгоняется током воздуха и поглощается в поглотителе В щелочью. По окончании отгонки, длившейся 5—7 мин., все краны прибора перекрывают, содержимое поглотителя сливают в колбочку с меткой на 50 мл промытую свежeproкипяченной горячей водой. Остатки щелочи смывают из поглотителя порциями той же воды и доводят объем жидкости до метки. После перемешивания содержимого колбы из него отбирают по 2 порции раствора объемом от 1 до 10 мл (в зависимости от активности исходной пробы) и переносят в пробирки с 1 мл 0.5 N КОН. В случае, если отбирается малый объем жидкости, в пробирки добавляется носитель  $\text{NaHCO}_3$  в количестве 2—3 мг или 3—5 мл водопроводной воды. Затем в пробирки вносят по 0.5 мл 10% раствора  $\text{BaCl}_2$ , закрывают их пробками, прогревают 10 мин. на водяной бане при  $80^\circ \text{C}$  и охлаждают. Осадки  $\text{BaCO}_3$  фильтруют на мембранный фильтр № 3 с диаметром фильтрующей поверхности 20 мм, укрепленный в плексигласовой воронке с низкими краями (рис. 2, б). Фильтры сушат и их радиоактивность определяют под счетчиком. Радиоактивность фильтра затем пересчитывается на весь объем щелочи (50 мл) с учетом самопоглощения излучения в толще осадка. Поправка на самопоглощение находят по таблице (Сорокин, 1962). Для ее нахождения необходимо рассчитать вес осадка на фильтре на  $1 \text{ cm}^2$ . Это нетрудно сделать даже не взвешивая фильтра, поскольку в той же пробе определяется содержание углерода  $\text{CO}_2$ . Вес осадка  $p$  для нахождения поправки можно вычислить по формуле

$$p = \frac{w \cdot n}{10} \text{ мг } \text{BaCO}_3/\text{cm}^2,$$

где  $w$  — содержание углерода в анализируемой пробе,  $n$  — количество (в мл) щелочи, взятой для осаждения осадка из общего ее объема 50 мл. В случае добавки носителя перед осаждением этой формулой пользоваться нельзя, и для определения веса осадка необходимо взвесить мембранный фильтр до и после фильтрования, разделив найденный вес сухого осадка на его площадь. Для нахождения величины  $r$  берется средняя величина радиоактивности осадка из двух определений, пересчитывается на весь объем щелочи (50 мл) и умножается на поправочный коэффициент самопоглощения. Тем самым активность углерода в пробе  $r$  приводится к активности того же количества  $\text{C}^{14}$  в составе водорослей (хлореллы), нанесенных тонким слоем на фильтр с рабочей поверхностью диаметра 20 мм. При определении коэффициентов самопоглощения их значения равно единице (истинная активность при данных условиях счета) было найдено именно для такой формы препарата.

Общее содержание углерода в пробе определяли путем титрования щелочи, оставшейся в колбе после отбора проб на радиоактивность в присутствии  $\text{BaCl}_2$ . Для этого в колбочку тотчас же после отбора этих проб добавляли 1 мл 10%-го  $\text{BaCl}_2$ , колбочку закрывали пробкой, прогревали на водяной бане 10 мин. при  $80^\circ$  и титровали горячий раствор 0.05N  $\text{HCl}$  в присутствии индикатора фенолфталеина. Содержание углерода в пробе  $w$  вычисляли по формуле

$$w = 300 \cdot \left( V_0 - \frac{V \cdot 50}{50 - 2n} \right) \gamma \text{C},$$

где 300 — количество углерода в  $\gamma\text{C}$ , соответствующее 1 мл 0.05N HCl,  $V_0$  — количество мл 0.05N HCl, пошедшей на холостое определение при титровании всего объема щелочи, которое выполняется так же, как и в опыте, но вместо навески органического вещества берется 0.5 мл свежeproкипяченной воды;  $V$  — объем 0.05N HCl, пошедшей на титрование щелочи, оставшейся после взятия проб на радиоактивность;  $n$  — объем каждой из проб, взятых для анализа радиоактивности.

Наконец, можно сочетать оба описанных метода определения  $C_r$ , т. е. величину  $r$  определять прямой фильтрацией взвеси кормовых организмов по первому методу определения  $C_r$ , а содержание углерода определять сжиганием соответствующего количества корма в приборе по второму методу. Такая схема бывает удобной при определениях  $C_r$  во взвесах живых водорослей.

#### Определение радиоактивности углерода органического вещества тел консументов ( $R$ )

Для определения радиоактивности углерода тел животных консументов, питавшихся меченым  $\text{C}^{14}$  кормом, мы использовали следующие три приема, в зависимости от размеров тела животных и от числа их в опыте: прямой подсчет высушенных на препарате животных, подсчет радиоактивности высушенных гомогенатов тел животных и ее определение подсчетом активности осадков  $\text{BaCO}_3$ , полученных путем сжигания животных.

#### Подсчет радиоактивности высушенных на препарате животных

Животные (рачки, коловратки, инфузории), отмытые от радиоактивного корма последовательными пересадками в чистую воду или отмыванием на планктонном газе (рис. 1), переносятся в небольшой объем воды. Затем они переносятся на квадратный кусок предметного стекла в каплю 0.01%-го агара и распределяются равномерно в круге диаметром 2 см, очерченном восковым карандашом. Препарат сушат и его активность подсчитывают в стандартном положении.

Для нахождения надежной средней величины радиоактивности в каждом опыте делается как можно больше таких препаратов, после подсчета которых находят среднюю активность в расчете на одно животное. При определениях радиоактивности мелких животных типа инфузорий, коловраток, хидорусов и даже типа босмин нет необходимости учитывать самопоглощение излучения в телах животных. Как показал опыт, небольшое самопоглощение в этих случаях компенсируется рассеянием от подложки, которой служит стекло, и поэтому измеренные непосредственно величины активности практически совпадают с таковыми, приведенными к стандарту.

При прямом подсчете активности более крупных организмов, типа дафний, личинок тендипедид и т. п., необходимо было определять коэффициент самопоглощения излучения в теле высушенных животных. Этот коэффициент мы определяли отдельно для каждого вида и каждой размерной группы животных (Сорокин, 1960а). Для его определения необходимо было найти отношение активности углерода тел животных, приведенной к стандартным условиям ( $R_0$ ), к их активности, измеренной на высушенном препарате ( $R_1$ ). Величину  $R_1$  находили подсчетом радиоактивности нескольких препаратов высушенных на стеклах животных. Далее животные отмачивались небольшим объемом воды и переносились

количественно в пробирку для сжигания в приборе. Животные сжигались, и их активность  $R_0$  в имп./экз. определялась подсчетом  $C^{14}$  в осадках  $BaCO_3$ , как описано ниже (стр. 87). Коэффициент самопоглощения  $K$  находили делением величины  $R_0$  на величину  $R_1$ . Для нахождения истинной активности препарата высушенных животных величину  $R_1$  умножали на коэффициент самопоглощения  $K$ , определенный однажды для данной группы животных ( $R_0 = r_1 \cdot K$ ).

В табл. 1 приводятся в качестве примера коэффициенты самопоглощения, найденные для высушенных препаратов ряда водных животных

Т а б л и ц а 1

Коэффициенты самопоглощения излучения  $C^{14}$  в высушенных телах некоторых массовых видов водных животных Рыбинского водохранилища

Виды животных	Содержание органического углерода в теле животного, г С экз.	Коэффициент самопоглощения (K)
<i>Bosmina longirostris</i> . . . . .	0.3	1.16
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	6.2	1.51
<i>D. pulex</i> . . . . .	16.0	1.66
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> . . . . .	2.6	1.18
<i>Diaptomus gracilis</i> . . . . .	6.9	1.88
<i>Simocephalus vetulus</i> . . . . .	12.4	1.60
<i>S. spinosus</i> . . . . .	62	1.86
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> . . . . .	250	2.71
<i>Tendipes plumosus</i> . . . . .	1350	4.47
<i>Valvata pulchella</i> . . . . .	1100	31.0
<i>Cricotopus silvestris</i> . . . . .	60	2.2
<i>Abramis brama</i> (личинки) . . . . .	210	2.61
<i>A. brama</i> (взрослые) . . . . .	18000	23.0

Подсчет радиоактивности на высушенных препаратах дает менее точные результаты, чем два последующих приема определения активности ввиду индивидуальных колебаний самопоглощения. Последнее особенно справедливо в отношении сравнительно крупных животных типа личинок рыб, моллюсков. Однако этот метод наименее трудоемок и дает возможность массовых определений. Его применение особенно удобно в том случае, если для выражения результатов опыта можно ограничиться получением относительных величин активности для данной размерной группы, как показателя сравнительной интенсивности питания меченым кормом.

#### Определение величины $R$ в препаратах гомогенатов

Меченные  $C^{14}$  животные растираются в ступке с небольшим количеством мелкого песка или стеклянного порошка и 1—2 мл слабой щелочи. При растирании моллюсков с раковиной песок добавлять не требуется. Если возможно извлечь моллюска из раковины, лучше растирать его без раковины. Полученный гомогенат сливается в мерную пробирку, где замеряется его объем, и затем, после встряхивания и отстаивания в течение 10—20 сек., из него отбирают мерным капилляром порции объемом 0.1—0.2 мл, которые помещают на квадрат предметного стекла с нанесенным на него кругом диаметром 20 мм. Гомогенат тонкой проволоочно

летлей равномерно распределяют по этому кругу, сушат, его радиоактивность подсчитывают под счетчиком, пересчитывают на весь объем гомогената и, разделив на число животных, взятых для растирания, получают величину  $R_1$  в имп./экз. Сделанные нами определения показали, что, как правило,  $R_1$  близко соответствует  $R_0$ , так как самопоглощение излучения в толще препарата, очевидно, компенсируется его обратным рассеянием стеклянной подложкой. Для контроля за самопоглощением излучения мы использовали два разных приема. Первый аналогичен описанному в предыдущем разделе. Другой прием, более быстрый, заключался в следующем. В гомогенат из нерадиоактивных животных вносили порцию взвеси меченных  $C^{14}$  водорослей, активность которых предварительно определялась в стандартных условиях счета на мембранных фильтрах. Затем из гомогената изготавливались сухие препараты, и определялась степень снижения активности водорослей в составе препарата по сравнению с измеренной в стандартных условиях.

#### Измерение $R$ в составе осадков $BaCO_3$ после сожжения животных

Данный метод применялся в опытах, где требовалась особая точность определения, например при сведении балансов питания, а также в качестве контрольного и для определения коэффициентов самопоглощения. Животные сжигались хромовой смесью по той же методике, как и при определении  $C_r$  (см. выше), с той разницей, что в поглотитель  $B$  добавляли более крепкую щелочь (0.1—0.2N). По окончании сожжения из нескольких порций щелочи осаждали  $BaCO_3$ , определяли радиоактивность осадков так же, как определяется величина  $r$  (см. выше), и пересчитывали на всю пробу с учетом самопоглощения. Вес осадка  $BaCO_3$  устанавливали взвешиванием фильтра до и после фильтрации. Полученная таким путем величина радиоактивности, деленная на число животных, взятых для сожжения, и соответствует величине  $C_r$  в имп./экз., приведенной к стандартным условиям измерения.

#### Определение среднего содержания углерода в телах водных животных ( $W$ )

Содержание углерода в теле водных животных является очень важной величиной, знание которой необходимо при расчетах относительной интенсивности питания. Эта величина выражается в  $\gamma$  С/экз. Для ее определения в телах очень мелких беспозвоночных (инфузорий, коловраток, босмин) мы применяли метод прямого сожжения в хромовой смеси, аналогичный описанному выше (первый способ определения  $C_r$ ). Животные, зафиксированные серной кислотой, отбирались под микроскопом по счету тонкой пипеткой в пробирочку для сожжения в количестве 2—3 тысяч для одного анализа. Более крупные организмы анализировались сожжением их в приборе (рис. 2) по схеме, аналогичной той, которая была описана для второго способа определения  $C_r$ . Разница состоит лишь в том, что титруется вся щелочь без отбора проб на радиоактивность. Для получения хорошей средней величины содержания органического углерода в телах крупных организмов типа моллюсков или подросших личинок рыб следует делать гомогенат из нескольких десятков экземпляров и сжигать определенную его часть (скажем,  $1/10$  объема). Щелочь для поглотителя  $B$  при этих определениях желательно использовать более крепкую — не 0.05N, а 0.1—0.15N КОН.

### Определение радиоактивности выдыхаемой углекислоты ( $r_c$ ) и радиоактивности фекалий ( $R_f$ )

В ходе разнообразных опытов по изучению питания водных животных с помощью  $C^{14}$  часто необходимо определить потерю меченого углерода животными, которые питались или питаются меченым кормом, за счет выдыхания углекислоты, содержащей  $C^{14}$ . Эта потеря может быть определена путем анализа радиоактивности углерода  $CO_2 + HCO_3^-$  в воде в которой содержались меченые животные. Указанная величина в расчет на одно животное определялась двумя разными способами: отгонкой и прямым осаждением. При определении  $r_c$  отгонкой проба воды (25–50 мл), отобранная специальной пипеткой (рис. 1, ж) из аквариума, где содержались животные, помещалась в колбу, которая присоединялась к прибору (рис. 2) на место пробирки А. Поглотитель В заполняли 0.1–0.2N KOH и производили отгонку  $CO_2$  из пробы, которая подкислялась серной кислотой. Проба в колбе доводилась до кипения и кипятилась 2–3 мин., после чего током воздуха отгонялась выделившаяся  $CO_2$ . По окончании отгонки щелочь из поглотителя сливали в колбочку, смыли остатки ее горячей прокипяченной водой. Далее в колбочку добавляли 1 мл 10%-го раствора  $BaCl_2$ , колбочку прогревали, осадок  $BaCO_3$  отфильтровывали целиком на мембранный фильтр и определяли его радиоактивность с поправкой на самопоглощение, как описано выше. Найденная величина пересчитывалась на весь аквариум, а затем на одно животное.

Второй, более простой способ определения  $r_c$  заключается в следующем: 20–30 мл пробы, взятой из аквариума, подщелачиваются 3 мл 0.1N KOH. Проба профильтровывается через мембранный фильтр № 1 или № 5, на котором остаются фекалии. Затем в пробу добавляют 3 мл 0.5N KOH и 1 мл 10%-го  $BaCl_2$ , прогревают 10 мин. при  $80^\circ C$ , охлаждают осадок  $BaCO_3$  отфильтровывают на взвешенный мембранный фильтр и определяют его радиоактивность с поправкой на самопоглощение. Радиоактивность фекалий определяется подсчетом ее на высушенных мембранных фильтрах № 5 или № 6 после фильтрации пробы воды из аквариума, где содержались меченые животные. Обычно при определении этой величины можно фильтровать осадок, образовавшийся в аквариуме после осторожной декантации жидкости. Найденная величина активности пересчитывается на одно животное ( $R_f$ ).

### Определение обратной удельной активности углерода углекислоты, выдыхаемой мечеными животными ( $C_d$ )

Для расчетов абсолютной величины потерь на дыхание, а также для изучения скорости вступления усвоенной пищи в обмен очень важно определить удельную активность выдыхаемой углекислоты ( $C_d$ ). Эту величину определяли следующим образом. Опытные склянки емкостью 100–150 мл продували водородом для удаления  $CO_2$  воздуха и заполняли доверху водой из водоема, очищенной от  $CO_2$  путем кипячения с кислотой (HCl) и последующей нейтрализации щелочью, не содержащей  $CO_2$  до pH 8.3. Животные проводились через такую же воду и помещались затем в сосуды. Из сосудов отсасывали 10–15 мл воды, с тем чтобы по пробке остался воздух. Затем сосуды закрывали пробками и выдерживали в течение 0.5–2 час. Число подсаживаемых животных и срок экспозиции подбирали так, чтобы за время опыта они выделили около 1–2 мл  $CO_2$ . Затем воду из сосудов вытесняли через сифон водородом из аппарата

Киппа в колбочку емкостью 100 мл, предварительно продутую с водородом или воздухом, очищенным от  $\text{CO}_2$ . Животных использовали в других опытах, а из воды отгоняли  $\text{CO}_2$ , присоединив колбочку к прибору (рис. 2). В поглотитель *B* наливали 10 мл 0.025N KOH, воду в колбочке подкислили 2 мл 10%-й  $\text{H}_2\text{SO}_4$  и нагревали ее до кипения, вытесняя из нее  $\text{CO}_2$ . После отгонки  $\text{CO}_2$  воздухом в поглотитель *B* щелочь из него смывали в колбочку емкостью 30 мл, добавляли в нее 0.5 мл 10%-го  $\text{BaCl}_2$  и после нагревания на водяной бане титровали 0.025N раствором HCl до слаборозовой окраски для определения количества углерода  $\text{CO}_2$  в пробе. Затем тотчас же подщелачивали оттитрованный раствор, добавляли небольшое количество  $\text{NaHCO}_3$  в качестве носителя и через несколько минут образовавшийся осадок  $\text{BaCO}_3$  отфильтровывали на мембранный фильтр. Осадок сушили и определяли его радиоактивность ( $r_c$ ), как описано выше. Поправку на самопоглощение находили, взвешивая фильтр с осадком. Количество углерода в пробе ( $w$ ) находили по формуле  $w = 150 (V_0 - V) \gamma C$ , где 150 — количество углерода в  $\gamma\text{C}$ , соответствующее 1 мл 0.025 HCl;  $V_0$  и  $V$  — объемы HCl, пошедшей на титрование при холостом и опытном определении. Холостое определение выполняли по той же схеме, взяв для отгонки 100 мл исходной воды, очищенной от  $\text{CO}_2$ . Величину  $C$ , выраженную в  $\gamma\text{C}/\text{имп.}$ , находили по формуле

$$C = \frac{w}{r_c} \gamma\text{C}/\text{имп.}$$

Для мелких животных, выращенных полностью на меченом корме определенной удельной активности, величина  $C$  будет равна  $C_r$  исходного корма.

#### МЕТОДИКА ПОСТАНОВКИ ОПЫТОВ

Радиоуглеродный метод применялся в наших исследованиях для решения вопросов интенсивности и эффективности питания, для сведения баланса питания и обмена, а также для решения вопросов экологии питания (спектр питания, способ питания, горизонт питания, влияние концентрации пищи и ее агрегатного состояния на интенсивность питания, скорость фильтрации и ее зависимость от концентрации, «избыточное» потребление). Прежде чем приступить к описанию методики постановки опытов, следует сделать некоторые общие замечания. Они касаются необходимости тщательного учета особенностей биологии изучаемого вида животных, учета физиологического состояния животных, их потребности в условиях среды для нормальной жизнедеятельности при постановке и проведении опытов (Винберг, 1964). Наилучшим вариантом подготовки живого материала для опытов является отбор изучаемых животных из природных популяций и их кратковременная адаптация к условиям опыта в пределах суточного срока. В опытах следует использовать естественную воду, в случае необходимости профильтрованную через мембранный фильтр, планктонный газ или вату. Чаще всего приходится фильтровать воду через мембранный фильтр № 6. На рис. 3 показана схема установки, облегчающая фильтрацию природной воды в случае необходимости получения больших объемов фильтрованной воды.

При всевозможных пересадках животных из сосуда в сосуд при их мытии от радиоактивного корма следует выравнивать температуру в сосудах и в промывной воде, с тем чтобы избежать температурного

шока. Следует также тщательно избегать травмирования животных и их осушения. Этому помогают приспособления, изображенные на рис. 1, а.

При изучении питания водных животных в одних случаях для решения поставленной задачи достаточно получить относительные величины характеризующие скорость питания или обмена. В других случаях необходимы абсолютные величины потребления и расходования пищи, выраженные в весовых единицах. Методика определения относительных

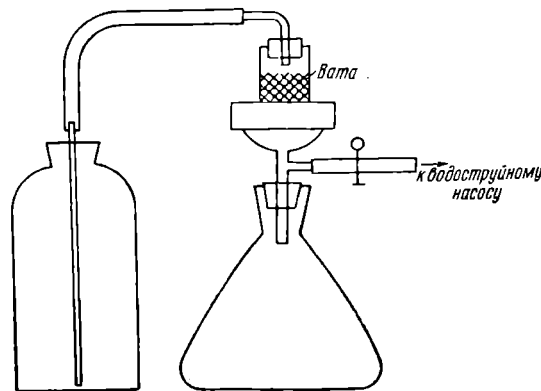


Рис. 3. Устройство для фильтрации воды.

величин, характеризующих интенсивность питания и обмена с помощью  $C^{14}$ , более проста, чем методика определения абсолютных величин. Для выполнения этих определений не требуется анализа  $C_r$  корма или вдыхаемой углекислоты. Основными величинами, которые необходимы для решения поставленной задачи являются только величины радиоактивности корма и консументов. При анализе абсолютных величин для решения разного рода задач чаще всего бывает необходимым определить отдельные

элементы балансового равенства и связанных с ним расчетных величин ( $P$  — рацион или потребление,  $A$  — усвоение,  $H$  — неусвоенная часть корма,  $I$  — усвояемость,  $T$  — траты на обмен,  $K_1$  и  $K_2$  — коэффициенты расхода потребленной и усвоенной части пищи на прирост и режу — весь баланс. В частности, для решения большинства вопросов экологии питания, где требуется определить относительную интенсивность усвоения корма, достаточно определить индекс усвоения. В других случаях требуется определить только усвояемость. Поэтому в зависимости от поставленной задачи следует выбирать наиболее прямой и простой вариант ее решения, используя описанные ниже методические приемы

#### Определение количества потребленной пищи ( $P$ ) по убыли концентрации меченого корма в воде

Потребление можно определять двумя разными способами: по количеству потребленного корма, учитывая снижение его концентрации в воде в присутствии животных, или по накоплению вещества пищи в теле представшего ею животного в кратковременном опыте — до того, как начнется выделение фекалий. Первый способ определения величины потребления применим главным образом в тех случаях, когда была возможность быстро и точно учитывать концентрацию меченого  $C^{14}$  корма в воде путем фильтрации и подсчета его радиоактивности на мембранных фильтрах. Это возможно в трех случаях: в случае, когда корм (водоросли и бактерии) прочно удерживается в толще воды в виде гомогенной, медленно оседающей взвеси; в случае, если опыт заканчивается до начала выделения фекалий, содержащих  $C^{14}$ ; и, наконец, в случае, когда консумент образует хорошо оформленные прочные фекалии, которые при перемешивании воды быстро оседают на дно. Во всех этих случаях мож



определить убыль концентрации меченого  $C^{14}$  корма путем фильтрации на мембранный фильтр и подсчета его радиоактивности. Опыты ставятся следующим образом. В отмытой густой взвеси меченых водорослей или бактерий в зависимости от выбора величин, в которых предполагается паразитировать получаемые результаты, производят определение  $C_0$  или подсчитывают число клеток в 1 мл. Число водорослей учитывают в счетной камере или на мембранном фильтре № 5. В последнем случае фильтр после фильтрации через него определенного объема разведенной в 10—20 раз исходной взвеси водорослей сушат, окрашивают эритразином, нанесенным на фильтровальную бумагу, в течение 1—2 мин. Затем фильтр отмывают от краски, сушат, освещают иммерсионным маслом, покрывают покровным стеклом и подсчитывают на нем водоросли с объективом  $\times 20$  или  $\times 60$  и окуляром  $\times 10$ . Бактерии учитывают на мембранном фильтре № 2 после окраски его эритразином в течение суток.

Для опытов желательно отбирать слабо оседающие виды водорослей и бактерий. Мы использовали для этих опытов мелких *Chlamydomonas* или *Chlorella*. Можно использовать также молодые культуры *Chlorella*.

Зная число клеток в исходной взвеси меченой культуры, рассчитывают ее объем, необходимый для создания нужной концентрации водорослей или бактерий в воде. Для опытов с водорослями вода фильтруется через мембранный фильтр № 5, для опытов с бактериями сначала через № 5, затем через № 3. Животных, отобранных для опыта, следует несколько часов выдерживать в аквариуме с водой, содержащей немеченый корм — те же водоросли примерно в тех же концентрациях, какие предполагается использовать в опытах. Затем животных отмывают от немеченого корма и пересаживают в аквариумы с меченым кормом. Одновременно ставится контрольный аквариум с меченым кормом, но без животных, — для учета оседания кормовых организмов и потерь ими  $C^{14}$  на обмен во время опыта. В конце опыта из контрольного и опытных аквариумов отбираются по 3—4 параллельных пробы для определения радиоактивности водорослей. Объем отбираемых проб зависит от концентрации меченого корма. Для отбора проб из аквариумов удобно пользоваться приспособлением, изображенным на рис. 1, ж.

В опытах с животными, которые образуют хорошо оформленные плотные фекалии, можно использовать и оседающие формы водорослей. При этом жидкость в аквариуме при отборе пробы можно осторожно перемешивать продуванием воздуха через пипетку и отбирать пробу спустя 1—2 мин. после перемешивания, когда осядут фекалии.

В кратковременных опытах, заканчивающихся до начала выделения радиоактивных фекалий, исходная и конечная радиоактивность корма учитывается в одном и том же опытном аквариуме — в начале опыта, до посадки животных, и в конце, после их удаления и перемешивания содержимого аквариума. При расчетах радиоактивность водорослей пересчитывалась на весь объем аквариума, а затем на одно животное. Сравнительную скорость потребления взвешенных клеток водорослей или бактерий ( $R$ ) одним экземпляром животного можно рассчитать по формуле:

$$R = \frac{r_1 - r_2}{t} \text{ имп. экз./час,}$$

где  $r_1$  и  $r_2$  — исходная и конечная радиоактивность кормовых организмов в контрольном и опытном аквариумах в конце опыта. Если к тому же определить в исходной взвеси отношение числа клеток в 1 мл ( $N$ )

к их радиоактивности ( $r$ ) в том же объеме (это можно сделать, подсчитав на одном и том же мембранном фильтре число клеток под микроскопом, число импульсов под счетчиком), то можно получить величину скорости потребления, выраженную в числе клеток ( $P$ ):

$$P = \frac{(r_1 - r_2) \cdot N}{t \cdot r} \text{ кл. экз./час.}$$

Для расчета скорости потребления в абсолютных величинах ( $\gamma C$ ) необходимо знать  $C_r$  корма. В этом случае скорость потребления рассчитывается по формуле

$$P = \frac{(r_1 - r_2) \cdot C_r}{t} \gamma C / \text{экз./час.}$$

#### Определение величины потребления по радиоактивности пищи, обнаруживаемой в теле животного

Для определения величины потребления этим методом желательны определить предварительно время переваривания подошными животными порции захваченной пищи. Определение производится путем кормления животных меченым кормом, после чего периодически они пересаживаются в другой аквариум с немеченым кормом, а вода того аквариума, где они прежде находились, отфильтровывается на мембранный фильтр № 6, и на нем определяется радиоактивность фекалий.

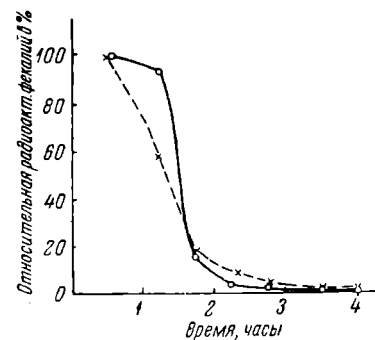


Рис. 4. Определение скорости переваривания пищи личинками леща, накормленными меченым  $C^{14}$  босминами, по скорости выхода радиоактивных фекалий.

Среднее время переваривания одной порции пищи устанавливается по времени исчезновения  $C^{14}$  из фекалий. На рис. 4 приведен в качестве примера такого рода определения результат определения скорости переваривания пищи личинками леща (Панов и Сорокин, 1962).

Другой прием определения продолжительности переваривания порции захваченной пищи заключается в следующем. Животных кормят меченой пищей в течение нескольких минут (3—5 мин.) после чего они отмываются от меченого корма и переносятся в аквариум с немеченым кормом.

Срок переваривания устанавливается по времени появления  $C^{14}$  в фекалиях. Пример такого опыта с *Cladocera* см. на рис. 7.

Опыт по определению потребления проводится следующим образом. Животные, отобранные в количестве, достаточном для получения надежных средних данных (50—100 экз.), помещаются на несколько часов в аквариум с неактивным кормом для адаптации к условиям опыта. Далее они пересаживаются в аквариум с меченым кормом пущкой концентрации. Соотношения между количеством животных, объемом воды в аквариуме и концентрацией корма подбираются с таким расчетом, чтобы за время опыта не произошло значительного снижения последней. Срок опыта выбирается с расчетом, чтобы он был примерно на  $1/3$  меньше срока переваривания порции пищи в оптимальных условиях питания. В опытах с моллюсками и личинками рыб он равен 2—3 час., в опытах с *Cladocera* 15—30 мин. По окончании опыта животные осторожно отмываются

от меченого корма, переносятся в бюкс с небольшим количеством воды, фиксируются добавлением серной кислоты, и в них определяется величина радиоактивности в расчете на одно животное ( $R_1$ ).<sup>1</sup> Количество потребленной за время опыта пищи рассчитывают по формуле:  $P = R_1 \cdot C_r \gamma C / \text{экз.}$

Потери  $C^{14}$  на дыхание за время этого опыта практически весьма малы, так как дыхание идет за счет неактивных веществ тела животного (табл. 4; рис. 8). Поэтому поправка на потерю  $C^{14}$  за счет дыхания при определении потребления в кратковременном опыте, как правило, не требуется. Однако в случае необходимости потери  $C^{14}$  на дыхание за время опыта по определению потребления нетрудно установить, пользуясь методом, аналогичным описанному в следующем разделе (определение усвоения). При этом лучше использовать для кормления животных убитый нагреванием корм, с тем чтобы снизить выделение  $C^{14} O_2$  самим меченым кормом. Величина  $R_r$  (радиоактивность выделенной  $CO_2$ ) измеряется в воде сосуда, где ставился опыт, после изъятия животных, а также в аналогичном параллельном сосуде, куда животные не подсаживаются. Последний служит для контроля выделения  $CO_2$  веществом корма под действием водной микрофлоры. Потери  $C^{14}$  за счет дыхания во время опыта по определению потребления удобнее устанавливать в отдельном опыте, так как его проведение требует специфических условий (меньший объем воды, более плотная посадка, убитый корм). Установив эту поправку в отдельном опыте, можно использовать ее при подсчетах результатов основных опытов такой же продолжительности, где в большей степени условия эксперимента приближаются к естественным.

В случае нахождения величины потери  $C^{14}$  на дыхание ( $r_c$ , имп./экз.) расчет величины потребления  $P$  за время опыта производится по формуле

$$P = (R_1 + r_c) \cdot C_r \gamma C / \text{экз.}$$

#### Определение усвоения (А), усвояемости (И) и «индекса усвоения» ( $C_y/C$ )

Для определения количества корма, усвоенного животными, их помещают в аквариум с меченым кормом. Затем они отмываются от меченого корма и помещаются в аквариум с естественной водой, обедненной бикарбонатом, — так, чтобы его содержание не превышало 15 мг  $C/l$ , — и подщелоченной 0.1N раствором КОН, очищенным от  $CO_2$ , до pH 8.2 (слабо розовая окраска по фенолфталеину). Вода обедняется бикарбонатом путем ее разведения дистиллированной водой или водой, взятой из водоема, из которой предварительно кипячением при подкислении полностью удалены бикарбонаты и  $CO_2$ . В воду, подготовленную таким образом, вносят немеченый корм. Пересаженные в нее животные потребляют немеченый корм и очищают свои кишечники от непереваренных остатков меченого корма. Время, необходимое для этого, легко определить по убыли радиоактивности фекалий в параллельном опыте. По истечении необходимого срока животные фиксируются и из них готовятся препараты для измерения радиоактивности ( $R_2$ ) в имп./экз. В оставшейся воде определяются расход усвоенного вещества меченого корма на дыхание и непереваренная его часть. Для этого в воде определяется радиоактивность углерода бикарбоната ( $r_c$ ) и фекалий ( $R_f$ ).

<sup>1</sup> При фиксации некоторые животные выбрасывают часть захваченной пищи. В этом случае следует или избегать фиксации, отбирая для определения живых животных, или производить анализ  $C^{14}$  жидкости, в которой происходила фиксация, с тем чтобы учесть эти потери.

Количество усвоенной пищи (А) рассчитывается по формуле

$$A = (R_2 + r_c) \cdot C_r \cdot \gamma C / \text{экз.}$$

Если в этом же опыте учитывается радиоактивность потребленного корма ( $R_1$ ), то количество усвоенной пищи можно вычислить, вычитая из данной величины радиоактивность фекалий:

$$A = (R_1 - r_f) \cdot C_r \cdot \gamma C / \text{экз.}$$

В этом случае, определив усвоение двумя разными путями, мы сводим баланс потребления и расходования пищи, что позволяет контролировать правильность определений. Наконец, в случае, если в опыте по определению потребления учитывается потеря на дыхание ( $r_c$ ), формула для расчета усвоения выглядит следующим образом:

$$A = (R_2 + r_c + r_{c'}) \cdot C_r \cdot \gamma C / \text{экз.}$$

Г. Г. Винберг (1964) высказал мнение, что трудности с расчетами и определением потерь  $C^{14}$  на дыхание в опытах по определению усвоения меченой  $C^{14}$  пищи водными животными делают невозможными достаточно точные определения этой величины с помощью радиоуглеродного метода. Однако, как видно из описанной выше схемы, учет потерь на дыхание и количества захваченного животными меченого корма при определении потребления, усвоения и усвояемости методически вполне осуществим в каждом опыте. Таким образом, эти потери не могут служить непреодолимым препятствием для точных определений данных величин с помощью  $C^{14}$ . Пример непосредственного определения этих потерь дан в табл. 4.

На начальном этапе применения радиоуглеродного метода величины усвоения рассчитывались нами только исходя из измерений радиоактивности вещества корма, оставшегося в телах животных ( $R_2$ ), без учета потерь  $C^{14}$  на дыхание. Полученная величина, пересчитанная на суточный срок ( $C_y$ ), относилась к среднему содержанию углерода в теле животного ( $C$ ), и таким образом рассчитывался суточный индекс усвоения или «процент суточного возобновления» ( $C_y/C$ , %). Первый термин правильно отражает сущность этой величины. Суточный индекс усвоения ( $C_y/C$ ) в опытах продолжительностью около суток, когда потери усвоенного в вещества меченого корма на дыхание приближаются к абсолютной его величине  $T$ , весьма близок к коэффициенту эффективности вторичной продукции ( $K$ ), который равен отношению суточного прироста ( $\Pi$ ) к весу тела ( $W$ )

$$K = \frac{\Pi \cdot 100}{W} \%$$

Поскольку траты  $C^{14}$  на дыхание за время опыта все же меньше абсолютных трат на обмен, то величина  $C_y$  должна быть несколько выше коэффициента  $K$ . Более точно последняя величина рассчитывается исходя из величины суточного прироста  $\Pi$  ( $\Pi = A - T$ ).

Определение величины усвоения без поправки на потери  $C^{14}$  за счет дыхания ( $C_y$ ) и величины «индекса усвоения» ( $C_y/C$ ) было и, по-видимому, останется одним из основных приемов радиоуглеродного метода изучения питания водных животных. Определение этой величины оказалось весьма полезным для получения объективных величин, характеризующих сравнительную интенсивность и эффективность питания одновозрастных водных животных определенного вида. Удобство использования данной величины заключается, во-первых, в ее близости к абсолютной величине эффекти-

ности вторичной продукции и, во-вторых, в легкости и скорости ее определения, что позволяет производить массовые сравнительные определения.

Практически величина  $C_y$  определяется следующим образом. Животные помещаются в аквариум с меченым кормом на срок от 6 часов до 1 суток. Затем они отмываются от меченого корма и помещаются в аквариум с немеченым кормом на срок, достаточный для освобождения их кишечника от непереваренных остатков меченого корма. Далее определяется величина радиоактивности тел животных ( $R_2$ ) и рассчитывается величина  $C_y$ :

$$C_y = \frac{C_r \cdot R_2 \cdot 24}{t} \text{ } \gamma\text{С/экз./сутки},$$

где  $t$  — продолжительность пребывания животных в аквариуме с меченым кормом в часах. «Индекс усвоения» рассчитывается по формуле

$$C_y/C = \frac{C_y \cdot 100}{W} \%,$$

где  $W$  — содержание углерода в теле животного в  $\gamma\text{С/экз.}$

Для определения коэффициента усвояемости пищи  $I$  необходимо также определить радиоактивность потребленного корма ( $R_1$ ). Лучше сделать это по первой схеме, анализируя убыль концентрации корма в среде. В случае, если такой путь методически трудно выполним, определение  $R_1$  можно сделать по второй схеме, определив количество захваченной пищи в телах животных. При этом важно отобрать для опыта в достаточном количестве одноразмерных животных, с тем чтобы получить надежные средние данные. Животные в конце срока питания меченым кормом делятся на 2 равные группы, причем такое разделение лучше сделать механически, а не отбирая животных поштучно. Первая группа животных используется для определения  $R_1$ . Вторая группа пересаживается в аквариум с немеченым кормом для освобождения кишечника от остатков меченого корма, как описано выше. Таким путем определяется радиоактивность потребленной и усвоенной пищи ( $R_1$  и  $R_2$ ). Усвояемость ( $I$ ) в процентах легко рассчитать по формуле

$$I = \frac{(R_2 + r_c) \cdot 100}{R_1} \%,$$

#### Определение неусвоенной части потребленной пищи (Н)

Неусвоенную часть пищи можно вычислить, вычитая усвоенную ее часть из потребленной ( $H = P - A$ ). Ее можно определить также непосредственно в опыте, если установить радиоактивность  $C^{14}$  в фекалиях при определении величины усвоения. Радиоактивность фекалий мелких животных можно учитывать прямо на фильтре после фильтрации воды в конце опыта при определении усвоения, пренебрегая самопоглощением излучения, которое в данном случае очень мало. В фекалиях более крупных животных, типа моллюсков, где самопоглощение составляет заметную величину, радиоактивность можно определить после сжигания и перевода углерода фекалий в осадки  $\text{BaCO}_3$ . Величину  $H$  рассчитывают по формуле  $H = r_f \cdot C_r \gamma\text{С/экз.}$ , где  $r_f$  — радиоактивность фекалий при стандартных условиях счета в имп./экз. и  $C_r$  — обратная удельная активность исходного меченого корма.

Согласно мнению Г. Г. Винберга (1964), вполне вероятно положение, когда  $C_r$  фекалий не будет равным  $C_r$  корма, и тогда приведенная выше формула будет неверна. Такую ситуацию можно ожидать лишь в случае

неравномерной метки отдельных частей клеток или тканей кормовых организмов. Избежать этой ошибки можно лишь путем достаточно продолжительного мечения кормовых объектов. Это обстоятельство особенно важно при сведении баланса питания с помощью радиоуглеродного метода.

#### Определение трат на основной обмен

Для определения важнейшего члена балансового равенства —  $P$  (прихода усвоенной части пищи на прирост) — необходимо знать величину потерь ее в процессе обмена. Подавляющую часть этих потерь составляет выделение  $CO_2$  в процессе дыхания ( $T$ ). Последнюю величину можно определить двумя способами: обычным биохимическим, по потреблению  $O_2$  и выделению  $CO_2$ , а также радиоуглеродным. Каждый из этих способов имеет свои преимущества и недостатки, и выбирать тот или другой следует в зависимости от объекта и задач исследования. Биохимические методы, особенно скляночный метод с определением кислорода по Винклею, сравнительно просты и достаточно чувствительны. Однако с их помощью трудно определять интенсивность обмена в условиях, близких к естественным, так как животные помещаются в небольшие замкнутые сосуды. Радиоуглеродный метод не требует замкнутого сосуда. С его помощью можно производить измерения активного обмена при свободном движении животных в открытых аквариумах в присутствии корма и растительности. Однако определения абсолютных величин  $T$  радиоуглеродным методом достаточно сложны. Определения же относительных величин трат на обмен с помощью  $C^{14}$  весьма просты. Этот последний метод найдет, по-видимому, широкое применение для изучения факторов, влияющих на интенсивность обмена водных животных.

Биохимические методы в разных вариантах неоднократно описывались ранее (Винберг, 1956). Поэтому здесь приводится только описание радиоуглеродных методов определения относительной интенсивности дыхания и абсолютной его величины.

**Определение относительной интенсивности дыхания с помощью  $C^{14}$ .** Группу одноразмерных животных кормят в течение 1—2 дней меченым кормом высокой удельной активности ( $C_p \approx 0.003—0.005$   $\gamma$  С/имп.). Затем животных отмывают от меченого корма и держат несколько часов в аквариуме с неактивным кормом и держат поровну в открытых аквариумах для определения сравнительной интенсивности дыхания под действием различных факторов. Аквариумы заполняются равными объемами подщелоченной естественной воды, или подготовленной, как описано выше (стр. 93). Определения выполняются путем отбора проб равного объема из аквариумов и анализа содержания в них  $C^{14}$  в виде  $HCO_3^-$  ( $r_c$ ). Для этого проба (20—30 мл) подщелачивается, фильтруется через мембранный фильтр № 4, и из нее осаждается  $C^{14}$  в виде  $BaCO_3$ , активность которого подсчитывается обычным способом (стр. 8).

**Определение абсолютной величины  $T$  радиоуглеродным методом.** Подобные определения обычно бывают необходимы при сведении баланса потребления и расходования пищи. выполняются параллельно определению рациона и усвоения. Общая схема на примере анализа питания личинок леща дана на рис. 5. Для выполнения всей суммы этих определений группа отобранных для опытов одноразмерных животных делится на 2 части. Одна часть ( $2/3$  всех животных) в период адаптации получает немеченый корм и в дальнейшем используется для определения потребления и усвоения. Остальные животные предназначаются для определения дыхания и в период адаптации получают аналогичный, но меченый  $C^{14}$  корм достаточно высокой удель-

ной активности. В конце периода адаптации эти животные отмываются от меченого корма, выдерживаются некоторое время (4—6 часов) в аквариуме с неактивным кормом.

Определение величины дыхания у подготовленных таким путем животных включает следующие операции (см. схему — рис. 5): определение в дополнительных опытах обратной удельной активности выдыхаемой животными  $\text{CO}_2$  в начале ( $C_q$ ) и конце опыта ( $C_q'$ ) (стр. 88) и радиоактивности углерода  $\text{HCO}_3^-$ , выделенной непосредственно в ходе основного

опыта ( $r_c$ ). Вначале животные проводятся через воду, очищенную от  $\text{CO}_2$ , и помещаются в сосуды для определения  $C_q$  на

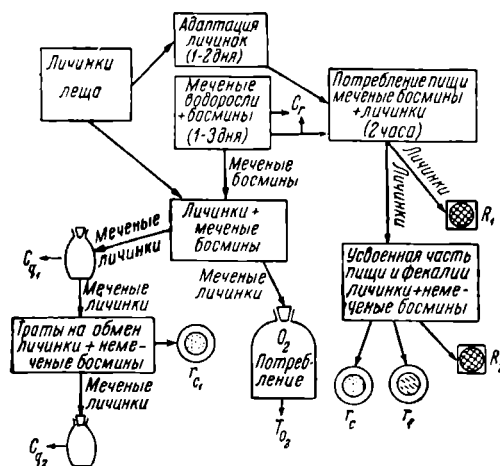


Рис. 5. Схема постановки опытов для определения элементов балансового равенства для личинок леща.

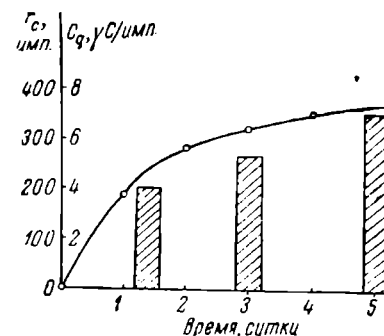


Рис. 6. Ход выделения  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  мечеными личинками леща в процессе дыхания ( $r_c$ ) и изменение удельной активности выдыхаемой углекислоты ( $C_q$ ) при содержании их в присутствии немеченого корма.

Кривая —  $r_c$ ; столбики —  $C_q$ .

1—2 часа. Затем вода сливается и в ней определяется  $C_{q1}$ , а животные переносятся в опытный аквариум, где проходит основной опыт. Аквариум наполняется водой при pH 8—8.2, обедненной бикарбонатом. Опыт можно производить в присутствии немеченого корма и водной растительности в достаточно больших объемах воды. Например, в опытах с личинками леща удавалось измерить дыхание в открытых аквариумах с 30 личинками леща в 10 л воды в присутствии корма и растительности. Продолжительность основного опыта 2—4 часа. В конце опыта из аквариума берут пробы воды для определения  $r_c$  (стр. 88). Животные снова отбираются и помещаются в сосуды для повторного определения  $C_q$  ( $C_{q'}$ ), поскольку вследствие потребления и усвоения немеченого корма величина  $C_q$  за время основного опыта снижается. На рис. 6 показано снижение величины  $C_q$  при потреблении мечеными личинками немеченого корма. Из этого графика видно, что снижение это идет постепенно и описывается весьма плавной кривой, что дает возможность получить надежные средние данные. Кроме того, из этого графика видно, что скорость выделения  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  мечеными личинками даже при потреблении ими немеченого корма остается достаточно высокой в течение нескольких суток, что дает возможность проведения с одними и теми же личинками многих повторных опытов.

Для расчетов величины  $T$  берется среднее значение  $C_{q1}$  и  $C_{q2}$ :

$$T = \frac{(C_q + C_{q'}) \cdot r_c}{2} \gamma \text{C/экз.}$$







концентрации корма (стр. 90). Количество животных, объем аквариум продолжительность опыта и концентрацию пищи подбирали так, чтобы животные за время опыта снижали последнюю ориентировочно на 25–35 %. В опытах с разными концентрациями для достижения этой цели подбирали серию аквариумов разных объемов. Опыты с малыми концентрациями ставили в больших аквариумах, и наоборот. Скорость фильтрации  $F$  вычисляли по формуле Голда (Gauld, 1951), в которой величины начальной и конечной концентрации пищи заменяются пропорциональными им величинами относительной радиоактивности пищи в одном том же объеме воды в опытном сосуде с животными ( $r_1$ ) и в контрольном сосуде без животных ( $r_2$ ) по прошествии времени  $t$  от начала опыта:

$$F = \frac{\lg r_2 - r_1}{t \cdot \lg e} \cdot v \text{ мл./экз./час,}$$

где  $v$  — объем воды, приходящийся на одного рачка.

Зависимость интенсивности питания от концентрации пищи. Применение  $C^{14}$  позволяет без особых затруднений решать важнейший вопрос экологии водных животных — вопрос о том, какое количество пищи в воде может обеспечить нормальный уровень питания водного животного. Такого рода данные имеют большое значение для трактовки вопроса об обеспеченности пищей водных животных в естественных условиях.

Опыты ставятся следующим образом. Готовится серия аквариумов разных размеров: большие — для малых концентраций корма, и наоборот. Объемы аквариумов, число животных и концентрации корма в них подбираются так, чтобы за время опыта (4–6 часов) они снизили концентрацию меченого корма в воде не более чем на 10 %. Затем в аквариумы добавляют соответствующие рассчитанные количества корма в диапазоне биомассы от 0.05 до 10–20 мг/л и подсаживают животных, адаптированных к средней его концентрации. В течение опыта вода в аквариумах периодически осторожно перемешивается для предотвращения оседания пищи. В опыте описанным выше способом (стр. 93) определяется «индекс усвоения»  $C_f/C$ . На основании полученных данных строится соответствующий график зависимости интенсивности питания от концентрации. Оптимальной концентрацией является та, при которой кривая выходит из плато.

Одновременное определение величин усвоения и трат на активный обмен в подобном опыте дает возможность построить на том же графике кривую зависимости интенсивности обмена от концентрации пищи. Пересечение этих кривых соответствует величине минимальной концентрации пищи при которой всей усвоенной пищи достаточно лишь для покрытия трат на обмен, а прирост равен нулю (Ивлев, 1961). Определение минимальной или пороговой концентрации пищи имеет важное значение для решения вопроса о выживаемости животных в естественных условиях.

Зависимость интенсивности питания от размеров частиц и от агрегатного состояния корма. При выяснении вопроса о способности разных видов фильтраторов потреблять пищевые организмы разного размера и в различном агрегатном состоянии главная задача заключается в подборе и приготовлении соответствующих пищевых объектов. Мы решали эту задачу путем микроскопирования мазков из колоний бактерий и дрожжей с МП после посева на эту среду воды или грунта из водоема и отбора штаммов с нужным диапазоном формы и размеров клеток. Среди водорослей подбирались культуры хламидомонад и зеленых водорослей с разными ра-

мерами клеток. Для получения хлопьев и крупных агрегированных частиц корма взвесь водорослей отфильтровывали, подсушивали их на фильтре и пленочку разбивали кисточкой. Отобранные культуры метили  $C^{14}$  с помощью глюкозы— $C^{14}$  или карбоната— $C^{14}$ , определяли  $C$ , и далее ставили опыты по определению «индекса усвоения» или просто величины  $R_2$  (радиоактивность тела животного) при оптимальной концентрации корма в среде.

Изучение способов питания и локализации участков, где происходит питание. Указанные вопросы можно решать, комбинируя в опытах разные условия потребления меченой  $C^{14}$  пищи животными: во взвеси, в осажденном состоянии, в грунте. При этом удастся выяснить интересные вопросы экологии питания, — такие, например, как вопрос о способности животных к фильтрационному способу питания, вопрос о потреблении пищи иловыми животными в толще грунта и т. п. Ценность метода  $C^{14}$  в данном случае заключается в том, что меченую  $C^{14}$  пищу в виде водорослей или бактерий можно подмешивать к естественным субстратам в очень малых количествах, практически не меняя их свойств, и при этом получать вполне надежные данные об интенсивности питания.

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

В качестве примеров практического использования  $C^{14}$  для изучения разных аспектов питания водных животных ниже приводятся результаты некоторых опытов, которые были выполнены нами лично и в содружестве с гидробиологами Института биологии внутренних вод АН СССР.

### ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ БАЛАНСОВОГО РАВЕНСТВА

Подобные опыты были выполнены нами для некоторых *Cladocera*, для дрейссен (совместно с В. П. Михеевым) и для личинок леща (совместно с Д. А. Пановым).

Результаты опытов с *Cladocera* приводятся в табл. 4. Они показывают, что при надлежащем выборе продолжительности опыта по определению потребления (потери)  $C^{14}$  на дыхание за время этого опыта весьма малы, не более 1% от потребленного меченого корма. Выбор продолжительности опыта был сделан для каждого животного после определения срока переваривания порции захваченной пищи с таким расчетом, чтобы она составляла около  $2/3$  последнего. Определения срока переваривания корма для *Cladocera* были сделаны следующим образом. Животные помещались в небольшой аквариум, в который вносился меченый корм. Через 2—3 мин. животные отмывались от меченого корма и пересаживались в сосуд с немеченым кормом. Из последнего через каждые 5—7 мин. отбирали пробы воды после тщательного ее взмучивания. Воду фильтровали на мембранный фильтр и определяли радиоактивность фекалий. На рис. 7 представлены результаты подобных опытов для *Cladocera*. Время переваривания определяется как промежуток между дачей корма и максимальной активностью фекалий в среде в расчете на одного рачка.

В период определения усвоения потребленного корма потери  $C^{14}$  на дыхание заметно возрастают и у мелких животных достигают трети усвоенного вещества. Особенно велики эти потери в самом начале опыта по определению усвоения (рис. 8). Очевидно, значительная часть усвоенного органического вещества у мелких ракообразных с высоким уровнем обмена



Таблица 5

Баланс расходования меченой пищи (бактерии) дрейссеной разного размера (концентрация бактерий 5 млн/мл;  $C_r = 19.8 \cdot 10^{-6}$  мг С/имп.)

Размер дрейссены, мм	Скорость фильтрации, мл/экз. час	Рацион (Р)			Усвоение (А)			И, %	Прирост (П) $A - T_0$		в пересчете на $T_0$ $\frac{r_c}{r_c + \text{экз.}}$
		$R_1 - r_c$ , имп./экз.	$r_c$ , экз./час	суточный индекс потребления, %	$R_2$ , имп./экз. час	$r_c$ , имп./экз. час	$A$ , экз./час		$r_c$ , экз./час	$K_2$ (% от усвоенного)	
28	30.5	3840	38.5	1.2	610	248	17	43	-11	—	28
22	29.5	3720	36.8	1.6	640	224	17	46	-4	—	21
17	32.0	3520	34.6	3.02	705	300	20.0	57	+9	45	11
8	18.0	1930	19.1	12.4	370	112	9.5	49	+6.2	62	3.3

Усвояемость пищи (босмин) очень высока и составляет 75—80% независимо от возраста личинок. Потери на дыхание в пересчете на сутки составляют около 30% усвоенной пищи или 10—20% от веса тела. Коэффициенты  $K_1$  и  $K_2$ , рассчитанные исходя из полученных данных,

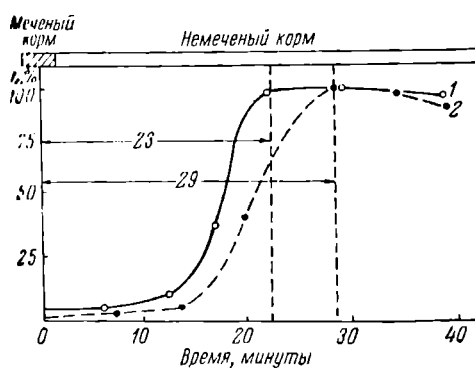


Рис. 7. Определение скорости переваривания рачками порции захваченной меченой пищи (Chlorella) по времени появления  $C^{14}$  в фекалиях.

1 — *Bosmina longirostris*; 2 — *Simocephalus vetulus*.

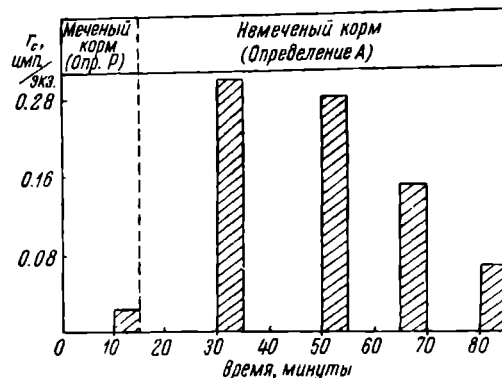


Рис. 8. Потери  $C^{14}$  на дыхание ( $r_c$ ) за время опыта по определению потребления и усвоения меченого корма (Chlorella) босминой.

оказались весьма высокими — 50 и 70% — и, очевидно, близки к максимуму, поскольку были получены при оптимальных условиях питания личинок.

#### ОПРЕДЕЛЕНИЕ АБСОЛЮТНЫХ ВЕЛИЧИН ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У ЛЕГОЧНЫХ И ЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Применение радиоуглеродного метода определения интенсивности дыхания облегчает изучение обмена моллюсков со смешанным дыханием. Определение интенсивности их обмена по потреблению кислорода в замкнутых сосудах не может дать правильных результатов, так как в этих условиях в отсутствие воздуха интенсивность обмена легочных моллюсков сни-

сразу же используется на дыхание. Однако эти потери нетрудно учесть с достаточной точностью.

Суточные рационы мелких рачков (*Bosmina*, *Daphnia*, *Simocephalus vetulus*) в условиях оптимального питания равны весу их собственного тела. У более крупных рачков *Simocephalus espinosus* рацион равен 57% веса тела. Усвояемость водоросли *Chlorella* этими рачками весьма высока и составляет 30—40% даже при большой концентрации водорослей в опыте (около 10 мг/л). Количество усвоенного корма, рассчитанного суммированием  $R_2 + r_c$ , достаточно близко совпало с таковым, вычисленным по разности  $R_1 - r_c$ ; это показывает хорошую сходимость баланса потребленного и усвоенного корма и его неусвоенной части.

Результаты опытов с дрейссеной разного возраста приводятся в табл. Траты на обмен  $T$  определялись по потреблению кислорода в замкнутых склянках. Остальные определения выполнены радиоуглеродным методом. Из приведенных данных видно, что скорость фильтрации у молодых дрейссен относительно намного выше, чем у взрослых. Отсюда индекс потребления и индекс усвоения у них гораздо выше. В результате баланс обмена у взрослых дрейссен отрицателен (опыты проводились зимой), а у молодых положительный, что видно по величине расхода потребленной пищи на прирост.

Подобные же опыты были выполнены с личинками леща совместно с Д. А. Пановым. В этих опытах траты на обмен определялись с помощью  $O_2$  в открытых аквариумах (см. схему рис. 5). Основная их цель состояла в сведении баланса потребления и расходования пищи личинками разных стадий развития при оптимальных условиях питания. Результаты опытов приводятся в табл. 6. Они показывают, что двухчасовой их рацион составлял около 5% веса тела. Если принять, что интенсивность питания в течение суток остается постоянной, то за сутки он составит 40—60% веса тела. Это максимально возможные величины при оптимальной концентрации корма.

<i>Bosmina longirostris</i>	43	0.0014	3.1	25.1	0.5	2.0	45	96	0.003	0.3	0.02	5.8	15	5000
<i>Daphnia longispina</i>	42.5	0.039	89	34.8	18	52	50	93	0.085	0.4	1.4	164	20	215
<i>Simocephalus vetulus</i>	31.0	0.088	17.1	17.1	21	123	40	108	0.234	0.8	4.8	448	25	105
<i>S. espinosus</i>	46.1	0.255	670	7.8	39	502	60	59	0.602	0.7	8.0	1160	30	78



Т а б л и ц а 7

Определение интенсивности обмена у переднежаберных и легочных моллюсков с помощью  $C^{14}$  (продолжительность опыта 3 часа)

Вид	$C_d$ , мг/имп. $10^{-3}$	$r_c$ , имп./экз.	$T$ , мг, $C$ /экз.	Вес живот- ного, мг	Интенсив- ность, мг $O_2$ /час/г (в пересчете)
<i>Limnea stagnalis</i> . . . .	0.036	2585	0.093	0.18	0.450
<i>Coretus corneus</i> . . . .	0.038	1049	0.038	0.14	0.234
<i>Bithynia tentaculata</i> . .	0.036	751	0.027	0.14	0.170

жаются до уровня обмена у жаберных моллюсков. Результаты опытов, в которых определялось с помощью  $C^{14}$  дыхание некоторых жаберных и легочных моллюсков, приводятся в табл. 7. Опыты были выполнены совместно с Е. А. Луканиной. Они ставились в открытых аквариумах с детритом в качестве корма. Моллюски для опытов предварительно метились  $C^{14}$  путем кормления их мечеными водорослями. В начале и конце опыта определялась удельная активность выдыхаемой  $CO_2$  ( $C_d$ ), а в основном опыте анализировалась активность углерода  $HCO_3^-$  ( $r_c$ ). Опыты показали, что интенсивность обмена легочных моллюсков при смешанном дыхании гораздо выше таковой у жаберных.

#### ОПРЕДЕЛЕНИЕ СРАВНИТЕЛЬНОЙ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ У ЛИЧИНКИ РЫБ КАК ПОКАЗАТЕЛЯ ТОКСИЧЕСКОГО ДЕЙСТВИЯ ФЕНОЛА

Чтобы проследить влияние подпороговых концентраций фенола на обмен личинок рыб, для его измерения был применен  $C^{14}$ . Опыты были выполнены совместно с В. И. Лукьяненко. Личинки метились  $C^{14}$  путем кормления их мечеными осминами с активностью 50—100 имп./экз. Затем одноразмерные меченые личинки некоторое время выдерживались с неактивным кормом, отмывались от радиоактивных фекалий и помещались по 30 штук в серию аквариумов с подщелоченной до pH 8.2 водой, в которую был добавлен фенол в разных концентрациях, вплоть до пороговой. Периодически из аквариумов отбирали пробы, в которых анализировали радиоактивность углерода  $HCO_3^-$  ( $r_c$ ), величина которой была пропорциональна интенсивности дыхания. Результаты опытов (рис. 9) показали, что концентрации фенола 10 и 20 мг/л, не вызывающие гибели личинок, заметно интенсифицируют их дыхание. В этих же опытах была показана граница в действии фенола и гидрохинона как токсических агентов.

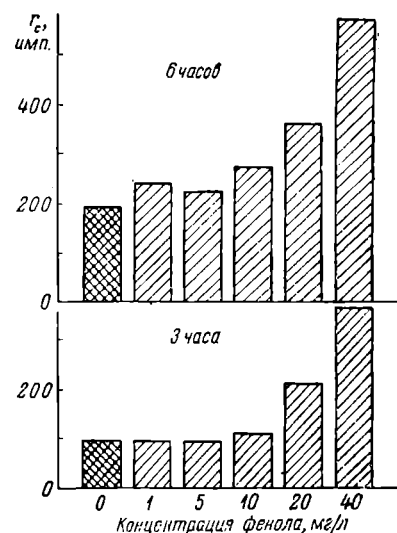


Рис. 9. Влияние фенола на интенсивность потери  $C^{14}$  на дыхание ( $r_c$ ) мечеными личинками леща.

### ПРИМЕНЕНИЕ РАДИОУГЛЕРОДНОГО МЕТОДА ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ПИЩЕВОЙ ЦЕННОСТИ РАЗНЫХ ВИДОВ ЖИВОТНОЙ И РАСТИТЕЛЬНОЙ ПИЩИ ДЛЯ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ

Опыт изучения питания с помощью  $C^{14}$  показывает, что этот метод дает вполне однозначный и четкий ответ на вопрос о том, чем питается данный организм. С помощью визуальных наблюдений решить этот вопрос весьма сложно, поскольку животные часто могут захватывать пищевые частицы

того или другого рода, но неспособны их переварить.

В качестве примера решения того рода вопросов с помощью  $C$  ниже приводятся результаты опытов, выясняющих спектр питания сравнительную пищевую ценность растительной и животной пищи для ряда массовых форм водных животных.

#### Спектр питания инфузорий

Результаты опытов с *Paramecium caudatum* (Сорокин и Мордхай-Болтовская, 1962) показали, что эти инфузории хорошо поедают усваивают бактерии и водоросли, том числе синезеленые, с небольшим размером клеток (*Chlorella*, *Coelosphaerium*, *Aphanisomenon* — в двух последних случаях они видимо выбирают среди ценобиов отдельные отделившиеся клетки). Крупные водоросли *Anabaena*, *Scenedesmus* инфузориями не усваиваются (рис. 10)

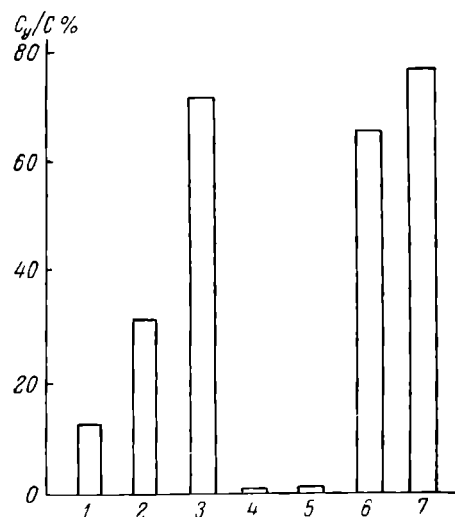


Рис. 10. Сравнительная интенсивность питания инфузорий *Paramecium caudatum* разными видами меченого корма.  
1 — бактерии; 2 — *Chlamydomonas*; 3 — *Chlorella*; 4 — *Anabaena*; 5 — *Microcystis*; 6 — *Coelosphaerium*; 7 — *Aphanisomenon*.

#### Неспособность хищных животных питаться водорослями и бактериями

В кишечниках хищных животных (хищных *Cladocera*, циклопов, коллембол) часто находят водоросли и детрит, в связи с чем высказывают предположения о возможности смешанного питания этих животных. Опыты по определению «индекса усвоения» с помощью  $C^{14}$  дают вполне определенный ответ на этот вопрос. Они показывают, что водоросли и бактерии не являются полноценной пищей для этих животных. Так, хищный коловратка *Asplanchna priodonta* практически неспособна усваивать водоросли, хотя они часто встречаются в ее кишечнике (рис. 11). Аналогичные данные получены и в опытах с циклопами (Монаков и Сорокин, 1955). Однако науплиусы циклопов и диаптомусы способны питаться водорослями и бактериями (Маловицкая и Сорокин, 1961).

В опытах, выполненных совместно с А. В. Монаковым, удалось решить ранее неясный вопрос о типе питания одной из *Copepoda* Рыбинского водохранилища — *Heteroscope appendiculata* (рис. 12). Оказалось, что эта форма является преимущественно хищником. Наилучшим кормом для нее служат инфузории. Животных с прочным панцирем *Heteroscope* использует хуже. Среди водорослей она потребляет формы, дающие крупные ценоби



Личинки рыб, являющиеся хищниками, часто в значительном количестве потребляют фитопланктон. Это явление было отмечено Д. А. Пановым для личинок плотвы и густеры Рыбинского водохранилища и было выражено особенно ярко в малокормные годы. В связи с изучением обеспечен-

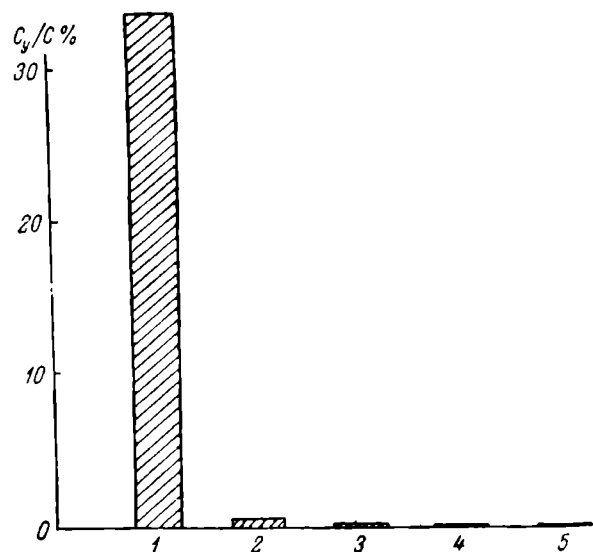


Рис. 11. Сравнительная интенсивность усвоения растительной и животной пищи коловраткой *Asplanchna priodonta*.

1 — *Bosmina*; 2 — *Scenedesmus*; 3 — *Chlamydomonas*; 4 — *Anabaena*; 5 — бактерии.

ности пищей личинок рыб в этом водоеме интересно было выяснить фактическую роль фитопланктона в их питании. Для решения этого вопроса были проведены опыты с применением радиоуглеродного метода определе-

Т а б л и ц а 8

Сравнительная эффективность питания личинок леща и плотвы (этап F) животным и растительным кормом

Вид корма	$C_y/C$ при потреблении растительного корма, в % к таковому при потреблении животного корма	
	лещ	плотва
<i>Aphanisomenon</i> . . . . .	0.1	73
<i>Coelosphaerium</i> . . . . .	0	15.0
<i>Scenedesmus</i> . . . . .	0.3	16.0
<i>Nitzschia</i> . . . . .	8.0	53.0
<i>Bosmina longirostris</i> . . . . .	100	100

ния  $C_y/C$  (Панов и Сорокин, 1962). Для опытов были взяты личинки леща и плотвы — рыб, одна из которых во взрослом состоянии нормально питается водорослями (плотва), а другая животной пищей. В табл. 8 приводятся данные одного из опытов, которые показывают, что некоторые

водоросли имеют существенное значение в питании личинок плотвы. Личинки леща практически не используют водоросли. Коэффициенты использования водорослей составили 30—50% и были заметно ниже коэффициентов использования животной пищи (70—75%).

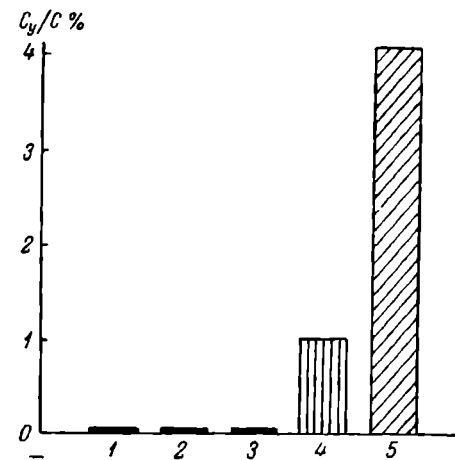


Рис. 12. «Индекс усвоения» при питании *Heteroscope* растительной и животной пищей.

1 — бактерии; 2 — *Scenedesmus*; 3 — *Aphaniomenon*; 4 — *Coelosphaerium*; 5 — *Paramecium*.

бактерий, которые присутствуют в воде в виде пленочек, хлопьев или адсорбированы на частицах детрита (рис. 13). Основной же их пищей являются водоросли.

Опыты по изучению способности моллюска дрейссены питаться бактериями были выполнены нами совместно с В. П. Михеевым. Штаммы бактерий, различающиеся размерами и формой клеток, были выделены из воды Рыбинского водохранилища. Они метились путем выращивания их на среде с меченой  $C^{14}$  глюкозой и предлагались в опытах дрейссенам.

Опыты помогли выяснить оптимальные и минимальные концентрации взвесей бактерий, которые доступны для фильтрационного аппарата дрейсен, а также зависимость этих концентраций от размеров клеток бактерий. Результаты одного из подобных опытов представлены на графике (рис. 14). Они показывают, что крупные бактерии дрейссены отфильтровывают при более низкой концентрации, чем мелкие, отфильтровывать которые дрейссены неспособны даже при их концентрации, равной концентрации бактериопланктона в Рыбинском водохранилище.

#### Исследование способности животных питаться дисперсно распределенными бактериями

В литературе имеются указания на то, что диаптомусы могут потреблять дисперсно распределенный бактериопланктон (Беляцкая, 1959), хотя вообще каляниды считаются грубыми фильтраторами. Опыты по определению «индекса усвоения»  $C_y/C$  у диаптомусов при питании дисперсно распределенными бактериями, мечеными  $C^{14}$ , показали, что в отличие от тонких фильтраторов (дафний) диаптомиды не способны отфильтровывать бактериопланктон. Однако они способны в определенной степени питаться скоплениями

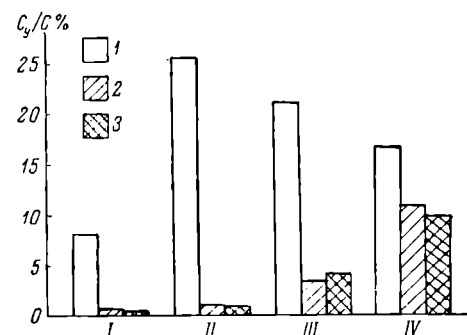


Рис. 13. Сравнительная интенсивность усвоения бактерий и протокочковых водорослей дафниями и диаптомусами.

1 — *Daphnia longispina*; 2 — *Diaptomus gracilis*; 3 — *Diaptomus graciloides*. I — дисперсно распределенные бактерии,  $0.9 \cdot 10^6$  кл./мл; II — то же  $3.6 \cdot 10^6$  кл./мл; III — бактериальные пленочки  $3.6 \cdot 10^6$  кл./мл; IV — *Chlorella*.

### Роль разных групп водорослей в питании руководящих форм ракообразных Рыбинского водохранилища

Вопрос о фактической роли основных групп водорослей в питании зоопланктона представляет большой интерес, поскольку имеющиеся в этом направлении сведения касаются главным образом питания дафний, обитающих в небольших водоемах (*Daphnia magna*, *D. pulex*), зелеными водорослями. В наших опытах, выполненных совместно с А. В. Монаковым, получена количественная характеристика сравнительной интенсивности питания ведущих форм ракообразных открытой части водохранилища зелеными, синезелеными и диатомовыми водорослями. Основное внимание было уделено в этих опытах использованию рачками синезеленых водорослей, пищевое значение которых является предметом дискуссии. Интенсивность усвоения зеленых водорослей, являющихся полноценной пищей для рачков (Родина, 1950), служила в этих опытах показателем нормального уровня питания. Опыты четырехчасовой продолжительности ставились при оптимальной концентрации водорослей

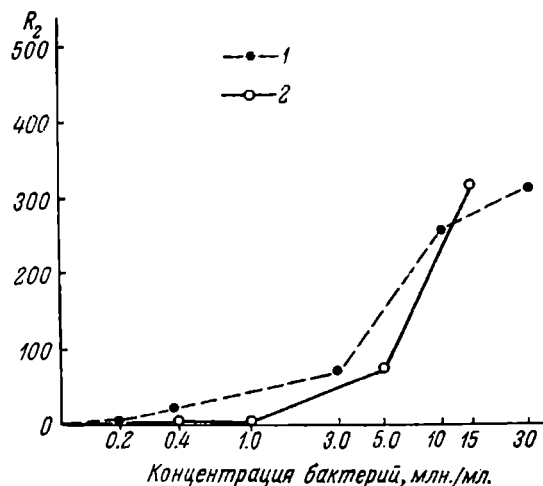


Рис. 14. Относительная интенсивность питания дрейссены бактериями разного размера при различных их концентрациях.

1 — бактерии  $1 \times 1.8 \mu$ ; 2 — бактерии  $0.4 \times 1 \mu$ .

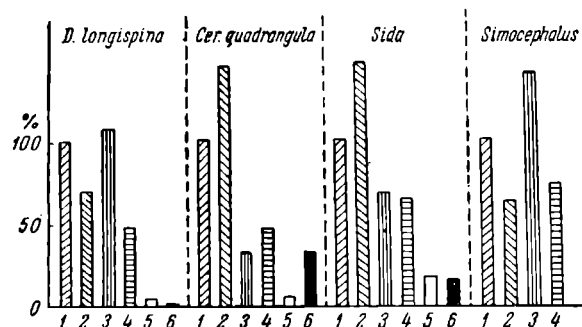


Рис. 15. Относительная интенсивность питания *Cladocera* разными видами водорослей.

1 — *Chlorella*; 2 — *Nitzschia*; 3 — *Coelosphaerium*; 4 — *Aphanisomenon*; 5 — *Anabaena*; 6 — *Microcystis*.

4—6 г/м<sup>3</sup>) в трех повторностях, с 100—120 рачками по каждому виду пищи. В качестве подопытных форм были выбраны следующие массовые виды рачков: *Daphnia longispina* и *Diaptomus gracilis* — руководящие формы открытой части водохранилища; *Sida crystallina* и *Simocephalus*

*vetulus* — руководящие формы прибрежья. Результаты определения количества усвоенного рачками корма, отнесенные к его количеству, усвоенному при питании их зелеными водорослями (*Chlorella*), приводятся на рис. 15. Они показывают, что синезеленые и диатомовые водоросли усваиваются рачками не хуже, а иногда даже лучше, чем зеленые.

#### Спектр питания личинок тендипедид *Cricotopus silvestris*

Литературные данные о питании этой массовой бентосной формы водохранилищ, основанные на материалах вскрытий, весьма противоречивы. Одни авторы считают его хищником, другие — всеядной формой, третьи —

Таблица 9

Интенсивность усвоения различных видов пищи личинками *Cricotopus silvestris*

Вид пищи	Состояние пищи	C <sub>y</sub> /C, %
Nitzschia.	Живые.	31.4
Scenedesmus.	»	2.6
	Убитые.	22.1
Coelosphaerium.	Живые.	26.6
	Убитые.	30.23
Aphanisomenon.	Живые.	19.6
Chlorella.	»	1.0
Элодея.	Детрит.	0.28
Бактерии.	Живые.	14.7
<i>Bosmina</i> .	1000 экз./л	»
	2000 экз./л	»
	2000 экз./л	Убитые.
		14.1

фиитофагом. В опытах, которые были проведены с личинками 3—4-й стадии, введенными из одной кладки при кормлении их разными видами меченого корма были определены величины C<sub>y</sub>/C и дана количественная характеристика сравнительной ценности различных источников питания (табл. 9). По этим данным, личинка *C. silvestris* является ярким выраженным фитофагом. Она хорошо потребляет и усваивает живые водоросли, не обладающие прочными оболочками, — диатомовые и синезеленые. Живые зеленые водоросли, как это было показано нами в аналогичных опытах с другой личинкой тендипедид — *Tendipes plumosus* (Сорокин и Мешков

1948), плохо перевариваются личинками тендипедид. Однако эти же водоросли, убитые нагреванием, личинки усваивают нормально. Личинки интенсивно потребляют и усваивают бактерии. Животный корм — босмины — они хорошо поедают лишь в убитом состоянии. Живых босмин они в какой-то степени могут ловить лишь при очень большой их концентрации. Следовательно, хищничество является для личинок *Cricotopus* дополнительным источником питания.

#### Спектр питания и усвояемость разных видов пищи моллюском затворком (*Valvata pulchella*)

Брюхоногий моллюск затворка является одной из массовых форм прибрежья Рыбинского водохранилища. Питание этих животных изучено слабо. В наших опытах по выяснению спектра их питания и усвояемости разных видов пищи, выполненных совместно с Е. А. Луканиной, исползовались меченные C<sup>14</sup> водоросли (зеленые, синезеленые и диатомовые в живом и полуразложившемся состоянии, растительный детрит и бактерии. Опыты продолжительностью 5—7 часов ставили в чашках Петри

с 50 мл воды, на дне которых был осажден тонким слоем меченый корм. Результаты опытов (рис. 16) показали, что затворка поедает и усваивает водоросли, бактерии и растительный детрит, причем в большинстве случаев полурасложившиеся остатки водорослей усваиваются лучше, чем живые водоросли. Усвояемость водорослей колебалась в пределах от 40 до 60%.

#### Трофическая роль синезеленых водорослей

Результаты наших опытов с разными видами водных животных, которые являются руководящими формами планктона и бентофауны водохранилищ, с полной определенностью показывают, что синезеленые водоросли могут служить для них полноценной пищей (рис. 10, 15, 16; табл. 8). При этом разные виды синезеленых водорослей обладают различной пищевой ценностью для водных животных. Одни из них могут быть прекрасной пищей, не уступая зеленым и диатомовым и часто даже превосходя их по пищевой ценности. К числу последних среди изученных нами форм относятся *Aphanisomenon* и *Coelosphaerium*, которые одинаково хорошо потребляются и усваиваются как в живом, так и в полурасложившемся состоянии планктонными и бентосными формами. С другой стороны, *Anabaena* и особенно *Microcystis* использовались очень слабо, а в ряде случаев вообще не потреблялись.

Для того чтобы разобраться в причинах неодинаковой пищевой ценности синезеленых водорослей, необходимы дальнейшие экспериментальные и экологические наблюдения, ибо вопрос достаточно сложен. Возможно, что пищевая ценность даже одного и того же их вида в условиях водоема может меняться в зависимости от физиологического и агрегатного состояния популяции водорослей, населяющих данный водоем. Тем не менее полученные нами данные уже теперь позволяют заключить, что синезеленые водоросли являются важным трофическим звеном в водоеме. Они непосредственно потребляются и усваиваются большинством растительноядных форм. Безусловно, возможность потребления многих синезеленых, вегетирующих в водоемах в виде довольно крупных колоний, такими планктонными формами ограничена. Но при этом следует иметь в виду, что некоторая часть их популяции всегда находится в виде отдельных клеток или их небольших скоплений и доступна даже мелким формам.

Таким образом, применяя новый метод изучения питания, удалось показать ошибочность широко распространенного мнения о том, что синезеленые водоросли являются «трофическим тупиком» (Гаевская, 1948). С другой стороны, как показало обсуждение вопроса о роли синезеленых водорослей на специальной конференции, которая состоялась в Институте биологии внутренних вод АН СССР в 1962 г., их токсичность для животных

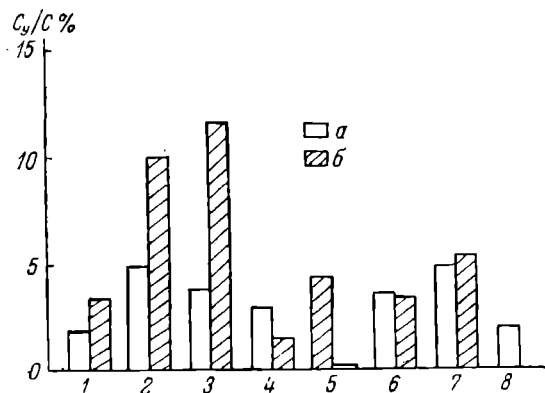


Рис. 16. Сравнительная интенсивность питания моллюска *Valvata pulchella* различными видами корма.

1 — *Chlorocella*; 2 — *Coelosphaerium*; 3 — *Aphanisomenon*; 4 — *Microcystis*; 5 — *Nitzschia*; 6 — растертая зоопл.; а — живые организмы; б — полурасложившиеся.

нельзя считать доказанной (Сорокин и др., 1965). Поэтому полученные нами с помощью  $C^{14}$  данные позволяют по-новому подойти к оценке роли в водоеме и намечают пути дальнейшего экспериментального изучения этого вопроса.

### Зависимость интенсивности питания животных от концентрации корма

Изотопная методика ввиду своей чувствительности оказалась очень удобной для решения вопроса об оптимальных концентрациях водорослей и бактерий для питания фильтраторов.

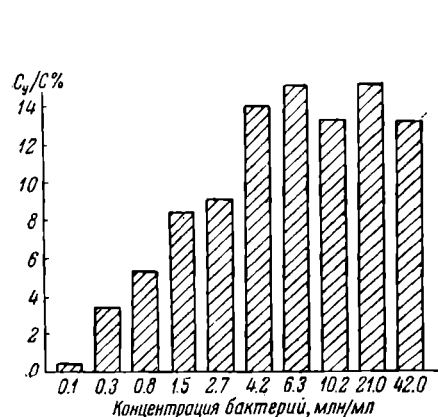


Рис. 17. Зависимость «индекса усвоения» от концентрации бактерий при потреблении их дафниями (*Daphnia longispina*).

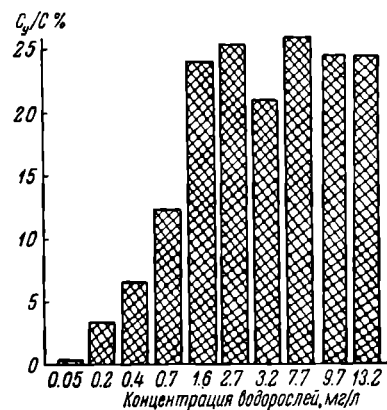


Рис. 18. Зависимость «индекса усвоения» от концентрации водорослей (*Chlorococcus*) при потреблении их дафниями (*Daphnia pulex*).

и бактерий для питания фильтраторов. С ее помощью можно объективно учитывать интенсивность питания даже при очень небольших концентрациях корма. Пример подобной работы приводится на рис. 17. Он был поставлен с дафниями *Daphnia longispina*. Кормом служили меченные  $C^{14}$  бактерии. Концентрации бактерий, объемы воды и количество дафний были подобраны так, чтобы за время опыта (7 часов) концентрация бактерий в опытных сосудах существенно не изменялась за счет выедания.

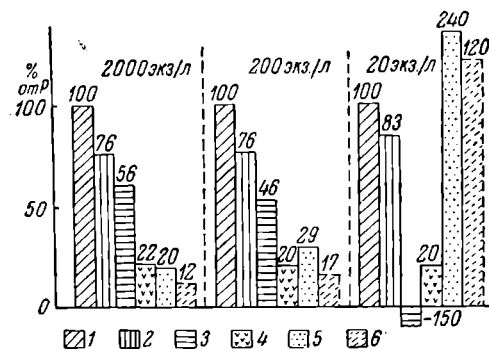


Рис. 19. Влияние концентрации корма (босмины) на соотношение элементов балансового равенства питания у личинок леща (этап  $D_2$ ).

1 — Р; 2 — А; 3 — П; 4 — Н; 5 —  $TC_{14}$ ; 6 —  $TC_{O_2}$ .

величины прекращался при их концентрациях выше 1.7 г/м<sup>3</sup> (рис. 18). Эти концентрации водорослей и бактерий можно принимать как ниж-

границу оптимума концентрации корма, необходимого для нормальной жизнедеятельности рачков. Для диаптомусов концентрация водорослей, соответствующая нижней границе оптимума, лежала в тех же пределах (Маловицкая и Сорокин, 1961).

Определяя экспериментальным путем с помощью  $C^{14}$  оптимальные и минимальные концентрации корма для питания тех или иных массовых видов водных животных, мы тем самым можем получить ценные сведения для суждения об обеспеченности их пищей в природных условиях при ее концентрациях в водоеме, которые учитываются методами гидробиологии (численность и биомасса). Примером может служить исследование, выполненное нами совместно с Д. А. Пановым с целью выяснения связанных между собой вопросов — о пороговых и оптимальных концентрациях корма для личинок леща и об обеспеченности пищей личинок леща в Рыбинском водохранилище. Эти вопросы были подвергнуты изучению в связи с тем, что в водохранилище ряд лет была отмечена большая бедность зоопланктона в период развития личинок рыб.

В опытах с применением  $C^{14}$  был сведен баланс потребления и расходования пищи личинками леща при разных концентрациях корма (босмин). Типичные результаты опытов приводятся на рис. 19 и 20 и в табл. 10. Они показывают, что рацион быстро возрастает с увеличением концентрации босмин от 10 до 500—800 экз./л. Дальнейшее увеличение концентрации не влияет на интенсивность питания. Возрастание количества усваиваемой пищи стабилизируется при концентрации босмин 400—600 экз./л. Эту концентрацию босмин и следует принять нижней границей оптимума для нормального питания личинок в этапах развития D и E.

8 Планктон и бентос

Таблица 10

Баланс потребления, усвоения и трат на обмен у личинок леща при разной концентрации пищи (босмины) (длина личинок 16 мм, сырой вес 49 мг;  $C_r$  корма = 0,0198  $\gamma C$ /имп.;  $W$  — содержание углерода в теле одной личинки = 2360  $\gamma C$ /экз.)

Объем воды в аквариуме, л	Концентрация босмин, экз./л	Р			А					П			Н		Т (метод C <sup>14</sup> )					Т (метод O <sub>2</sub> )				
		R <sub>1</sub> , имп.	P, γC/2 часа/экз.	P/W, %	R <sub>2</sub> , имп.	R <sub>2</sub> + r, имп.	R <sub>2</sub> + r, имп.	A (R <sub>2</sub> + r <sub>0</sub> ), γC/2 часа/экз.	A (R <sub>1</sub> - r <sub>1</sub> ), γC/2 часа/экз.	H, %	Π (A - T <sub>C</sub> ), γC/2 часа/экз.	K <sub>1</sub> (Π/P, %)	K <sub>2</sub> (Δ/P, %)	T <sub>f</sub> , имп.	T <sub>C</sub> , γC/2 часа/экз.	T <sub>C</sub> , имп.	T <sub>C</sub> , γC/2 часа/экз.	T <sub>C</sub> , сут. (% от W)	T <sub>O<sub>2</sub></sub> , γO <sub>2</sub> /чкз.	T <sub>O<sub>2</sub></sub> *, γO <sub>2</sub> /чкз.	T/C, %			
1	20	15	182	3,6	0,15	116	16	132	2,62	2,6	73	—	—	49	0,97	68	89	78	208	21,8	10,5	65,0	17,4	1,26
2	20	30	650	12,9	0,55	433	69	502	9,90	10,8	77	—	—	105	2,07	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	15	100	2010	39,8	1,66	1366	274	1640	32,4	30,5	81	27	32	468	9,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	10	200	2810	53,9	2,36	1960	244	2204	43,7	42,4	78	47	59	580	13,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5	8	400	3890	76,8	3,25	2650	306	2956	58,4	58,0	76	53	70	900	18,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6	4	1000	4250	84,0	3,56	2840	343	3183	62,8	64,8	75	54	72	970	19,2	68	117	93	142	17,6	8,9	—	—	1,04

Примечание. Пересчитано на углерод по ДК-1.

Сравнение величин усвоения и трат на обмен дает возможность установить количество усвоенной пищи, которое личинки могут расходовать на прирост при разных концентрациях корма в воде. Оказалось, что при

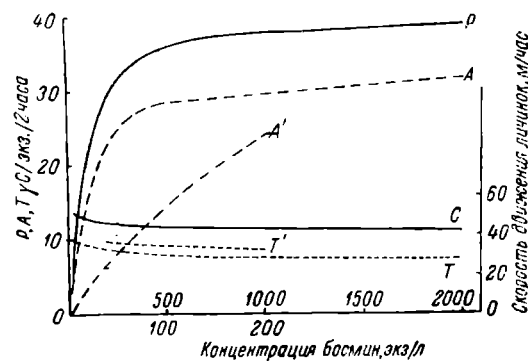


Рис. 20. Зависимость интенсивности потребления корма (P), усвоения (A), трат на дыхание (T) и скорости движения личинки (C) от концентрации пищи в среде.

концентрации босмин ниже 40–50 экз./л потери на дыхание превышают количество усвоенной пищи (рис. 19) и только при больших концентрациях (более 60–70 экз./л) часть усвоенного корма расходуется на прирост. Точка пересечения кривых усвоения и дыхания на графике (рис. 20), построенном относительно концентрации пищи в воде, и дает пороговую концентрацию пищи, ниже которой личинки имеют отрицательный баланс питания и дыхания.

Характерно, что в Рыбском водохранилище, по данным Д. А. Панова, в 1959–1962 гг. концентрация корм

вого (для личинок) зоопланктона в среднем не превышала пороговой концентрации, найденной в опытах. Эти факты указывают на то, что в отдельные годы вполне вероятно частичная гибель или замедление развития личинок в водохранилище от недостатка пищи.

#### Зависимость скорости фильтрации от концентрации водорослей и вопрос об «избыточном» питании

С помощью  $C^{14}$  можно достаточно точно учесть изменение концентрации меченых водорослей и бактерий и рассчитать таким образом выедание. В связи с этим мы использовали радиоуглеродный метод для определения скорости фильтрации у дафний и диаптомусов при разных концентрациях водорослей и бактерий. В этих же опытах определялись:  $C_f/C_1$ , коэффициент использования корма и суточный рацион. Сопоставление всех полученных величин (рис. 21) позволяет заключить, что скорость фильтрации обратно пропорциональна концентрации пищевых частиц. У *Daphnia pulex*, например, скорость фильтрации снижается от 64 мл до 3 мл в сутки при изменении концентрации водорослей *Chlorococcum* от 0.3 до 14.3 г/м<sup>3</sup>.

У *Diaptomus gracilis* скорость фильтрации снижалась от 4.6 до 0.68 мл при повышении концентрации водорослей от 1.4 до 20 г/м<sup>3</sup> (Маловицкий и Сорокин, 1961). Однако снижение скорости фильтрации происходит медленнее, чем возрастание концентрации. Рацион при увеличении концентрации постоянно возрастает. Если проследить в этих опытах за

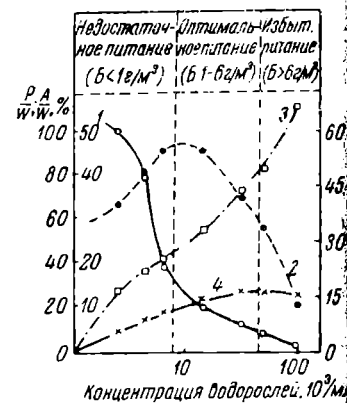


Рис. 21. Зависимость интенсивности и эффективности питания дафний (*Daphnia pulex*) от концентрации водорослей (*Chlorococcum*).

1 — скорость фильтрации, 2 — поедаемость; 3 — потребление; 4 — усвоение.



нием  $C_v/C$  и суточного рациона, то окажется, что до определенного предела ( $4-6 \text{ г/м}^3$ ) увеличение концентрации водорослей не влияет на оиемость. До этого предела увеличение рациона не является «избышным», т. е. потребленная пища нормально усваивается. При дальнейшем растании концентрации рацион ра-г при одновременном снижении ко-эффициента использования. Дафнии не способны дальше снижать скорость фильтрации из-за необходимости дыха-ельных движений. В этих условиях инается «избыточное» потребление, ичина которого равна приросту ра-иа, начиная с той концентрации во-ослей, при которой наблюдается ижение коэффициента использова-и. «Избыточное» потребление насту-ю в наших опытах при очень высо-г концентрациях водорослей, кото-г редко встречаются в водоемах (выше  $7 \text{ г/м}^3$ ) (Монаков и Сорокин, 11). Поэтому следует полагать, что это явление не играет существен-и роли в естественных условиях (Сущеня, 1958; Винберг, 1964).

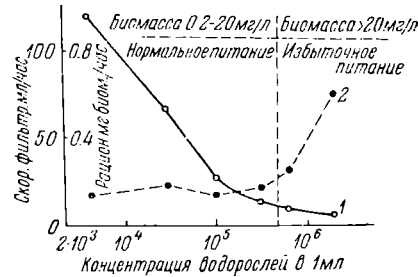


Рис. 22. Зависимость скорости филь-трации и рациона от концентрации водорослей (Chlorella).

1 — скорость фильтрации; 2 — рацион.

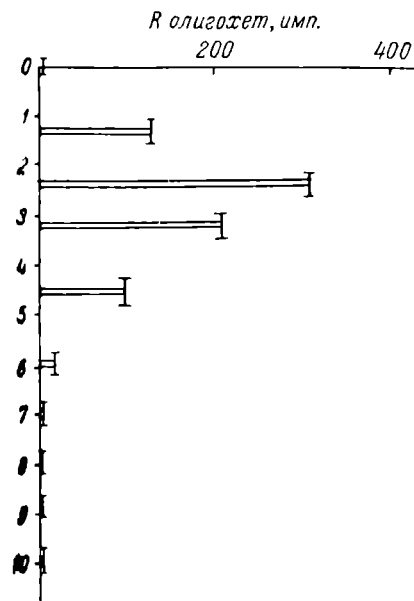


Рис. 23. Интенсивность потребления олигохетами (*Limnodrilus hoffmeisteri*) иловых водорослей, находящихся в прослойках ила на разной глубине от его поверхности.

Аналогичное явление мы наблю-дали в опытах с дрейссеной (рис. 22). Резкое возрастание количества по-требленной пищи наступило лишь при очень высокой концентрации водорослей — около  $7 \cdot 10^5$  кл./мл, когда скорость фильтрации упала до необходимого минимума, поскольку функция фильтрации частично свя-зана у дрейссены с функцией дыха-ния. Но такие высокие concentra-ции водорослей в водоемах встре-чаются исключительно редко.

#### Применение $C^{14}$ для изучения способа питания водных животных

В качестве примера возможного применения  $C^{14}$  для изучения эколо-гических особенностей питания вод-ных животных приведем результаты опытов с олигохетами (Поддубная и Сорокин, 1961). Известно, что оли-гохеты могут очень глубоко прони-кать в толщу ила. Мы попытались выяснить, в какой степени верти-кальные миграции олигохет связаны с поисками пищи и в каком слое

они нормально питаются. Для этого серия цилиндрических аквариумов была заполнена илом таким образом, что в каждом ак-вариуме на определенной глубине находилась прослойка ила, содер-жащего небольшую примесь меченных  $C^{14}$  водорослей или бактерий.

- Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961. Экспериментальное исследование питания с помощью  $C^{14}$ . Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4.
- Мануйлова Е. Ф. 1953. К вопросу о связи развития Кладоцера с пищевым кормом. Докл. АН СССР, т. 90, № 6.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959. К вопросу об усвоении циклоп протококковых водорослей. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Панов Д. А. и Ю. И. Сорокин. 1962. О роли фитопланктона в питании чиннок леща и густеры. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Петина Т. С. 1959. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi*. Тр. Севаст. биол. т. 11.
- Поддубная Т. Л. и Ю. И. Сорокин. 1961. Глубина слоя оптимального питания тубифицид в связи с их перемещениями в грунте. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 10.
- Родина А. Г. 1940. Бактерии и дрожжевые грибки как пища *Cladocera*. Д. АН СССР, т. 29, № 3.
- Родина А. Г. 1948. Бактерии как пища для пресноводных моллюсков. М. биология, т. 17, вып. 3.
- Родина А. Г. 1950. Экспериментальное исследование питания дафний. Тр. союзн. гидробиол. общ., т. 2.
- Родина А. Г. 1957. Возможность использования метода меченых атомов в решении вопроса о избирательности пищи у водных животных. Зоол. журнал, т. 46, № 1.
- Родина А. Г. и А. С. Трошин. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. Докл. АН СССР, т. ХСVIII, № 2.
- Сорокин Ю. И. 1952. Изучение некоторых сторон обмена ацетонотил бактерий с помощью ферментных ядов. Тр. Инст. микробиол. АН СССР, т. 1, вып. 1.
- Сорокин Ю. И. 1959. Роль фосфорных соединений в биоэнергетике бактериального обмена. Микробиология, т. 23, вып. 1.
- Сорокин Ю. И. 1960а. Изотопический эффект при усвоении меченой  $C^{14}$  угл. слоты в процессе фотосинтеза и хемосинтеза. Микробиология, т. 29, вып. 1.
- Сорокин Ю. И. 1960б. Самопоглощения излучения  $C^{14}$  в телах водных беспозвоночных. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Сорокин Ю. И. 1962. Поправки на самопоглощение излучения  $C^{14}$ . Микробиология, т. 31, вып. 1.
- Сорокин Ю. И. и А. И. Мешков. 1958. Применение радиоактивного изотопа  $C^{14}$  для определения усвояемости протококковых водорослей мотыльком *Tendipes plumosus*. Докл. АН СССР, т. 118, № 1.
- Сорокин Ю. И., А. В. Монаков, Э. Д. Мордухай-Болтовская, Е. А. Цихон-Лукашина, Р. А. Родова. 1965. Опыт применения радиоуглеродного метода для изучения трофической роли синезеленых водорослей. В сб.: Экол. и физиол. синезеленых водорослей, изд. «Наука», М.
- Сорокин Ю. И. и Э. Д. Мордухай-Болтовская. 1962. Изучение питания *Asplanchna priodonta* с помощью  $C^{14}$ . Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Сущенко Л. М. 1958. Зависимость скорости фильтрации у планктонных животных от концентрации пищевых частиц. Тр. биол. ст. на оз. Нарочь, т. 1, вып. 1.

- Edmondson W. T. 1961. Secondary production and decomposition. Verh. Internat. Verein. Limnol., Bd. 14.
- Fryer G. 1954. Contributions to our knowledge of the biology and systematic of freshwater *Copepoda*. Schweiz. Zeitschr. Hydrol., Bd. 16.
- Gauld D. 1951. The grazing rates of planktonic *Copepoda*. Journ. of Mar. Biol. Ass. U. K., v. 29, № 3.
- Lindeman K. L. 1942. The trophic-dynamic aspects of Limnology. Ecology, v. 23, № 1.
- Macfadyen A. 1948. The meaning of productivity in biological systems. J. Animal Ecology, v. 17.
- Marshall S. M. and A. P. Orr. 1955. Experimental feeding of the *Copepod* *lanus finmarshicus* of phytoplankton cultures labelled with  $C^{14}$ . Deep Sea Res., v. 3 (suppl.).
- Marshall S. M. and A. P. Orr. 1957. Feeding and digestion of marine *Copepods*. Conf. on radioisotopes. UNESCO, Paris.
- Nauwerck A. 1959. Zur Bestimmung der Filtrate rate Limnischer plankton. Arch. für Hydrobiologie, Suppl., Bd. XXV, H. 1.
- Odum E. P. 1953. Fundamentals of ecology. Philadelphia a. London.

- Richman S. 1948. The transformation of Energy by *Daphnia pulex*. Ecological Monographs, v. 28.
- Rodhe W. 1961. Die dynamik des limnischen Stoff- und Energiehaushaltes. Verb. Intern. Verein. Limnol., Bd. 14.
- Ryther I. H. 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon feeding of *Daphnia magna*. Ecology, v. 35.
- Wiggert W. P. and C. H. Werkman. 1939. Fluoride sensitivity of Propionbacterium as a function of growth condition. Bioch. Journ., v. 33.
- Zobell C. D. and C. B. Faltham. 1938. Bacteria as food for certain marine invertebrates. Journ. of Marine Res., v. 1.
-

# К СИСТЕМАТИКЕ *CHAETOGASTER DIAPHANUS* GRUITH. (*OLIGOCHAETA*, *NAIDIDAE*)

*Ch. diaphanus* Gruith. и близкий к нему *Ch. crystallinus* Vejd. часто встречаются в водоемах разного типа, включая и солоноватые воды. Первые описания обоих видов и переописания их на материале неполовозрелых и половозрелых особей даются в работах прошлого столетия (Gruithuisen, 1828; Udekem, 1861; Tauber, 1873; Vejdovsky, 1884) и начала XX в. (Dihorne, 1923; Stephenson, 1910, и др.). Х. Спербер (Sperber, 1948) довольно подробно характеризует оба эти вида, причем она впервые дает описание половой системы *Ch. crystallinus*. Для различения обоих видов Спербер приводит ряд признаков, наиболее характерные из которых следующие: *Ch. diaphanus* — крупный червь, длина цепочки особей 2.5—25 мм. Головная лопасть слабо развитая, почти незаметная. Длина брюшных щетинок II сегмента 145—350 м. Пищевод короткий, едва различимый. Проток семяприемника имеет расширение. *Ch. crystallinus* мельче. Длина цепочки его особей 2.5—7 мм. Головная лопасть слабо развита и имеет вырезку по средней линии. Длина брюшных щетинок II сегмента 108—165 м. Пищевод ясный, отчетливый, меньше глотки. Проток семяприемника не имеет расширения. Эти же признаки приводит в своем новом определении и О. В. Чекановская (1962).

В водоемах Советского Союза *Ch. diaphanus* — обычный и довольно широко распространенный вид. Сведения о нахождении *Ch. crystallinus* встречаются реже, и почти всегда речь идет о единичных экземплярах. Половозрелые особи этого вида не находились. В ряде случаев найденные особи *Ch. crystallinus* значительно отличались от типичной (по описанию) формы и рассматривались как географическая вариация, но подробно изучены не были (Светлов, 1924). Занимаясь изучением биологии массового в верхневолжских водохранилищах вида *Ch. diaphanus*, мы обратили внимание на то, что все экземпляры, встреченные в пробах, имеют слабо развитую головную лопасть с щелевидной вырезкой по средней линии. Хорошо различимый, но не длинный (меньше длины глотки) пищевод. У молодых неполовозрелых особей длина брюшных щетинок II сегмента варьировала от 120 до 200 м. Все эти признаки характеризуют вид *Ch. crystallinus*.

Для выяснения видовой принадлежности формы, населяющей верхневолжские водохранилища, мы просмотрели 104 живых и 359 фиксированных формалином червей из Рыбинского, Ивановского, Угличского, Череповецкого водохранилищ и Ладожского и Онежского озер. На 14 особях проведены подробные промеры и описания систем органов по сериям сагитальных и фронтальных срезов. Морфологический анализ щетинкового аппарата, половой системы и других органов, имеющих видовые различия, показал, что все просмотренные нами особи полностью уклады-

ются в рамки вида *Ch. diaphanus*, а форма и глубина вырезки на головной лопасти варьируют. Для того чтобы убедиться в том, имеется ли вырезка на головной лопасти у *Ch. diaphanus* из других водоемов Советского Союза, были просмотрены хранящиеся в коллекциях Зоологического музея Вейдовского университета экземпляры *Ch. diaphanus* и *Ch. crystallinus*, собранных и определенных Н. Л. Сокольской из прибрежных вод Белого моря, водоемов Красноармейского района Приморского края, из Глубокого озера и Учинского водохранилища Московской обл., и несколько аппаратов *Ch. diaphanus* и *Ch. crystallinus* из озер Эстонии, переданных Т. Тиммом (пользуюсь случаем изразить этим лицам свою глубокую благодарность). Оказалось, что в этих пробах особи *Ch. diaphanus* имели вырезку на головной лопасти, более четко выраженную, чем *Ch. crystallinus*. Длина же брюшных щетинок II сегмента у просмотренных из этих проб неполовозрелых особей *Ch. crystallinus* варьировала в тех же пределах, что и у молодых неполовозрелых экземпляров *Ch. diaphanus* из наших материалов.

Полученные данные позволили исключить из числа признаков, характерных для *Ch. crystallinus* (Спербер), наличие вырезки на головной лопасти, хорошо различимой на живых особях пищевода и длину брюшных щетинок II сегмента. Сказанное ставит под сомнение существование этого вида в водоемах Советского Союза, вопреки мнению В. Чекаповской (1962). Считать *Ch. crystallinus* синонимом *Ch. diaphanus* мы пока не можем, так как не имеем взрослых особей этого вида из водоемов Швеции, обладающих, по описанию Спербера, существенными отличиями от *Ch. diaphanus* в строении полового аппарата. Считаем целесообразным дать подробный диагноз *Ch. diaphanus*, так как прежние описания этого вида неполны.

**О п и с а н и е.** Размеры тела у неполовозрелых червей: длина цемента (*l*) 2.5—2.8 мм при толщине тела 0.5—1.3 мм; количество сегментов среднего зоонда (*n*) 12—14; количество сегментов одиночной особи (*s*) 15.

У половозрелых длиной 5—17 мм число сегментов 9—11. Диаметр тела в области пояса 1.3—1.5 мм. Максимальное количество зоондов — 10, всего 6. Тело прозрачное, бесцветное. Головная лопасть слабо раздвигается, со щелевидной вырезкой по средней линии. Вырезка хорошо обрисовывается на живом и на фиксированном материале. Форма вырезки варьирует (рис. 1). Глотка длинная и составляет  $\frac{1}{6}$  общей длины тела животного. Пищевод хорошо различим, и его длина составляет  $\frac{1}{8}$  длины глотки (0.25 мм). Кровеносная система в области глотки, как и у *Ch. diaphanus*, по Вейдовскому (Vejdovsky, 1884), представлена свободным дорзальным сосудом, который под надглоточным ганглием разделяется на две ветви. Эти ветви объединяются на брюшной стороне в один сосуд. Глоточный коннектив нет. Дорзальный и вентральный сосуды в районе пищевода

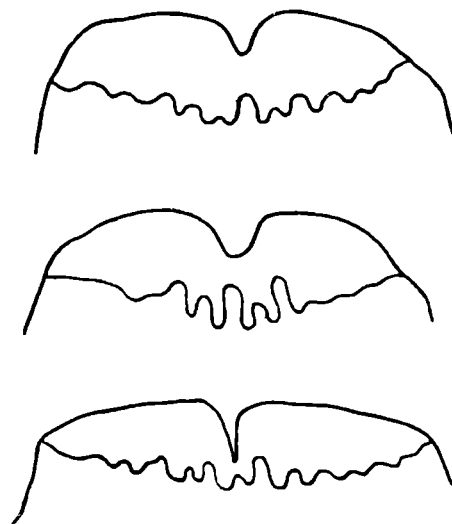


Рис. 1. Изменчивость вырезки на головной лопасти.

связаны парой сильно пульсирующих сосудистых петель. В стенках лудка обе ветви образуют тонкую густую сеть. Статоцист в надглоточных ганглиях имеется. Надглоточные ганглии имеют незначительную выросты спереди и глубокую сзади. Ширина глоточного ганглия 187, длина 62.1 (рис. 2).

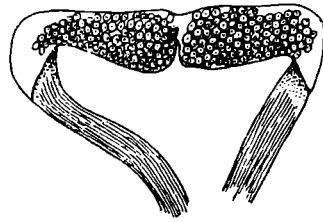


Рис. 2. Надглоточный ганглий.

Щетинковый аппарат. Шноркель в брюшных пучках II сегмента по 6— в остальных сегментах по 5—10. Щетинки двузубые; дистальный зубец длиннее симального. Самые длинные щетинки II сегмента имеют 350  $\mu$  в длину (при ширине 5  $\mu$ ), самые короткие — 120  $\mu$ . Число всего встречаются щетинки длиной 250—2 (при толщине 4.5  $\mu$ ) (рис. 3, а).

В остальных сегментах тела длина щетинок варьирует от 100 до 212  $\mu$  (при толщине 2.8  $\mu$ ) (рис. 3, б). У половозрелых червей в V сегменте пениальные щетинки почти прямые, со слегка крючковидным двузубым дистальным

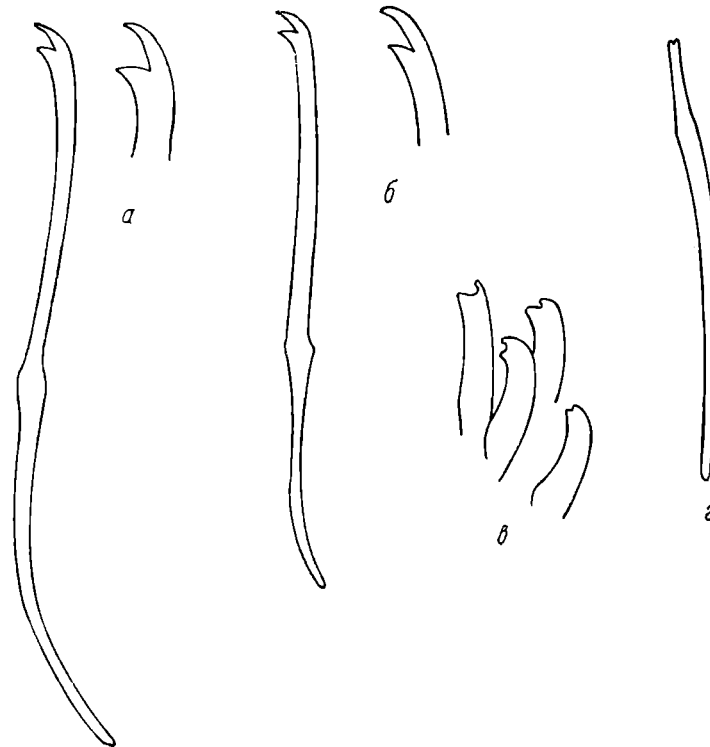


Рис. 3. Щетинки *Chaetogaster diaphanus*.

а — брюшная щетинка II сегмента и ее дистальный конец; б — брюшная щетинка из VIII сегмента и ее дистальный конец; в — пучок пениальных щетинок (дистальные концы); г — пениальная щетинка.

концом, с хорошо развитым дистальным зубцом и слабо развитым симальным. Длина пениальных щетинок 112, толщина 3.5  $\mu$ , но дистальный (рис. 3, в, г). В каждом пучке 2—7 щетинок.

Половая система (рис. 4). Поясок невысокий, в форме муфты, занимает V—VII сегменты. Железистая ткань пояска отсутствует в области мужских пор и пениальных щетинок. Мужские поры рядом с пениальными щетинками (несколько латеральнее). Семенники парные, неравные по величине, прикреплены к задней поверхности диссепимента III/IV в его брюшной части, выдаются в полость IV сегмента в виде округлых или слегка овальных гроздьевидных образований. Длина семенника 56, высота 30, толщина 28  $\mu$ . Яичники крупные, парные, прикреплены к вентральному первому тяжу и септе V/VI, почти сферической формы, раз-

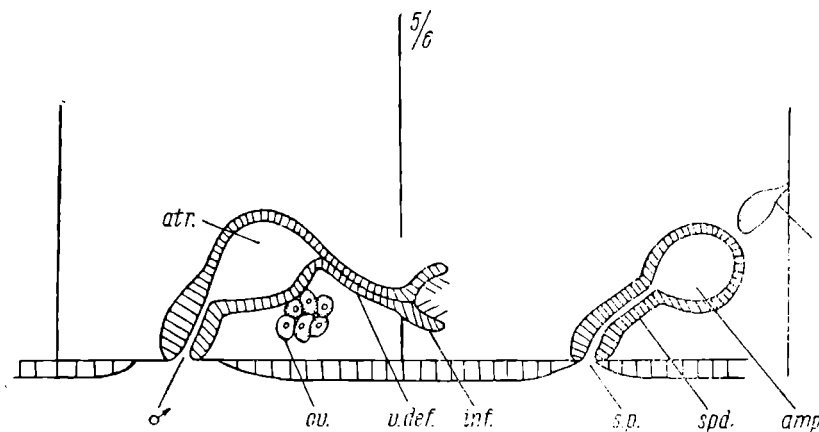


Рис. 4. Схема строения половой системы.

t — семенник; amp — ампула семяприемника; spd. — проток семяприемника; s. p. — отверстие семяприемника; inf. — мужская воронка; v. def. — семяпровод; ou. — личник; atr. — атрий;  $\sigma$  — мужская пора; 5/6 — диссепимент 5/6.

мером  $75 \times 75 \mu$  у живых и  $62.5 \times 62.5 \mu$  у фиксированных. Семенные воронки большие, чашевидные, высотой 42—50, диаметром 87.5—100  $\mu$ , толщиной стенок 11.2—14  $\mu$ . Лежат они на уровне диссепимента V/VI латерально и направлены вперед. Семяпровод не извитой, длиной 100—125  $\mu$  у фиксированных особей и 125—187  $\mu$  у живых. Диаметр его 20, толщина стенок 8.4  $\mu$ . Семяпроводы впадают в переднюю часть атриев. Атрии почти сферической формы у фиксированных червей и овальные у живых. Длина 187—252, диаметр 112—224, толщина стенок 3—12.5  $\mu$ . Семяизвергательный канал прямой, хорошо отграничен от атрия, имеет длину 62—100, диаметр 75, толщину стенок 37.5  $\mu$ . Семяприемники IV сегменте с грушевидной или сферической ампулой (пустые ампулы грушевидной формы, полные — сферической). Длина 150—375, диаметр 50—250  $\mu$  (чаще всего длина 187, диаметр 225  $\mu$ ). Толщина стенок ампулы сильно варьирует в зависимости от ее наполнения и у наполненной составляет 3  $\mu$ . Проток семяприемника длиной 87—125, диаметром 37  $\mu$ , исключая место около отверстия, где он расширяется до 56—62  $\mu$  (считая за столбчатый эпителий). Высота расширения 55—60  $\mu$ .

Местонахождение. Верхневолжские водохранилища с прибами. Череповецкое водохранилище. Река Ковжа. Онежское и Ладожское озера. Мелкие водоемы и речки на побережье Рыбинского водохранилища.

Широко распространенная фитофильная форма. Обитает в прибрежной полосе водоемов, среди водорослей макрофитов, на глубине от 0.3 до 4 м,

чаще в нитчатых водорослях, на стеблях хвоща и осоки, реже — на плавающих листьях водяной гречихи, рдеста и ежеголовника.

**Распространение.** СССР: бассейн Белого моря, озера Капили, Ленинградская обл., озера Онежское и Ладожское, Латвия (р. Даугава), Минская обл., Московская обл., оз. Галичское, Рязанская обл., бассейн Волги, водоемы окрестностей Орджоникидзе Северо-Осетинской АССР, оз. Севан, Западно-Казахстанский край, Томская обл., оз. Телецкое, бассейн р. Амура. Европа, Азия, Сев. Америка (по Чеченовской, 1962).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Светлов П. Г. 1924. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермский губернии. К фауне и экологии сем. *Aeolosomatidae*, *Naididae*. Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском ун-те, т. 3, вып. 5.
- Чеченовская О. В. 1962. Водные малощетинковые черви фауны СССР. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Dehorne A. 1923. Observations sur *Chaetogaster diaphanus* a maturité sexuelle. C. R. Soc. Biol., t. 88, Paris.
- Gruithuisen E. V. P. 1828. Über die *Nais diaphana* und *Nais diastrophus* in dem Nerven- und Beutsystem derselben. Nova Acta phys.-med. Acad. Leop. Carol. Nat. Cur. Bonn, Bd. 14.
- Sperber Ch. 1948. A taxonomical study of the *Naididae*. Zool. Bidrag från Uppsala, Bd. XXVIII.
- Stephenson J. 1910. Studies on the aquatic *Oligochaeta* of the Punjab. R. Ind. Mus., v. 5.
- Tauber P. 1873. Om Naidernes Bygning og Kjønnsforhold. Naturhist. Tidsskr. København, v. (3) 8.
- Udekem J. 1861. Notices sur les organes genitaux des *Aeolosoma* et des *Chaetogaster*. Bull. Acad. R. Belg., Ser. 2, t. 12.
- Vejdovsky F. 1884. System und Morphologie der Oligochaeten. Praga.



**НАБЛЮДЕНИЯ НАД ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ  
*SPHAERIUM CORNEUM* L. (MOLLUSCA,  
LAMELLIBRANCHIA)**

Для выяснения жизненного цикла сфериид удобны небольшие водоемы или изолированные участки водоемов, где вся популяция находится в поле зрения наблюдателя. Материалом для настоящей статьи послужили наблюдения, произведенные в 1964 г. над роговыми шаровками — *S. corneum* L., обитающими в небольшом ручье Волжского плеса Рыбинского водохранилища близ Борка. *S. corneum* локализуются в бочагах, где при замедлении течения происходит осаждение влекомых водой частиц и создаются условия, благоприятные для питания фильтраторов, каковыми являются сферииды.

По наблюдениям Тиля (Thiel, 1926a—1926c), в Гамбургской гавани этот вид дает в год два поколения: осенне-весеннее, появляющееся осенью, перезимовывающее, размножающееся и отмирающее летом, и летнее, появляющееся летом, размножающееся и отмирающее осенью. Часть более молодых особей этого поколения может перезимовывать с эмбрионами в марсупиях. Таким образом, продолжительность жизни у *S. corneum* превышает года.

В наших условиях, по наблюдениям прошлых лет, появление молодежи перезимовавших шаровок начинается в мае. У крупных особей *S. corneum*, размером от 8 мм и больше, еще зимой часть зародышей достигает длины около 3 мм, т. е. размеров, при которых они рождаются. Неоднократно наблюдалось рождение молодежи собранными зимой шаровками вскоре после помещения их в сосуды с водой комнатной температуры.

В 1964 г. наблюдения были начаты в июне. На вариационной кривой длины створок моллюсков, собранных 25 VI (см. рисунок), видны две группы. 65% популяции имело длину от 3 до 5 мм, 20% — от 8 до 9 мм, 15% имело промежуточные размеры и не вошло в эти размерные группы. Первая группа была представлена особями, народившимися с весны до момента наблюдения, вторая — размножающимися перезимовавшими моллюсками. Особи с промежуточными размерами были народившиеся осенью перезимовавшие моллюски (осенне-весеннее поколение, по терминологии Тиля). 15% всей популяции имели размеры от 2.5 до 3.5 мм и, следовательно, были новорожденными (табл. 1). Процесс нарождения молодежи продолжался с нарастающей интенсивностью, 6 VII новорожденные составляли 20% популяции, а все поколение весны и лета 1964 г. — 72%. Перезимовавшие особи частью отмерли, а частью продолжали расти.

Интенсивность отрождения молодежи снизилась к августу. В начале августа поворожденные составляли 9% популяции и граница между перезимовавшим и весенне-летним поколениями стерлась. В начале сентября новорожденные составляли 7%. Так как большая часть перезимовавшего

поколения отмерла (из 382 особей только 4 могли быть отнесены к перемывавшему поколению), то, очевидно, молодь происходила от весенне-летнего поколения. В популяции преобладали особи длиной около 4 мм.

У моллюсков, раковина которых достигает длины 5 мм, наблюдаются марсупии с оформленными эмбрионами. По данным Окада (Okada, 1931) у *Musculium heterodon* марсупии проходят три ступени развития: 1) первичный марсупий, содержащий дробящиеся яйца; 2) вторичный марсупий, содержащий гаструлы; 3) третичный марсупий, содержащий оформленные эмбрионы. То же наблюдается и у других сфериид. При массовых просмотрах под биноклем первые две стадии ускользают от внимания наблюдателя, но третичные марсупии с оформленными эмбрионами хорошо заметны.

Таблица 1

Процент новорожденных и средняя длина *S. cornutum* в разные сроки 1964 г.

Дата наблюдений	% новорожденных	Средняя длина, мм
25 VI	15	5.53
6 VII	20	5.33
8 VIII	9	6.11
3 IX	7	5.02
19 IX	4	5.10
12 XI	0	7.20

Тиль (Thiel, 1926b) обнаружил зародышей у еще не родившихся эмбрионов и высказал предположение, что в них проникают яйца родительской особи. Бетгер (Boettger, 1961) сообщает о многочисленных случаях неотения *Pisidium*. Окада отмечает, что у *Musculium heterodon* гонады заметны у особей размером 2.5 мм, т. е. почти новорожденных. Наблюдались марсупии на ранних стадиях развития у особей *S. cornutum* размером менее 4 мм. Очевидно, половое созревание у *S. cornutum* наступает очень рано.

при размерах 3—4 мм, а размножаться (производить на свет молодь) они начинают по достижении длины раковины 8 мм. У подавляющего большинства крупных особей можно обнаружить эмбрионы в течение всего года. В отличие от видов рода *Pisidium*, у которых эмбрионы находятся примерно в одной стадии развития и рождение моллюсков происходит одновременно, у *Sphaerium* и *Musculium* наблюдается постепенное созревание эмбрионов и рождение молодежи.

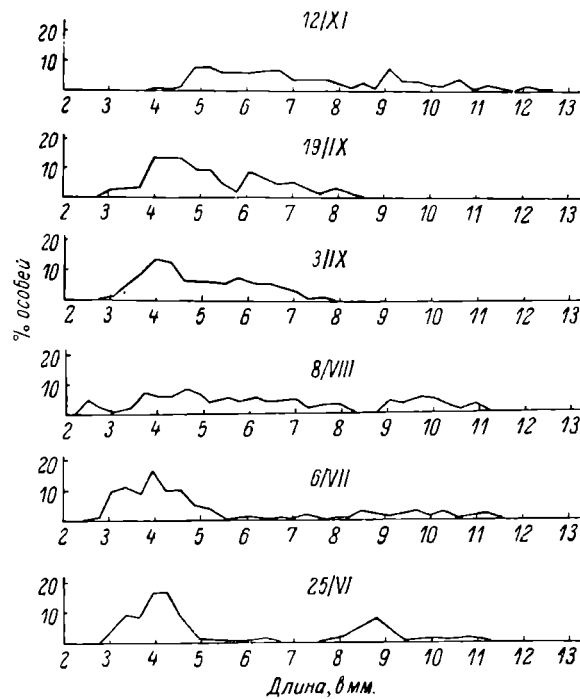
В сентябре интенсивность отрождения молодежи снизилась, но даже 19 IX новорожденные составляли 4% популяции. Размножалась часть весенне-летнего поколения. В конце сентября и в октябре встречались створки погибших крупных особей, что, по всей вероятности, свидетельствовало об отмирании успевшей принести потомство части весенне-летнего поколения.

В отличие от наблюдавшихся Тилем в Гамбургской гавани массового осеннего отрождения молодежи и отмирания летнего поколения, в наших условиях эти процессы выражены слабо и большая часть шаровок, родившихся весной и летом, остается зимовать с эмбрионами в марсупии. Таким образом, большая часть наших особей имеет продолжительную жизнь около года, а поколение, названное Тилем «летним», в наших условиях немногочисленно.

Рост шаровок не прекращался не только в сентябре, но и в октябре (см. рисунок). Бочаг замерз 5 XI. Зимой рост шаровок прекращается, как это было установлено и Тилем для Гамбургской гавани, расположенной в значительно более мягком климате. К зиме установилась такая картина: 12 XI новорожденных не было вовсе, 27% особей достигло длины 9—12 мм, а средняя длина возросла до 7.2 против 5.1 мм, отмеченной 19 I.

В связи с изучением жизненного цикла мы произвели некоторые наблюдения над питанием *S. corneum*. В сентябре при температуре воды до 9° тех моллюсков кишечника были наполнены (табл. 2). При дальнейшем снижении температуры в отдельных случаях встречались шаровки с наполненными кишечниками, но уже при температуре 7° до 40—50% моллюсков имели пустые кишечники. Питание шаровок не прекращалось полностью и подо льдом, при температурах, близких к 0°, когда в отдельных случаях у 10—36% особей кишечника содержали пищу. В конце ноября через 25 дней после заимания бочага) была обнаружена пища в кишечниках у 36% особей, при этом у 16% кишечника были наполнены сильно. Поскольку у *S. corneum* в зимнее время не наблюдается прироста, питание в этих условиях нужно считать поддерживающим. В профундали глубоких озер, где в течение года сохраняется высокая температура, обитают некоторые виды *Pisidium*, и такая температура позволяет им питаться, расти и размножаться. В отличие от *Musculum lacustre* Müller, переносивших зимовку в анабиотическом состоянии и образующих специальную размерную группу в виде молоди величиной с новорожденных, *S. corneum* зимой не впадает в состояние покоя и частично продолжает питаться. Зимой встречаются особи всех размеров, кроме новорожденных.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.



Вариационные кривые длины створок *Sphaerium corneum* L. в разные сроки.

Таблица 2

Встречаемость особей *S. corneum* с кишечниками, содержащими пищу осенью и зимой 1964 г.

1. Жизненный цикл *S. corneum* не превышает года. Как и в Гамбургской гавани, в наших условиях *S. corneum* имеет два поколения, но ницы между ними выражены слабо; преобладает зимующее поколение, срок жизни которого приближается к году.

2. Отрождение молодежи начинается весной, когда размножаются перезимовавшие крупные особи. Максимум отрождения приходится на июль, а в октябре этот процесс прекращается. Осенью размножаются успешно вырасти до 8 мм и более особи, родившиеся весной и летом, но большая часть этих особей остается зимовать с эмбрионами в марсупиях.

3. Отмирание перезимовавших особей происходит после отрождения молодежи, — наиболее интенсивно в июле, — а к сентябрю все перезимовавшее поколение отмирает. Осенью отмирает также незначительная часть моллюсков, родившихся весной и летом и успевших принести потомство.

4. В отличие от *Musculium lacustre* Müller, перезимовывающих в биотическом состоянии в виде молодежи размером с новорожденных, *S. corneum* не имеет обособленной размерной группы для перенесения зимы. Подо льдом встречаются особи всех размеров, кроме новорожденных.

5. При понижении температуры воды до 7° всегда у части особей песчаники не наполнены, что свидетельствует о понижении интенсивности питания. Однако питание полностью не прекращается и во время зимы при температуре, близкой к нулю.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Boettger C. R. 1961. Zur Systematik der in die Gattung *Pisidium* C. Pfeiffer recheneten Muscheln. Arch. Molluskenkunde, Bd. 90, № 4/6.
- Okada K. 1935. Some Notes on *Musculium heterodon* (Pilsbry), a freshwater valve. II. The Gill, The Breeding Habits and the Marsupial Sac. Sci. Rep., Tokyo Imp. Univ., Ser. 4, v. 9.
- Thiel 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.
- Thiel M. E. 1926b. Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum* L. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.
- Thiel M. E. 1926c. Die Vermehrung von *Sphaerium corneum* im Hamburger Hafen. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.

# О МЕХАНИЗМЕ ФИЛЬТРАЦИИ О ПИТАНИИ СФЕРИИД (*MOLLUSCA, LAMELLIBRANCHIA*)

Двустворчатые моллюски сем. *Sphaeriidae* дышат и питаются, пропуская воду через мантийную полость. Они могут отфильтровывать самые мелкие частицы, вплоть до бактерий. Учитывая их способность образовывать большие скопления, можно считать, что они играют большую роль в водоемах в качестве биофильтров. По данным А. Ф. Алимова (1965), особь *Sphaerium rivi-  
la* Lam. размером около 1 мм способна за час про-  
фильтровать до 100 мл воды. По нашим наблюдениям, особь *S. corneum* L. размером около 7 мм профильтровала за час около 64 мл воды со взвесью хлореллы.

Механизм фильтрации двустворчатых подробно рассмотрен К. А. Воскресенским (1948) на примере мидии. Описанный К. А. Воскресенским ресничный аппарат ресничных нитей у мидии обычно сходен с описанным Окада (Okada, 1935) у сферииды *Musculium heterodon* (Pilsbry). Пеннак (Pennak, 1953) дает схему движения осажденных частиц внутри мантийной полости сфериид, очень похожую на описанную К. А. Воскресенским для мидии.

Мы наблюдали процесс фильтрации воды у *Sphaerium corneum* L., *Musculium lacustre* (Müll.), *Pisidium casertanum* (Poli), *P. henslowanum* (Sheppard), *P. subtruncatum* Malm и *P. obtusale* Jenyns. Наши наблюдения о движении осажденных частиц в общем согласуются со схемой, предложенной Пеннаком (рис. 1). В дополнение к данным этого автора можно добавить, что ряды ресничек, создающих ток воды, у сфериид имеются

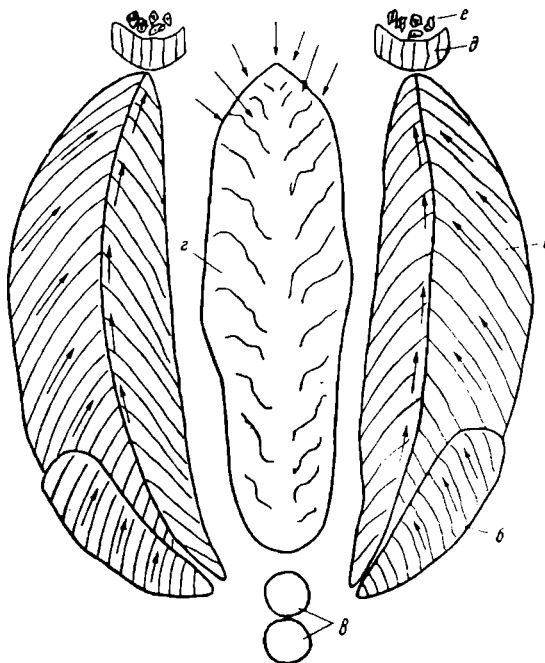


Рис. 1. Схема движения осажденных частиц у *Sphaerium corneum*.

а — внешняя поверхность нисходящих пластинок передних жабер; б — внешняя поверхность восходящих пластинок задних жабер; в — внутренние отверстия сифонов; г — нога; д — рот; е — рот; ж — рот; з — рот; и — рот. Стрелками показано направление движения осажденных частиц.

не только на жабрах и мантии, но и на ноге. С помощью этих рес в значительной мере осуществляется ток воды от переднего конца моллюска к заднему. Ресничный аппарат ноги способствует засасыванию воды через отверстие в мантии, образуемое в передней части моллюска на месте выхода ноги, что особенно важно для односифонных форм *Pisidium*. У односифонной формы *P. casertanum* мы наблюдали, как во время фильтрации на нижней поверхности ноги появляется желобок, по которому движется вода (рис. 2).

У односифонных форм *Pisidium* вода в мантийную полость поступает через «окно» в мантии, чаще образуемое в передней части моллюска и

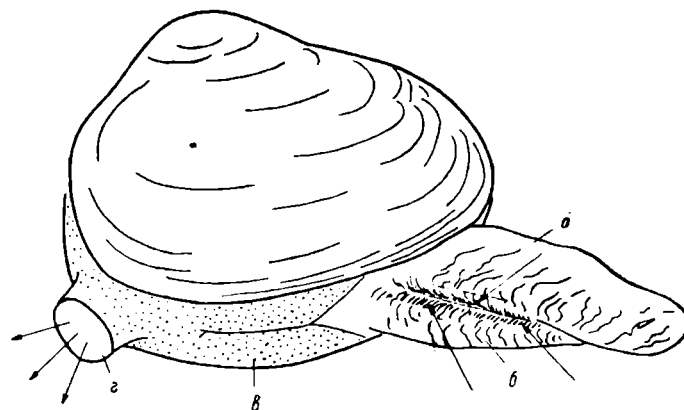


Рис. 2. Движение воды по желобку на нижней поверхности ноги у односифонной формы *Pisidium casertanum*.

а — нога; б — желобок; в — край мантии; г — анальный сифон. Стрелками указано направление токов воды.

выхода ноги (рис. 2, в). Виды *Sphaerium* и *Musculium* также могут засасывать воду через «окно» при закрытом жаберном сифоне (рис. 4). И моллюск засасывает воду одновременно и через сифон и через «окно». Одна и та же особь, в зависимости от условий, может фильтровать по-разному, пользуясь то сифоном, то «окном» в мантии, то одновременно и тем и другим. Положение животного при фильтрации также различно. Моллюск может фильтровать, находясь верхушкой раковины вверх и поставив ногу; в других случаях он фильтрует, лежа на верхушке и упираясь ногой, иногда лежа на боку. *Sphaerium corneum*, *Musculium lacustre*, *Musculium obtusale* и другие формы, обитающие в мелководьях и среди зарослей, могут фильтровать, подвесившись нижним краем к пленке поверхности натяжения воды (верхушкой вниз), подобно легочным гастроподам.

Края мантии и сифоны контролируют токи входящей и выходящей воды. Сферииды быстро реагируют на вносимые в сферу действия сифона (или образований, заменяющих сифоны) вещества. Реакция может быть положительной и отрицательной.

При введении пипеткой суспензии детрита или воды, насыщенной наннопланктоном, сферииды быстро ориентируют сифоны в направлении потока. При введении токсических веществ (формалин, спирт) или попадании в поток крупных частиц шаровки мгновенно прекращают засасывание воды, путем быстрого втягивания сифонов и сжатия стенок мантии создают обратный ток и извергают уже засосанные порции воды.

У сфериид при фильтрации можно наблюдать избирательность в отношении всасывания частиц и сепарирующее действие краев мантии и жаберного сифона. При кормлении шаровок и горошинок бактериально-инфузорной взвесью (наннопланктоном) можно видеть, как мелкие инфузории втягиваются внутрь мантийной полости, а крупные отбрасываются.

По Пеннаку, сферииды питаются органическим детритом, фито- и зоопланктоном. По нашим наблюдениям, сферииды отвергают даже крупных инфузорий. Возможно, Пеннак имеет в виду какие-либо крупные виды, которые могут потреблять мезопланктон. Тот же автор сообщает, что ротовые лопасти сепарируют подводимые к ним частицы и отбрасывают непереваримые и что непереваримые частицы или просто избыток взвеси отбрасываются также еще и не доходя до ротовых лопастей. Непереваримый материал в виде агглютинатов вываливается между створками около втяжного (жаберного) сифона. По нашим наблюдениям, агглютинаты могут выделяться не только у втяжного сифона, но также в передней и средней части мантийной щели (чаще в месте выхода ноги) (рис. 3).

Тиль (Thiel, 1926) полагал, что *Sphaerium corneum* L. питаются оседающим детритом. В загрязненной сточными водами Гамбургской гавани детрит, видимо, служил основным пищевым компонентом для *S. corneum*.

Нами при вскрытиях кишечника этого вида были обнаружены детрит, водорослевые клетки и бактерии. Иногда водоросли преобладали в содержимом кишечника. Среди водорослей были диатомовые, зеленые и перидиновые. Потребление сфериидами простейших не вызывает сомнения, но они в кишечниках очень быстро разрушаются и образуют аморфную массу. Живущий в мелких болотистых лужах *Pisidium obtusale*, видимо, потребляет преимущественно простейших и бактерий, также плохо различимых в кишечниках. У *P. henslowianum*, *P. casertanum* и *P. subtruncatum* мы находили в кишечниках детрит, бактерии и водорослевые клетки.

Для решения вопроса об усвояемости и пищевой ценности водорослей были произведены некоторые лабораторные наблюдения.

*Musculium lacustre* (Müller) содержался в чашках Коха в течение 4 дней. В чашку помещалось по 3 молодых особи с длиной раковины 1.4–3.8 мм (взрослые достигают 7 мм). Моллюски, при ежедневной смене

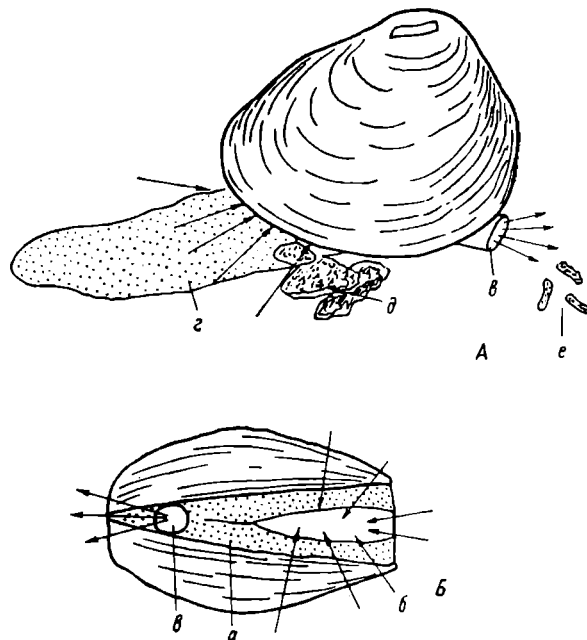


Рис. 3. Фильтрация у односифонных форм *Pisidium*.

А — моллюск фильтрует в положении верхушкой вверх, выпустив ногу; Б — моллюск фильтрует в положении верхушкой вниз, нога втянута. а — край мантии; б — «окно» в мантии; в — анальный сифон; г — нога; д — агглютинаты; е — фекалии. Стрелками показаны токи воды.

среды, кормились бактериально-инфузорной взвесью, культурой *Chlorella* и культурой *Ankistrodesmus*. Средний линейный прирост при кормлении бактериально-инфузорной взвесью составил 22%, культурой *Chlorella*

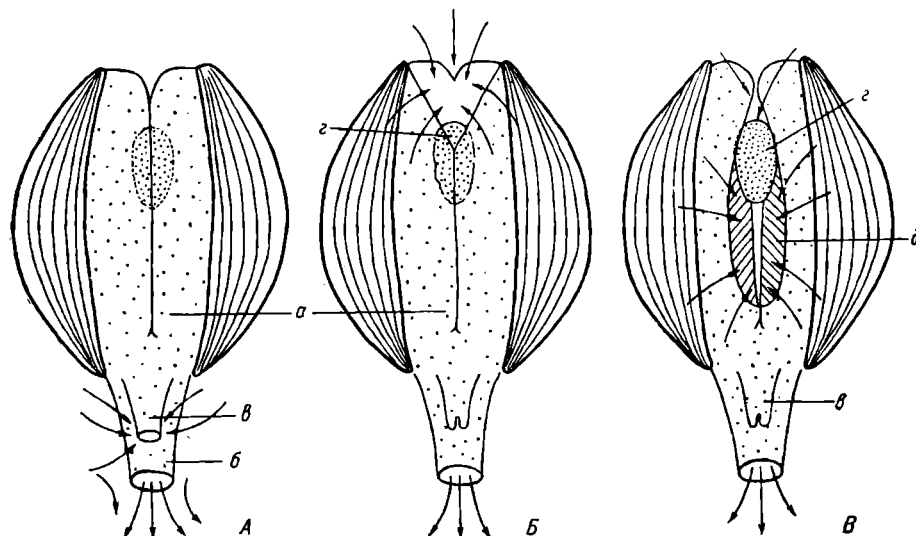


Рис. 4. Положение краев мантии при фильтрации у *Musculium lacustre*.

А — края мантии сомкнуты, открыты оба сифона; Б — моллюск фильтрует под поверхностью воды верхушкой вниз при закрытом жаберном сифоне, вода поступает через «окно» в мантии на переднем конце моллюска; В — то же, что и в случае Б, — края мантии не сомкнуты, «окно» большое. а — край мантии; б — жаберный сифон; в — анальный сифон; г — нога; д — жабры.

*rella* — 35%, а культурой *Ankistrodesmus* — 22.5%. В средах с водорослевыми культурами произошло отрождение молоди, чего не наблюдало в среде с бактериально-инфузорной взвесью. Аналогичные наблюдения

Таблица 1

Влияние концентрации взвеси хлореллы на скорость фильтрации *S. corneum* (длина раковины около 7 мм)

Концентрация водорослей		Скорость фильтрации, мг/час
число клеток в 1 мл	биомасса, мг/л	
7350	0.31	64
25000	1.05	44
50000	2.10	25
100000	4.20	11
300000	12.60	11
$1 \cdot 10^6$	42.10	4.7
$3 \cdot 10^6$	126.30	1.2

6%, а культурой *Ankistrodesmus* — 2%. Таким образом, этот вид дает больший прирост при кормлении бактериально-инфузорной взвесью. Как уже отмечалось, в кишечниках собранных в природе *P. obtusale*

были произведены над *Pisidium subtruncatum* Malm и *P. obtusale* Jenyns. Питание первого из этих видов изучалось в течение 29 дней. Средний линейный прирост при кормлении бактериально-инфузорной взвесью составил 14%, культурой *Chlorella* — 18%, а культурой *Ankistrodesmus* — 20.6%. Как и в случае с *Musculium lacustre*, *Pisidium subtruncatum* дал большие приросты в средах с водорослевыми культурами. Наблюдения над *P. obtusale* продолжались 19 дней. При кормлении бактериально-инфузорной взвесью средний линейный прирост составил 10%, культурой *Chlorella*



не встречали водорослевых клеток. Молодь была получена только в среде с бактериально-инфузорной взвесью.

Наши наблюдения подтвердили способность сфериид потреблять водоросли и установили различие в питании отдельных видов. Тем не менее, опыты следует рассматривать как предварительные. С количественной стороны данные опытов не вполне точны в силу того, что не удалось полностью избежать угнетающего влияния условий содержания. Кроме того, водорослевые культуры не были бактериально чистыми.

Были также поставлены кратковременные опыты по определению зависимости скорости фильтрации и величины усвоения углерода у *Sphaerium corneum* от концентрации клеток *Chlorella*, меченных радиоактивным углеродом. Методика опытов достаточно подробно описана в

работах Л. М. Маловицкой, А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (Маловицкая и Сорокин, 1961; Монаков и Сорокин, 1961).

Моллюски в количестве 10 экз. помещались в сосуды объемом 2 л. Опыты длились полтора-два часа при температуре 13—15°C.

Как видно из табл. 1, скорость фильтрации у *S. corneum* находится в обратной зависимости от концентрации водорослей.

Из табл. 2 видно, что усвоение водорослей возрастает с увеличением концентрации, но гораздо медленнее, чем ее увеличение.

Этот опыт также носит провизорный характер. Надо полагать, что увеличение усвоения при какой-то оптимальной концентрации прекратится. Недостаток материала не позволил поставить опыт в более широком масштабе.

Таблица 2

Влияние концентрации взвеси хлореллы на величину усвоения у *S. corneum* (длина раковины около 9.7 мм)

Концентрация водорослей		Скорость фильтрации, мл/час	Величина усвоения, мг/час
число клеток в 1 мл	биомасса, мг/л		
7900	0.33	46	$3.64 \cdot 10^{-6}$
23700	1.00	52	$5.45 \cdot 10^{-6}$
47400	2.00	35	$7.4 \cdot 10^{-6}$
474000	20.00	32	$11.3 \cdot 10^{-6}$
$2 \cdot 10^{-6}$	85.00	5	$19.85 \cdot 10^{-6}$

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А. Ф. 1965. О скорости фильтрации моллюсков рода *Sphaerium*. Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии (тез. докл.), сб. II, изд. «Наука», М.—Л.
- Поскресенский К. А. 1948. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря. Тр. ГОИН, вып. 6 (18), Гидрометеопиздат, М.—Л.
- Маловицкая Л. М. и Ю. И. Сорокин. 1961. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (Crustacea, Copepoda) с помощью  $C^{14}$ . Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Okada K. 1935. Some notes on *Musculium heterodon* (Pilsbry), a freshwater Bivalve. II. The Gill, the Breeding Habits and the Marsupial Sac. Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ., Ser. 4, v. 9.
- Pennek R. W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. New York.
- Thiel M. E. 1926. Weitere Mitteilungen zur Lebensweise von *Sphaerium corneum* L. Mitteil. aus d. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus., Hamburg.

## О СКОРОСТИ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ ДРЕЙССЕНОЙ

Скорость фильтрации воды дрейссеной (*Dreissena polymorpha* Palla) разными авторами определялась по разности концентраций взвеси в начале и в конце опыта (Воскресенский, 1957; Кондратьев, 1963; Качанова, 1965) что возможно лишь в условиях лабораторного опыта. Результаты опыта над моллюсками в лаборатории использовались для оценки воздействия дрейссены на воду естественного водоема. Однако пока неясно, насколько это законно.

На протяжении 1963 и 1964 гг. нами были разработаны некоторые способы определения скорости фильтрации в лабораторных условиях и естественных водоемах. Описание этих опытов приводится ниже. Радиоуглеродный вариант опыта определения скорости фильтрации по разности концентраций взвеси в начале и в конце эксперимента был выполнен под руководством и при непосредственном участии Ю. И. Сорокина.

В этом варианте скорость фильтрации определялась наиболее распространенным способом — по изменению концентрации взвешенных частиц в начале и в конце опыта. В качестве взвешенного материала использовались клетки хлореллы и крупных бактерий, предварительно помеченные радиоизотопом углерода ( $C^{14}$ ). С этой целью водоросли выращивали на среде, содержащей меченый  $C^{14}$  карбонат, а бактерии — на минеральной среде с меченой  $C^{14}$  глюкозой и отделяли от среды центрифугированием. Скорость фильтрации устанавливалась в кратковременных (1—3-часовых) опытах, в которых определялось снижение дрейссеной концентрации взвешенных водорослей и бактерий. В аквариумы емкостью 4 л вносили взвесь меченой хлореллы или бактерий, после чего туда сажали моллюсков, отловленных из Рыбинского водохранилища и адаптированных к условиям опыта в течение нескольких суток. В начале опыта и далее через каждый час из аквариумов отбирались пробы воды (по 50 мл), которые отфильтровывались через мембранный фильтр. Пробы отбирались после осторожного перемешивания воды и осаднения фекалий. Возможные погрешности, связанные с осаждением взвеси во время опыта, учитывались при помощи контрольного аквариума, в который животных не подсаживали. Убыль концентрации корма пропорциональна разности радиоактивности корма на фильтрах в начале и конце опытов ( $r_n - r_k$ ). Поэтому, пользуясь формулой Гоулда (Gould, 1951) и подставив значения радиоактивностей вместо концентраций, нетрудно вычислить скорость фильтрации ( $f$ ), т. е. объем воды, профильтрованный дрейссеной в единицу времени,

$$f = \frac{v (\lg r_n - \lg r_k)}{t \cdot \lg e},$$

где  $v$  — объем воды (мл), приходящийся на одного моллюска,  $t$  — продолжительность опыта в часах.

В другом варианте лабораторного опыта скорость фильтрации определялась по количеству частиц, втягиваемых моллюском с водой через дюймовый сифон в единицу времени. При этом нужно было знать концентрацию этих частиц в воде.

Наблюдения над дрейссеной производились в кристаллизаторах под окуляром МБС-2 при увеличении в 16 раз. Поскольку в условиях опыта под микроскопом взвесь видна лишь при определенном освещении проходящим светом, определение концентрации взвеси необходимо было проводить непосредственно в опытном сосуде. Для этого в пределах окулярной сетки или ее части подсчитывались одновременно видимые в данном увеличении частицы. Зная площадь окулярной сетки, глубину резкости микроскопа и количество частиц в пределах сетки, можно определить концентрацию взвеси в воде. Учет количества взвешенных частиц производился перед раструбом вводного сифона моллюска. В течение одной минуты подсчитывалось количество частиц, попадающих с водой во вводной сифон. Скорость фильтрации вычислялась по формуле

$$f = \frac{s \cdot h \cdot k_1}{k_2 \cdot t},$$

где  $f$  — скорость фильтрации ( $\frac{\text{м}^3/\text{экз.}}{\text{час}}$ );  
 $s$  — площадь окулярной сетки ( $\text{мм}^2$ );  
 $h$  — глубина резкости микроскопа ( $\text{мм}$ );  
 $k_1$  — количество частиц, попавших во вводной сифон моллюска;  $k_2$  — количество частиц в пределах окулярной сетки;  $t$  — время наблюдения за фильтрацией (мин.).

В качестве взвешенного материала была использована смесь детрита и моллюсков в концентрации видимых в микроскоп частиц 50—100 шт./ $\text{мм}^3$ . Для опытов, которые производились при температуре 20—22° С, были использованы моллюски, отловленные зимой 1963 г. в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. В. И. Ленина. Интенсивность фильтрации была определена у 52 особей весом от 10 до 2200 мг и соответственно длиной от 1 до 28 мм, над которыми произведено 370 определений скорости фильтрации.

В третьем варианте опытов наблюдения производились уже не в лабораторных, а в полевых условиях на Пяловском водохранилище летом 1964 г. Предпосылкой для разработки методики были следующие рассуждения. По концентрации сестона в воде, об интенсивности фильтрации дрейссены можно судить по количеству агглютинатов (скоплений, выбрасываемых из мантийной полости) и экскрементов, накапливаемых моллюском в единицу времени.

Скорость фильтрации в водоеме определялась следующим образом. Широкую стеклянную воронку помещалась капроновая дель с ячейей № 1, которая свисала внутрь воронки (рис. 1). На патрубок воронки надевалась резиновая трубка, в свободный конец которой вставлялась пробирка. На дель задним концом книзу помещалась живая дрейссена. В контрольной воронке на дель накладывались створки раковин отмершей

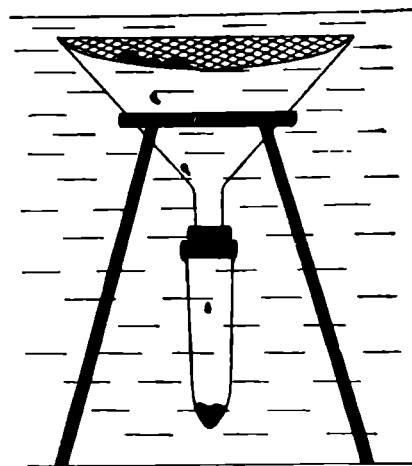


Рис. 1. Воронка для сбора агглютинатов и экскрементов дрейссены в водоеме.

особи. Контрольная установка служила для определения количества оседающей из воды взвеси. Опытные и контрольные воронки устанавливались в водоеме на подставке или подвешивались. Агглютинаты, экскременты и осаждающаяся из воды взвесь накапливались в пробирке. В конце опыта пробирки снимались, содержимое их отфильтровывалось на мажущий фильтр диаметром 30 мм. Фильтры высушивались, доводились до постоянного веса и взвешивались на торсионных весах с точностью до 0.5 мг. По разности весов фильтра со взвесью и фильтра без взвеси определялся сухой вес содержимого пробирок. Концентрация сесстон в воде, в которой велся опыт, учитывалась путем профильтровывания определенного объема воды сквозь такие же фильтры. Скорость фильтрации вычислялась по выведенной нами формуле

$$f = \frac{v \cdot (g - g_1)}{gv \cdot t \cdot n},$$

где  $v$  — объем воды (мл), профильтрованной сквозь фильтр для определенной концентрации взвеси;  $gv$  — вес (мг) взвеси в этом объеме воды;  $g$  — (мг) агглютинатов, экскрементов и осевшей взвеси в опыте;  $g_1$  — вес осевшей взвеси в контрольном опыте;  $t$  — продолжительность опыта в часах;  $n$  — количество моллюсков в опыте. Результаты опытов проведенных с применением этой методики, получены при температуре воды в водоеме 20—21° С. Перед каждым опытом в течение нескольких часов проводилась адаптация животных к условиям опыта.

Результаты проведенных опытов представлены в табл. 1.

Таблица 1

Скорость фильтрации воды (мл экз./час) особями дрейссены разной длины при низкой концентрации взвеси, благоприятном кислородном режиме и температуре воды 20—22° С

Длина моллюсков	Способ определения скорости фильтрации			
	изотопный		микроскопический	с помощью воронок в водоеме
	водоросли	бактерии	летрит-водоросли	сесстон водохранилища
30	—	—	—	50
28	64	43	66	—
22	45	45	61	—
17	17	37	35	29
14	11	14	21	—
10	—	—	7	—
8	8	5	—	—
7	—	—	3	—
4	1	3	—	—
2	—	—	—	0.14

Наблюдается некоторое расхождение в данных, полученных разными способами. Эти расхождения могут быть объяснены различием условий в каждом опыте, различием физиологического состояния животных. Однако полученные результаты в общем сходны и свидетельствуют о том, что все эти способы могут быть использованы для выяснения скорости фильтрации.

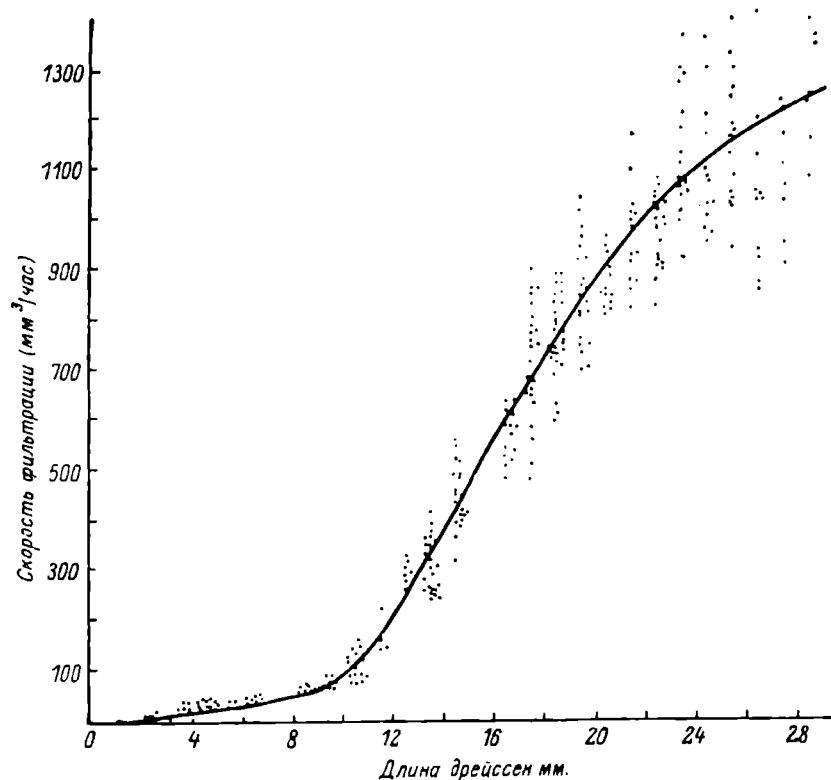


Рис. 2. Скорость фильтрации (мм³/экз. мин.) дрейссены разного размера.

Можно привести несколько примеров, поясняющих возможности приведенных выше способов определения скорости фильтрации воды дрейссеной.

С помощью микроскопического метода была исследована скорость фильтрации воды особями разного размера (рис. 2). Как отмечали И. Кондратьев (1963) и А. А. Качава (1965), между размером моллюсков и количеством профильтрованной ими воды нет прямой пропорциональной зависимости. Однако микроскопическим методом нами получена четкая зависимость между размером моллюсков и скоростью фильтрации.

Несмотря на пригодность и точность микроскопического метода для определения скорости фильтрации у моллюсков разного размера в прозрачной воде, им невозможно воспользоваться при повышенной концентрации взвеси, так как в этих условиях невозможно производить подсчет частиц, попадающих во вводной сифон дрейссены. В этом случае в ла-

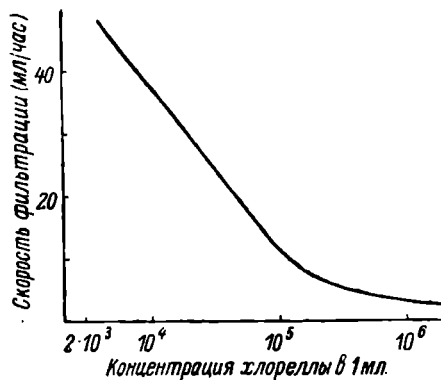


Рис. 3. Зависимость скорости фильтрации (мл/экз. час) дрейссен длиной 22 мм от концентрации хлореллы.

бораторных опытах неплохие результаты можно получить методом, основанным на учете разности концентраций взвеси в начале и в конце опыта. Радиоуглеродный вариант методики имеет преимущества перед калориметрическим и весовым (два последних варианта наиболее часто употребляют в лабораторных опытах с моллюсками) своей повышенной точностью, быстротой определений, возможностью расчета баланса потребленной пищи и т. д. На рис. 3 представлены результаты опытов, проведенных этим методом. При увеличении концентрации взвеси (хлорелла) интенсивность фильтрации снижается. Возможность определения скорости фильтрации в водоеме

позволяет выявить реакцию моллюсков на различные условия окружающей среды в местах их обитания. Например, при высокой концентрации взвеси в воде рыбных прудов близ Пялского водохранилища моллюски разного размера почти фильтровали приблизительно равные объемы воды. Исключение составляли лишь самые мелкие особи, которые фильтровали воды значительно меньше, чем крупные (табл. 2).

Отмечено, что при резком понижении температуры воды в водоеме и ухудшении кислородного режима скорость фильтрации воды моллюсками снижается.

Таким образом, тремя разными методами были получены сходные данные скорости фильтрации воды моллюсками разного размера. Поэтому результаты изучения фильтрационной деятельности дрейссены в лабораторном опыте можно переносить на моллюсков, живущих в водоеме. Однако для определения скорости фильтрации в естественных водоемах на наш взгляд, лучше воспользоваться предложенной нами выше методикой.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенский К. А. 1957. Интенсивность водообмена у дрейссены. Труды докл. совещ. по биол. проблемам новых водоемов, Горький.
- Качанова А. А. 1965. Роль дрейссены в осветлении воды Учинского водохранилища и канала. В сб.: Вопр. гидробиол. I Съезд Всесоюз. гидробиол. обществ, М.—Л.
- Кондратьев Г. П. 1963. О некоторых особенностях фильтрации у пресноводных моллюсков. Научные докл. высшей школы, Биол. науки, № 1.
- Gould D. T. 1951. The grazing rate of planctonic Copepods. Journ. Marine Biol. Ass. Plymouth., v. 29, № 3.

# ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА У ПРЭСНОВОДНЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Количество кислорода, потребляемого животным в единицу времени, характеризует уровень его обмена. В литературе имеется много данных по определению количества кислорода, потребляемого брюхоногими моллюсками, обитающими в водоемах (Винберг и Беляцкая, 1958, 1959, 1961; Цихон-Луканина, 1958; Brand, Nolan a. Mann, 1948; Brand a. Mehler, 1953; Berg, 1952, 1953, 1961; Berg a. Ockelman, 1959). Исходя из этих наблюдений, эти авторы пришли к разным заключениям о соотношении интенсивности обмена у легочных и переднежаберных моллюсков. Г. Г. Винберг и Ю. С. Беляцкая полагают, что уровень обмена у подкласса *Prosobranchia* и подкласса *Pulmonata* одинаков. По их мнению, переднежаберные и легочные одного и того же веса потребляют равное количество кислорода за определенный промежуток времени.

Г. Бранд с сотрудниками и Е. А. Цихон-Луканина считают, что переднежаберным брюхоногим моллюскам присущ более низкий уровень обмена, чем легочным.

Расхождение данных по интенсивности обмена у жаберных и легочных моллюсков обусловлено, по-видимому, различием методик, применявшихся для измерения количества потребляемого животными кислорода. Г. Г. Винберг и Ю. С. Беляцкая помещали моллюсков в замкнутые, наполненные водой сосуды, определяя снижение концентрации растворенного кислорода за время опыта. Такая методика ставит легочных моллюсков в неблагоприятные условия, поскольку в этих условиях исключается атмосферное дыхание, на которое приходится 30—40% всего потребленного моллюсками кислорода (Jones, 1961). Кроме этого, указанные авторы допустили существенные погрешности в обработке полученных результатов. Так, зависимость между обменом и весом тела у брюхоногих моллюсков Г. Г. Винберг и Ю. С. Беляцкая выражают формулой  $Q = a \cdot w^k$ , где  $Q$  — общий обмен, выраженный в мл кислорода, потребляемого одной особью за час при 20°;  $w$  — вес одной особи (в г);  $a$  и  $k$  — константы, отражающие уровень обмена и степень зависимости его от веса тела. Именно:  $k$  есть тангенс угла наклона прямой, проведенной через логарифмы эмпирически найденных величин потребленного животным кислорода, к оси абсцисс;  $a$  — константа, характеризующая уровень обмена, показывающая, сколько кислорода потребляется за час одним животным весом 1 г). Поскольку на логарифмическом графике эмпирические точки ложатся на прямую, применимость этой формулы в данном случае вызывает сомнения и можно считать, что найденная авторами величина 0.75 соответствует действительности. Что касается константы  $a$ , то Г. Винберг и Ю. С. Беляцкая приводят только экстремальные значения. Поэтому попытки авторов рассматривать максимальное значение, рав-

ное 0.31, как характеристику среднего уровня обмена у моллюсков в родных условиях, хотя бы и в первом приближении, неубедительны. Они опираются на балансовые расчеты, сделанные на основании материала А. П. Сушкиной (1949) по росту обыкновенного прудовика *Limnaea stagnalis* для подтверждения реальности значения  $a_{\max}=0.31$ . Но эти расчеты, дали завышенную величину, ибо при этом не было учтено, что весовой прирост моллюсков приводился А. П. Сушкиной, включая раковины, а величина  $a_{\max}=0.31$  рассчитана Г. Г. Винбергом и Ю. С. Ляцкой лишь для веса мягких частей тела моллюсков. По нашим расчетам,  $a_{\max}=0.15$  мг  $O_2$ /г/час, т. е. это значение в два раза меньше указанного авторами. Следовательно,  $a_{\max}=0.31$  не может характеризовать уровень обмена у гастропод.

С. Бранд с сотрудниками и Е. А. Цихон-Луканина определяли дыхание гастропод манометрическим способом, который позволяет учитывать атмосферное, так и легочное дыхание. Кроме того, в 1964 г. нами была сделана работа по определению потребляемого гастроподами кислорода радиоуглеродным методом. Полученные последним методом данные подтвердили, что уровень обмена у переднежаберных моллюсков выше, чем у легочных. Рассмотрим эти материалы.

Определялось дыхание следующих брюхоногих моллюсков: из *Prosobranchia* — *Bithynia tentaculata*; подкл. *Pulmonata* — *Limnaea stagnalis* и *Coretus corneus*. Предварительно эти животные метились  $C^{14}$  меченой водорослью *Chlorella pyrenoidosa*, убитые нагреванием. Животные пересаживались в сосуды с немеченым кормом для освобождения кишечника от меченого корма. Далее животные делились на группы. Первая группа животных служила для определения обреченности удельной активности выдыхаемой углекислоты ( $C_r$ ), а вторая для постановки основного опыта по определению газообмена путем выделения меченой углекислоты ( $r$ ).

Опыты по определению величины  $C_r$  ставили в замкнутых сосудах, заполненных водой, очищенной от  $CO_2$ . Из воды после часовой экспозиции в ней моллюсков отгонялась выделенная ими меченая  $CO_2$ . Отделение  $CO_2$  и определение  $C_r$  производили по схеме, принцип которой описан ранее (Сорокин, 1960). Величину  $C_r$  выражали в  $10^{-6}$  мг С/имп.

Основные опыты по определению интенсивности газообмена проводили в открытых аквариумах емкостью 1 л, заполненных фильтрованной водой из пруда, имеющей рН 8.2. На дно аквариумов вносили дафний в качестве корма. В аквариумы помещали меченных  $C^{14}$  моллюсков. Каждые 3 часа из аквариумов отбирали пробы воды по 10 мл, в которых после их фильтрации через мембранный фильтр № 3 осаждали углекислоту и бикарбонаты в виде  $BaCO_3$ . В осадке  $BaCO_3$  определяли радиоактивность  $C^{14}$  (с поправкой на самопоглощение). Последняя величина соответствовала радиоактивности углекислоты в имп./экз., выделенной моллюсками за 3 часа ( $r$ ). Абсолютную величину интенсивности газообмена ( $D$ ) рассчитывали по формуле  $D=r \cdot C_r \cdot 10^{-6}$  мг С/экз. за 3 часа, где  $r$  — радиоактивность выдыхаемой углекислоты,  $C_r$  — величина, обратная ее удельной активности. Всего было поставлено 4 серии опытов, в которых участвовало по 10 особей каждого вида животного. Температура в аквариумах составляла  $25^\circ C$ .

Результаты опытов представлены в табл. 1. Как видно из данных этой таблицы, результаты, полученные при использовании радиоуглеродного метода для определения интенсивности газообмена у брюхоногих моллюсков, подтверждают данные, полученные в предшествующих работах манометрическим методом. Они показывают, что уровень обмена легоч-



Таблица 1

Интенсивность газообмена брюхоногих моллюсков (за 3 часа при 25° С)

Вид моллюска	Количество углерода * в 1 экз., мг	Вес одного животного, г	Ср. 10 <sup>-6</sup> мг/имп.	г, имп./экз.			Выделение CO <sub>2</sub> , мг/С		Поглощено O <sub>2</sub> , ** мг	
				макс.	мин.	средн.	на 1 экз.	на 1 мг углерода тела	на 1 экз.	на 1 г веса
<i>Lymnaea stagnalis</i> . . .	5.66	0.180	36.0	2840	2330	2585	0.093	0.017	0.246	1.36
<i>Physa corneus</i> . . . .	4.28	0.140	38.0	1170	928	1049	0.039	0.009	0.102	0.73
<i>Lymnaea tentaculata</i> . .	4.80	0.140	36.0	903	600	751	0.027	0.006	0.071	0.51

\* Определено мокрым сжиганием.

\*\* Рассчитано по количеству выделенной CO<sub>2</sub> с использованием ДК-1.

Моллюсков намного выше уровня обмена переднежаберных моллюсков. Особенно велика эта разница у представителя легочных моллюсков *Lymnaea stagnalis*, с одной стороны, и представителя переднежаберных *Bithynia tentaculata*, с другой. Что касается легочного моллюска катушки *Physa corneus*, то уровень обмена этого животного хотя и выше уровня обмена битинии, но эта разница не так значительна, как у первых животных. Следует отметить, что соотношение интенсивности обмена у рассмотренных видов животных такое же, как и соотношение интенсивности питания этих же моллюсков. По-видимому, указанные различия в уровне обмена и интенсивности питания рассмотренных видов связаны с образом жизни моллюсков. Битиния питается не только с помощью радулы, также и фильтрационным способом, что позволяет этому животному вести малоподвижный образ жизни, а следовательно, затрачивать меньше энергии. Катушка и прудовик питаются только с помощью радулы, что заставляет их находиться в постоянном движении, соскабливая пищу; однако катушка обладает слабым ротовым аппаратом, который позволяет нагребать лишь мягкую пищу в рот; прудовик же имеет сильную радулу и мощные челюсти, которые позволяют ему поедать и твердую пищу, добывание которой затрачивается значительно больше энергии, чем добывание мягкой пищи. Вероятно, поэтому интенсивность обмена прудовика выше, чем у катушки.

Чтобы окончательно убедиться в порочности метода замкнутых сосудов, применяемого некоторыми авторами для определения интенсивности обмена у легочных моллюсков, мы провели опыты, выясняющие влияние дыхания атмосферным воздухом пульмонат на некоторые стороны жизнедеятельности, а именно на интенсивность питания, рост и выживаемость, которые, как известно, тесно связаны с интенсивностью обмена животных.

Интенсивность питания легочных моллюсков при кожном и смешанном дыхании определялась методом взвешивания пищи до и после опыта (Шукина, 1949) для крупных моллюсков и радиоуглеродным — для мелких. Пищей прудовикам служили живые листья *Lemna trisulca*, для речной катушки — *Cladophora* sp., для остальных видов животных — *Morella pyrenoidosa*, меченная C<sup>14</sup> и убитая нагреванием. Изоляция моллюсков от атмосферного воздуха производилась следующим образом. Суд с животными наполнялся доверху водой, обтягивался редким газом, ставился в другой, больший по размеру сосуд с водой таким образом,

чтобы над газом был слой воды. Следовательно, моллюски не имеют возможности подниматься к урезу и набирать воздух в свое легкое. Для отбора взрослых животных следующих весов: *Limnaea stagnalis* — 3000 мг, *Coretus corneus* — 3000 мг, *Planorbis contortus* — 7.5 мг, *Planorbis* — 25 мг, *Anisus vortex* — 6.5 мг. Моллюски содержались при колебаниях  $\pm 2^\circ$ . Результаты представлены в табл. 2.

Т а б л и ц а

Интенсивность питания легочных моллюсков при кожном и смешанном дыхании (относительный среднесуточный рацион, %)

Вид моллюска	Количество исследованных животных	Кожное дыхание			Смешанное дыхание		
		макс.	мин.	средн.	макс.	мин.	средн.
<i>L. stagnalis</i> . . . . .	12	1.4	0.15	0.72	8.5	2.6	5.3
<i>C. corneus</i> . . . . .	12	1.5	0.4	0.86	3.2	0.9	2.0
<i>P. contortus</i> . . . . .	50	225.0	24.2	64.2	272.0	29.7	72.8
<i>P. planorbis</i> . . . . .	24	19.9	7.7	11.6	40.8	11.4	21.7
<i>A. vortex</i> . . . . .	24	2.9	0.5	1.4	11.2	1.6	4.3

У всех видов моллюсков интенсивность питания при кожном дыхании меньше, чем при смешанном. Особенно велика эта разница у прудовика: у катушек она выражена слабее.

Рост легочных моллюсков при кожном и смешанном дыхании изучался в течение месяца. Пищей животным служил детрит, взятый из прудовой зоны Рыбинского водохранилища. Вода в опытных сосудах менялась каждые три дня, одновременно давался свежий корм. Опыты проводились при температуре около  $20^\circ\text{C}$ . Результаты опытов представлены в табл. 3.

Т а б л и ц а

Месячный прирост легочных моллюсков при кожном и смешанном дыхании

Вид моллюска	Количество исследованных животных	Кожное дыхание				Смешанное дыхание		
		размер, мм		прирост, мм	смертность, %	размер, мм		прирост, мм
		начало	конец			начало	конец	
<i>L. stagnalis</i> . . . . .	12	11.3	—	—	100	11.3	12.3	1.0
<i>P. contortus</i> . . . . .	30	1.5	2.9	1.4	54	1.5	3.1	1.6
<i>A. vortex</i> . . . . .	16	2.5	4.4	1.9	25	2.4	4.7	2.3
<i>Giraulus albus</i> . . . . .	12	2.6	3.0	0.4	33	2.6	3.8	1.2

Молодь прудовиков, которая дышит растворенным в воде кислородом кожным способом, при изоляции от воздуха погибает на третий день; при смешанном же дыхании прудовики растут хорошо; смертность среди них не наблюдалась. Катушки растут также и при кожном дыхании, но медленнее, нежели при смешанном. Смертность молодежи катушек при кожном дыхании возрастает.

Выживаемость легочных моллюсков в лабораторных условиях при кожном и смешанном дыхании изучалась в продолжение одного месяца. В опытах участвовало по 10 особей каждого вида. Пищей служил детрит. Для улучшения кислородного режима в опытные сосуды вносились живые водные растения. Пища и вода менялись каждые 3—5 суток. Результаты представлены в табл. 4.

Т а б л и ц а 4  
Процент выживших особей легочных моллюсков при кожном и смешанном дыхании

Дата	Тип дыхания	<i>L. stagnalis</i>	<i>C. corneus</i>	<i>P. planorbis</i>	<i>A. vorlex</i>	<i>P. contortus</i>
2 VIII	Н а ч а л о о п ы т а					
5 VIII	Кожное	0	70	80	70	60
	Смешанное	100	100	100	100	100
8 VIII	Кожное	0	70	80	70	60
	Смешанное	100	100	100	100	100
12 VIII	Кожное	0	70	80	50	60
	Смешанное	100	100	100	100	100
16 VIII	Кожное	0	70	80	50	50
	Смешанное	100	100	100	100	100
21 VIII	Кожное	0	70	80	50	50
	Смешанное	100	100	100	100	100
27 VIII	Кожное	0	70	70	40	50
	Смешанное	100	100	100	80	90
2 IX	Кожное	0	0	70	30	40
	Смешанное	100	100	100	80	80

Катушки лучше переносят отсутствие воздуха, нежели прудовики, которые гибнут без него на третий день. Среди катушек более выносливы к отсутствию атмосферного воздуха *Planorbis planorbis*; выживаемость остальных видов катушек к исходу месяца невелика.

Очевидно, для нормальной жизнедеятельности легочных моллюсков необходимо, наряду с кожным дыханием, дыхание атмосферным воздухом. Легочные моллюски могут некоторое время, а катушки — довольно длительное время существовать исключительно при кожном дыхании, однако в этом интенсивность питания у них меньше, рост замедлен, а выживаемость понижена по сравнению с таковыми при смешанном дыхании.

Таким образом, достоверность данных Г. Г. Винберга и Ю. С. Беляц-кого, К. Берга и К. Окельмана об интенсивности обмена у легочных моллюсков и об ее соответствии уровню обмена у переднежаберных моллюсков очевидно сомнительна, поскольку эти авторы использовали для проведения опытов замкнутые сосуды. В условиях кожного дыхания пульсации, как было показано выше, находятся в угнетенном состоянии, что условно снижает интенсивность их обмена.

Для суждения об уровне обмена брюхоногих моллюсков надо, по-видимому, ориентироваться на данные, полученные манометрическим или диоксида углерода методом.

## ЛИТЕРАТУРА

- В и н б е р г Г. Г. и Ю. С. Б е л я ц к а я. 1958. Зависимость интенсивности обмена от общих размеров тела у пресноводных брюхоногих моллюсков. Бюл. Инст. биол. БССР за 1957 г., вып. 3, Минск.
- В и н б е р г Г. Г. и Ю. С. Б е л я ц к а я. 1959. Соотношение интенсивности обмена и веса тела у пресноводных моллюсков. Зоол. журнал, т. XXXV вып. 8.
- В и н б е р г Г. Г. и Ю. С. Б е л я ц к а я-П о т а е н к о. 1963. Суточный интенсивности газообмена у пойкилотермных животных. Зоол. журнал, т. X вып. 11.
- С о р о к и н Ю. И. 1960. Определение изотопического эффекта при усвоении мн. углекислоты в процессе фотосинтеза и хемосинтеза. Микробиолог. т. XXIX, вып. 2.
- С у ш к и н а А. П. 1949. Питание и рост некоторых брюхоногих моллюсков. Тр. союзн. гидробиол. общ., т. I.
- Ц и х о н - Л у к а н и н а Е. А. 1958. Питание некоторых пресноводных *Gastropoda*. Тр. Мосрыбвтуза, т. IX.
- B e r g K. 1952. On the oxygen consumption of *Ancylidae* (*Gastropoda*) from an ecological point of view. Hydrobiologia, v. 4, № 3.
- B e r g K. 1953. The problem of respiratory acclimatisation, illustrated by experiment with *Ancylus fluviatilis* (*Gastropoda*). Hydrobiologia, v. 5, № 4.
- B e r g K. 1961. On the oxygen consumption of some freshwater snails. Verh. Inter. Vereinig. Limnol., № 14.
- B e r g K. and K. W. O s k e l m a n. 1959. The respiration of freshwater snails. Journ. Exp. Biol., v. 36, № 4.
- B r a n d T. and K. M e h l m a n. 1953. Relations between pre- and postanaesthetic oxygen consumption and oxygen tension in some fresh water snails. Biol. Bull., v. 104, № 3.
- B r a n d F., M. N o l a n and E. M a n n. 1948. Observations on the respiration of *Australorbis glabratus* and some other aquatic snails. Biol. Bull., v. 95, J.
- J o n e s J. D. 1961. Aspects of respiration in *Planorbis corneus* L. and *Lymnaea stagnalis* L., *Gastropoda* — *Pulmonata*. Comp. biochem. physiol., v. 4.

# ПРИБРЕЖНЫЕ ВЕТВИСТОУСЫЕ РАКООБРАЗНЫЕ ЧЕРЕПОВЕЦКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

На Череповецком водохранилище собран материал, позволяющий судить о развитии прибрежной фауны в первый и второй год существования этого водохранилища.

Пробы брались зарослечерпателем и трубчатым дночерпателем на глубине менее 1 м. Их данные суммировались и выражены в пересчете на объемный метр ( $1 \text{ м}^3 + 1 \text{ м}^2$  дна) (Смирнов, 1963).

В первый год существования Череповецкого водохранилища заросли длинных растений почти отсутствовали, зато на всех станциях в прибрежной не была залитая луговая или лесная растительность. Видовой состав *Cladocera* оказался богатым, на первый год было найдено 37 видов прибрежных ветвистоусых рачков, на второй — 24 вида (табл. 1). Среди них следует отметить нахождение *Acroperus harpae* f. *frigida* Ekman, *Chydorus sphaericus* f. *caelatus* Schoedler.

В первый год существования водохранилища прибрежная зона обследовалась в августе, в сентябре и в октябре (табл. 2).

В августе 1963 г. обилие прибрежных ветвистоусых было особенно большим и повсеместным. По ходу лодки у берега в любом месте Череповецкого водохранилища можно было видеть кипящих ветвистоусых рачков. Средняя биомасса *Cladocera* составляла  $32 \text{ г/1 м}^3 + 1 \text{ м}^2$ . Исключение составлял участок водохранилища, прилежащий к Белому озеру (Рохино), где уровень поднялся незначительно, фауна участка была бедной (несколько десятков  $\text{мг/1 м}^3 + 1 \text{ м}^2$ ). В 1963 г. *Cladocera* составляли основную часть от общей биомассы прибрежной фауны (табл. 2).

Среди ветвистоусых наибольшего обилия достигла *Daphnia pulex* (биомасса до 80 г, численность до 290 тыс. особей). Было также очень много *Ceriodaphnia laticaudata* (биомасса до 2.6 г, численность до 260 тыс. особей), *Simoccephalus vetulus* (биомасса до 33.3 г, численность до 140 тыс. особей), сравнительно меньше было *Eurycercus lamellatus* (биомасса до 0.6 г, численность до 33 тыс. особей) (все цифры на  $1 \text{ м}^3 + 1 \text{ м}^2$ ). Средние биомассы указаны в табл. 2. Такое мощное размножение *Cladocera* можно связать с тем, что повсеместно были залиты деревья с листвой и лесные участки с опавшими листьями, разложение которых обеспечивало обильное питание рачков.

В лаборатории при содержании в колбах с опавшими листьями за 3 дней один экземпляр *Daphnia pulex* дал прирост до 230 особей (на листьях осины), один экземпляр *D. longispina* дал прирост до 140 особей (на листьях березы). Однако *Chydorus sphaericus* при содержании с листьями не размножался.

Видовой состав *Cladocera* в прибрежье Череповецкого водохранилища определялся их стойкостью к недостатку кислорода. В первой половине

Таблица 2 (продолжение)

Дата	Daphniidae	Polyphemidae	Bosmina	Все Cladocera	Ostracoda	Cyclopoida	Calanoida	Hydracarina	Chironomidae	Insecta	Oligochaeta	Hydrina	Gastropoda	Hydridae	Вся фауна, * кроме Kotaloria L'votzoi
------	------------	--------------	---------	---------------	-----------	------------	-----------	-------------	--------------	---------	-------------	---------	------------	----------	---------------------------------------

Череповецкое водохранилище

	29442	591	7	32345	41	331	5.2	3.2	1579	125	4208	0	23	7	38667
VIII 1963															
IX 1963	2509	7	12	7754	16	44	14	2	8991	796	4635	0	11147	104	33603
X 1963	578	0	0.3	3155	1.3	29	51	0	180	98	153	0	1214	0	4880
IX 1964	634	1924	75	3813	10	493	28	6	29	1199	759	0	2103	6.2	8325

Горьковское водохранилище (конец июля—август)

	7	0	5.4	16.1	0	36	0	0	33	0	0	0	0	0	89
1956															
1958	285	0	0	8825	43	544	0	0	5869	7303	403	1627	9860	336	34630
1959	561	0	16	1068	144	266	0	597	203920	5245	209	41129	5010	0	257620
1960	253	0	0.1	2993	814	45	0	1122	7965	350	0	4232	761	35	18320
1961	748	0	2	1907	234	481.8	0	153.6	109.8	79.4	86.2	0	136	4	3200

Для *Eurycercus lamellatus*, *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *Camptocercus rectirostris*, *Chydorus sphaericus* минимум  $O_2$  лежит в пределах 1.3—1.9 (при 20°) (Богатова, 1962). В соответствии с этим в массовом развитии ветвистоусых рачков хидориды не занимали первостепенного положения.

В иных кислородных условиях вспышка обилия ветвистоусых на первый год существования может определяться развитием *Eurycercus lamellatus*, судя по имеющимся наблюдениям для первого года существования Горьковского и Куйбышевского водохранилищ (Болдина, 1960, 1961; данные Э. Р. Чернышевой).

Найденные в изобилии в прибрежье Череповецкого водохранилища в августе 1963 г. *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *C. rotunda* и *C. megalops* — одна самка найдена Л. А. Луферовой) не отмечались в составе прибрежной фауны других Волжских водохранилищ (Smirnov, 1963), а также не были встречены и в Череповецком водохранилище в 1964 г. Интересно отметить, что все эти виды найдены в дельте Волги (данные А. А. Косовой).

Нужно также отметить, что в августе значительная часть *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia laticaudata*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus* имели эфипии. Было много самцов *Daphnia pulex*. *Eurycercus lamellatus* был крупным — наибольшая длина не превышала 2.8 мм.

В зоопланктоне открытых частей Череповецкого водохранилища в августе довольно много было *Daphnia pulex*, — очевидно, за счет поступления из прибрежья, где она в основном концентрировалась. В прибрежье обращало внимание значительное количество хищных олигохет *Naididae*, питающихся почти исключительно ветвистоусыми рачками.

В сентябре всеобщий замор прошел. Несмотря на это, биомасса прибрежной фауны несколько понизилась, очевидно в связи с начавшимся обычным осенним спадом. *Daphnia pulex* повсеместно исчезла, уступив место *D. longispina*, причем биомасса *D. longispina* не превышала 0.3 г, численность не превышала 2.2 тыс. Средняя биомасса *D. longispina* была в сентябре 0.03 г. Других дафний было по-прежнему очень мало.

Исчезли *Ceriodaphnia laticaudata*, *C. rotunda*, уступив место *C. pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*. В сентябре *C. reticulata* достигла биомассы 0.3 г и численности до 43.2 тыс., *C. quadrangularis* — биомассы 0.3 г и численности до 38.4 тыс., *C. pulchella* — биомассы 0.1 г и численности до 11.5 тыс., т. е. в каждом случае меньше августовского обилия *C. laticaudata*.

Обилие *Simocephalus vetulus* уменьшилось — наибольшая биомасса, отмеченная в сентябре, была 9 г, численность до 41.8 тыс.

Наибольшая биомасса *Eurycercus lamellatus* была в сентябре — 4 г, численность до 21.8 тыс. Средняя биомасса указана в табл. 2.

В сентябре было много эфипиальных самок *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*, *Simocephalus vetulus*, *Pleuroxus truncatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Camptocercus lilljeborgi*, самцов *Daphnia longispina*, периодафний, *Pleuroxus truncatus*, *Acroperus harpae*, *Alona costata*, *Graptoleberis testudinaria*, *Camptocercus lilljeborgi*, *Chydorus globosus*.

В октябре общая биомасса прибрежной фауны уменьшилась в несколько раз. Уменьшилась и биомасса *Cladocera* за счет падения биомассы эфипид. Биомасса хидорид не только не уменьшилась, но даже несколько выросла, в основном за счет *Eurycercus lamellatus*. Из дафний в октябре преобладал *Simocephalus vetulus*, встречались те же периодафнии, что и в сентябре, *Daphnia longispina* и других дафний было мало (встречались много *D. pulex*).

В октябре встречены эфиппидальные *Acroperus harpae*, *Alona costi*, *A. rectangula*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus gonellus*, *Alonella exigua* и самцы *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, *A. tata*, *Alonella exigua*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus trigonellus*, *P. truncatus*, *Sida crystallina*.

Имеющиеся для первого года существования Горьковского водохранилища данные указывают на низкую биомассу прибрежной фауны. Однако в том же году в Горьковском водохранилище в питании играл необычно большую роль *Eurycercus lamellatus* (Болдина, 1961; данные Э. Р. Чернышевой).

На второй год существования Череповецкого водохранилища биомасса прибрежных *Cladocera* была невысока и выпали виды, необычные для Волжских водохранилищ. Для сравнения приводим данные по Горьковскому водохранилищу (табл. 2). Из этих данных видно, что в водохранилищах более поздних лет существования наблюдаются значительные колебания биомассы прибрежной фауны (в том числе ветвистоусых ракообразных) от года к году (табл. 2).

Итак, в первый год существования Череповецкого водохранилища при сравнительно небольшой общей биомассе прибрежных беспозвоночных, произошла сильная вспышка развития *Cladocera*, не повторившаяся на второй год. Вспышка развития *Cladocera* была в основном обусловлена размножением видов, не отмеченных для прибрежья других волжских водохранилищ.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богатова И. Б. 1962. Летальные границы содержания кислорода, температуры и pH для некоторых представителей семейства *Chydoridae*. Зоол. журнал, т. 10, № 1.
- Болдина И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- Болдина И. К. 1961. О питании стерляди в Горьковском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- Herbert M. R. 1954. The tolerance of oxygen deficiency in the water by certain *Cladocera*. Mem. Inst. Ital. Idrobiol., v. VIII.
- Macan T. T. 1963. Freshwater ecology. London.
- Smirnov N. N. 1963. On inshore *Cladocera* of the Volga water reservoirs. Hydrobiologia, v. XXI, № 1—2.



К ТАКСОНОМИИ *EVADNE ANONYX* SARS

*E. anonyx* — один из самых распространенных и многочисленных видов каспийских полифемид. По высоте тела и величине выемки между головой и раковиной первоначально Г. О. Сарс (Sars, 1897) различал два близких вида рода *Evadne*: *E. anonyx* и *E. producta*. Однако впоследствии он (Sars, 1902) счел более целесообразным считать их лишь подвидами *anonyx*, поскольку величина выемки между головой и раковиной оказалась очень изменчивой. Единственным признаком, отличающим эти два подвида, осталась высота тела рачка. Кроме того, Сарс выделил вариант *E. anonyx* var. *deflexa*, отличающийся сильно загнутым кзади кончиком раковины.

А. Л. Бенинг (1938) назвал подвиды Сарса формами, обозначив их *anonyx producta* и *E. anonyx typica*. *E. anonyx* var. *deflexa* не была обнаружена им в пробах, но зато найдена новая форма *E. anonyx prolongata*, которая и описана Бенингом впервые. Таким образом, *E. anonyx* оказалась представленной в Каспии четырьмя формами: *E. anonyx deflexa*, *E. anonyx typica*, *E. anonyx producta* и *E. anonyx prolongata*.

Указанные выше авторы имели в своем распоряжении очень небольшие материалы, что несомненно затрудняло окончательное решение вопроса о формообразовании у *E. anonyx*.

Мы располагаем обширным материалом по каспийскому планктону, собранным в 1961—1965 гг. в апреле, мае, августе, сентябре и октябре. Как мы думаем, этот материал позволяет нам более правильно оценить таксономическое значение форм *E. anonyx*.

Прежде всего, следуя за Бенингом, нужно отказаться от наименования форм подвидами, так как они встречаются вместе в одних и тех же пробах повсеместно в Среднем и Южном Каспии.

Анализ собранных материалов доказывает чрезвычайную изменчивость *E. anonyx*. Однако изменчивости подвергается только форма раковины и высота тела рачка, зависящие, как известно, от возраста.

Возрастная изменчивость среди *Cladocera* широко распространена. Как половозрелые самки дафний, босмин отличаются от молодых формой тела и отдельных его частей (Rammner, 1926; Мануйлова, 1948). Ближайшая родственница *E. anonyx*, обитающая в открытых морях, *E. nordmanni* — обычно имеет треугольную раковину, которая по мере развития взрослеющей становится более округлой, и летом особи, несущие максимальное количество зародышей, значительно крупнее и имеют раздутую округлую раковину, сильно отличающуюся от раковины типичной формы (Jørgensen, 1933).

Размер рачка и форма его раковины у *E. anonyx* зависят как от возраста рачка, так и от количества зародышей и степени их развития. Новорожденные каспийские *E. anonyx* имеют размеры 0.5—0.6 мм; у них типична сужающаяся на всем протяжении, загнутая в той или

иной степени кзади раковина, с яркими, хорошо заметными клетками гиподермы почти под всей поверхностью молодой тонкой раковины (рис. 1, А). Выводковая сумка, наполненная яйцами, еще мала.

По мере роста рачка и роста зародышей передняя часть раковины личивается, становится более округлой, тогда как задняя часть оста-

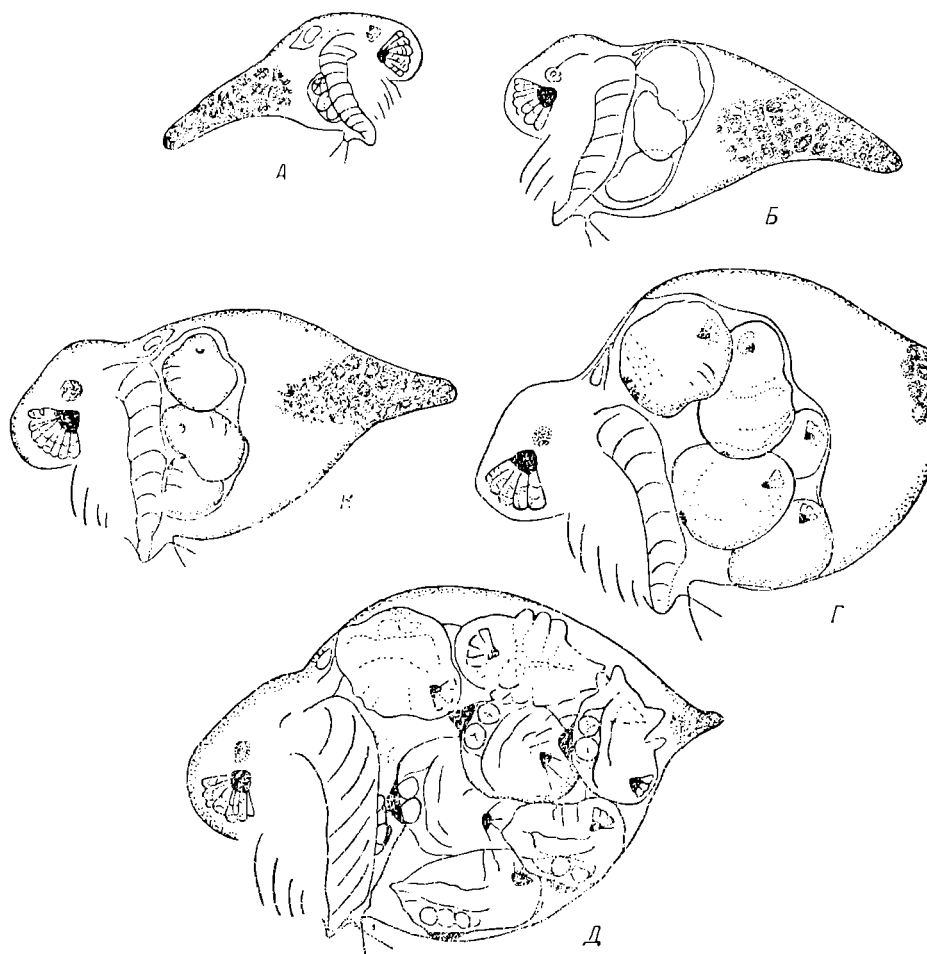


Рис. 1. Возрастная изменчивость *E. apolux*.

А — поворожденный рачок; Б—Г — молодые рачки с растущими в выводковых сумках зародыши; Д — почти полностью развитые зародыши, вышедшие в полость раковины после разрыва выводной сумки.

еще резко суженной и загнутой кзади. Хорошо видные клетки гиподермы остаются в виде треугольного пятна на боковых сторонах раковины (рис. 1, Б). Средняя высота таких рачков 0.73 мм. Это все еще о молодые рачки. Ни одной особи такого размера и с такой формой раковины несущей развитые зародыши, не было обнаружено, хотя просмотрели тысячи особей.

К концу партногенетического периода (конец августа—сентября) встречаются самки высотой около 1.0 мм, сходные по форме раковины с молодыми, но несущие развитые зародыши в количестве 2—3 ш

Резкое сокращение количества зародышей перед наступлением двуполого размножения характерно и для других представителей рода *Evadne* (Jorgensen, 1933; Долгопольская, 1958). Вследствие малого количества

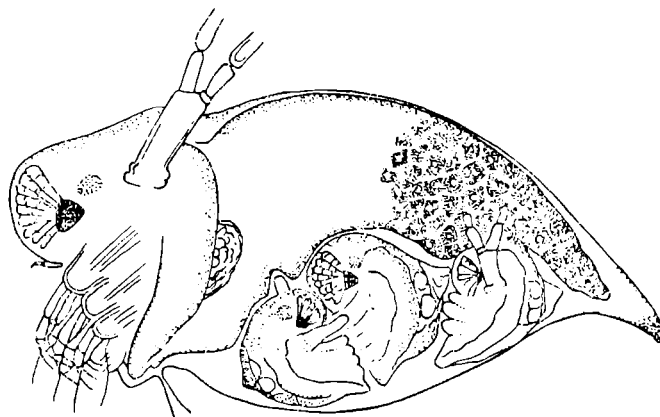


Рис. 2. Осенняя самка с тремя зародышами.

зародышей выводковая сумка, а вместе с ней и раковина, растут и расширяются слабо и конец раковины остается суженным и загнутым кзади (рис. 2). Такие рачки, как и выше описанные молодые, больше всего сходны с вариантом Сарса, названным *deflexa*.

Особь размером от 0.8 до 0.95 мм составляют подавляющее большинство рачков пробах летом (июль—август), в период интенсивного размножения. Это молодые самки, несущие большое количество зародышей (12 штук), еще не полностью развитых. Выводковая сумка у таких рачков занимает половину раковины, соприкасаясь с ней почти по всей окружности. Раковина приобретает более круглую форму, хотя самый конец ее остается суженным, хорошо заметными клетками гиподермы (рис. 1, В, Г). Эта возрастная группа, наиболее часто встречающаяся, послужила Сарсу, а затем Киннигу для описания *E. anomala typica*.

Наиболее крупные особи, высотой от 0.95 до 1.8 мм, встречаются, как правило, летом и составляют в августе до 39% общего числа особей пробах. Это самки, имеющие раздутую, иногда бочонкообразную ра-

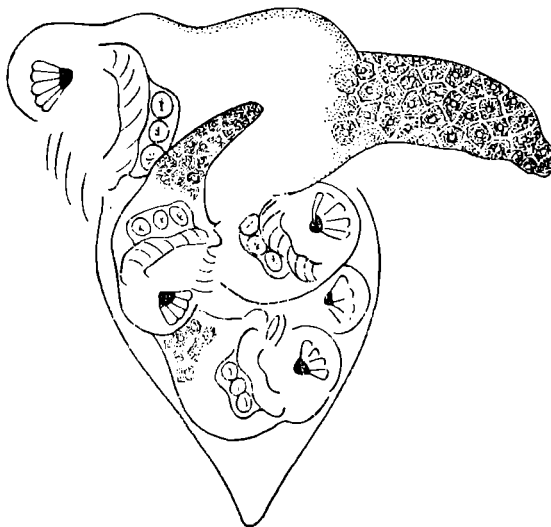


Рис. 3. Личинка раковины матери, сопровождающая отрождение молоди. Видна новая раковина неправильной формы.

Результаты промеров двух форм *Evadne anonyx*

h	l	$\frac{l}{h}$	h	l	$\frac{l}{h}$	h	l	$\frac{l}{h}$
<i>E. anonyx deflexa</i>								
0.8	0.4	0.5	0.75	0.4	0.53	0.8	0.4	0.5
0.65	0.3	0.46	0.75	0.35	0.47	0.75	0.4	0.53
0.8	0.35	0.44	0.70	0.35	0.5	0.75	0.35	0.47
0.7	0.35	0.5	0.75	0.35	0.47	0.8	0.4	0.5
0.8	0.35	0.44	0.6	0.35	0.58	0.85	0.35	0.41
0.6	0.35	0.58	0.65	0.3	0.46	0.7	0.35	0.5
0.8	0.4	0.5	0.7	0.35	0.5			
<i>E. anonyx producta</i>								
1.1	0.5	0.45	0.95	0.45	0.47	1.1	0.5	0.45
0.9	0.45	0.5	0.74	0.4	0.53	1.2	0.6	0.58
1.2	0.6	0.5	0.95	0.45	0.47	0.85	0.45	0.53
1.15	0.55	0.47	0.95	0.4	0.42	0.95	0.45	0.47
1.2	0.65	0.54	1.0	0.45	0.45	0.95	0.45	0.47
1.2	0.7	0.58	1.2	0.55	0.46	0.85	0.45	0.53
1.1	0.65	0.59	0.8	0.45	0.56	0.95	0.5	0.52
1.2	0.6	0.5	0.9	0.55	0.61	1.2	0.7	0.58
0.8	0.4	0.5	0.87	0.45	0.45	0.9	0.45	0.5
1.0	0.5	0.5	1.0	0.5	0.5	0.9	0.45	0.5
1.25	0.65	0.52	1.05	0.5	0.48	1.1	0.65	0.59
1.3	0.7	0.53	1.1	0.65	0.59	0.85	0.5	0.58
1.0	0.5	0.5	0.95	0.5	0.52	0.95	0.5	0.52
0.85	0.45	0.53	0.95	0.55	0.58	0.95	0.5	0.52
0.85	0.55	0.54	1.1	0.5	0.45	0.95	0.5	0.52
0.85	0.4	0.47	0.85	0.45	0.53	0.85	0.45	0.53
0.85	0.45	0.53	1.2	0.55	0.46	0.9	0.45	0.5
0.85	0.4	0.47	0.8	0.4	0.5	0.85	0.45	0.53
0.7	0.4	0.53	1.0	0.5	0.5	0.95	0.45	0.47
0.9	0.54	0.5	1.0	0.5	0.5	0.9	0.45	0.5
1.05	0.6	0.57	1.0	0.45	0.45	0.85	0.45	0.53

ковину, почти полностью занятую выводковой сумкой с многочисленными зародышами (рис. 1, Д). Конец раковины может быть заострен и несколько вытянут, на нем уже слабо различимы клетки гиподермы. Гиподерма старой раковины к моменту отрождения молоди отмирает. Отрождение молоди предшествует разрыв выводковой сумки и выход зародышей посредственно в полость раковины (рис. 1, Д). Рождение молоди сопровождается линькой раковины матери (рис. 3).

К этому моменту у матери уже образуется новая раковина, помещающаяся между зародышами и имеющая поэтому неправильную форму (рис. 3). После линьки новая раковина быстро принимает правильную форму, сходную с формой слинявшей. В летних пробах часто встречаются крупные особи с большой, объемистой раковиной и маленькой выводковой сумкой, наполненной начинающими развиваться зародышами. Взрослые самки, только что слинявшие, т. е. уже размножавшиеся. Та самка, по-видимому, и послужила Сарсу для описания *E. anonyx producta*. Осенью, в октябре, крупные самки типа *producta* встречаются редко в основном с зимними яйцами.

Основными признаками, отличающими *E. anonyx producta* и *E. anonyx typica*, по Сарсу и Бенингу, являются высота рачка и величина выемки между головой и раковиной. Высота рачка зависит от его

вста и изменяется от 0.6 до 1.4 мм. Величина выемки, как отмечал и сам Сарс, чрезвычайно вариabильна и не может служить надежным признаком. Ее величина зависит от размера раковины, т. е. в значительной степени от возраста рачка, от количества и степени развития его зародышей. У новорожденных и молодых *Evadne* размером до 0.8 мм выемки, как правило, нет, у взрослых самок она хорошо заметна (рис. 1). Кроме того, глубина выемки зависит от положения головы, которая, как показали наблюдения над живыми рачками, обладает подвижностью. Это предполагал еще С. А. Зернов (1933).

Единственным оставшимся признаком, отличающим формы *E. anonyx*, остается очертание раковины, которая в разной степени сужена и загнута кзади у форм *deflexa*, округла и раздута у форм *producta*. Вычисление отношений наибольшей длины тела к его наибольшей высоте дает близкие средние величины: 0.49 у *deflexa* и 0.515 у *producta* (см. таблицу). При вычислении  $K \text{ dif.} = \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}$  по этому признаку была получена величина 1.4, тогда как отличие считается реальным при  $K \text{ dif.} \geq 3.0$ . Таким образом, даже эти наиболее различающиеся между собой формы не могут считаться самостоятельными, и мы имеем дело всего лишь с возрастными группами *E. anonyx*. Возрастная и индивидуальная изменчивость выражены у *E. anonyx* очень ярко (рис. 1 и 4).

Все вышеописанные возрастные группы *E. anonyx* отличаются лишь размерами и формой раковины. Выводковая сумка у всех видов развивается одинаково

и ее продольная ось перпендикулярна к высоте тела, т. е. параллельна длине его. Однако у *E. anonyx prolongata*, описанной Л. М. Бенингом, продольная ось выводковой сумки совпадает с высотой тела (рис. 5) и, таким образом, зародыши располагаются один за другим

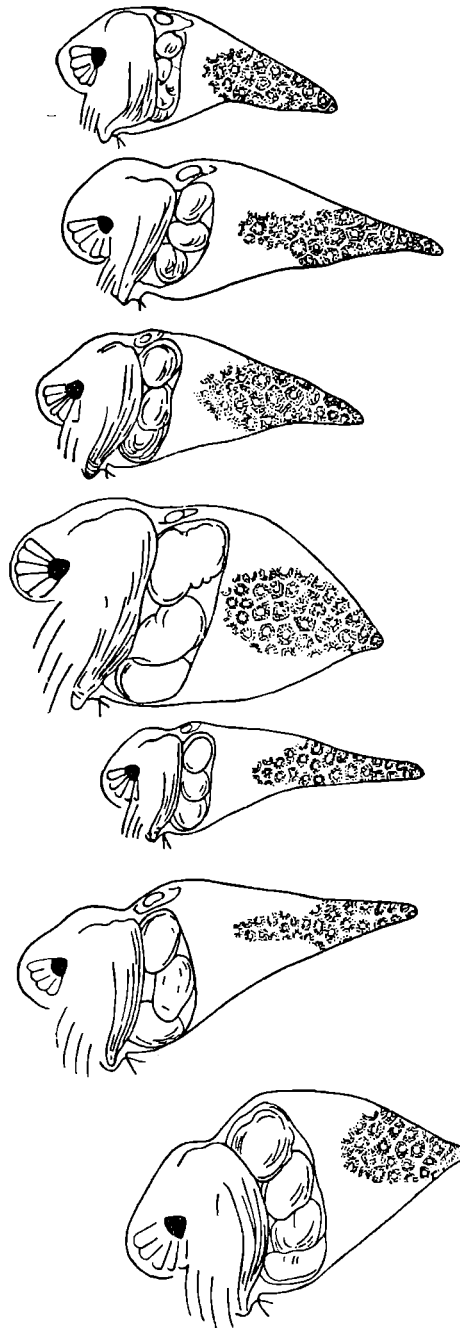


Рис. 4. Индивидуальная изменчивость *E. anonyx*.

по высоте раковины, которая при этом имеет чрезвычайно узкую внутреннюю форму: высота тела обычно в 3.5 раза превосходит длину. Кроме того, хорошо заметные клетки гиподермы расположены иначе, чем у типичной *E. anonyx*: не по боковым поверхностям раковины и на ее вершине

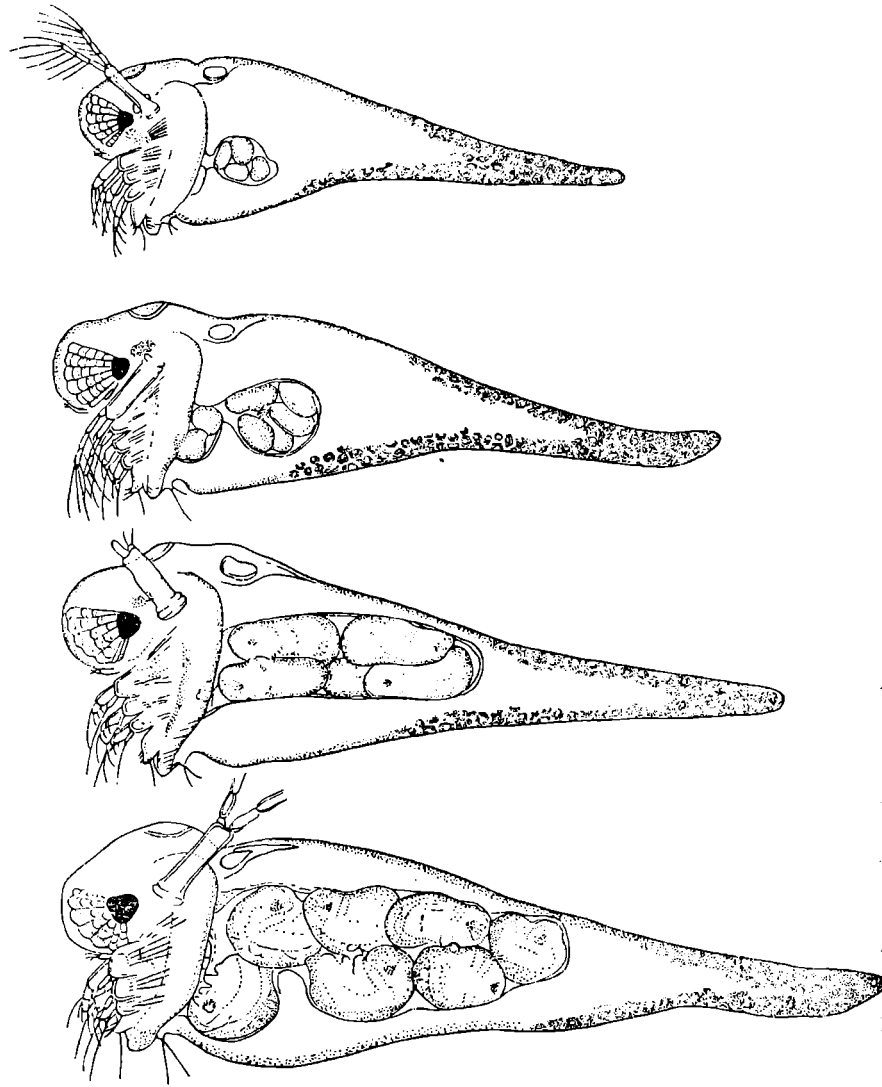


Рис. 5. *E. prolongata* различного возраста.

а узкой и длинной полоской по ее заднему краю, несколько более короткой по переднему и на вершине (рис. 5). По-видимому, и увеличение объема раковины по мере роста зародышей у *E. anonyx prolongata* происходит иначе, чем у типичной *E. anonyx*.

Количество *E. anonyx prolongata* в планктоне зависит от времени года. Наибольшего расцвета эта форма достигает ранней весной, в апреле-начале мая, когда других полифемид почти нет. Так, в апреле 1966 г. у о. Жилого *E. anonyx prolongata* составляли 80.8% от общей

количества *Evadne* в 24 просмотренных пробах. Средняя длина рачков была 1.8 мм. Это же время в северной части Южного Каспия и в районе устья Куры *E. anonyx prolongata* составляла в среднем 55% при средней длине 7 мм (21 просмотренная проба). При этом в апрельских пробах были необыкновенно крупные особи — 2.8—3.2 мм, в то время как по литературным данным наибольшая длина *E. anonyx prolongata* равна всего 2.0 мм, *E. anonyx* не достигает размеров более 1.8 мм.

Летом количество *E. anonyx prolongata* резко снижается. Так, в августе 1964 г. Среднем Каспии она обнаружена в 11 из 66 просмотренных проб, причем в тех пробах, где она и обнаружена, численность ее составляет всего 26% от общего количества *Evadne*; средняя длина — 1.1 мм, а наибольшая — 1.8 мм. Осенью *E. anonyx prolongata* встречается редко. Так, по материалам, собранным в концесентября — начале октября 1962 г., она оказалась всего в двух из 52 просмотренных проб, и то в единичных экземплярах. В десяти пробах, собранных в конце октября этого же года Среднем Каспии, *E. anonyx prolongata* не была обнаружена вовсе. Однако впервые *E. anonyx prolongata* была обнаружена А. Л. Бенингом в Южном Каспии с водковой сумкой, наполненной зародышами.

Очевидно, *E. anonyx prolongata* отличается от *E. anonyx* жками массового партеногенетического размножения. И *E. anonyx* наиболее многочисленна и достигает наибольших размеров летом (ав-

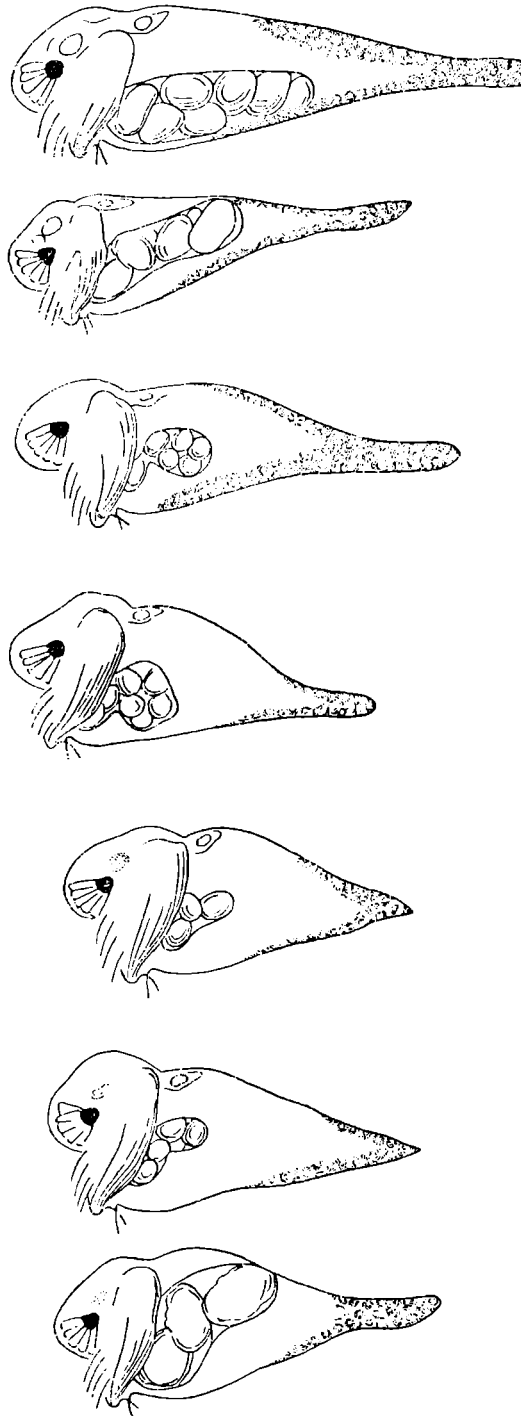


Рис. 6. Индивидуальная изменчивость *E. prolongata*.

густ по нашим материалам), то *E. anonyx prolongata* достигает наибольшей численности весной, в апреле, и в это время имеет наибольшие размеры — наибольшее количество зародышей. Таким образом, морфологические и биологические отличия этих форм достаточны для выделения *E. anonyx prolongata* в самостоятельный вид, который может быть назван *Eva prolongata* Behning, 1938.

А. Л. Бенинг (1938) выделил форму *E. anonyx prolongata* по необычайной высоте раковины, которая у основной массы особей этого вида в 3.5 раз превосходит длину. Однако этот признак не является устойчивым. Индивидуальная изменчивость у *E. prolongata* хорошо выражена, и раковина может иметь менее вытянутую форму (рис. 6).

Наиболее характерные и устойчивые признаки вида *E. prolongata* — наличие клеток гиподермы вдоль краев раковины и выводковая сумка, вытянутая по высоте раковины. Кроме того, у *E. prolongata* никогда не наблюдается отклонения вершины раковины кзади, которое обычно для *E. anonyx*, особенно для молодых особей. У *E. prolongata* можно заметить обратное явление — отклонение вершины раковины кпереди, кроме того, некоторое утолщение ее.

Еще одним существенным отличием *E. prolongata* от *E. anonyx* является то, что до сих пор у *E. prolongata* не обнаружено ни самцов, ни самок с зимующими яйцами, тогда как у *E. anonyx* осенью они обычны. Вероятно, *E. prolongata*, — как вид, образовавшийся в Каспии позднее и значительно морфологически изменившийся по сравнению с более близкой к исходной формой *E. anonyx*, — претерпел и глубокие изменения в биологии: перешел от вращивания в «круглогодичную» форму с резкой депрессией, а возможно и с полной утратой полового размножения.

Итак, род *Evadne* представлен в Каспии двумя видами: *E. anonyx* и *E. prolongata*. Описанные ранее в литературе формы *E. anonyx deflexa*, *E. anonyx producta*, *E. anonyx typica* являются лишь возрастными стадиями *E. anonyx*.

Кроме морфологических отличий, между *E. anonyx* и *E. prolongata* существуют значительные различия в биологии: первый вид — преимущественно летний, осенью имеет самцов и самок с латентными яйцами, второй — преимущественно весенний, самцы и самки с латентными яйцами не найдены.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг А. Л. 1938. О зимнем зоопланктоне Каспийского моря. Тр. по конструированию Касп. моря (КАСП), вып. V.
- Долгопольская М. А. 1958. *Cladocera* Черного моря. Тр. Севаст. биол. т. X.
- Зернов С. А. 1903. О животном планктоне Аральского моря. Научные результаты Аральск. экспед. М.
- Мапуйлова Е. Ф. 1948. К изучению изменчивости *Cladocera*. Изменчивость *Daphnia* из оз. Балхаш. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 5.
- Jorgensen O. 1933. On the marine *Cladocera* from the Northumbrian pland. Journ. Mar. Biol. Ass. United Kingdom, v. 19, № 1.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph. D. 1965. *Polyphemidea* of the Pontocaspian Basin. Hydrobiologia, v. XXV, № 1—2.
- Rammner. 1926. Formanalytische Untersuchungen an Bosminen. Int., Rev. Hydrob., Bd. 15.
- Sars G. O. 1897. Pelagic *Entomostraca* of the Caspia Sea. Ежегодник Зоол. м. Акад. наук, т. II, № 1.
- Sars G. O. 1902. On the *Polyphemidae* of the Caspian Sea. Ежегодник Зоол. м. Акад. наук, т. VII.



## МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ КАСПИЙСКИХ ПОЛИФЕМИД

Одна из наиболее своеобразных групп автохтонной каспийской фауны — полифемиды, — до сих пор недостаточно исследованная с таксономической стороны, со стороны биологии, можно сказать, совершенно не изучена. Имеющиеся в литературе сведения по экологии сводятся к данным о видовом составе полифемид в разных частях Каспийского моря и о районах обитания каспийских полифемид в Азовском и Черном морях. На основе этих данных можно сделать только некоторые заключения об их отношении к солености и прежде всего выделить из всего комплекса автохтонных полифемид, состоящего из 23 видов (Mordukhai-Boltovskoi, 1965a), несколько широко эвригалинных видов, выносящих полное или даже полное опреснение воды: *Cercopagis pengoi* (Ostr.), *Adonevadne trigona* (G. Sars), *Corniger maeoticus* Pengo, возможно — *bicornis* Zern. По отношению к первому из указанных видов есть и более точные сведения об отношении к солености по наблюдениям в Днепровско-Бугском лимане (Марковский, 1954). В опресненных частях Северного Каспия из полифемид обитают главным образом указанные виды; более осолоненных южных частях Сев. Каспия к ним присоединяются и некоторые другие, но в полном видовом составе полифемиды обитают только в Среднем (и Южном) Каспии при нормальной каспийской солености (Бугунов, 1921; Лесников и Матвеева, 1959). Известно также, что в Среднем и Южном Каспии полифемиды населяют главным образом верхние горизонты периферических областей моря, не опускаясь в глубокие слои воды и лишь в незначительном количестве проникая в центральные галогинические области (Бенинг, 1938; Куделина, 1959). Что касается биологии, то из литературы известно, что каспийские полифемиды, как и морские и пресноводные родичи, отличаются резко выраженной сезонностью: это главным образом летние формы, появляющиеся в массе после значительного прогрева воды и исчезающие с осенним охлаждением. Зимой встречаются лишь немногие виды единичными экземплярами. Жизненный цикл и размножение были исследованы только у одного вида — *Cercopagis pengoi* — и то лишь в одном солоноватом озере Гебеджиском у берегов Болгарии (Вълканов, 1951). У этого вида были найдены икры и гамогенетические самки и описано образование латентных яиц. У остальных каспийских полифемид самцы и самки с латентными яйцами были найдены лишь в самое последнее время и только у немногих (нескольких) видов, причем в Каспии они, как правило, встречаются редко. Большинство же видов известны только партеногенетические самки и, следовательно, наблюдается постоянная ациклия (Mordukhai-Boltovskoi, 1965b).

Этим и ограничивались до настоящего времени опубликованные сведения по биологии каспийских полифемид.

Во время сборов полифемид в Среднем Каспии на судах «Проф. Солтов» (Азербайджанской рыбохозяйственной лаборатории) и «Баку» (Географического института Азербайджанской Академии наук) в 1961—1964 гг. нам удалось произвести некоторые наблюдения над горизонтальным и вертикальным распределением полифемид, их суточные миграциями и отношением к температуре. Материалы собирались захватываемыми сетями Нансена и Джудая (газ № 40—45), при помощи которых производились вертикальные ловы; для лова церкопагин применялись редкочейные (из газа № 15) сети Расса, которыми проводились ловы в поверхностном слое воды (10—15-минутный лов на самом малом ходу судна). Количественно обработано около 200 проб, собранных в 1964 г., и использованы данные обработки (с приблизительной оценкой количества подонид и точным учетом церкопагин) 275 проб, произведенных Л. Г. Буториной. Кроме того, во время рейсов удалось сделать ряд наблюдений над поведением живых рачков (до сих пор, насколько известно, никем не производившихся), в частности над их движением.

Полученные при этом данные значительно пополняют наши скудные знания по биологии каспийских полифемид, и поэтому мы считаем целесообразным их опубликовать, несмотря на их неполноту.

#### ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПОЛИФЕМИД В КАСПИЙСКОМ МОРЕ

Выше упоминалось, что, по литературным данным, в горизонтальном направлении в общем наблюдается убывание количества полифемид от прибрежных районов к центральным частям моря. Однако различные группы и формы полифемид ведут себя в этом отношении различно. В области самых малых глубин, менее 5 м, полифемид вообще нет. По-видимому, они избегают волнения, как и полифемиды открытого моря (*Evadne* и *Podon*), которые, по данным некоторых авторов (Rammpner, 1959), во время волнения уходят из поверхностных слоев на несколько метров вглубь. Над глубинами от 5 до 10 м полифемиды встречаются единичными экземплярами и видовой состав их чрезвычайно беден. В августе, в период наибольшей численности этой группы (материалы 1961, 1963—1964 гг. были обследованы мелководья у Аграханского полуострова, у Худидар у островов Чечень, Жилой и Нарген. Здесь над глубинами 5—7 м единичными экземплярами встречались только *Podonevadne trigona* type и *P. camptonyx typica*, а также вселившийся несколько лет назад в Каспийскую морскую (средиземноморско-атлантический) вид *Podon polyphemoides*. Последний более других видов полифемид тяготеет к мелководным районам. Как известно, из морских полифемид это наиболее перитический и вообще наиболее эвритопный вид, в массе распространенный в мелководном Азовском море.

С увеличением глубины число видов и особей полифемид возрастает. Появляются *Evadne anonyx*, *Podonevadne angusta*, разные формы *P. trigona* и *P. camptonyx*, *Polyphemus exiguus* и виды *Apagis* и *Cercopagis*.

Подонины (*Podoninae*)<sup>1</sup> в основной массе локализируются над глубинами в десятки метров. Над глубинами в сотни метров в области Средне-Каспийской галистазы их количество, как и число видов, резко уменьшается. Такая картина наблюдалась на всех разрезах, сделанных в августе.

<sup>1</sup> Как было указано одним из авторов настоящей статьи (Мордухай-Болтовской, 1965, а), полифемиды естественно распадаются на два подсемейства. Эти подсемейства могут быть названы церкопагины (*Cercopaginae*) и подонины (*Podoninae*). Первое включает роды *Cercopagis*, *Apagis* и *Bythotrephes*, второе — остальные роды.

в сентябре 1961, 1962 и 1964 гг. поперек Каспия. Это можно видеть на графиках, построенных по данным приблизительного «оценочного» учета количества особей некоторых видов на разрезах 1961 и 1962 гг. (рис. 1, а, б) на карте распределения их в Среднем Каспии в августе 1964 г. (рис. 2). Так, *Podonevadne trigona typica* предпочитает области с глубинами порядка 10—30 м, здесь она размножается в массе. Над глубинами более 100 м этот рачок встречается единичными экземплярами. Более крупная *madne anopus*, иногда и *Podonevadne angusta*, более распространены над

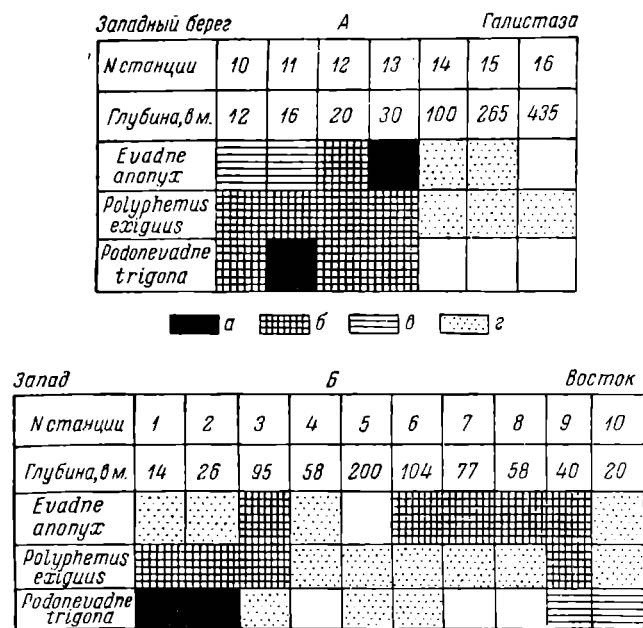


Рис. 1. Распределение полифемид на разрезе от Западного берега к Средне-Каспийской галистазе в августе 1961 г. (А) и на разрезе Баку—Красноводск в октябре 1962 г. (Б).

а — массовое количество особей в пробе; б — значительное количество особей в пробе; в — незначительное количество особей в пробе; г — единичные особи.

несколько большими глубинами (20—100 м). Однако над глубинами более 100 м они встречаются, как правило, единицами. Дальше всех распространяется в открытое море *Polyphemus exiguus*, который встречается над глубинами и более 400 м, где остальных полифемид вообще нет, хотя наибольшей численности этот рачок тоже достигает все же над небольшими глубинами (менее 100 м). На карте (рис. 2) видно, что на средних станциях разреза о. Жилой—Бекдаш *P. exiguus* резко преобладает или даже остается единственным видом полифемид. То же наблюдается и на более удаленных от берегов станциях разреза о. Чегень—Мангышлак, эти глубины здесь составляли всего от 14 до 21 м.

Несколько иначе распределяются в море церкопагины (*Cercopaginae*), снабженные длинным хвостовым придатком. Вообще эти формы чрезвычайно широко распространены по Среднему Каспию, но явно избегают больших глубин. Минимальная глубина, над которой они встречены, — 10 м. Населяя, по-видимому, верхний 50—100-метровый горизонт воды,

церкопагины распространяются в значительном количестве до центра моря, обитая и над большими глубинами котловины. Они в наибольшем количестве все же над средними глубинами между 30—50 и 200—300 м. Это можно видеть из графиков, на ко-

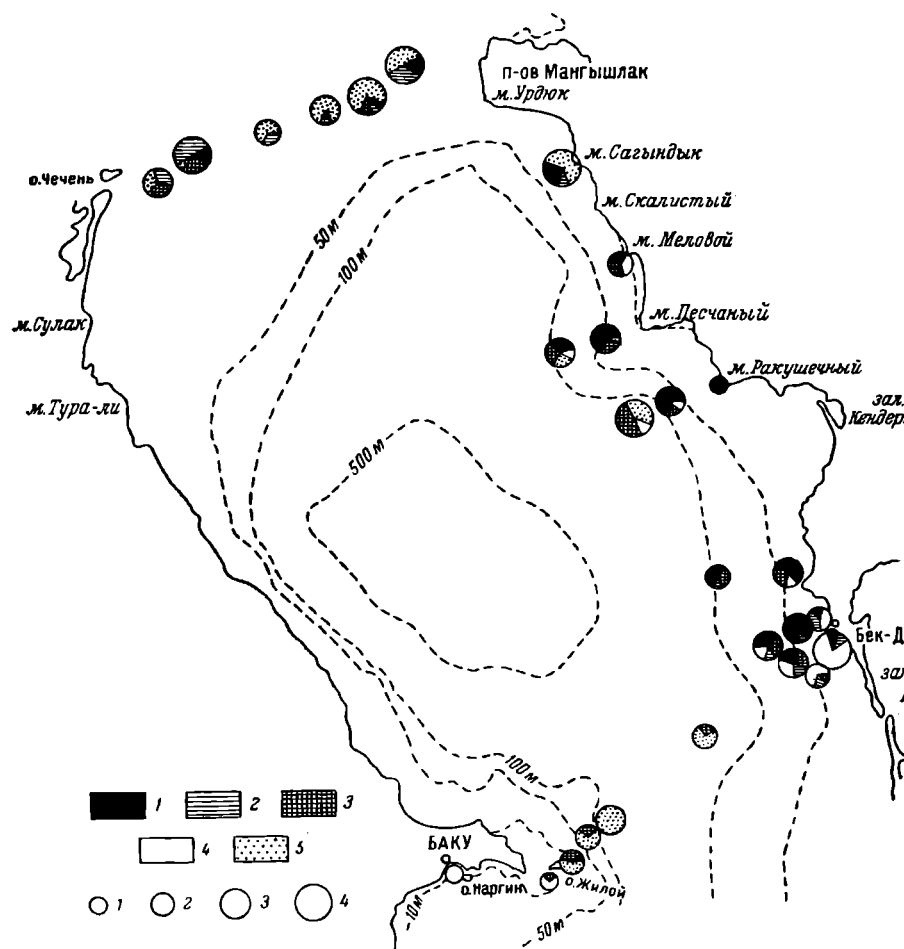


Рис. 2. Распределение основных видов полифеид в исследованных районах Среднего Каспия в августе 1964 г.

1 — *Evadne anonyx*; 2 — *Podonevadne trigona turica*; 3 — *P. angusta*; 4 — *Podon rhemoides*; 5 — *Polyphemus exiguus*. Круги: 1 — 0—10 экз./м<sup>3</sup>; 2 — 10—50 экз./м<sup>3</sup>; 3 — 50—200 экз./м<sup>3</sup>; 4 — 200 и более экз./м<sup>3</sup>.

нанесено количество особей *Cercopagis* и *Arpagis* в улове сети Расс 15-минутном ночном лове у поверхности на станциях трех раз 1962—1964 гг. (рис. 3, А—В). Как видно на разрезе Дивичи—Кен (рис. 3, В), с увеличением глубины с 300 до 700 м количество церкопаг сильно (в 12 раз) уменьшилось.

Западные части Среднего Каспия, судя по нашим сборам в августе 1961—1964 гг., населены церкопагинами гораздо богаче восточные. У восточного берега на глубинах менее 50 м они менее а

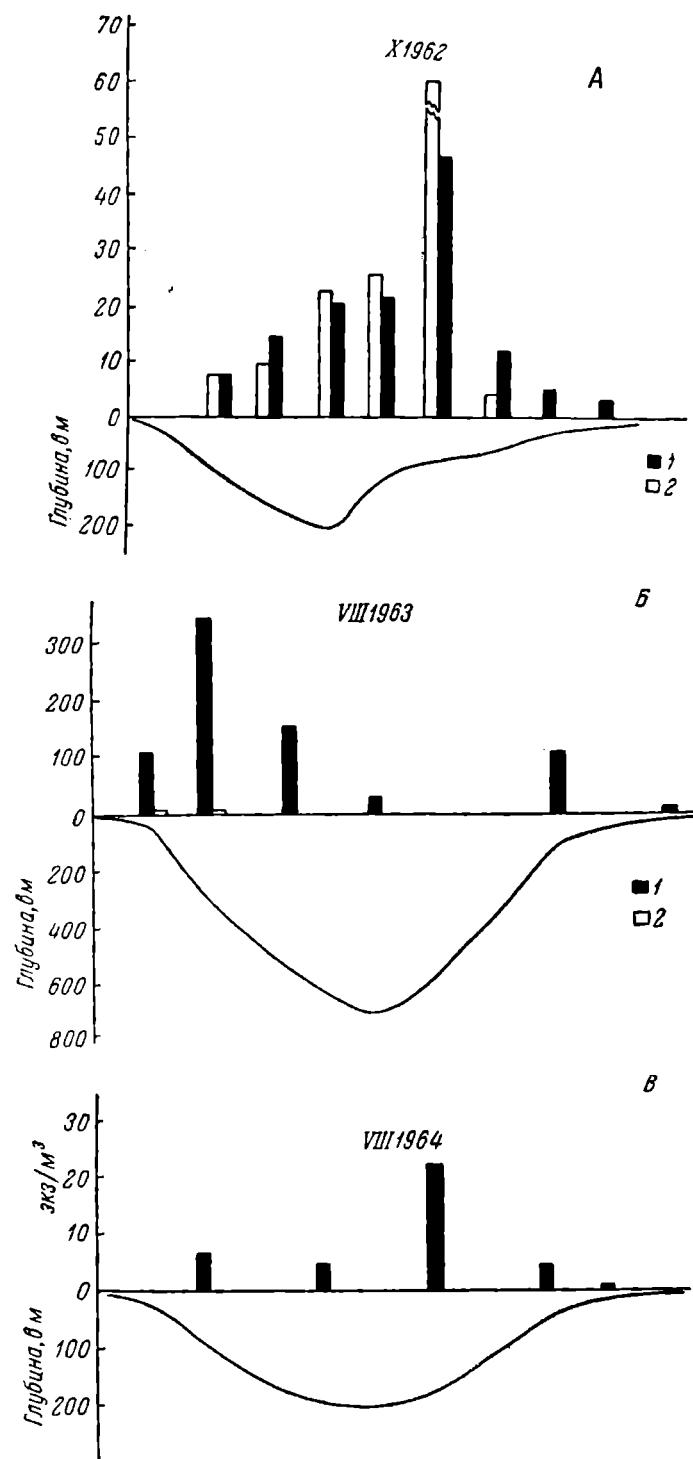


Рис. 3. Горизонтальное распределение церкопагий (в экз. на 15 мин. лова сетью Расса) на разрезах Баку—мыс Куули (А), Дивичи—залив Кендерли (Б) и о. Жилой—Бекдаш (В).

1 — *Cercopagis*; 2 — *Apagis*.

численны и видовой состав их беднее. Здесь в течение октября 1962 и августа 1963—1964 гг. они были представлены немногими видами: в основном *Cercopagis micronyx*, *C. socialis* и *Apagis cylindrata*. У западного

побережья Среднего Каспия церкопагины не встречаются гораздо ближе к берегу; они уже многочисленны на глубине 20 м и представлены большим количеством видов: *Cercopagis micronyx*, *C. pengoi*, *C. anonyx*, *C. spinicauda*, *C. prolongata*, *C. gracillima*, *Apagis cylindrata*, *A. beklemishevi*.

*Cercopagis gracillima* — наиболее многочисленный вид на северной границе Среднего Каспия в районе о. Чечень и Арханского полуострова почти не встречается в других районах. В южной части Среднего Каспия в планктоне преобладала *Apagis cylindrata*. Этот вид редок на больших глубинах.

В большем количестве, чем другие церкопагины, в центральных районах моря заходит *A. beklemishevi*.

#### ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СУТОЧНЫЕ МИГРАЦИИ

Для изучения вертикального распределения и суточных миграций нами были применены фракционированные вертикальные ловы замыкающихся сетей (Нансена и Джудая). О суточных вертикальных миграциях каспийских полифемид литературные данные практически отсутствуют. Только А. Л. Бенинг (1938) наблюдал незначительное вертикальное перемещение (поднявшись ночью) у *Polyphemus exiguus*. Специально изучив суточные миграции каспийского планктона Ф. Г. Бадалов (1963) считает, что у *P. trigona* регулярные суточные миграции отсутствуют, наблюдаются скопления в разных горизонтах в разные часы суток и в разные сезоны. По нашим наблюдениям на суточной станции в августе 1964 г. у восточного берега Каспия (мыс Гандык), *P. trigona typica* в течение суток при хорошей погоде была наиболее многочисленна в верхних слоях, 0—10 и 10—20 м (рис. 4). Вместе с тем с 19 часов наблюдался подъем в вышележащие горизонты рачков, находившихся в нижних слоях, глубже 30—40 м, где они держались в небольшом количестве днем (в 14 и 17 часов). На суточной станции у мыса Мелового в это же время *P. angusta* в течение суток была многочисленна в верхнем (5—0 м) слое во

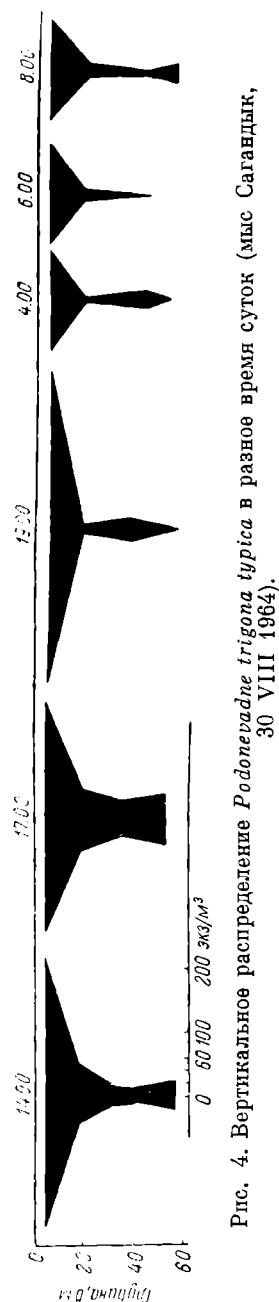


Рис. 4. Вертикальное распределение *Polyphemus trigona typica* в разное время суток (мыс Сагандык, 30 VIII 1964).

(рис. 5). На суточной станции в августе 1963 г. в 23 часа наблюдалось скопление *P. angusta* и *P. trigona typica* в горизонте 10—5 м и уменьшение их количества у самой поверхности, что, по всей видимости, было связано с резким усилением ветра и волнения в эти часы.

Нижняя граница распространения представителей родов *Evadne* и *Podonevadne* находится обычно не глубже 50—60 м. *Polyphemus exiguus* проникает вглубь значительно дальше их. Так, в пробах, взятых на горизонте 190—100 м и 150—100 м в августе 1964 г. на разрезе о. Жий-Бекдаш, этот рачок встречался в количестве 16—20 экз./м³. Тем не менее, по нашим наблюдениям, в светлое время суток *P. exiguus* наиболее многочислен в верхнем 25-метровом слое воды (рис. 6).

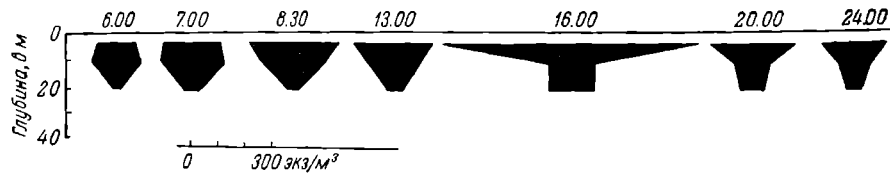


Рис. 5. Вертикальное распределение *Podonevadne angusta* в разное время суток (мыс Меловой).

Отсутствие хорошо выраженных суточных миграций у *Podonevadne gona typica*, *P. angusta* и *Polyphemus exiguus* вовсе не означает, что эти лкие, относительно медленно плавающие формы не совершают перемещений в верхнем 25-метровом слое, но примененная методика, при которой производились вертикальные ловы в слое 5 или даже 10 м, не позволила выявить эти миграции. Можно лишь предположить, что верти-

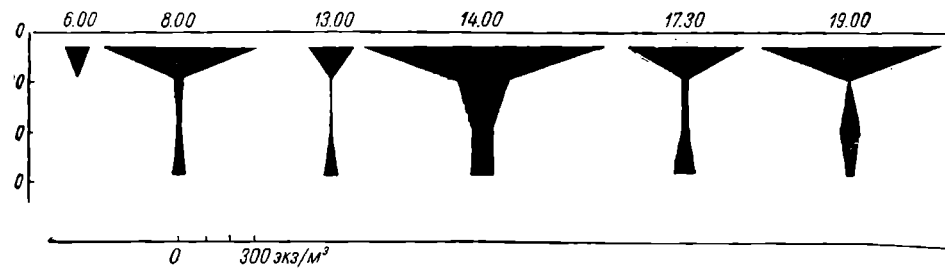


Рис. 6. Вертикальное распределение *Polyphemus exiguus* в светлое время суток (мыс Сагандык).

кальные суточные перемещения этих видов не могут быть велики из-за значительных максимальных скоростей их движения.

Лучше замечаются суточные миграции у *Evadne anonyx*. На суточной станции у мыса Сагандык 30 VIII 1964 при тихой погоде в течение всего светлого времени суток *E. anonyx* не образовывала заметных скоплений в каком-либо слое воды и спускалась на значительную глубину до 50—60 м (рис. 7; см. таблицу). К вечеру начался подъем рачков

Распределение полифемид по горизонтам (в экз./м³)  
в разные часы суток на станции у мыса Сагандык 30—31 VIII 1964

<i>Evadne anonyx</i>		<i>Cercopagis, Apagis</i>	

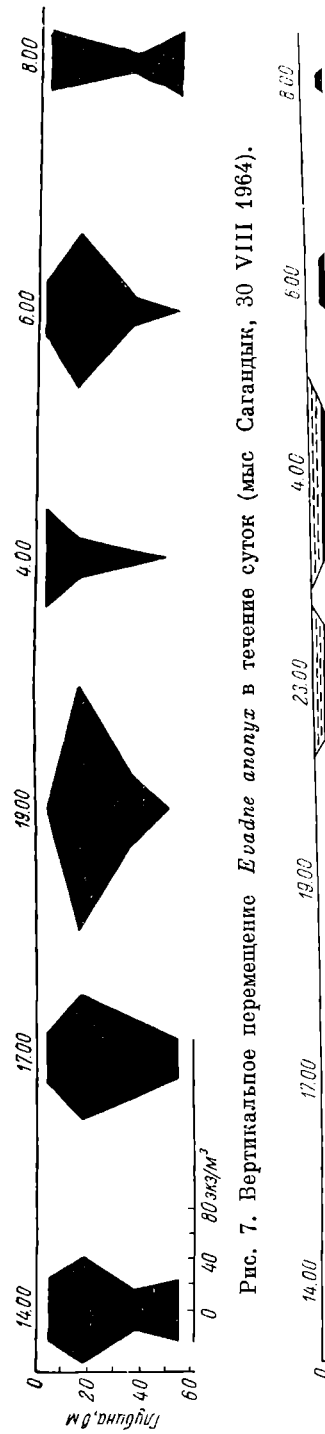


Рис. 7. Вертикальное перемещение Евдине аноксии в течение суток (мыс Сагандык, 30 VIII 1964).

Интересно отметить, самок находилось в сост с отпадающими вывода



из глубинных слоев в среднем слое (25—10 м), где уже к 19 час они образовали скопления. С наступлением темноты рачки поднялись в верхний (10—0 м) слой, но к 6 часам основная масса их вновь опустилась в средний горизонт. Сходная картина вертикальных перемещений *E. anonyx* наблюдалась в апреле 1964 г. На суточной станции у мыса Меловое 27 VIII 1964 ночью наблюдали не подъем *E. anonyx* к поверхности, а скопление рачков в горизонте 15—5 м.

Наиболее отчетливо выражены суточные миграции церкопагин. В течение суток наблюдается постоянное перемещение этих рачков в толще воды. Днем, в спокойную ясную погоду, они заходят вглубь, но держатся в основном в верхнем 10—20-метровом слое, поднимаясь к поверхности к вечеру. В уловах сетью Расса днем на поверхности они многочисленны, чаще не встречаются вовсе. На суточной станции у мыса Сагандык 30 VIII 1964 (рис. 8; см. таблицу) к 19 часам, когда освещенность на поверхности упала в 30 раз по сравнению с дневной, церкопагины начали подниматься в нижних слоев в средние, образуя скопление в слое 25—10 м. К 23 часам, при полной темноте, они поднимаются в верхний 10-метровый слой, и численность их в слое 25—10 м резко (в 5—7 раз) падает. К 4 часам количество церкопагин у поверхности еще более возрастает. В нижнем горизонте (40 м) их в это время нет почти нет. В ночные часы церкопагины в большом количестве ловятся на поверхности Расса.

то в 4 часа в поверхностном слое 30% взрослых церкопагин размножения, точнее — отрождения молодых сумками. При этом 38% всех пойманных



Рис. 8. Вертикальное перемещение церкопагин в течение суток (мыс Сагандык, 30 VIII 1964).

рачков оказались новорожденными. В пробе, взятой в 8 часов утра в среднем слое (25—10 м), все *Cercopagis socialis* оказались молодыми, недавно развившимися особями. Самки *C. socialis* с отпадающими выводковыми сумками были встречены в пробах, взятых ночью (в 3 ч. 30 мин.) в поверхностном слое у восточного берега и 27 VIII 1964. По-видимому, протенегенетическое размножение церкопагин (отрождение молоди) происходит преимущественно ночью. По нашим наблюдениям, это относится также к представителям рода *Podonevadne* (по крайней мере *P. angusta*, *P. trigona* и *P. camptonux*) и *Polyphemus exiguus*.

#### НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ОБ ОТНОШЕНИИ ПОЛИФЕМИД К ТЕМПЕРАТУРЕ

Материалы, собранные весной 1964 г. у западных берегов и летом того же года у восточных берегов Среднего Каспия, позволили получить некоторые сведения об отношении отдельных видов полифемид к температуре. В пробах, взятых у о. Жилого 7 и 14 апреля 1964 г. при температуре воды от 7.1 до 8.6°, полифемид не обнаружено, а уже 16 апреля, при 10.1°, там же оказалось два вида: *Evadne anonyx* и *Podon polyphemoides*. Таким образом, минимальная температура, при которой началось развитие этих форм, — около 9—10°. Все выловленные рачки оказались молодыми некрупными самками с едва развитыми зародышами. В августе у восточного берега Среднего Каспия наблюдались характерные для того района аномально низкие температуры (от 12 до 16°). Аномалия температуры была ярко выражена и прослеживалась до глубины 40 м. У западного берега Каспия вода в это время была значительно теплее: 22.8—25.5°. Церкопагины у восточного берега в районе низких температур вообще не встречались, видовой состав подоний был чрезвычайно беден. Наиболее многочисленными были те же виды, что и в апреле: *Evadne anonyx* и *Podon polyphemoides*. В небольших количествах попадались в пробах *Podonevadne angusta*, *P. trigona typica*, единично — *Polyphemus exiguus*. Последний начинает встречаться лишь над глубинами более 40 м, где аномалия уже не прослеживается. Этот, по-видимому, наиболее теплолюбивый вид в августе был многочислен лишь в районах с температурой воды выше 16°. В массе этот рачок попадался в пробах, взятых в мелководной теплой северной части Среднего Каспия (при температуре 23.5°). Тем не менее, *P. exiguus*, как отмечалось выше, встречается в пробах, взятых со значительных глубин (150 и 190 м), где температура воды всего 6—8°. Можно лишь предположить, что рачок не живет там постоянно, а заносится туда течениями из более теплых поверхностных слоев.

Подавляющее большинство церкопагин — типично летние формы. В апрельском рейсе 1964 г., когда температура воды не превышала 10.1°, ни одного *Cercopagis* и *Apagis* не обнаружено. В мае 1963 г. эти рачки встречались лишь в наиболее теплой южной части Среднего Каспия и Южном Каспии (о. Огурчинский, станции южнее 38 параллели). Здесь при температуре воды не ниже 16.0 в пробах были обнаружены *Cercopagis pengoi*, *C. micronyx*, *C. prolongata*. В Среднем Каспии и в его северной части церкопагины появились в пробах единичными экземплярами лишь в конце мая, при значительном прогреве воды — до 19.0.

#### НАБЛЮДЕНИЯ НАД ДВИЖЕНИЕМ ПОЛИФЕМИД

Наблюдения над живыми каспийскими полифемидами позволили получить некоторые представления о скорости и способе движения этих интересных форм. У видов *Cercopagis*, по сравнению с близким к ним

пресноводным *Bythotrephes*, от которого по всей вероятности они и произошли, наблюдается значительное удлинение хвостового отростка, но основные функции его, по-видимому, те же: создание устойчивости при прямолинейном движении и приспособление для парения в толще воды. Нормально рачки быстро движутся по прямой линии. При полной ампутации хвостового отростка *Cercopagis*, так же как *Bythotrephes*, погружается на дно, несмотря на чрезвычайную двигательную активность антенн. При этом соотношение веса тела и его поверхности нарушается.

Функция петлеобразного изгиба хвостового придатка пока еще не совсем ясна. Можно предположить, что сильно хитинизированное утолщение (в 1.5—2 раза) хвостового придатка на месте изгиба возникло как уравновешивающая масса на длинном хвосте для устойчивости в горизонтальном положении, так как основная масса тела животного располагается далеко на переднем конце его общей длины. При движении рачка, происходящем благодаря быстрым и энергичным взмахам плавательных антенн, хвостовой придаток вместе со всем телом испытывает постоянные колебания. Возможно, что эти колебания и погашаются утолщенным петлеобразным изгибом. Это подтверждается наблюдениями над рачками (*Cercopagis pengoi*) с ампутированной задней частью хвостового придатка с петлеобразным изгибом. Движение таких рачков сильно нарушается, происходит как бы рывками, причем рачки часто переворачиваются через голову или вращаются вокруг продольной оси.

При движении *Bythotrephes* продольная ось его тела составляет приблизительно продолжение хвостового придатка. Почти такое же положение принимают при движении виды *Apagis*, имеющие укороченный хвостовой придаток без петлеобразного изгиба. При движении видов *Cercopagis* (*C. pengoi*, *C. micronyx*) продольная ось тела составляет тупой угол с хвостовым придатком (порядка 135—160°). Однако хвостовой придаток очень подвижно сочленен с телом и может изменять угол, образуемый с абдоменом, в очень широких пределах (почти на 180°), что легко видеть, наблюдая над рачками, зацепившимися изгибом хвоста за какие-либо предмет. Очевидно, произвольное изменение этого угла меняет направление движения рачка в вертикальной плоскости, что важно для охоты за подвижной добычей.

По нашим наблюдениям, скорость движения *C. micronyx* при освещенности в 43 300—110 000 люкс<sup>2</sup> колебалась от 5.2 м/час до 48 м/час, в среднем 20.7 м/час, тогда как у *Bythotrephes* она была выше, в среднем 23.3 м/час. Однако полученная нами величина скорости для *Bythotrephes* несомненно более близка к истинной, чем для *Cercopagis micronyx*, так как *Bythotrephes* были прекрасно акклиматизировавшиеся в аквариумных условиях здоровые животные, а измерение скорости у *Cercopagis micronyx* производилось в условиях экспедиции на судне и рачки были угнетены пересадками. Вероятно, они могут быстрее двигаться, чем показали наши наблюдения, тем более что по сравнению с *Bythotrephes* число колебаний антенн в минуту у *Cercopagis micronyx* выше и достигает 294 (в среднем 231 у *Bythotrephes* — 147 взм./мин. Антенна — «весло» у *Cercopagis micronyx* (по сравнению с *Bythotrephes*) еще сильнее развита; она почти равна длине тела (без хвостового придатка),<sup>3</sup> составляет 0.88—0.9 ее. Антенна

<sup>2</sup> Возможно, что степень освещенности воды оказывает влияние на скорость движения церкопагин.

<sup>3</sup> Длина хвостового придатка не учитывается в этом случае; сопротивление струеобразного хвоста, представляющего собой цилиндр с чрезвычайно малой величиной отношения диаметра к длине, фактически равно нулю.

креплены впереди наиболее широкой части тела (на расстоянии, близком к  $\frac{1}{3}$  его длины), которая оказывает наибольшее сопротивление движению. У *Cercopagis micronyx* высота тела на уровне прикрепления антенн равна 0.6—0.7 мм, а наибольшая высота животного колеблется 1.3 до 1.6 мм в зависимости от размеров выводковой камеры. Такое крепление антенн, наблюдаемое и у *Leptodora*, и у *Bythotrephes*, естественно и необходимо с точки зрения законов гидродинамики: прикрепление антенн позади наибольшей ширины тела влекло бы к постоянным произвольным отклонениям животного в стороны при поступательном движении вперед.

В аквариуме *Cercopagis micronyx* быстро, энергично плавают, при этом передние ноги I пары почти полностью разогнуты и опущены далеко вперед, их щетинки раздвинуты. Время от времени животное подгибает ноги, подносит их к мандибулам и II—III паре ног и быстрыми движениями счищает налипшие на них частицы. Так, по-видимому, и происходит ловля добычи.

Подоплывы двигаются мелкими толчками, часто меняя направление движения, скорость которого значительно меньше, чем у церкопагин. Так, *Podonevadne angusta* двигается со средней скоростью 1.4 м/час, а *P. typica* — всего 1.1 м/час при освещенности от 4000 до 42 000 люкс. Сомненно, при такой скорости движения эти рачки едва ли могут совершать значительные суточные миграции. Движение видов с удлиненной (или, вытянутой в высоту) раковинкой (*Evadne anonyx*, *Podonevadne rusta*) более прямолинейно, преимущественно параллельно поверхности воды, хотя они часто меняют направление. Снабженные головным придатком с рогами и длинными хвостовыми коготями *Corniger* двигаются медленно, в разных направлениях, то вверх, то вниз, часто описывают круги и перемещаются через голову. Это подтверждает предположение, высказанное ранее одним из авторов (Mordukhai-Boltovskoi, 1965a), что *Corniger* столько гоняются за добычей, сколько подстерегают ее («высматривают»), их длинные, расставленные в стороны рога и когти облегчают парение в толще воды.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Балашов Ф. Г. 1963. Суточные вертикальные миграции зоопланктона в Южном Каспии. Изв. АН Азерб. ССР, № 6.
- Билинг А. Л. 1938. О зимнем зоопланктоне Каспийского моря. Тр. по компл. изуч. Касп. моря (КАСП), вып. V.
- Билканов А. 1951. Исследования върху *Cercopagis pengoi* (Ostr.). Труд. на морската биол. ст. в Сталин, 15.
- Белкина Е. П. 1959. Зоопланктон Среднего и Южного Каспия и его изменения в период падения уровня моря. Тр. ВНИРО, т. XXXVIII, вып. 1.
- Билинг А. Л. и Р. П. Матвеева. 1959. О характере влияния волжского стока на зоопланктон Северного Каспия. Тр. ВНИРО, т. XXVIII, вып. 1.
- Борковский Ю. М. 1954. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Ч. II. Днепро-Бугский лиман. Изд. АН УССР, Киев.
- Борухай-Болтовской Ф. Д. 1965. Биология и систематика полифемид понтотокаспийского бассейна. В сб.: Вопр. гидробиол., I съезд Всесоюз. гидробиол. общ., М.
- Борухай-Болтовской Ф. Д. 1965. К изучению планктона Северной части Каспийского моря. Работы Волжск. биол. ст., т. VI, № 3.
- Борухай-Болтовской Ф. Д. 1965a. *Polyphemidae* of the Pontocaspian Basin. *Hydrobiologia*, v. XXV, № 1—2.
- Борухай-Болтовской Ф. Д. 1965b. On the males and gamogenetic females of the Caspian *Polyphemidae*. *Crustaceana*, v. 9.
- Branner W. 1931. Mitteilungen über marine *Cladocera*. *Biol. Centralbl.* Bd. 51, H. 11.

О ПИТАНИИ *POLYPHEMUS PEDICULUS* (L.)

Многие стороны биологии *Polyphemus pediculus* в настоящее время достаточно хорошо изучены. Наиболее сложен вопрос о его питании. Вскрытие не дает представления о составе пищи, так как *Polyphemus* сильно перетирает пищу своими мандибулами. В работах Фишера (Fischer, 1851), Ишрейта (Ischreyt, 1933) и Эриксона (Eriksson, 1934) приводятся лишь отрывочные сведения об объектах питания *P. pediculus*: главным образом инфузории, коловратки, водоросли (в основном протокковые), детрит и некоторые мелкие *Entomostraca* (*Bosmina*, *Lyncx*, *Cypris*). Есть указания на каннибализм рачка (Ischreyt, 1933). Наблюдения за питанием *Polyphemus* усложняются тем, что он движется рывками и что прием пищи не происходит непрерывно (Eriksson, 1934). Л. Г. Буторина (1965) дополнила наблюдения за способом питания *P. pediculus* и уточнила устройство его ротового аппарата, установив, что рачок активный хвататель. Глаз и хорошо приспособленные для ловли добычки позволяют полифему активно охотиться и хватать подвижную жертву. Пища, благодаря движениям гнатобаз, активно проталкивается в пищевую камеру, размеры которой и определяют до некоторой степени избирательность питания полифема. Захваченная добычка перетирается многочисленными зубцами мандибул и засасывается пульсирующим пищеводом.

Для выяснения состава пищи *P. pediculus* мы провели в июле и августе 1962 г. серию опытов с применением радиоуглеродного метода, описанного ранее в работе А. В. Монакова и Ю. И. Сорокина (1961). В данных опытах мы судили о степени использования того или иного корма по количеству  $C^{14}$ , отложившегося в теле рачка после питания. Особое внимание в этих опытах было уделено вопросу о возможности использования полифемом растительной пищи — бактерий, водорослей и детрита. Из сравнения количественных данных усвоенного и отложенного  $C^{14}$  (см. таблицу) мы составили представление об общем составе пищи *Polyphemus*, об избирательности питания тем или иным видом корма и об избирательности по отношению к различным кормам.

Меченный  $C^{14}$  растительный корм готовился путем выращивания культур одноклеточных водорослей (зеленых, синезеленых и диатомовых нитчаток (вошерий) и высшего растения (элодея) в присутствии радиоактивного бикарбоната. Одноклеточные водоросли отмывались от меченого бикарбоната на фильтрах и вносились в опытные сосуды в виде взвеси. Меченные  $C^{14}$  нитчатка и элодея растирались с песком и небольшим количеством воды до получения взвеси мелкого детрита. Бактерии, содержащие  $C^{14}$ , получали путем их выращивания на среде с глюкозой, меченой  $C^{14}$ .

Животные метились  $C^{14}$  путем кормления мечеными водорослями или бактериями.

Опыты с рачками проводились в колбах емкостью 100 мл, в которые наливали по 50 см<sup>3</sup> ультрафильтрованной воды.

С каждым видом пищи опыт ставили в трех повторностях; один сосуд — контрольным. В опытные колбы помещали по 40 экз. живых рачков, взятых из водоема. В контрольную колбу вносили столько же рачков, но не кормили. Затем в колбы добавляли равное количество корма, меченого  $C^{14}$ . Корм давался в избытке. Водоросли и детрит вносились в расчете концентрации в опытном сосуде 4—6 мг/л; концентрация животной пищи составляла от 2 до 120 г/м<sup>3</sup>. Опыты производились в дневные часы (начало опыта в 10—12 час.) при температуре от 18.2 до 21.0° С при одинаковом освещении (колбы ставились на подоконник). Опыты длились по 4, 6 и 24 часа, после чего рачки отмывались струей дистиллированной воды от меченой пищи и помещались на 1 час в сосуды с немеченым кормом для освобождения кишечника от непереваренных остатков меченого корма. Затем рачки еще раз отмывались от пищи, фиксировались формалином, помещались по 20 штук на предметные стекла в каплю 0.5%-го раствора агара и высушивались. Стекла с рачками помещались

Сравнительная скорость усвоения разных видов растительного корма  
*Polyphemus*

Вид корма	Состояние корма	Нормальные <i>Polyphemus</i>		<i>Polyphemus</i> , голодавшие в течение 10—20 час.	
		усвоено за сутки, 10—4 мгС/экз.	Р, %	усвоено за сутки, 10—4 мгС/экз.	Р, %
<i>Chlorella</i> . . . . .	Живые . . . . .	16 (40)	0.1	(37)	(0.25)
<i>Scenedesmus</i> . . . . .	» . . . . .	111	0.7	42 (88)	0.3
<i>Microcystis</i> . . . . .	» . . . . .	51 (84)	0.3	804 (288)	5.4
<i>Microcystis</i> . . . . .	Разложившийся . . . . .	8	0.05	—	—
<i>Chlorella</i> . . . . .	Живые . . . . .	26	0.2	—	—
<i>Microcystis</i> . . . . .	» . . . . .	19 (9)	0.1	82 (0)	0.6
<i>Microcystis</i> . . . . .	Разложившийся . . . . .	62	0.4	—	—
<i>Microcystis</i> . . . . .	Живые . . . . .	5 (7)	0.03	0 (11)	0
<i>Microcystis</i> . . . . .	» . . . . .	13 (10)	0.1	49 (28)	0.3
<i>Microcystis</i> . . . . .	» . . . . .	36 (15)	0.2	(113)	(0.7)
<i>Microcystis</i> . . . . .	» . . . . .	37 (52)	0.2	112 (34)	0.8
Детрит, детрит . . . . .	Свежий . . . . .	0	0	—	—
<i>Microcystis</i> . . . . .	Разложившийся . . . . .	15	0.1	—	—
Детрит водорослей . . . . .	Свежий . . . . .	276	1.9	—	—
Детрит водорослей . . . . .	Живые . . . . .	30	0.2	—	—

в стандартном положении под торцовый счетчик для определения радиоактивности тел рачков ( $r$ ). Расчет количества вещества меченого корма, усвоенного рачками за время опыта, производили по формуле

$$C_a = \frac{1.56r \cdot C_r \cdot 24}{t} \text{ мг С/экз.,}$$

где  $C_a$  — количество органического углерода меченого корма, усвоенное рачками в расчете на сутки;  $r$  — средняя радиоактивность одного рачка в трех повторностях опыта (120 рачков) за вычетом средней радиоактив-

ности одного рачка в контроле, в имп./мин.;  $C_r$  — количество органического углерода корма, приходящегося на 1 имп. его активности в мг/имп. 1.56 — коэффициент самопоглощения излучения в теле рачка. Радиактивность корма для расчетов  $C_r$  определялась в стандартных условиях; содержание в нем органического углерода анализировалось путем мокрого сжигания 0.1N раствором бихромата в концентрированной  $H_2SO_4$  при  $100^\circ$  в течение 2 час. Остаток бихромата оттитровывался иодометрически. Методика определения коэффициента самопоглощения описана в работе одного из авторов (Сорокин, 1960). Результаты опытов приводятся в таблице, где они представлены в виде величин  $C_a$ , отнесенных к среднему содержанию углерода в теле *Polyphemus*. Последние величины близки к относительному суточному приросту вещества тела рачка за счет усвоения меченого корма.

Абсолютные величины индекса усвоения  $P$  и  $C_a$ , приведенные в таблице очевидно, несколько завышены вследствие того, что они были получены пересчетом результатов кратковременных опытов на сутки. В кратковременном опыте животное может питаться интенсивнее, чем в среднем в течение суток. Это видно из сравнения данных суточных и кратковременных опытов, которые приводятся в таблице. Величины  $P$ , полученные в кратковременных опытах, отражают, очевидно, максимально возможные величины интенсивности питания рачков.

Сопоставление интенсивности питания рачков разными видами растительного и животного корма показывает, что они предпочитают животный корм растительному (см. таблицу). Если процент суточного прироста

Сравнительная скорость усвоения разных видов животного корма *Polyphemus*

Вид корма	Состояние корма	Усвоено за сутки, $10^{-6}$ мгС/экз.	$P$
<i>Bosmina longirostris</i> . . . . .	Живые . . . . .	109	0.
То же . . . . .	Убитые . . . . .	19	0.
То же . . . . .	Разложившиеся . . . . .	0	0
То же, молодь . . . . .	Живые . . . . .	2280 (935)	15.
<i>Asplanchna priod.</i> . . . .	» . . . . .	580	3.
<i>Conochilus</i> . . . . .	» . . . . .	3860	26.
<i>Brachionus diversicornis</i> . . . . .	» . . . . .	1148	7.
То же . . . . .	Убитые . . . . .	272	1.
<i>Paramecium caudatum</i> . . . . .	Живые . . . . .	3370	22.
<i>Daphnia longispina</i> . . . . .	» . . . . .	0	0

Примечание. Цифры в скобках обозначают результаты параллельных опытов продолжительностью в 24 часа.  $P$  — индекс усвоения.

вещества тела *Polyphemus* —  $P$  — за счет живого животного корма колеблется от 0.77 до 26.3%, то  $P$  за счет живого растительного корма — в среднем лишь от 0.3 до 0.73%.

*Polyphemus pediculus* лучше поедает живой животный корм, чем убитый животный ( $P=0.1-1.9\%$ ) или разложившийся (0%). При этом он не поедает мягких беспанцирных коловраток (*Conochilus*  $P=26.3\%$ ) и инфузорий (*Paramecium*). Чем крупнее животные и чем тверже у них внешние покровы, тем менее охотно их поедает *Polyphemus*. Так, если предложить полифему *Daphnia longispina*, суточный прирост его тела равен нулю (т. е. рачок не питался); при питании рачка взрослыми *Bosmina* lo

*aris* — 0.74%. *Polyphemus* поедает более охотно молодь *Bosmina longirostris*. Величина  $P$  при этом равна 15.5%. Панцирных коловраток (*Brachiodiversicornis*) он поедает менее охотно, чем молодь *Cladocera*. *Polyphemus* высасывает этих коловраток, отбрасывая панцирь, тогда как молодь *Cladocera* он поедает целиком. Крупные беспанцирные коловратки *Asplanchna* поедаются слабо, вероятно из-за их большого размера.

Растительный корм, как видно из низких величин индекса усвоения не может служить полноценной пищей для *Polyphemus* и, по-видимому, в лучшем случае служит лишь дополнительным источником питания. Среди разных видов растительного корма *P. pediculus* предпочитает водоросли, легко оседающие на дно колбы, — такие, как *Scenedesmus*, *Ischia*, *Asterionella*, *Anabaena*, *Chlamydomonas*. Водоросли, которые плохо удерживаются во взвешенном состоянии, — *Chlorella*, *Coelosphaerium*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* — потребляются хуже. Лучше всего идет потребление протококковых водорослей, затем диатомовых, хуже всего усваиваются синезеленые водоросли. *P. pediculus* в небольшой степени способен питаться и разложившимися водорослями. Так, разложившиеся синезеленые водоросли он усваивает относительно лучше ( $P=0.4\%$ ), чем живые диатомовые, а тем более живые синезеленые водоросли ( $P=0.03-0.2\%$ ).

Довольно охотно *Polyphemus* поедает комочки детрита, как свежего, так и разложившегося. Величина индекса усвоения  $P$  при питании детритом в водоросли достигает 1.9%, что значительно выше любой величины  $P$  при питании водорослями. Следовательно, детрит для полифемуса — более полноценная пища, чем водоросли.

Опыты по выяснению способности *P. pediculus* питаться дисперсно распределенными в воде бактериями показали, что величина суточного прироста вещества тела рачка при данном виде корма очень незначительна — 0.2%. Это говорит о том, что *Polyphemus* не способен полностью питаться бактериями. Очевидно, это связано с неприспособленностью ротового аппарата к улавливанию отдельных клеток водорослей и бактерий.

Таким образом, животный корм — наилучшая пища для *P. pediculus* в естественных условиях.

Потребление и усвоение того или иного вида корма во многом зависит физиологического состояния рачка. Экземпляры, только что принесенные из водоема, потребляют водоросли значительно хуже, чем голодные рачки, выдержанные в течение суток в профильтрованной воде. Процент суточного прироста вещества тела у голодных *Polyphemus* при питании водорослями колеблется от 0.25 до 5.4%, тогда как у рачков в нормальном состоянии — от 0.1 до 0.7%. Голодные *Polyphemus* наиболее хорошо усваивают *Nitzschia*, затем *Chlamydomonas* и *Anabaena*, а рачки в нормальном состоянии — *Scenedesmus*.

У голодных рачков резко возрастает потребление синезеленых водорослей (*Anabaena*, *Coelosphaerium*, *Aphanizomenon*), тогда как в нормальном состоянии рачки предпочитают протококковые и диатомовые. Несколько ближе к ним среди прочих видов корма стоит *Microcystis*. Этот вид водоросли *P. pediculus* не ест ни в нормальном состоянии ( $P=0.03\%$ ), ни в голодном (0%). Находясь среди клеток *Microcystis*, рачок быстро погибает (через 3—4 часа).

Таким образом, основной корм для *P. pediculus* — коловратки, инфузории, молодь *Cladocera* и отчасти детрит. Водоросли и дисперсно распределенные бактерии могут в какой-то степени служить ему лишь дополнительными источниками питания.

## ЛИТЕРАТУРА

- Б у т о р и н а Л. Г. 1965. Наблюдения над поведением *Polyphemus pediculus* функцией его конечностей в процессе питания. В сб.: Экол. и биол. пресных беспозв., М.—Л.
- М о н а к о в А. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1961. Количественные данные о педафний. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 4 (7).
- С о р о к и н Ю. И. 1960. Самопоглощение излучения  $C^{14}$  в препаратах беспозв. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 3 (6).
- E r i k s s o n S. 1934. Studien über die Fangapparate der Branchiopoden. Zool. Uppsala, v. 15.
- F i s c h e r S. 1951. Branchiopoden und Entomostraken Ostsibiriens. Mem. á l'Acad. imp. des Sci. de St.-Petersburg, t. IV.
- I s c h r e y t G. 1933. Über *Polyphemus pediculus*. Arch. f. Hydrobiol. Bd. 2
-



АБЛЮДЕНИЯ НАД ОВОГЕНЕЗОМ НЕКОТОРЫХ *CLADOCERA*ОБРАЗОВАНИЕ ЗИМНИХ ЯИЦ У *EURYCERCUS*  
*LAMELLATUS* И *DAPHNIA PULEX*

Парный яичник ветвистоусых состоит из двух частей — зародышевого слоя, находящегося в задней части яичника, и яйцевого слоя.

В зародышесом слое находятся овогонии и наиболее молодые овоциты. В зародышевом слое в яйцевой выходят овоциты, сгруппированные по четыре, — четырехклеточные группы, или тетрады. Тетрады до начала накопления желтка плотно прижаты друг к другу, обнаружить их обычно трудно, так как создается впечатление столбика овоцитов.

Образование летних яиц происходит в различных семействах *Cladocera* по-разному. В каждой тетраде, выдвинувшейся из зародышевого слоя в яйцевой, желток накапливает только одна яйцеклетка, третья, считая от зародышевого слоя, а три остальных исполняют роль питающих клеток.

В образовании зимних яиц, кроме трех питающих клеток, относящихся к тетраде данной яйцеклетки и называемых первичными, участвуют вторичные питающие клетки, роль которых исполняют другие, полностью распадающиеся тетрады. Количество вторичных питающих клеток и их положение в яичнике различно у разных видов *Cladocera*.

*Ctenopoda* (*Sididae* и *Holopedidae*) и хищные ветвистоусые сохранили особую защиту зимних яиц, свойственный их наиболее вероятным предкам *Phyllopora*. У них эфиппий отсутствует, а зимние яйца окружены толстой оболочкой, являющейся продуктом самого яйца и желез половых протоков (Weismann, 1877; Linder, 1959).

У представителей трибы *Anomopoda* (*Macrothricidae*, *Bosminidae*, *Chydoridae* и *Daphniidae*) зимние яйца заключаются в эфиппий, находящийся у различных видов на разных ступенях формирования. *Macrothricidae*, *Bosminidae* и *Chydoridae* имеют примитивный эфиппий или протоэфиппий, представляющий собой относительно мало измененный участок расщепляемого при линьке панциря. Количество яиц в протоэфиппии каждого вида непостоянно, зависит от размеров вида и плодовитости особи и может достигать у *Eurycercus lamellatus* 13 (Scourfield, 1902), у *Eu. glacialis* 38 (Kaiser, 1959).

У *Daphniidae* эфиппий достиг высокой степени сложности. Количество яиц в нем постоянно для каждого вида, обычно одно или два яйца.

Таким образом, с усложнением строения эфиппия количество заключенных в нем яиц уменьшается и стабилизируется, т. е. параллельно эволюции эфиппия идет эволюция овогенеза. Следовательно, для решения вопроса — как возник тип овогенеза, свойственный семейству *Daphniidae*, следует обратиться к изучению овогенеза видов, эфиппий которых находятся на низших ступенях формирования. Однако процесс формирования зимних яиц у видов, имеющих примитивный эфиппий, не описан. Это

побудило нас проследить формирование зимних яиц у *Eurycercus lamellatus* (Chydoridae) и сравнить его с этим же процессом у *Daphnia pulex* (Daphniidae).

Исследовались срезы толщиной 7 м. Окраска производилась железным гематоксилином Гейденгайна и азокармином Гейденгайна. Эврицер и дафнии были взяты из водоемов окрестностей Ленинграда. Кроме того дафнии выращивались в лаборатории.

Цикл яичника эврицерка при образовании зимних яиц показан на рис. 1, где изображены срезы последовательных стадий яичника. В яичевом слое всегда находятся две генерации яйцеклеток: старшая накапливающая желток, и следующая, к накоплению желтка еще не приступившая. По мере накопления желтка в яйцеклетках старшей генерации (рис. 1, 1, а, 2, а, 3, а) на дорзальной стороне яичевого слоя растет столбик из яйцеклеток следующей генерации (рис. 1, 1, г, 2, г, 3, г). Завершение процесса накопления желтка сопровождается отделением от этого столбика группы тетрад (рис. 1, 4, г), которые прижимаются к оболочке яичника на вентральной стороне яичевого слоя.

В переместившихся тетрадах уже можно отличить яйцеклетки от первичных питающих клеток. Более крупные яйцеклетки расположены в центре и имеют менее гомогенную, чем у первичных питающих клеток, протоплазму. Затем зимние яйца старшей генерации переходят в состояние эфиппий. Столбик яйцеклеток на дорзальной стороне яичевого слоя от которого отделилась группа тетрад, занимающая всю ширину яичевого слоя (рис. 1, 4, г), продвигается вперед (рис. 1, 1, г), и яичник возвращается в состояние, изображенное на рис. 1, 1. Следующая генерация яйцеклеток (рис. 1, 4, г) становится старшей генерацией (рис. 1, 1, а, б, в). В яйцеклетках этой генерации начинается процесс накопления желтка (рис. 1, 1, а). Затем одна из тетрад, обычно лежащая в задней части яичевого слоя (рис. 1, 2, в), распадается, играя роль вторичных питающих клеток. В некоторых случаях этого распада не наблюдалось.

По мере накопления желтка в яйцеклетках старшей генерации объем яичника увеличивается. Рис. 1, 3, 4 не дает полного представления об увеличении объема.

На нем изображены более латеральные срезы, где видна следующая генерация яйцеклеток (г), но куда основная масса дейтоплазмы яйцеклеток старшей генерации (а) не попадает. Особенно увеличивается яичник на стадии, изображенной на рис. 1, 4. В это время предыдущий эфиппий уже сброшен, выводковая сумка еще пустая и створки раковинки не пигментированы. Многочисленные лопасти яичника заполняют почти всю полость тела, левый и правый яичник смыкаются. Оболочки ядер яйцеклеток старшей генерации (а) растворяются, и найти ядерные элементы в массе желтка трудно. Затем созревшие яйца переходят в выводковую сумку и яичник опять возвращается в состояние, изображенное на рис. 1, 1. После поступления в выводковую сумку яиц начинается формирование протоэфиппия. У самок, яичник которых находится в состоянии, изображенном на рис. 1, 1, раковинка еще не пигментирована. Затем по мере роста яиц в яичнике (рис. 1, 2) наблюдается потемнение раковинки.

Эфиппий сформирован и сбрасывается, когда яичник достигнет состояния, изображенного на рис. 1, 3. У особей, яичник которых находится в состоянии, изображенном на рис. 1, 4, створки раковинки снова не пигментированы. Обращает внимание синхронность, с какой идет рост овоцитов следующей (г) и старшей (а) генерации и формирование протоэфиппия. При этом наблюдается почти полное отсутствие партеногенетических самок во время осеннего полового периода.

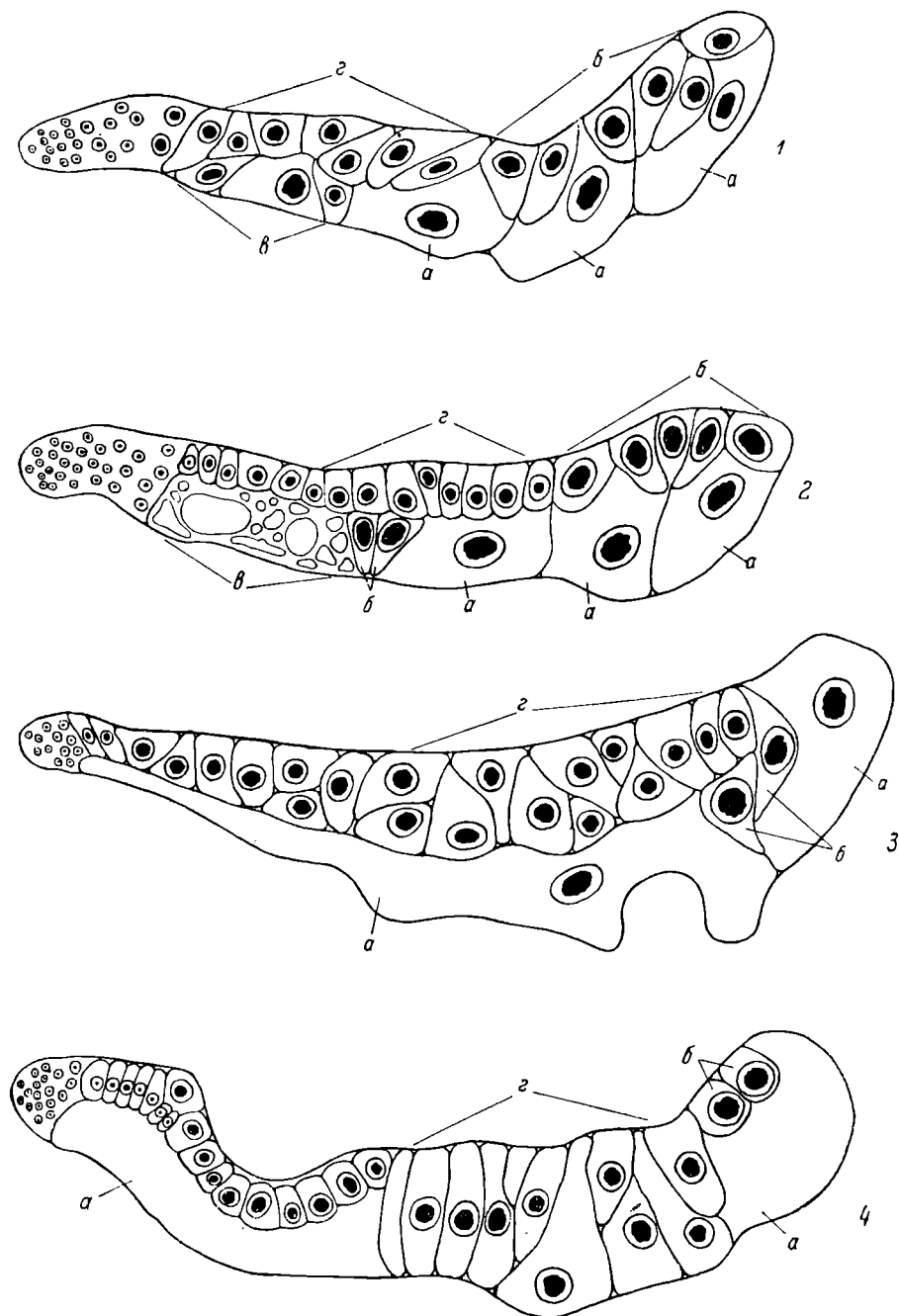


Рис. 1. Цикл яичника *Eurycercus lamellatus* при половом размножении.  
 1-4 — последовательные стадии в ходе цикла яичника на срезах. а — яйцеклетки старшей генерации; б — первичные питающие клетки; в — вторичные питающие клетки; г — следующая генерация яйцеклеток.

У *Daphnia pulex* процесс образования зимних яиц происходит следующим образом (рис. 2). В самом начале накопления желтка (рис. 2, 1) яйцеклетка (а) на срезе имеет форму, близкую к треугольнику. Яйцеклетка прижата своим широким основанием к оболочке яичника на вентральной его стороне на уровне пятой пары грудных ног. Три первичные питающие клетки (б) расположены дорзальнее. В передней части яичника

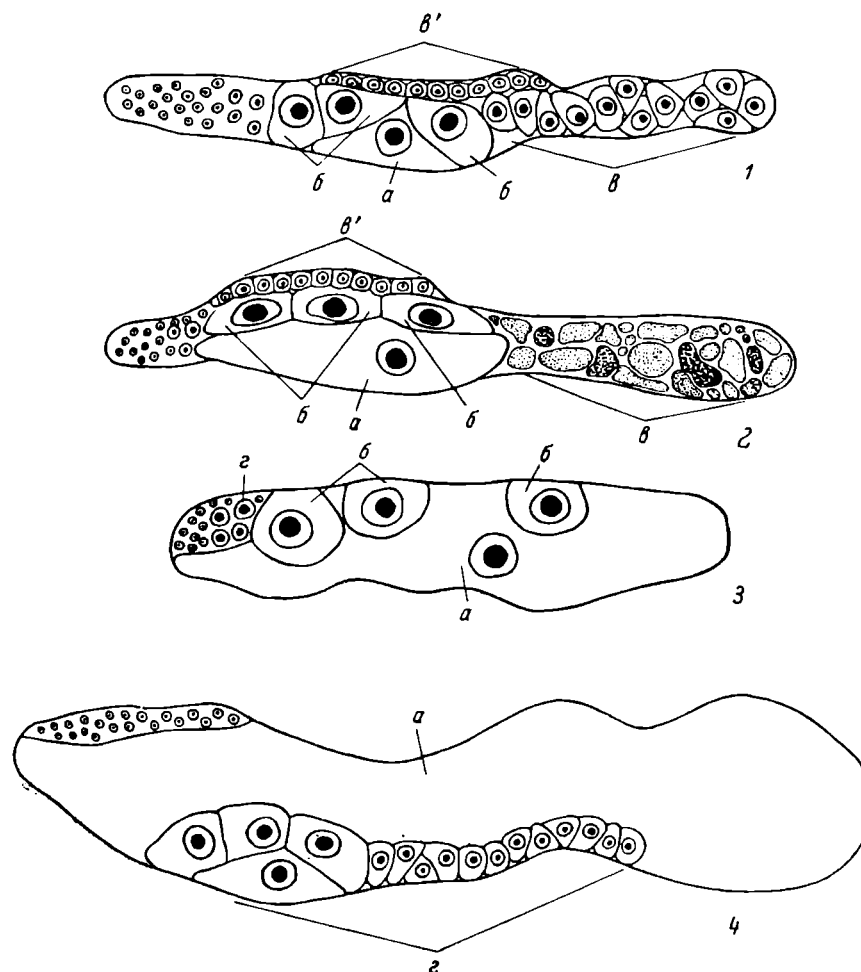


Рис. 2. Цикл яичника *Daphnia pulex* при половом размножении.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

лежит группа тетрад (в), играющая роль вторичных питающих клеток. На дорзальной стороне яйцевого слоя находится столбик яйцеклеток, который, судя по его исчезновению на более поздних стадиях (рис. 2, 3), также является питательным материалом для растущего яйца.

Дальнейший рост яйцеклетки (рис. 2, 2, а) сопровождается распадом вторичных питающих клеток (в). После окончательной резорбции вторичных питающих клеток начинается резорбция первичных питающих клеток (рис. 2, 3, б), завершающаяся полным их растворением (рис. 2, 4). Яйцеклетка увеличивается в размере (рис. 2, 3, 4), постепенно заполняя весь объем разбухающего яичника.

Когда остатки вторичных питающих клеток полностью растворились, резорбция первичных только еще начинается (рис. 2, 3), в зародышевом слое среди мелких овоцитов можно обнаружить четыре крупных клетки (2).

Дальнейшая судьба этих яйцеклеток прослежена на серии препаратов; выяснено, что они являются тетрадой зимнего яйца следующей генерации. Такое наблюдение противоречит выводу Шарфенберга (Scharfenberg, 1910), считавшего, что детерминация тетрады зимнего яйца у дафний происходит на более поздней стадии, соответствующей стадии, изображенной на нашем рис. 2, 1, а, б.

В завершившейся накопление желтка яйцеклетке (рис. 2, 4, а) оболочка при растворении и ядерные элементы смешиваются с массой желтка. Это время тетрады зимнего яйца следующей генерации и ее вторичные питающие клетки (2) перемещаются на вентральную сторону яйцевого слоя. Молодая яйцеклетка принимает на срезе характерную треугольную форму. После этого готовое зимнее яйцо старшей генерации переходит в эфиппий. Так как у дафний два яичника, то эфиппий имеет всегда два яйца. Яичник возвращается в состояние, изображенное на рис. 2, 1.

Овогенез дафнии при обоеполом размножении описан Вейсманом (Weismann, 1877), Шарфенбергом (Scharfenberg, 1910) и Бальдасом (Baldas, 1941). Новым у нас является установление факта, что параллельно с зимнего яйца старшей генерации (рис. 2, 3, 4, а) идет образование зимнего яйца следующей генерации (рис. 2, 3, 4, б). Выяснено, что независимо от того, перейдет ли дафния к партеногенезу или образует эфиппий, в яичнике после выхода из него зимнего яйца присутствует тетрада зимнего яйца следующей генерации (рис. 2, 1, а, б).

Сравнивая процессы образования зимних яиц у эврицерка и дафнии, мы видим у них много общего. У обоих видов яичник имеет одинаковое строение и обнаруживается общая закономерность в перемещениях различных групп яйцеклеток.

Растущее яйцо в начале вителлогенеза (рис. 1, 1, а и 2, 1, а) всегда прижимается к оболочке яичника на вентральной его стороне, оттесняя вторичные питающие клетки (рис. 1, 1, б и 2, 1, б) дорзальнее. По мере накопления желтка в яйцеклетках из зародышевого слоя по дорзальной стороне яйцевого слоя выдвигается столбик яйцеклеток (рис. 1, 1—3, в и 2, 1—2, в), несущий у дафнии и эврицерка разные функции.

Следующая генерация яйцеклеток является тетрадами зимних яиц (рис. 1, 4, в и 2, 4, в) и переходит на вентральную сторону яйцевого слоя при выходе старшей генерации яйцеклеток (рис. 1, 4, а и 2, 4, а) из яичника. При этом в переместившихся на вентральную сторону тетрадах зимних яиц происходит дифференциация на яйцеклетки и первичные питающие клетки.

Поэтому можно считать, что у этих видов один и тот же тип яичника, находящийся на разных ступенях эволюционного процесса. У эврицерка, имеющего примитивный эфиппий, начался процесс уменьшения числа стадий, образующих зимние яйца: только одна тетрада зимнего яйца перешла в питающие клетки.

У дафнии процесс превращения тетрад зимних яиц во вторичные питающие клетки завершен. Одна тетрада в каждом яичнике образует яйцо, все остальные тетрады в яйцевом слое служат питательным материалом для растущего яйца.

Тетрады, исполняющие роль вторичных питающих клеток у дафнии и эврицерка, видоизменились различно, о чем можно судить даже по их внешнему виду. У эврицерка вторичные питающие клетки неотличимы

от тетрад, образующих зимние яйца, до начала их резорбции. У дафний эти клетки задолго до своего распада отличаются от тетрады зимнего яйца. Кроме того, как показал Вейсман (Weismann, 1877), тетрады вторых питающих клеток у дафний приобрели способность продолжать развитие, образуя летние яйца, если тетрада зимнего яйца подвергается распаду.

Как уже говорилось ранее, у дафний, после перехода зимнего яйца в эфиппий, в яичнике имеется налицо тетрада зимнего яйца следующей генерации (рис. 2, 1, а). В дальнейшем процессы в яичнике могут идти в двух направлениях. Или растет зимнее яйцо — и тогда дафния образует вторую эфиппию, или зимнее яйцо распадается (и это бывает очень часто), а вторичные питающие клетки продолжают развитие как тетрады летних яиц, и дафния переходит к партеногенезу.

У эврицерки также вслед за одной порцией зимних яиц образуется и первая. Но у него не обнаружено механизма перехода к партеногенезу и случаи перехода к партеногенезу нами не наблюдались. Однако обратный переход — от партеногенеза к половому размножению — наблюдается часто. Осенью перед массовым появлением в водоеме самок, несущих протоэфиппии, можно обнаружить особи, в выводковых сумках которых находятся развивающиеся из партеногенетических яиц эмбрионы, а в яичнике — зимние яйца.

*Daphnia pulex* — вид, характерный для эфемерных водоемов (Шибатов, 1950; Spandl, 1925), загрязненных деревенских прудов (Дуплава, 1922). Она заселяет первые копаные пруды, питающиеся атмосферными осадками (Воронков, Новиков и Удальцов, 1907). Эти типы водоемов характеризуются резкими колебаниями всех факторов среды, не носящих сезонного характера, и видовой состав в таких водоемах может несколько раз за лето меняться (Олифан, 1928). Количество видов, приспособившихся к таким условиям существования, невелико, но они образуют вполне определенный комплекс, встречающийся регулярно в водоемах этого типа (Proszyńska, 1963).

*Eurycercus lamellatus* встречается в прибрежье озер, в прудах с погруженной водной растительностью. Для малых, иногда пересыхающих водоемов, лишенных погруженной высшей водной растительности, *lamellatus* не типичен (Proszyńska, 1963). Водоемы, в которых встречается *Eu. lamellatus*, характеризуются менее резкими колебаниями условий среды, и эти колебания носят сезонный характер.

Способность к смене способов размножения у видов, населяющих малые водоемы с неустойчивым режимом, должна быть выше, чем у видов больших водоемов с более устойчивым режимом. Это мы и наблюдаем на нашем материале. *Daphnia pulex* после сбрасывания каждого эфиппия может в зависимости от условий среды продолжать обоеполое размножение или вернуться к партеногенезу. У *Eurycercus lamellatus* переход к партеногенезу ни разу не наблюдался.

#### ВЛИЯНИЕ ГОЛОДАНИЯ НА ОВОГЕНЕЗ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ САМКИХ *DAPHNIA PULEX* И *D. LONGISPINA*

Иногда при партеногенетическом размножении у дафний наблюдается распад растущих яйцеклеток. Это явление можно экспериментально вызвать, поместив дафнию в условия голодания. Но различные особи дафний, обитающие в одинаковых условиях и помещенные в один и тот же сосуд, реагируют на недостаток пищи по-разному. У одних особей старшая генерация яйцеклеток распадается, у других распадается то-

сть яйцеклеток старшей генерации, у третьих распада яйцеклеток все не наблюдается.

Отсюда возникло предположение, что судьба яйцеклеток у голодающих дафний зависит от того, в какой стадии находится яичник, когда фния начинает голодать. Это предположение было интересно проверить.

Материал по *Daphnia pulex* и *D. longispina* будет излагаться вместе, сколько картина образования партеногенетических яиц у обоих видов одна и результат воздействия голода был одинаковым.

До опыта дафнии находились в хороших условиях питания. Об этом свидетельствует тот факт, что у всех половозрелых самок выводковые сумки были наполнены яйцами или эмбрионами. Сразу после выхода сформировавшейся молодежи из сумки происходило наполнение ее следующей порцией летних яиц.

Шарфенберг (Scharfenberg, 1910) разделяет цикл яичника половозрелой фнии на три стадии: начинающегося, прогрессирующего и полного разования партеногенетических яиц. Эти стадии в дальнейшем изложении будут называться соответственно I, II и III стадией.

I стадии дафний соответствует такое состояние яичника, когда в плазме яйцеклеток жир еще отсутствует или имеется в виде очень мелких капель. выводковой сумке находятся яйца, еще не начавшие дробиться или в самом начале дробления.

II стадия характеризуется наличием в плазме яйцеклеток мелких капель жира и мелких зерен желтка и наличием в сумке эмбрионов, из которых еще не пигментированы.

Для III стадии характерно значительное увеличение объема яичника вследствие роста яйцеклеток старшей генерации. В плазме яйцеклеток крупные капли жира и крупные зерна желтка. В сумке эмбрионы с пигментированными парными или уже слившимися в один глазами.

Разделенные на три группы по состоянию яичника дафнии помещались в условия голодания. Опыты ставились в химических стаканах. В 200 мл среды помещалось 10 дафний. Чтобы уменьшить количество среды бактерий — возможного источника пищи дафний, — опыты ставились на дистиллированной воде, в которую на литр вносилось 200 мг NaCl, 20 мг  $MgSO_4$  и 10 мл водопроводной воды. В контроле при наличии корма дафнии в такой среде интенсивно размножались. Каждый опыт длился трое суток, т. е. столько времени, сколько было необходимо для завершения всего цикла яичника в контроле. Было испытано 200 особей *D. pulex* и 300 особей *D. longispina*.

В результате опытов выяснилось следующее. У дафний, начавших голодать, когда их яичник был в I стадии, яйца распадались в яичнике. После выхода молодежи из сумки следующей порцией яиц в сумку не поступало.

Дафнии, яичник которых в момент начала опыта был во II стадии, фиксировали по-разному, в зависимости от того, в начале, середине или конце этой стадии начиналось голодание. Если оно начиналось в начале II стадии, все яйца распадались и после выхода молодежи из сумки наполнение ее новой порцией яиц не происходило. Если голодание начиналось в середине II стадии, то распадались яйца только в каудальной части яичевого слоя, остальные яйца завершали рост. Сразу после выхода молодежи из сумки последняя наполнялась новой порцией яиц, но количество яиц было небольшим. Если же голодание начиналось в конце II стадии, распада яиц не наблюдалось. После выхода сформировавшейся молодежи из сумки происходило наполнение ее следующей порцией яиц.

У дафний, начавших голодать в III стадии развития яичника, распад яиц также не наблюдалось.

Такие же явления происходили в яичнике при содержании дафний в отстойной водопроводной воде без добавления корма.

Образования зимних яиц под влиянием голодания не происходили при более длительном содержании дафний в условиях голода.

#### ВЫВОДЫ

1. У *Eurycerus lamellatus* начался процесс уменьшения числа тетрообразующих зимние яйца. Яйцеклетки одной тетрады зимнего яйца стали выполнять роль вторичных питающих клеток. У *Daphnia pulex* процесс уменьшения числа тетрад, образующих зимние яйца, достиг предела. Только одна тетрада образует яйцо, остальные превратились во вторичные питающие клетки.

2. Воздействие голодом на партеногенетических самок *D. pulex* и *D. gispina* не вызывает перехода к половому размножению. Распад яйцеток происходит, если яичник дафний в момент начала голодания был или начале II стадии развития. У дафний, начавших голодать в середине II стадии, яйцеклетки распадались только в задней части яичника. Если голодание наступало в конце II или в III стадии, то распада яйцеклеток не наблюдалось.

#### ЛИТЕРАТУРА

- В о р о н к о в Н., А. Н о в и к о в и А. У д а л ь ц о в. 1907. Очерк прудов о стностей Глубокого озера. Тр. гидробиол. ст. на Глубоком оз., т. 2.
- Д у п л а к о в С. Н. 1922. К биологии загрязненных прудов. Русский гидробиологический журнал, т. 1.
- О л и ф а н В. 1928. Биология планктона и физико-химический режим Гигерова пруда. Тр. Звенигор. гидрофизиол. ст. Инст. exper. биол. ГИНЗа, М.
- Ш к о р б а т о в Ю. Л. 1950. Очерк фауны жаброногих ракообразных времен водоемов. Тр. Научно-исслед. инст. биол. Харьк. ун-ва. Ученые записки, т. 1.
- B a l d a s s F. 1941. Entwicklung von *Daphnia pulex*. Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, Bd. 67, H. 1.
- K a i s e r E. W. 1959. Biologiske og økologiske undersøgelser over dafnierne *Eurycerus glacialis* og *Eu. lamellatus*. Flora og fauna. Stockholm.
- L i n d e r J. H. 1959. Studies on the freshwater fairy shrimp *Chirocephalus* (Forbes). I. Structure and histochemistry of the ovary and accessory reproductive tissues. Journal of Morphology, v. 104, № 1.
- P r o s z y ŋ s k a M. 1963. On the problem of the differentiating *Cladocera* and *Copepoda* fauna in pond and small water bodies in the light of present faunistic literature. Polskie Archiwum Hydrobiologii, XI (XXIV), № 1.
- S c h a r f e n b e r g U. 1910. Studien und Experimente über die Eibildung und Generationszyklus von *Daphnia magna*. Internationale Revue gesamt. Hydrobiologie, Bd. 3, H. 2, Biol. Suppl.
- S c o u r f i e l d D. J. 1902. The ephippia of the Lynceid Entomostraca. The Journal of the Linnean Society, ser. 2, v. 8, № 50.
- S p a n d l H. 1925. Die Tierwelt vorübergehender Gewässer Mitteleuropas. Archiv für Hydrobiologie, Bd. 16, H. 1.
- W e i s m a n n A. 1877. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 28.

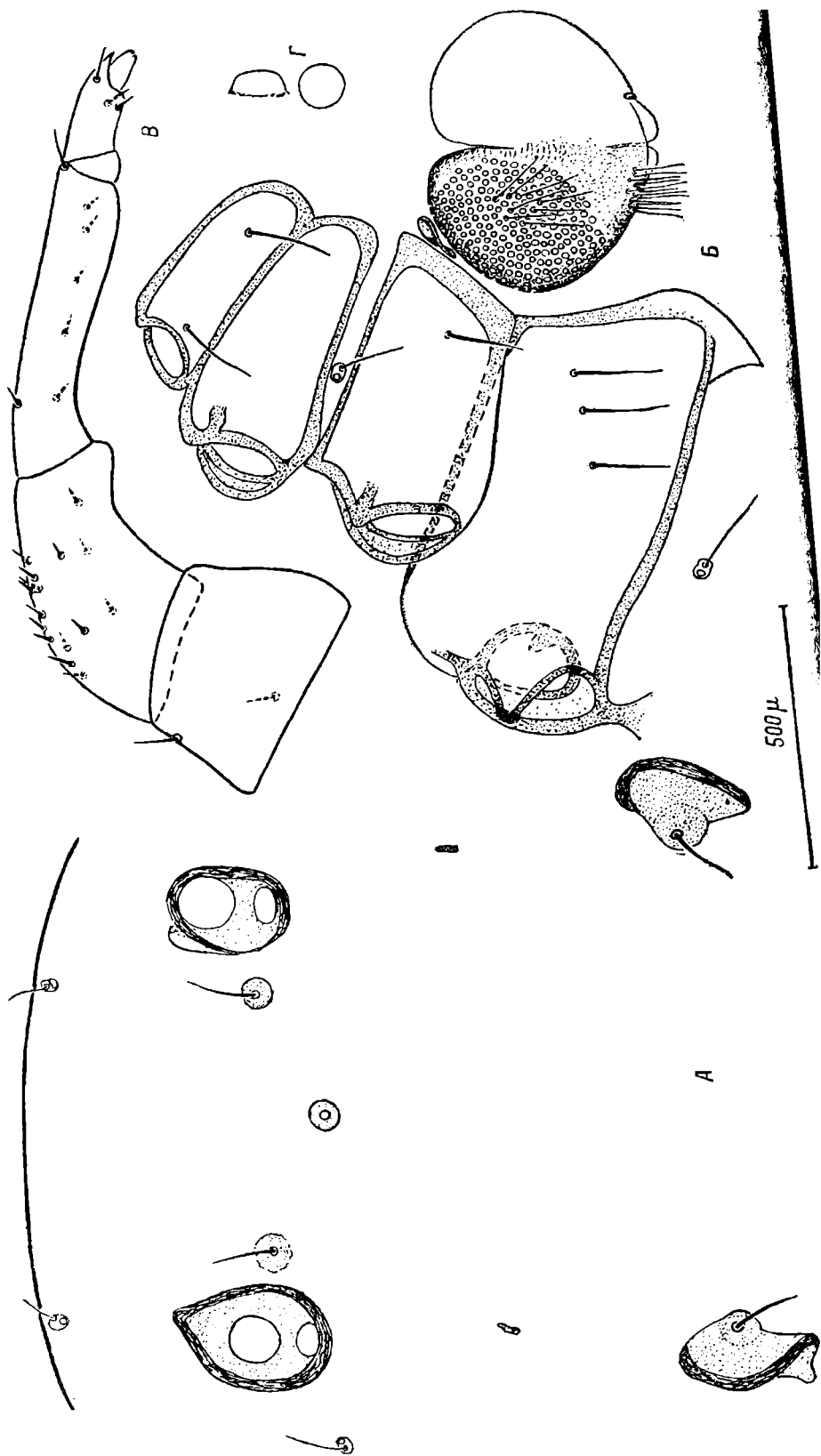


НОВЫЙ ВИД ВОДЯНОГО КЛЕЩА (*HYDRACHNELLAE*)  
 ИЗ РОДА *HYDRACHNA* MÜLL.,  
 ЕГО СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ И БИОЛОГИЯ

В настоящее время известно примерно сто видов, относящихся к роду *Hydrachna* (Viets, 1956). Для подавляющего большинства их характерна щелевидная выемка на генитальном конусе самца. Только у *H. incisa* Albert, 1903 генитальное отверстие округлое, без щелевидной выемки. Описываемого ниже вида — *H. marita* sp. n. — это отверстие также без выемки, но от *H. incisa* он отличается по цвету, по форме генитального отверстия и, вероятно, по биологии. Самка *H. incisa* неизвестна. Впервые этот вид найден в Ирландии, и одна находка известна в Северной Германии (Krog, 1928). Наш вид найден в пересыхающих водоемах в окрестностях города Ярославской обл. Типы хранятся в коллекции Института биологии внутренних вод АН СССР.

*Hydrachna marita* Wainstein sp. nov.

Самка. Туловище округло-овальное, красно-бурое, очень темное. Спина несколько светлее, бока почти совсем черные. Ноги красные. Средняя длина туловища 3.0 мм, ширина 2.7 мм, высота 2.6 мм. Максимальная длина 4.0 мм. Под длиной туловища здесь и далее подразумевается расстояние между задним скатом тела и основанием хоботка; под шириной — максимальное расстояние между латеральными поверхностями туловища; под высотой — расстояние между дорсальной и вентральной поверхностями. Кожа покрыта круглыми, несколько приплюснутыми сосочками (рис. 1, Г). Постокулярные пластинки (рис. 1, А) неправильной формы. Между ними и глазами иногда заметны небольшие уплотнения кожи в виде маленьких пластинок. Генитальный конус (рис. 1, Б) поперечноовальный, с глубокой узкой щелью посередине. На каждой половине его базальной части от 7 до 12 щетинок. У основания вершинной, конической части генитального конуса не менее 12 щетинок с каждой стороны. На тазике I всегда 2 щетинки, на тазике II щетинок нет, на тазике III всегда 1 щетинка и на тазике IV их от 1 до 3. Таким образом, число щетинок на тазиках I—III то же, что у личинки и у нимфы, а на тазике IV это число непостоянно. Педипальпы (рис. 1, В) длинные, стройные. На внешней поверхности их коленного членика 4—5 щетинок. Стиммы расположены на сердцевидном выступе. Особенности строения стимм, описанных еще А. И. Кронебергом (1878), могут быть использованы и для целей систематики. Однако это почему-то не делается. На рис. 2 изображены при одном и том же увеличении стиммы *H. marita* (А—Г), *H. cruenta* (Д) и *H. leegei* (Е). У первых двух видов они расположены на выступе,



дающемся за контуры туловища, у *H. leegei* приросли к коже. У *H. marita* стигмальный выступ сердцевидный, у *H. cruenta* — овальный.

Самец. Туловище овальное. Его средняя длина 2.8 мм, ширина 2.4 мм, высота 2.1 мм. Максимальная длина 3.0 мм. Черное, с неясно ограниченным красным пятном посреди туловища сверху и снизу. Постокулярные пластинки неправильной формы, такие же, как у самки (рис. 1, А). Вставочные пластинки между постокулярными пластинками и глазами обычно отсутствуют, если же имеются, то очень малы, явно мельче, чем у *H. in-* *sp.*, у которого они почти такой же длины, как и глаза (рис. 6, и). Педилпы массивные (рис. 2, А). На внешней поверхности их коленного

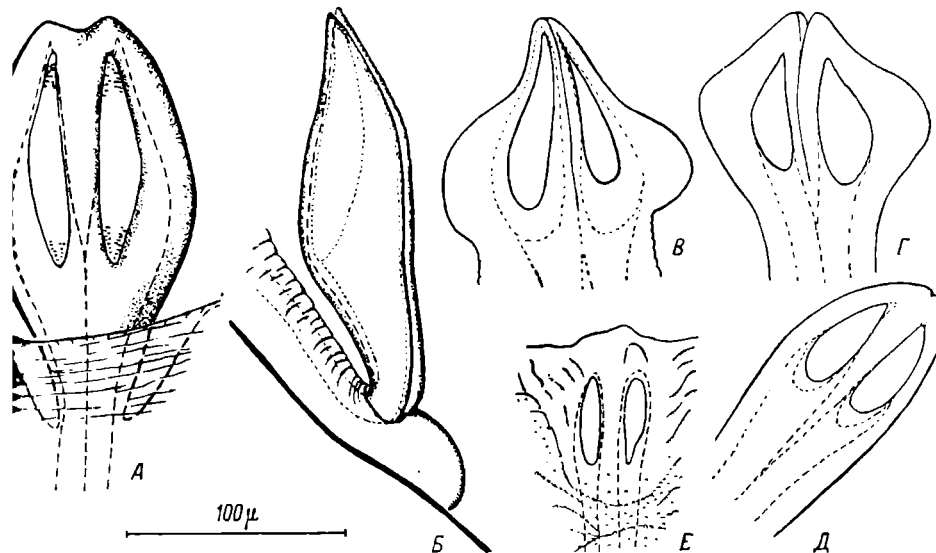


Рис. 2. Стигмы *Hydrachna*.

► *H. marita* sp. n., нимфа, вид сверху; Б — то же, вид сбоку; Б' — самка; Г — самец; Д — *H. cruenta*, самка; Е — *H. leegei*.

юшка 5 щетинок. Генитальный конус (рис. 2, Б) удлиненный, с неглубокой выемкой спереди. Его отверстие угловатое, без щели. На каждой стороне базальной части конуса по 7—12 щетинок. Вершинная часть конуса густо опушенная.

Нимфа. Туловище овальное, черное с красным пятном на спинной брюшной поверхности. Средняя длина самцовых нимф 2.3 мм, ширина 1.7 мм, высота 1.7 мм. Средняя длина нимф, превращающихся в самок, 2.0 мм, ширина 2.0, высота 1.8 мм. Максимальные размеры нимф достигают размеров самцов и самок. Генитальные пластинки неправильно овальные. у самцовых нимф (рис. 4, А) задний край пластинок более или менее заостренный, у нимф самок он округлый. Передний край пластинки у нимф самок сужен сильнее, чем у нимф самцов (рис. 4, Б). Число щетинок на генитальных пластинках и на тазике IV у каждой особи полностью соответствует этому числу у взрослых особей, вылупившихся из данной нимфы.

Личинка (рис. 5). Тело овальное, уплощенное, темно-красное или красно-бурое. Гнатосома крупная, у плавающей личинки подогнута на брюшную сторону так, что личинка оказывается сложенной вдвое. Челюсти сзади вогнутые. Вторичное ротовое отверстие, расположенное на

вершине гипостома, у неприсосавшейся личинки замкнуто мягкой гофрированной мембраной, способной растягиваться и открывать выход хелицер. Гипостомальные щетинки расположены на этой мембране, роткие. Вокруг мембрана окаймлена утолщенным плотным валиком. Галеальные щетинки, находящиеся на дорсальной поверхности гнатосомы, короткие, едва выдаются за вершину гипостома. Педипальпы массивные, достигают вершины гипостома. Их вертлуг узкий, кольцевидный, щетинок; на бедре 1 дорсальная щетинка; на колене — 2, вентральная и дорсальная; на голени 2 щетинки и 2 массивных когтя; на лапке педипальпы 2 микрохеты и 4 крупных оперенных щетинки, из них одна длинная и 3 короткие, равной длины. Коксальные щетинки длинные оперенные. Внешняя щетинка сидит не на вентральной, а на боковой поверхности таза. Сквозь покровы тела отчетливо видны (в препарате на жидкости Фора—Берлезе) три пары коксальных желез, выводные протоки которых открываются в полость, образованную текой коксальной щетинки. В каждую теку открывается одна железа (Вайнштейн, 1965б).

Число щетинок на ногах:

	Бедро	Колено	Голень	Лапка
I	5	4	7	16
II	5	4	7	16
III	5	4	6	15

Число щетинок на ногах меньше, чем у *H. cruenta* (Вайнштейн, 1965). Среди щетинок ног на голених и лапках I и II по одному соленидию и во всех лапках по одному акантоиду. Эмподий с дополнительной дорсальной иглой (рис. 3, Г). Форма туловищных щитков, число и расположение щетинок показаны на рис. 5, А, Б.

**Яйца.** Красные эллиптические (рис. 3, Е).

**Систематическое положение.** Как уже было сказано, *H. marita* близка к *H. incisa*. Последний вид относится к подроду *Anohydrachna* (Thor, 1928) или *Rhabdohydrachna* (Viets, 1936, 1956). Однако само разделение рода *Hydrachna* на подроды вызывает сомнение.

Тор (Thor, 1916) разделил его на пять подродов по строению коксальных щитков:

1. *Hydrachna* s. str. — с рудиментарными или с узкими линейными щитками;
2. *Anohydrachna* — без дорсальных щитков;
3. *Diplohydrachna* — с двумя крупными отдельными щитками;
4. *Schizohydrachna* — с двумя крупными, сросшимися между собой щитками;
5. *Monohydrachna* — с одним крупным щитком.

При этом оказалось, что тип рода *H. cruenta* относится к подроду *Monohydrachna*. Исправляя эту ошибку, Карл Фитс (Viets, 1931) предложил в синонимы название *Monohydrachna*, а для видов с рудиментарными и линейными щитками установил подрод *Rhabdohydrachna* — новое название для подрода *Hydrachna sensu str.* Thor.

В дальнейшем О. Лундبلاد (Lundblad, 1934) и К. Фитс (Viets, 1931) установили новый подрод — *Scutohydrachna* Viets (= *Tetrahydrachna* Lundbl.), у видов которого самки несут 4 небольших дорсальных щитка, а у самцов щиток покрывает всю дорсальную поверхность. (В Палеарктике представителей этого подрода нет).

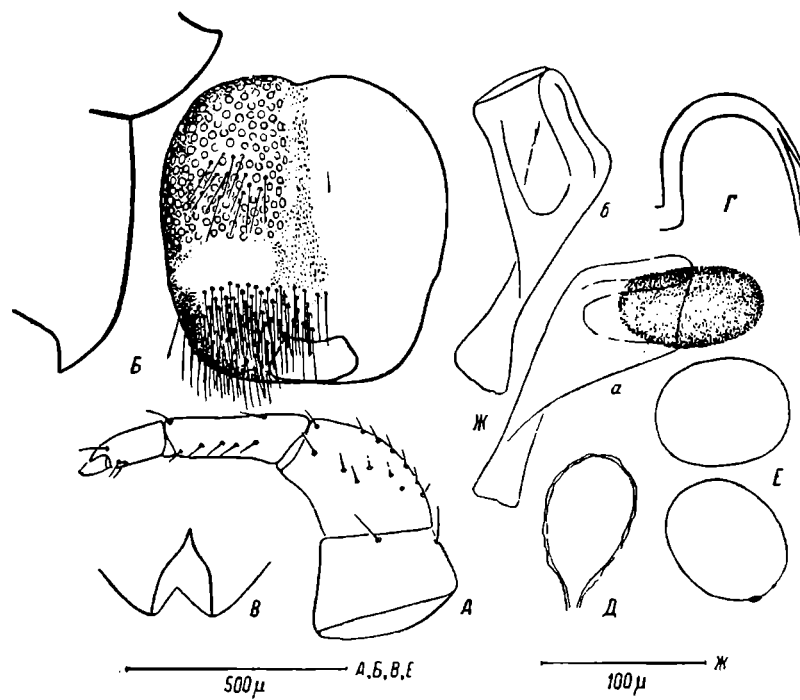


Рис. 3. Детали строения *H. marita* sp. n.

А — педипальпа самца снаружи; Б — генитальный конус самца; Б' — генитальное отверстие самца *H. processifera*; Г — эмподий личинки *H. marita* sp. n.; Д — ее консальная железа; Е — яйца; Ж — сперматофоры *H. processifera* (а — с пакетом спермы; б — пустой).

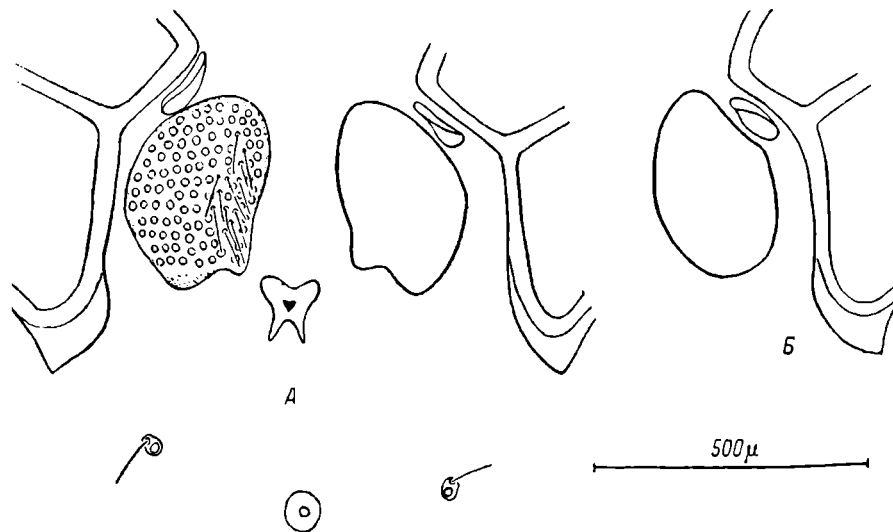


Рис. 4. Генитальное поле нимфы *H. marita* sp. n.

А — самец; Б — самка.

Вскоре, однако, выяснилось, что у некоторых видов нимфы относятся к подроду *Diplohydrachna*, а взрослые — к подроду *Schizohydrachna*, поэтому Тор в 1925 г. (Thor, 1925) сам объединил эти подроды в один — *Diplohydrachna*. С другой стороны, Лундبلاد (Lundblad, 1941) справедливо объединяет подроды *Rhabdohydrachna* и *Anohydrachna*, границы между которыми очертить не удается.

Таким образом, число подродов, принимаемых разными авторами, колеблется от 4 до 6. Различаются они по степени развития дорсальных

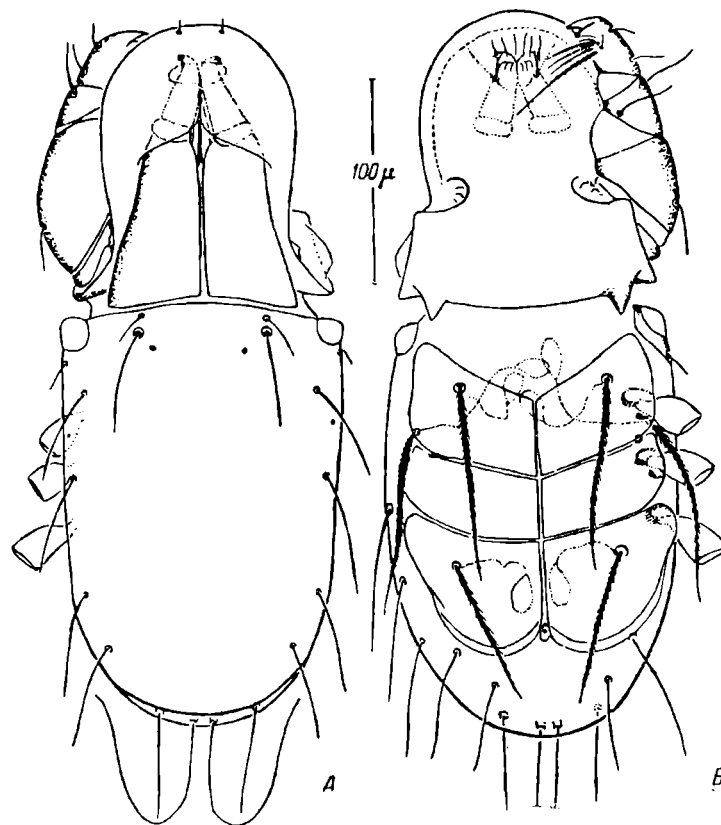


Рис. 5. Личинка *H. marita* sp. n.

А — вид сверху; Б — вид снизу.

щитков. Сравнивая между собой представителей отдельных подродов, легко убедиться, что по развитию этих щитков (рис. 6) все виды рода *Hydrachna* полагаются по одной линии и подроды представляют собою не замкнутые группы, а классы изменчивости, границы между которыми условны. Поэтому мы считаем разбивку рода на подроды, основанную на строении дорсальных щитков, неправильной и предлагаем все названные подроды рассматривать как синонимы *Hydrachna*. Сомнение в этом отношении вызывает только подрод *Scutohydrachna*, самцы которого имеют боковой дорсальный щиток. Разумеется, строение дорсального щитка может служить диагностическим признаком для отдельных видов.

В то же время два вида — *H. marita* и *H. incisa* — отличаются от остальных видов рода по строению полового аппарата самца и, как установлено для *H. marita* (см. ниже), по биологии оплодотворения. Эти призна-

можно считать достаточными для разделения рода *Hydrachna* на два под-  
 рода: *Hydrachana* s. str. со щелевидной выемкой на генитальном конусе самца  
 (рис. 3, B) и со сперматофорным оплодотворением, и *Hymenohydrachna*  
 нов. пов. с генитальным отверстием самца без щелевидной выемки,  
 у которых оплодотворение происходит при копуляции. Типом нового  
 подрода устанавливается *H. marita*.

**Биология.** Нимфы появляются в водоемах в последней декаде апреля.  
 В начале мая начинается их превращение во взрослых особей. Дли-

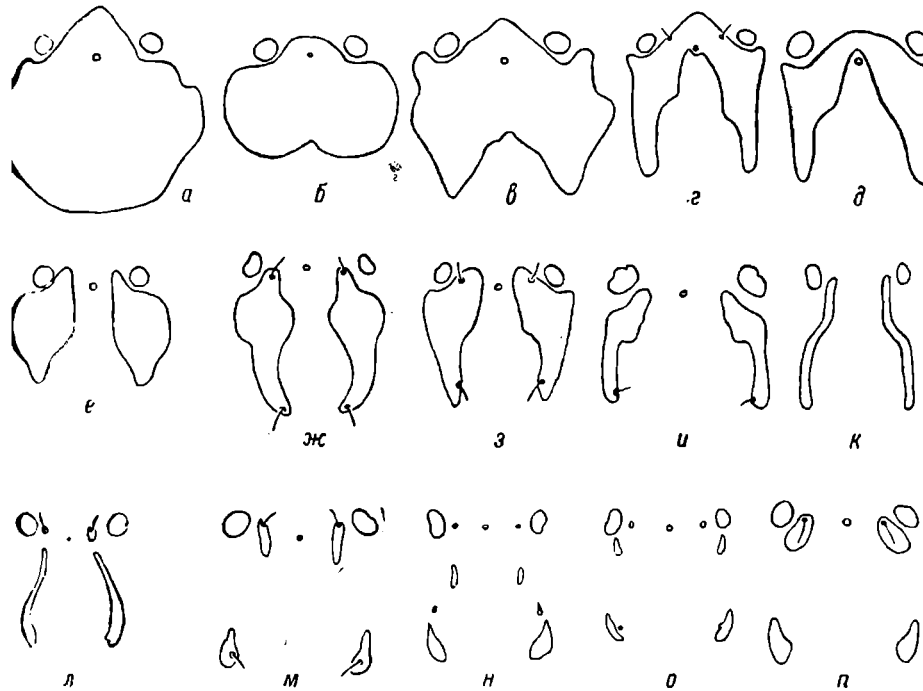


Рис. 6. Дорсальные щитки *Hydrachna*.

а — *H. (s. str.) cruenta*, самец; б — *H. (s. str.) skorikovi*; в — *H. (Schizohydrachna) trilobata*; г —  
*(Schizohydrachna) uniscutata paludosa*; д — *H. (Schizohydrachna) uniscutata* s. str.; е — *H. (?)*  
 нимфа; ж — *H. (Diplohydrachna) distincta*; з — *H. (Diplohydrachna) globosa*; и — *H. (Dip-*  
*lohydrachna) coniecta*; к — *H. (Rhabdohydrachna) bivirgulata*; л — *H. (Rhabdohydrachna) crassipalpis*;  
 м — *H. (Rhabdohydrachna) leegei*; н — *H. (Anohydrachna) incisa*; о — *H. (?) halberti*; п —  
*(Diplohydrachna) miliaria*. г, л, ж — по Viets; н — по Lundblad; ж, н, о — по Soar a. Williamson;  
 остальные — по Соколову.

тельность линьки в аквариумах 5—7 дней. Только что вылупившиеся  
 ики и самцы приступают к копуляции.

Оплодотворение описано у разных видов водяных клещей (Böttger,  
 12, и др.). У *Eulais* происходит настоящая копуляция. У *Piona* самцы,  
 прижав самок специально приспособленной для этого четвертой парой  
 ног, переносят сперматофоры из своего полового отверстия в половое  
 отверстие самки коготками третьей пары ног, имеющими специальное  
 строение. Самцы *Arrenurus* прикрепляют сперматофоры к субстрату,  
 при этом они удерживают самку особым выростом на конце брюшка  
 (molus) и перемещают ее так, чтобы она могла захватить отложенный  
 сперматофор. Самцы *Hydryphantes* откладывают сперматофоры на суб-  
 страт, не будучи связанными с самками (Mitchell, 1958). То же самое мы  
 наблюдали у *Limnesia maculata* и у *H. processifera*. Сперматофоры послед-

него вида (рис. 3, Ж) представляют собой изогнутые прозрачные бока на короткой ножке. Одна из боковых стенок бокала и его верхняя стена утолщены. Сперма в виде плотного пакета выдается наружу. Можно полагать, что сперматофоры откладывают все виды *Hydrachna*, у которых генитальный конус самца имеет целевидную выемку, но виды без такой выемки (*H. incisa*, *H. marita*) копулируют.

У *H. marita* копуляция протекает следующим образом. Перед спаванием самец долго преследует самку, хватая ее и старается повернуть брюшной стороной к себе. Когда это ему удастся, оба клеща выпячивают генитальные конусы и прикладывают их отверстиями друг к другу. Если в этот момент искусственно нарушить копуляцию, то самец выделит сперму наружу, но не в форме сперматофора, а в виде струи, имеющей форму длинной изогнутой колбаски, облаченной таким же слизистым прозрачным веществом, какое образует сперматофоры.

Брачные игры, т. е. погоня самца за самкой и попытки перевернуть ее вентральной стороной к себе, начинаются еще у нимф и продолжаются до тех пор, пока нимфы самок и самцов не прикрепятся к субстрату линьки. Поэтому линяющие нимфы оказываются размещенными близко друг к другу. Вылупившиеся раньше самцы все время плавают во линяющих самок и начинают их преследовать, как только те выходят из линичной шкурки. Вылупление взрослых из линичных шкурок проходило в лаборатории по утрам с 8 мая до конца месяца. В это же время самцы и самки стали попадаться в природе. Но в начале июня они исчезли во всех водоемах. Таким образом, время активности нимф длилось примерно 2 недели, время активности взрослых — месяц.

Яйца откладываются в листья осоки, в стебли водяной гречихи и, вероятно, в любые подходящие для этой цели растения. При этом нередко гибнет большое количество яиц, если они оказываются отложенными в осоке, оставшейся на местах, пересохших до выхода личинок из яиц.

Примерно через месяц после яйцекладки вылупляются личинки, которые активно плавают в поисках хозяина. Таким хозяином оказались жуки-плавунцы рода *Ilybius* Er. (сем. *Dytiscidae*). Личинки присасываются к ним на верхней поверхности брюшка под крыльями. Здесь их можно найти от 1 до 4.

Дальнейшая часть цикла развития не выяснена. Очевидно, личинка покидает хозяина до превращения в нимфу, а нимфа выходит в свет лишь весной следующего года.

По описаниям Гальберта, взятым нами из книги Соара и Вильямсона (Soar and Williamson, 1925), цикл *H. incisa* отличается от цикла *H. marita*. В Ирландии Гальберт в апреле нашел перезимовавших самцов *H. incisa*. У нас же самцы появляются и исчезают весной, в мае. Зимуют личинки или, что более вероятно, покоящиеся нимфы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вайнштейн Б. А. 1965а. Строение личинок водяных клещей. В сб.: Биологические процессы во внутр. водоемах, изд. «Наука», М.—Л.
- Вайнштейн Б. А. 1965б. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). IV. Личинка *Hydrachna cruenta* Müller, 1776. В сб.: Биологические процессы во внутр. водоемах, изд. «Наука», М.—Л.
- Кропфер А. И. 1878. О строении *Eylais extendens* (O. F. Müller). Изв. Импер. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., сост. при Моск. унив., т. 29, вып. 1, с. 1—12.
- Böttger K. 1962. Zur Biologie und Ethologie der einheimischen Wassermilben *Arrenurus* (*Megaluracarus*) *globatus* (Müll.) 1776. *Piona nodata nodata* (Müll.) 1776.



- 1776 und *Eylais infundibulifera meridionalis* (Thon), 1899 (*Hydrachnellae*, *Acari*). Zool. Jb. Syst., Bd. 89.
- u d b l a d O. 1934. Die nordamerikanischen Arten der Gattung *Hydrachna*. Ark. Zool., v. 28, a, 3.
- u d b l a d O. 1941. Eine Übersicht des Hydrachnellensystems und der bis jetzt bekannten verbreitung der Gattungen dieser Gruppe. Zool. Bidr. fran Uppsala, v. 20.
- t c h e l l R. 1958. Sperm transfer in the Water-Mite *Hydryphantes ruber* Geer. Amer. midl. naturalist, v. 60, № 1.
- r Ch. D. and W. W i l l i a m s o n. 1925. The british *Hydracarina*. Vol. 1, Roy Soc., London.
- o r S i g. 1916. Sur le genre *Hydrachna* Müll. et sur les nouvelles especes provenant principalement de la Russie (*Acarina*, *Hydrachnidae*). Русское энтомол. обозр., т. 16, вып. 1—2.
- o r Sig. 1925. Über die Phylogenie und Systematik der *Acarina*, mit Beiträgen zur ersten Entwicklungsgeschichte einzelner Gruppen. V—XII. Nyt. Mag. Naturv., Bd. 63.
- o r Sig. 1928. Untersuchung der von H. J. Stammer im Brakwasser des Parkteiches und des Ryckflusses bei Greifswald gesammelten *Acarina*. Zeitschr. für Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 11, № 1—2.
- t s K. 1931. Typus und Subgenera in *Hydrachna* O. F. Müller. Zool. Anz., Bd. 93, № 5—6.
- t s K. 1933. Neue *Hydrachna*- und *Eylais*-Arten (*Hydrachnellae*, *Acari*) aus Porto Alegre, Brasilien. Zool. Anz., Bd. 103, № 7—8.
- t s K. 1936. Wassermilben oder *Hydracarina*. In: F. D a h l. Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Bd. 31—32. Jena.
- t s K. 1956. Die Milben des Süswassers und des Meeres, Teil 2—3. Katalog und Nomenklator, Jena.
- u n s t e i n B. A. 1965. Die Coxaldrüsen bei *Hydrachna* Müll. (*Hydrachnellae*). Zool. Anz., Bd. 95.
-

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ  
И СИСТЕМАТИКЕ ВОДНЫХ КЛЕЩЕЙ (*HYDRACHNELLA*)VI. ЛИЧИНКИ *LIMNESIA* И *HYDROVOLZIA*

В предыдущих сообщениях (Вайнштейн, 1962, 1963, 1965а) описаны некоторые ранее неизвестные или недостаточно изученные личинки водяных клещей. Здесь мы продолжаем эту работу. Общее строение личинок изложено в 1965 г. (Вайнштейн, 1965б).

Размеры на рисунках даны в микронах.

*Limnesia maculata* (Müll. 1776). Самки ловятся в окрестностях Б. в продолжение всего года. Яйцекладка в аквариальных условиях началась с середины июня до середины июля. Личинки начинают появляться через 1—2 недели после яйцекладки. Описаны Пирзигом (Pierze 1897—1900) и Спаринг (Sparing, 1959). Однако эти описания следует дополнить.

Дорсальный щит (рис. 1) яйцевидный, сзади сильно сужен. Коксовые щиты слиты. Тазик III с выступом, прикрывающим место прикрепления вертлуга. Анальный щиток крупный, овальный, с продольной медульной бороздой. Анальные и абдоминальные щетинки очень малы. туловищные щиты и гнатококсы с сетевидной скульптурой.

В описании Спаринг (Sparing, 1959) сказано, что дорсальных туловищных щетинок 5—6 пар. В действительности их всегда одно и то же количество, типичное для *Hygrobatoides* s. lat.: по 2 пары теменных, затылочных, лопаточных, предпоясничных и поясничных и по одной паре плечевых и крестцовых. На вентральной поверхности по 2 пары анальных и 1 анальных и по одной паре хвостовых и абдоминальных. Характерно наличие крупных кожных пор на интерскуляльной мембране. Их 5 пар: 2 перед глазами, за лопаточными, предпоясничными и поясничными щетинками и последняя пара — между задними анальными и задними постапикальными щетинками.

Гилостом короткий с бахромой на вершине (рис. 2, А). Педипальпы массивные. На их бедрах одна щетинка, на колене 2, на голени 3 щетинки и мощный коготь. На лапке 2 длинные щетинки, 4 коротких и один сольный. Хелицеры раздельные (рис. 2, Б).

Ноги, особенно задняя пара, длинные. Очень сильно удлинены лапы III.

## Число щетинок на конечностях:

	Тазик	Вертлуг	Бедро	Колено	Голень	Лапка
I	2	1	6	6	11	15
II	0	1	6	6	10	15
III	1	1	6	5	9	12

Важным признаком рода служит отсутствие щетинок на тазике II. Из указанных щетинок: на всех коленах по одному соленидию, на тазиках I и II, кроме того, по одной вестигиальной щетинке; на голених II по 2, на голени III — один соленидий; кроме того, на голени I одна вестигиальная щетинка; на лапках I и II по одному соленидию, по одному соленидиусу и по одному акантоиду (рис. 2, B). Последний весьма оригинальной формы: микрохета на крупном конусовидном полой выступе.

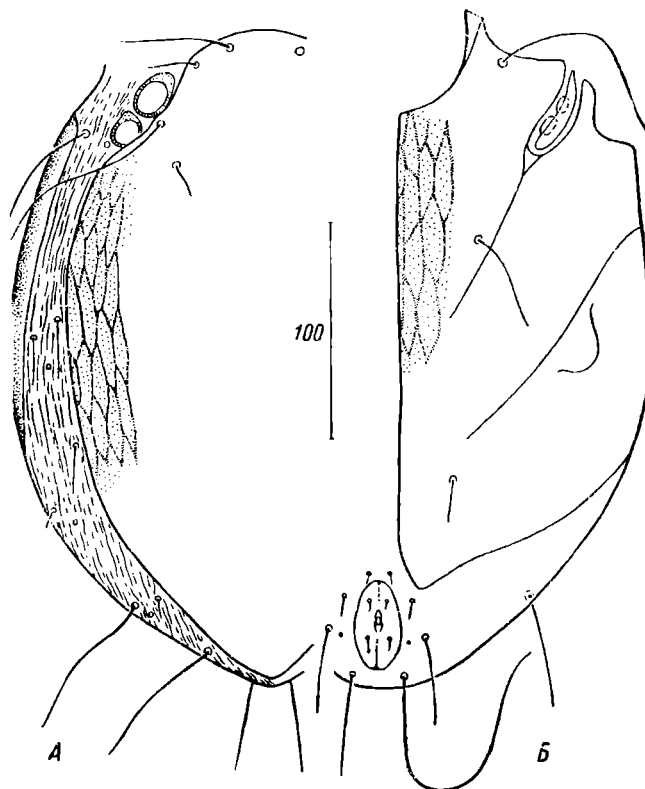


Рис. 1. Личинка *Limnesia maculata*.

A — вид сверху; B — вид снизу.

Булакры когтевидные. Эмподий массивный, также когтевидный, но расщеплен на 3 тесно сближенных ветви. Уростигма (рис. 2, Г) двойная. Щипочки уростигмы овальные с мелкими шипиками. Общая крышечка широко удлиненная, спереди суженная.

*Limnesia undulata* (Müll., 1776). Две самки, пойманные в окрестностях Москва, отложили яйца в первой половине июня 1964 г. Через неделю из яиц вывелись личинки. Эти личинки представляют особый интерес потому, что биология *L. undulata* существенно отличается от биологии предыдущего рода. Личинки *L. undulata* не паразитируют и, как это установил Нейман (Neiman, 1880), не выходят из яйца, а превращаются в нимф внутри яйцеводки. Наблюдения Неймана подтвердили Пирзиг (Piersig, 1897—1900), Кселиус (1913) и И. И. Соколов (Sokolov, 1925). Салаи (Szalay, 1928) подверг специальной проверке наблюдение Неймана и вновь подтвердил, что личинки *L. undulata* превращаются в нимф не выходя из яйца. Однако,

извлеченные искусственно, они оживленно плавают и прикрепля для линьки не позже чем через сутки. Он же дал краткое описание лич

В отличие от названных авторов, нам удалось получить сво плавающих личинок в обычных аквариальных условиях. Можно при лагать, что под общепринятым названием *L. undulata* скрываются не

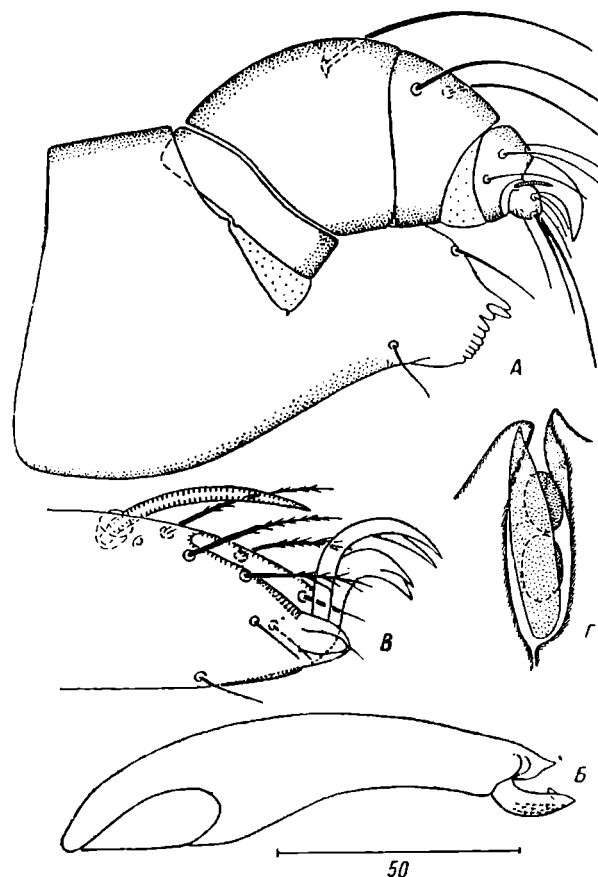


Рис. 2. Детали строения личинки *Limnesia maculata*.

А — гнатококс, гипостом и педипальпы сбоку; Б — левая хелипера; В — вершина правой передней лапки; Г — уростигмы.

а два или больше видов. Но более вероятно, что развитие личинки в рует в зависимости от экологической обстановки.

Тело (рис. 3) сильно вытянуто в длину, как у личинки *L. fulgida* по изображению Пирзига (Piersig, 1897—1900), который называет вид *L. histrionica*. Набор щетинок туловища, педипальпы и ног тот же и у предыдущего вида, от которого *L. undulata* хорошо отличается ненной формой тела, отсутствием вентральной кожной поры, редук абдоминальных, анальных и передних постанальных щетинок, ко здесь отсутствуют или превращены в микрохеты длиной менее диатеки; расположением плечевой щетинки: у *L. maculata* она находит интерскутальной мембране (рис. 1, А), у *L. undulata* — на перконец коксального выроста (рис. 3, А); наконец, формой крышек урос

сть они сильнее вытянуты в длину, пики на них отсутствуют или очень слабо развиты (рис. 4, В). Ноги, особенно задние, длинные, слабо искривлены (рис. 4, Г). Анальный щиток (рис. 3, Б) очень мал, в задней половине лишь расширен. В остальном личинка *L. undulata* сходна с личинкой следующего вида.

*Hydrovolzia gerhardi* Atch. 1954. Представители семейства *Hydrovolzidae* в Советском Союзе обнаружены. Наше описание сделано по единственному экземпляру, любезно присланному из США доктором Роджером Митчеллом (Rodger D. Mitchell, Флорида), за что тот выражает ему сердечную признательность.

Личинка *Hydrovolzia* изображалась и описывалась Вальтером (Walter, 22), Лундбладом (Lundblad, 1930) и Митчеллом (Mitchell, 1954, 1957). Однако некоторые детали строения авторы не указали, и поэтому полезно новое описание и рисунки личинки *Hydrovolzia*.

Идиосома овальная. Анальный щит (рис. 5, А) роткий, не выходит за границы подосомы, слабо тигризирован, с мелкой пунктировкой. В его задней части расположено паре щетинок. Кроме того, на туловище 12 пар анальных щетинок. Плечевые — удлинено листовидные, все остальные — щетинковидные, довольно толстые, гибкие. Постаанальные щетинки отсутствуют. Внешние хвостовые несколько сдвинуты на вентральную поверхность. Щетинок на вентральной поверхности очень мало (рис. 5, Б): коксальные и одна пара анальных, очень мелких, расположенных на анальном щитке перед анальным отверстием. Таким образом, истинные вентральные щетинки отсутствуют.

Глаза небольшие, конические. Их 2 пары. Глазные щитки не развиты.

Гнатосома (рис. 5, 6) крупная, массивная, отделена от идиосомы шеечной перетяжкой; по своему строению сходна с таковой *Hydrachna* (Митчелл, 1965а). Гипостом незаметно переходит в крупные крыловидные галеа (рис. 6, Б, В), охватывающие по бокам и сверху хелицеры. Однако, в отличие от *Hydrachna*, галеа дорсально друг с другом не срастаются и галеальных щетинок мне обнаружить не удалось. Вершина

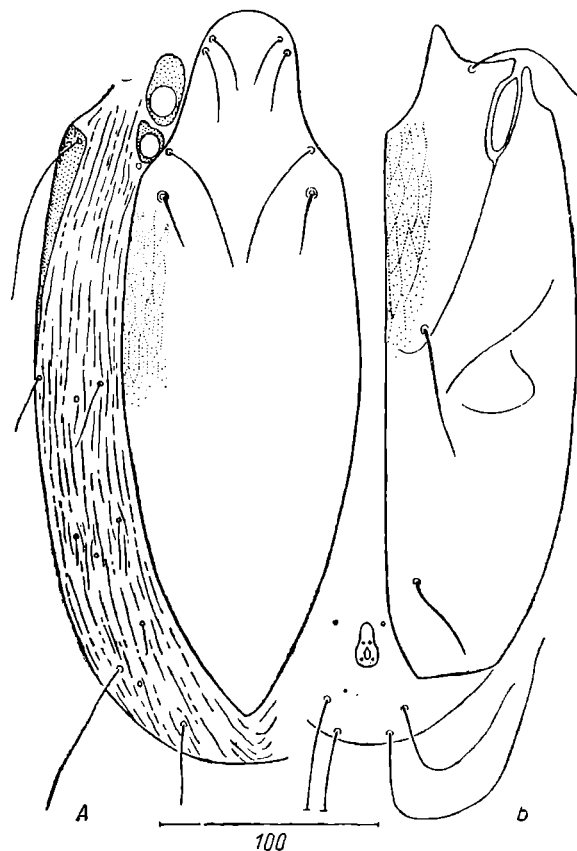


Рис. 3. Личинка *Limnesia undulata*.

А — вид сверху; Б — вид снизу.

гипостома в виде округлой вырезки, отороченной нежной бахро У основания этой бахромы пара мелких гипостомальных щетинок.

Хелицеры массивные, конусовидные, с внутренней стороны плоскотно прилегают друг к другу, но не срастаются между собой. Их подвижные пальцы короткие, треугольные, хелы заостренные, небольшие. Основание хелицер мелко пунктировано.

Вертлуг педипальпы короткий, цилиндрический, без щетинок. Б массивное, с одной щетинкой. На колене педипальпы 2 щетинки. Го

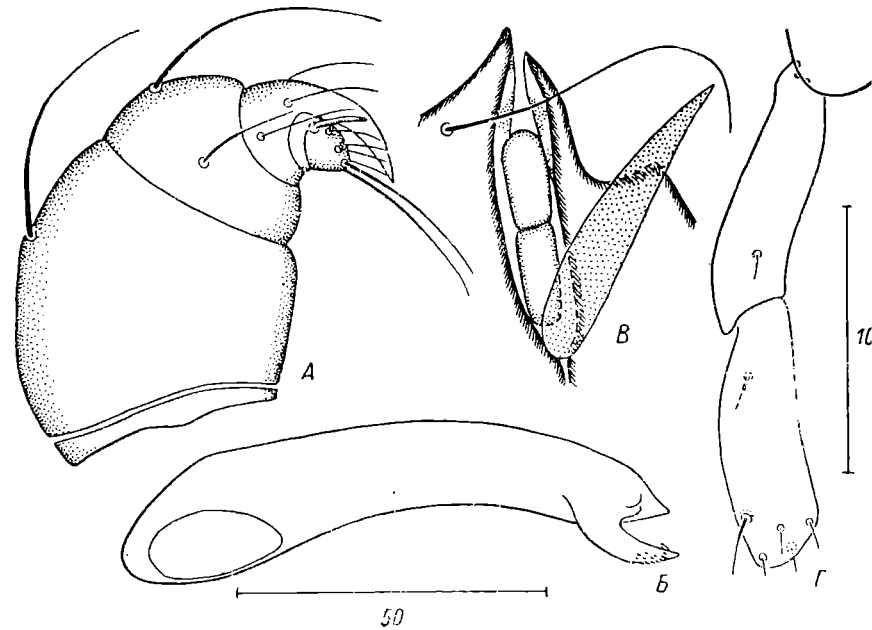


Рис. 4. Детали строения личинки *Limnesia undulata*.

А — педипальпа; Б — хела; В — уrostигмы; Г — вертлуг и бедро задней правой ноги.

и лапка неподвижно срослись между собой. На голени 3 тактильных щетинок, на лапке 2 щетинки: солений и тактильная. Лапка прикреплена 4 лопастевидными коготками, из которых 2 внутренних с закругленной вершиной, 2 внешних с заостренной. Вероятно, эти лопасти являются дериватами обычного голенного шипа педипальпы.

Конечности шестичлениковые. Предбедро и бедро (basi- и telofe) отчетливо разделены.

#### Число щетинок на конечностях:

	Тазик	Вертлуг	Предбедро	Бедро	Колено	Голень	Лапка
I	2	1	2	5	6	11	20
II	1	1	2	5	6	11	20
III	1	1	1	5	4	7	17

Специализированные щетинки на ноге III отсутствуют. На ноге I и II их число и расположение идентичны: на колене одна солений и одна крупная веретеновидная щетинка, на голени 2 солений, на лапке короткий шиповидный фамулюс, один солений и один акаант. Все тактильные щетинки опушены, расположенные на вершине лапки.

тно, остальные слабо. Онихиальный аппарат состоит из 3 крючко-  
ных коготков (2 амбулакальных и одного эмподиального). Задний  
булакальный коготок на ногах I и II несколько короче переднего

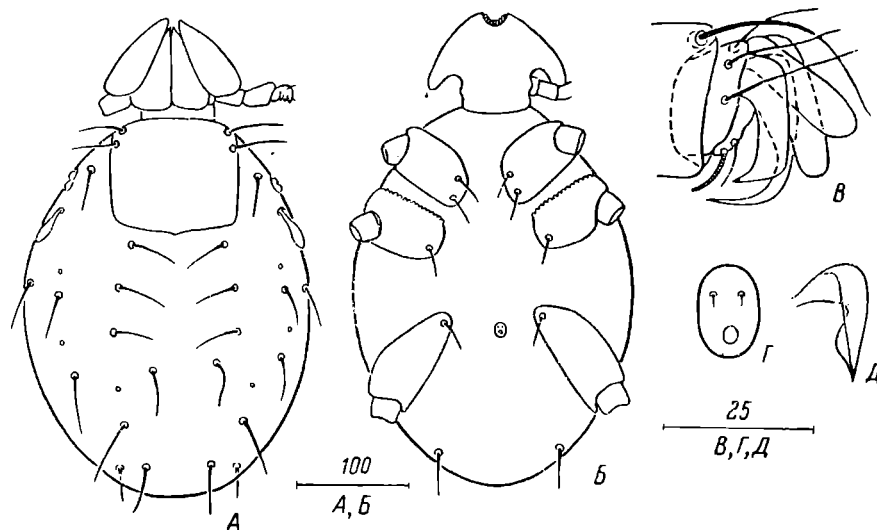


Рис. 5. Личинка *Hydrovolzia gerhardi*.

А — вид сверху; Б — вид снизу; В — вершина педипальпы; Г — анальный щиток;  
Д — передний амбулакальный коготок ноги III.

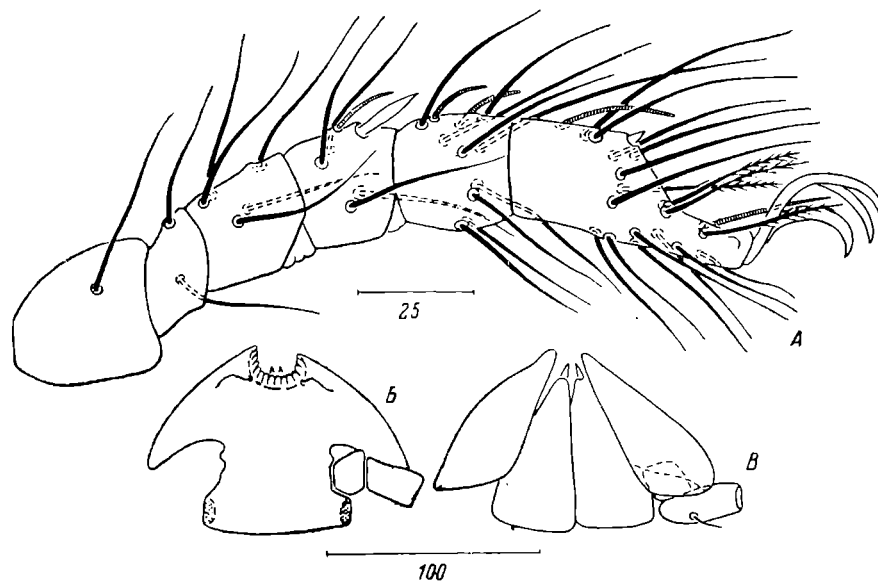


Рис. 6. Детали строения личинки *Hydrovolzia gerhardi*.

А — правая передняя нога; Б — гипостом, вид снизу; В — то же, вид сверху.

мподия, которые примерно равны между собой. На ноге III задний амбу-  
ральный коготок крупнее эмподия, а передний сильно уплощен и изо-  
т, прозрачный, напоминает таковой у личинок *Eylais* (Вайнштейн,  
4) (рис. 5, Д).

Анальный щиток (рис. 5, Г) очень мал, овальный. Анальные щетки редуцированы до микрошет, расположены в передней части щитка. Анальное отверстие небольшое, расположено в задней части щитка.

Вся кожа складчатая.

#### ЛИТЕРАТУРА

- В а й н ш т е й н Б. А. 1962. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). I. Личинка *Eylais infundibulifera* Koenike, 1897. Бюл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- В а й н ш т е й н Б. А. 1963. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). III. Описание нескольких личинок рода *Eylais* Latr. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
- В а й н ш т е й н Б. А. 1965а. Материалы по биологии и систематике водяных клещей (*Hydrachnellae*). IV. Личинка *Hydrachna cruenta* Müll., 1776. V. Личинка *Limnochares aquatica* L. 1758. В сб.: Экол. и биол. пресноводных беспозв., «Наука», М.—Л.
- В а й н ш т е й н Б. А. 1965б. Строение личинок водяных клещей (*Hydrachnellae*). В сб.: Биол. процессы во внутр. водоемах, изд. «Наука», М.—Л.
- М у с с е л и н у с А. А. 1913. К биологии гидракарин. Протоколы заседаний (естественноиспыт. при имп. Варш. унив., год XXIV, № 1—3).
- Lundblad O. 1930. *Hydracarina*. Zoology of the Faroes., v. XLVIII, Copenhagen.
- Neuman C. J. 1880. Om Sveriges Hydrachnider. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. XVII, № 3.
- Mitchell R. D. 1954. A description of the watermite, *Hydrovolzia gerhardi* species, with observations on the life history and ecology. Nat. hist. misc., Chicago, Ac. Sci., № 134.
- Mitchell R. D. 1957. Major evolutionary lines in water mites. Syst. zool., № 3.
- Piersig R. 1897—1900. Deutschlands Hydrachniden. Zoologica, Bd. 9, Stuttgart.
- Sparing I. 1959. Die Larven der Hydrachnellae, ihre parasitische Entwicklung und ihre Systematik. Parasitol. Schriftenreihe, II. 10.
- Sokolow I. 1925. Untersuchungen über die Eiablage und den Laich der Hydrachnen. II. Zeitschr. f. Morph. u. Ökol., Bd. IV, H. 3.
- Szalay L. 1928. Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung von *nesia undulata* O. F. Müll. Allat. Közlem., v. 25, № 3—4.
- Walter C. 1922. Hydracarinae aus den Alpen. Rev. Suisse Zool., t. 29, № 7.



РАЗВИТИЕ *CRICOTOPUS SILVESTRIS* (DIPTERA,  
*CHIRONOMIDAE*)

**К л а д к а.** Кладка *C. silvestris* (рис. 1) представляет собой слизистый комок, снаружи уплотненный, в котором цепочкой лежат яйца, почти всегда направленные головным концом в одну сторону. Цвет яиц желтоватый. В кладке яйца развиваются неравномерно: в одно и то же время можно наблюдать начальную стадию дробления и яйца с вполне оформившейся

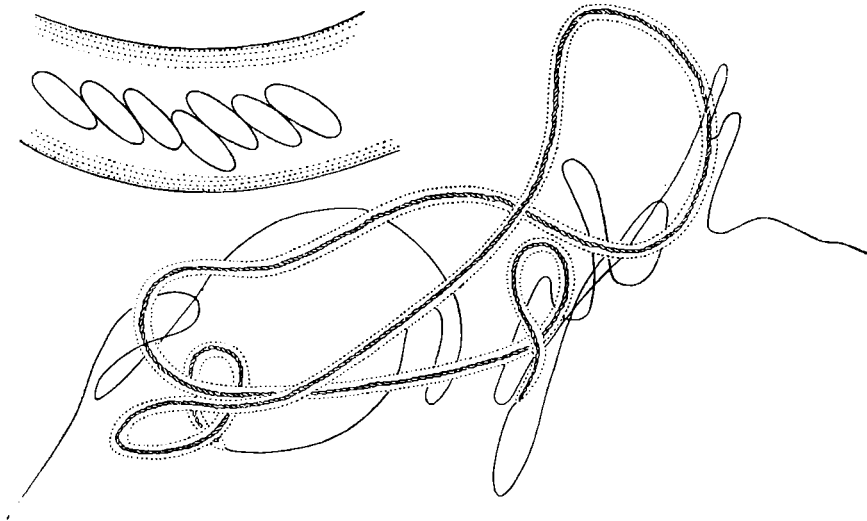


Рис. 1. Кладка *C. silvestris* (часть кладки увеличена).

личинкой (рис. 2). Иногда среди развивающихся яиц встречаются белые, бесплодные.

Вылупившиеся из яиц личинки сначала ползают внутри слизистого комок, а затем выбираются наружу.

**Л и ч и н к а I V** возраста. Описание личинки *C. silvestris* давалось разными авторами (Черновский, 1949; Шилова, 1955; Константинов, 1958; Зезина, 1961; Thienemann, 1908; Goetghebuer, 1914; Thienemann, Harnisch, 1932; Stuart, 1941, и др.), однако краткость опубликованных описаний не позволяет различать виды, составляющие так называемую группу *silvestris*. Поэтому целесообразно дать возможно более полное описание личинки, выведенной из яиц *C. silvestris*, отложенных самками этого вида в лаборатории.

Длина 6—7 мм, тело грязновато-зеленое.

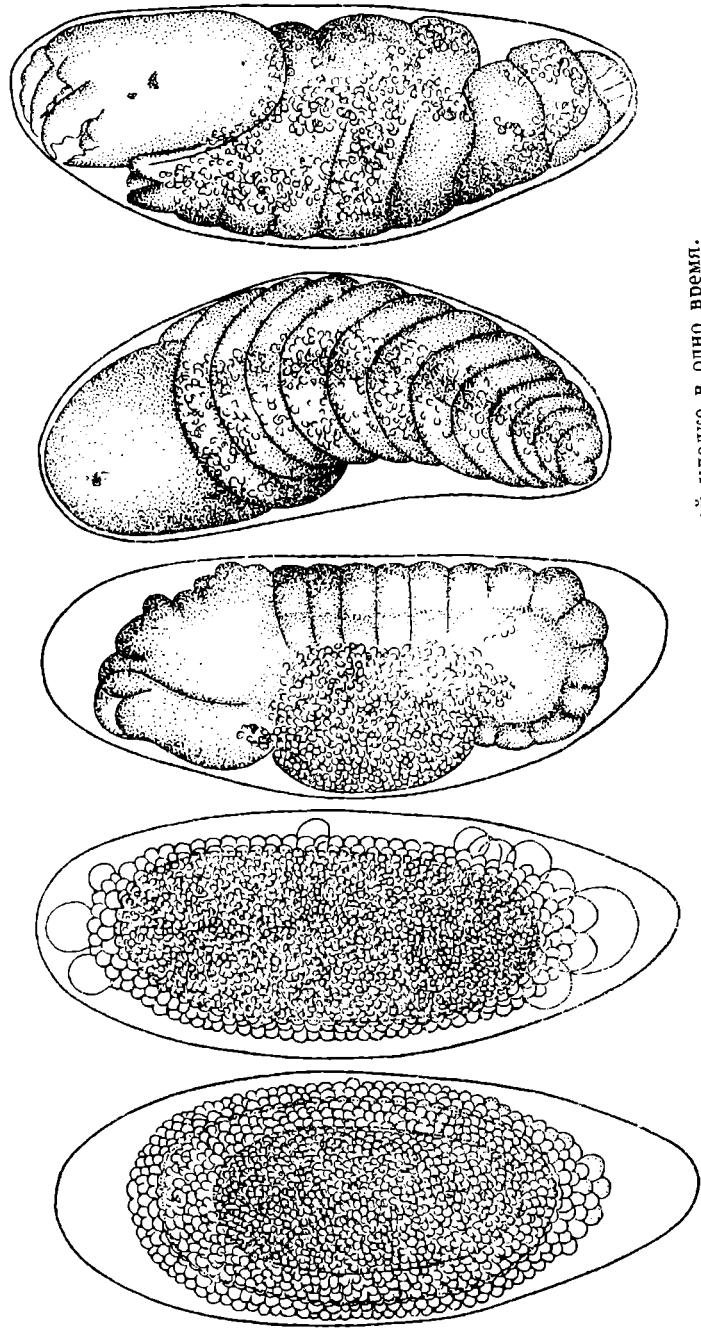


Рис. 2. Различные фазы развития яйца в одной кладке в одно время.

Головная капсула удлиненная, в задней половине расширенная (рис. 3). Длина эпистомального шва до гилка 450  $\mu$ , ширина в самой широкой части 360  $\mu$ ; светло-коричневая, с характерными коричневыми пятнами. Интенсивность окраски постоянна.

Клипеус (рис. 3, А, 4) с мычным для тендипедид нарпом и расположением щенок. Поверхность его вдоль жев зернистая, посредине гладкая.

Фронтальный склерит (рис. 3, В) ланцетовидный, достигает затылочного. эпистомальный и фронтальный швы четкие. Передние фронтальные щетинки (рис. 3, а) на равном расстоянии от эпистомального и задних фронтальных типков (рис. 3, б). Последние расположены на уровне нижнего края глаз.

На дорсальной стороне мычного склерита (рис. 3, В) расположены следующие щетки: подглазничная (рис. 3, в) — ниже глаза, на уровне переднего края, и надглазничная (рис. 3, д) — над самым глазным пятном. Выше и сзади глаза имеется щетка (рис. 3, ж), а за ней, на уровне задней трети фронтального склерита, — крупная щетка (рис. 3, з). В середине боковой поверхности щечного склерита находятся две сближенные щетки — передняя на треть шире задней (рис. 3, е), над ними щечная пора (рис. 3, з). По сторонам коронарного шва (длина его 1 мм) две пары пор: внутренние, более крупные, и наружные, несколько сдвинутые вперед, более мелкие (рис. 3, и).

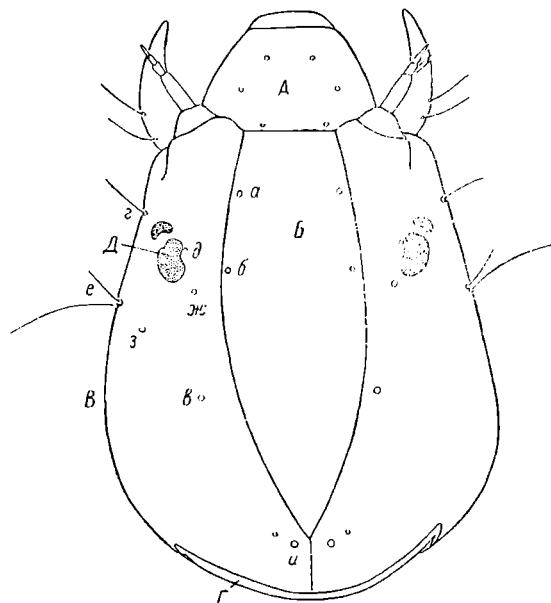


Рис. 3. Голова личинки IV возраста сверху.

А — клипеус; В — фронтальный склерит; В — щечный склерит; Г — затылочный склерит; Д — глаз. а — передние фронтальные щетинки; б — задние фронтальные щетинки; в — темени щетинка; д — подглазничная щетинка; е — надглазничная щетинка; ж — подглазничная пора; з — щечная пора; и — коронарные поры.

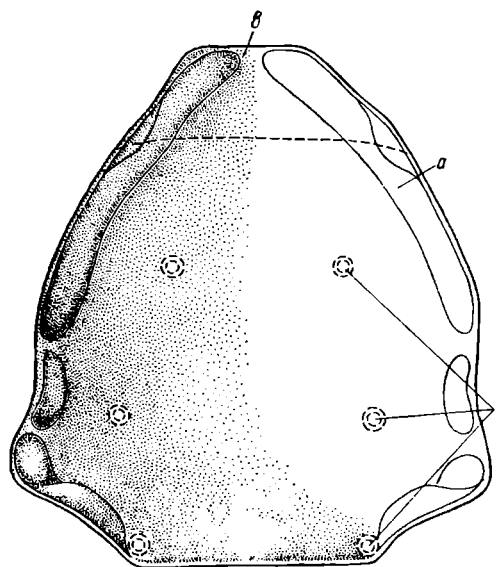


Рис. 4. Клипеус снизу.

а — опорный склерит верхний губы; б — щетки; в — верхняя губа.

Затылочный склерит (рис. 3, Г) узкий, темнее остальной капсулы. Все дорсальные щетинки у живой личинки направлены вверх. На нижней поверхности головы (рис. 5) по ее средней линии проходит ложный шов (рис. 5, б). На гулярном склерите близ основания субментума находится пара гулярных щетинок (рис. 5, в). Рядом с текой гулярных щетинок, снаружи от нее, имеется точечный поровидный орган (рис. 5, г). Субментум (рис. 5, а) сильно хитинизирован, с одним срединным и шестью боковыми зубцами. Первые два боковых зубца срослись с тем, что второй кажется небольшим выступом первого. Боковые зубчатые части субментума загнуты вовнутрь, образуя широкий желоб, и поэтому хорошо рассмотреть зубцы можно, лишь расправив субментум.

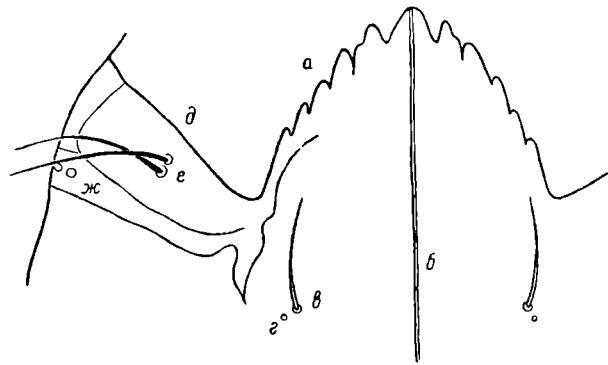


Рис. 5. Субментум.

а — субментум; б — ложный шов; в — гулярные щетинки; г — поровидный орган; д — основание максиллы; е — щетинный основани; ж — передние дыхательные поры.

находится пара гулярных щетинок (рис. 5, в). Рядом с текой гулярных щетинок, снаружи от нее, имеется точечный поровидный орган (рис. 5, г).

Субментум (рис. 5, а) сильно хитинизирован, с одним срединным и шестью боковыми зубцами. Первые два боковых зубца срослись с тем, что второй кажется небольшим выступом первого. Боковые зубчатые части субментума загнуты вовнутрь, образуя широкий желоб, и поэтому хорошо рассмотреть зубцы можно, лишь расправив субментум.

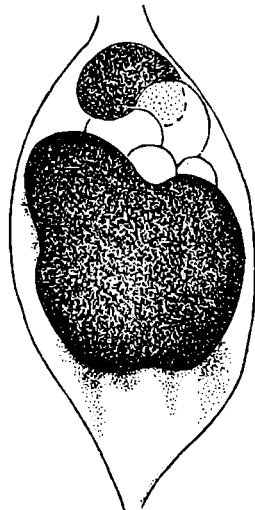


Рис. 6. Глаз личинки IV возраста.

Размеры члеников усика (в м)

Возраст	Членики усика				
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
I	6	7	8	8	2
II	10	8	5	3	2
III	27	9	6	4	3
IV	60	11	8	5	3

Глаза (рис. 3, Д, 6) состоят из переднего, маленького, темного пятна, между которыми находятся четыре линзы. Оба глазных пятна и линзы покрыты прозрачной оболочкой. У зрелой личинки IV возраста между личиночными глазами и затылочным склеритом уже видны крупные зрелые имажинальные глаза. К моменту окукливания красные фасетки имажинальных глаз через хитиновый покров головной капсулы просвечивают. У куколки личиночные глаза хорошо заметны на фоне красного, еще не потемневшего имажинального глаза или находятся сбоку и впереди от него. Личиночные глаза заметны и у куколок комаров сем. *Culicidae* (Мончадский, 1954).

Усики (рис. 7) пятичлениковые. Размеры члеников приведены в таблице.

Кольцевидный орган (рис. 7, а) расположен в нижней четверти базального членика с внутренней стороны. Над ним и на том же уровне с внешней стороны по одной точечной поре (рис. 7, б). 1-й, базальный членик на дистальном конце несет прозрачную сенсиллу, состоящую из двух разветвленных ветвей (рис. 7, в, г). Большая ее ветвь достигает 5-го членика, в середине постепенно суживается; верхние две трети этой ветви спирально изогнуты. Маленькая ветвь доходит до середины 3-го членика, суженная к концу ее оканчивается раздвоенным вздутием. На дистальном конце 2-го членика находятся два противостоящих Лаутерборнова органа (рис. 7, д), высота которых равна высоте 3-го членика. Между этими органами на дорсальной поверхности близ дистального конца членика имеется прозрачная палочковидная сенсилла (рис. 7, е).

Верхняя губа очень слабо хитинизирована. На ее дорсальной поверхности (рис. 8) расположено шесть тактильных щетинок: две в переднем и четыре в заднем ряду. Щетинки переднего ряда (рис. 8, а) расщеплены на две неравные ветви. В заднем ряду наружные щетинки (рис. 8, б, в) крупные, приподнятой текой; внутренние (рис. 8, г) почти гораздо слабее наружных. На боковых участках губы расположено большое число прозрачных, бесцветных, в разной степени изогнутых и зазубренных хетоидов (рис. 8, д). Число их непостоянно. Задний край губы мелкозернистый (рис. 8, е), впереди него по бокам находится по два бугорка (рис. 8, ж), а перед ними веретеновидная сенсилла (рис. 8, з, к), под которой в толще губы залегает уплотненная воронка, легко различимая на тотальном препарате (рис. 8, к). С наружной стороны наружных тактильных щетинок находится небольшая коническая сенсилла на широком выступающем основании (рис. 8, л). Верхняя губа отграничена от клипеуса сверху и боками, а снизу соединена с ним сильно хитинизированными боковыми склеритами, которые сходятся у середины ее переднего края (рис. 4, а).

В передней части эпифаринкса (рис. 9, А, Б) имеются три мощных хитинизированных зубца (рис. 9, а). За ними — эпифарингеальное кольцо, служащее опорой для прозрачного купола (рис. 9, г). В центре этого купола расположены хитинизированные задние зубцы (рис. 9, д), а по бокам — два прозрачных хетоида (рис. 9, е). Боковые передние зубцы прикрыты по три прозрачных перистых хетоида (рис. 9, ж). По сторонам эпифаринкса расположены премандибулы (рис. 9, б, з, и). В них различают рукоятку (рис. 9, и) и лопастную часть (рис. 9, б, з). Лопастная часть премандибулы (рис. 9, б, з) хитинизирована больше, чем рукоятка (рис. 9, и) и состоит из трех зубцов: двух узких вершинных (рис. 9, б) и широкого длинного (рис. 9, з). Премандибула соединена с эпифаринксом прозрачной мембраной и плотными тяжами. При поедании пищи личинка производит эпифаринксом загребательные движения.

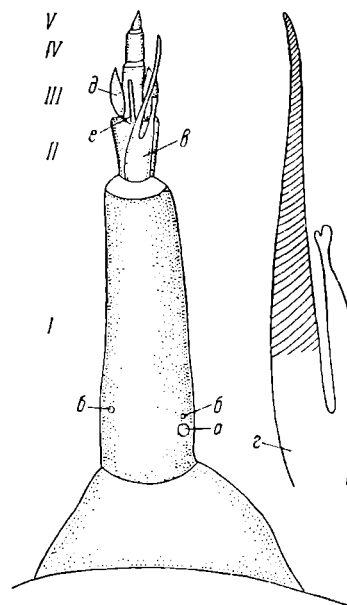


Рис. 7. Усики личинки IV возраста.

I—V — членики усика. а — кольцевидный орган; б — точечные поры; в — двуветвистая сенсилла; г — то же, увеличено; д — лаутерборнов орган; е — палочковидная сенсилла.

На максилле (рис. 10) галеа (внешняя лопасть) небольшая (рис. 10). Вершина ее усажена многочисленными очень нежными, прозрачными лепестковидными выростами. У основания галеа имеется широкая, си-

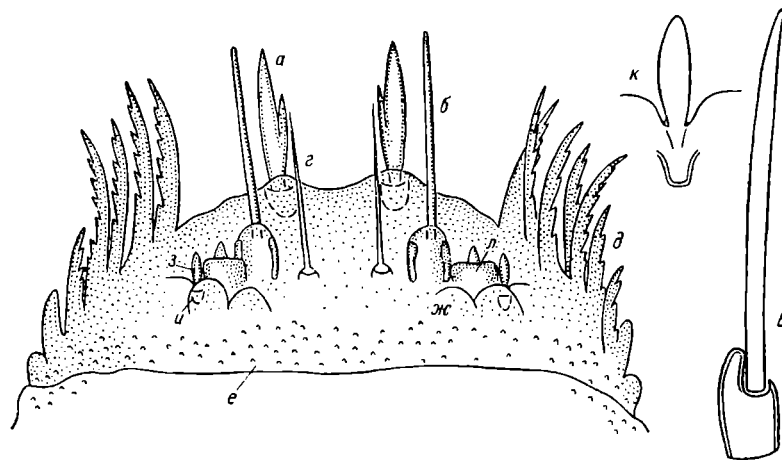


Рис. 8. Верхняя губа личинки IV возраста.

*а* — передняя щетинка; *б* — задняя наружная щетинка; *в* — то же, увеличено; *г* — задняя внутренняя щетинка; *д* — хетоиды; *е* — мелкозернистая полоса; *ж* — боковые бугорки; *з* — веретеновидная сенсилла; *и* — воронка; *к* — веретеновидная сенсилла и воронка, увеличены; *л* — коническая сенсилла.

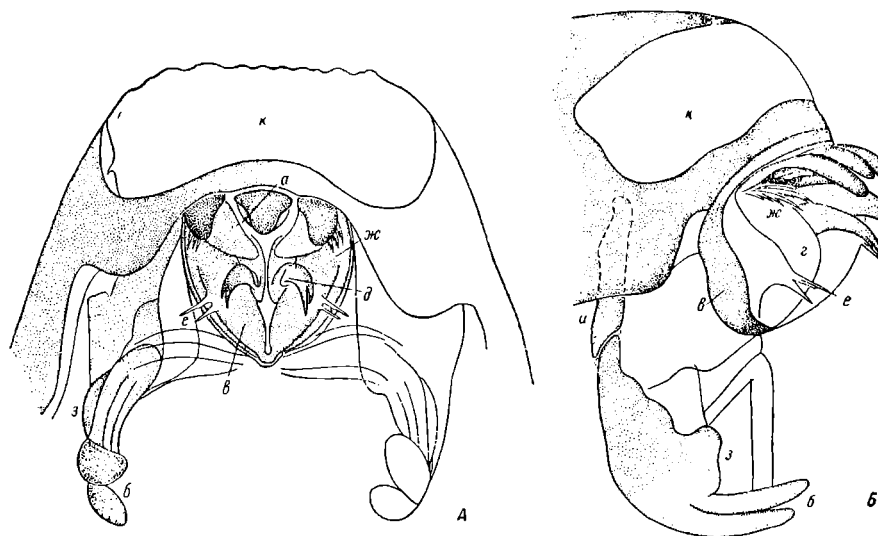


Рис. 9. Эпифаринкс.

*А* — вид снизу; *Б* — вид сбоку. *а* — передние зубы; *б* — верхние зубы премандибулы; *в* — эпифарингеальное кольцо; *г* — купол; *д* — задние зубы; *е* — прозрачные хетоиды; *ж* — перистые хетоиды; *з* — срединный зубец премандибулы; *и* — рукоятки премандибулы; *к* — верхняя губа.

хитинизированная пластинка, на внутреннем крае которой расположено две длинные щетинки (рис. 10, *е*). Щупик (рис. 10, *А*) одночлениковый на вершине с одной длинной щетинкой (рис. 10, *а*) и пятью сенсилла-

которых одна на широком основании (рис. 10, б). На боковой поверхности две цилиндрические тупокопечные прилегающие палочковидные щиллы (рис. 10, в). В базальной части щупика снаружи небольшой ступ с несколькими нежными, трудно различимыми сенсиллами (рис. 10, з). У основания щупика узкая хитинизированная пластинка кольцевидным органом (рис. 10, д).

Весь внутренний край лациния (внутренней лопасти) (рис. 10, Б), прикасающийся с гифофаринксом, окаймлен длинными зазубренными гами, плоскими и прозрачными, форма и размер их различны, но все они направлены в сторону гифофаринкса и суживаются к вершине (рис. 10, ж).

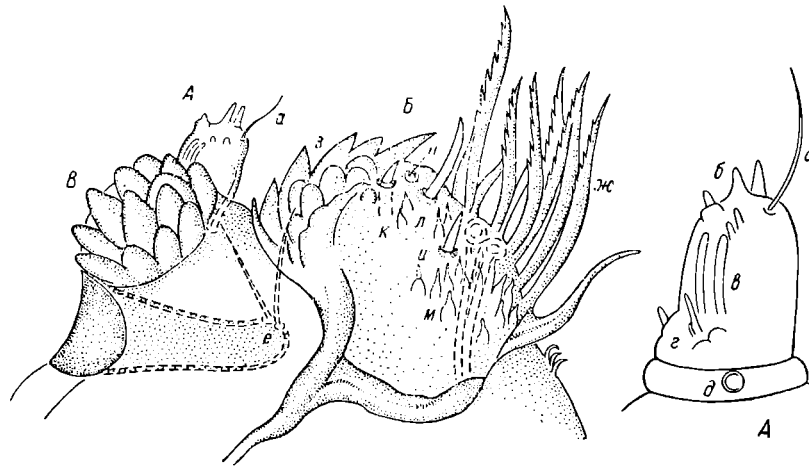


Рис. 10. Максилла.

А — щупик; Б — лациния; В — галеа. а — длинная щетинка; б, в, г — сенсиллы; д — кольцевидный орган; е — щетинки внешней лопасти; ж — внутренние хеты; з — внешние хеты; и, к, л — крупные сенсиллы; м — шипики; н — округлый бородавчатый орган.

Противоположный край лопасти с прозрачными, нежными, короткими, широкими у основания хетоидами (рис. 10, з). На верхней поверхности лацинии расположены три крупные сенсиллы с хорошо развитыми тегами — две коротких и одна длинная (рис. 10, и—л) — и множество мелких, не всегда заметных, шипиков (рис. 10, м), а также округлый бородавчатый орган, напоминающий по виду распустившуюся почку (рис. 10, н). Общим основанием максиллы служит хитинизированный перит (рис. 5, д) с двумя крупными щетинками (рис. 5, е), неподвижно прикрепленный к нижней передней стороне щечного склерита.

Гифофаринкс (рис. 11, Б) представляет собой выпуклую подушку, средней части которой находится три ряда плоских зазубренных широких щетинок, образующих вместе подобие щетки и направленных внутрь ротовой полости (рис. 11, з, и). По краям расположены лопастевидные выросты-суперлингвы (рис. 11, к). Гифофаринкс непосредственно переходит в нижнюю стенку пищевода (рис. 11, л). Парный проток слюнных желез (рис. 11, м), открывающийся у основания гифофаринкса, образует слюноотделительный канал, саливариум (рис. 11, н), прикрытый сверху клапаном (рис. 11, о). Между субментумом и гифофаринксом находится прементум (рис. 11, а), принимаемый некоторыми авторами за переднюю часть гифофаринкса. Прементум подвижно сочленен с гифофаринксом. По форме напоминает

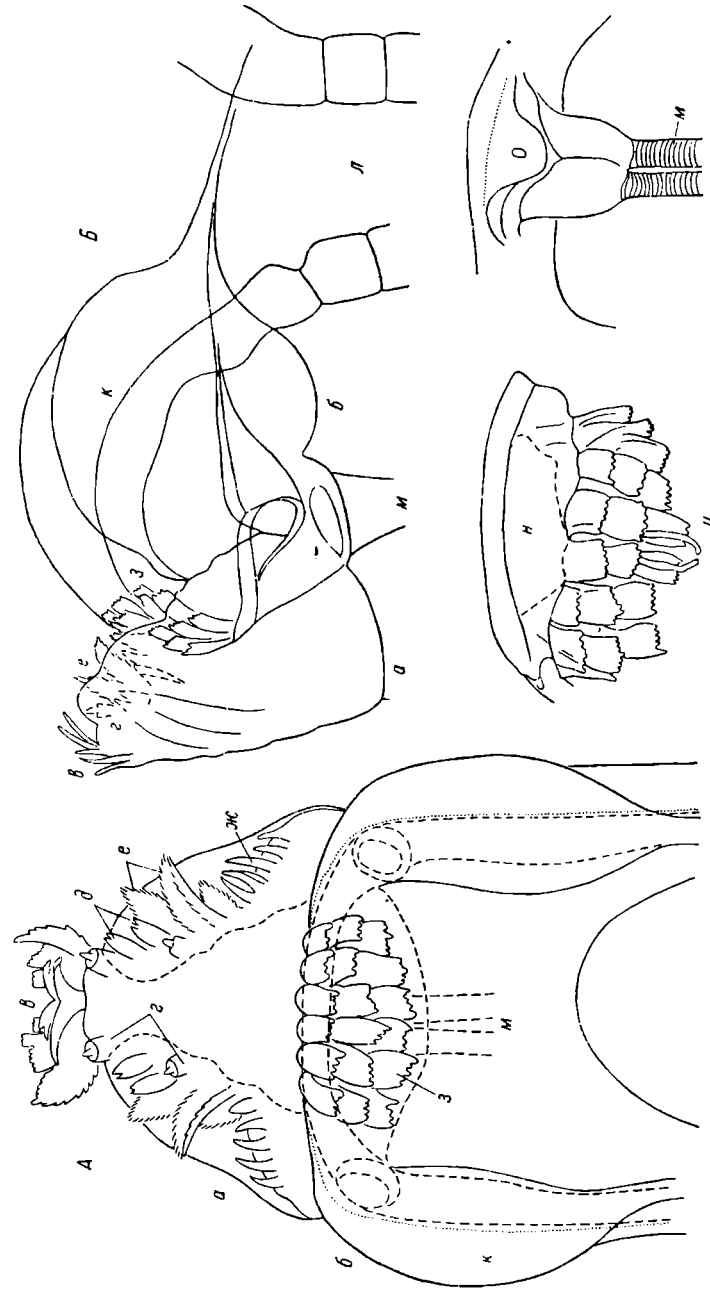


Рис. 11. Прементум и гипофаринкс.

А — вид снизу; Б — вид сбоку; а — прементум; б — гипофаринкс; в — передние щетинки прементума; г — двучленные щетинки; д — цилиндрические сенсиллы; е — листовидные сенсиллы; ж — хетойды; з — «щетка» гипофаринкса; и — то же, вид сверху; к — боковые лопасти; л — пищевод; м — проток слюнной железы; н — резервуар слюны; о — клапан резервуара.



схгранную пирамиду. На вершине находится несколько направленных полость рта щетинок (рис. 11, е), а с каждой стороны верхней поверхности — щетинки разных размеров и формы: две сенсиллы на подставках (рис. 11, з), три цилиндрические (рис. 11, д), четыре зазубренные плоские, листовидные (рис. 11, е) и несколько мелких хетоидов (рис. 11, ж).

Вершинная часть мандибулы (рис. 12) уплощенная, состоит из трех истинных и одного ложного, сильно хитинизированных, почти рыхлых зубцов. Базальная часть утолщена. На наружной поверхности расположены две крупные щетинки (рис. 12, а, б) и две поры (рис. 12, з). Наружный край в средней трети с грубыми зарубками. Вдоль него,

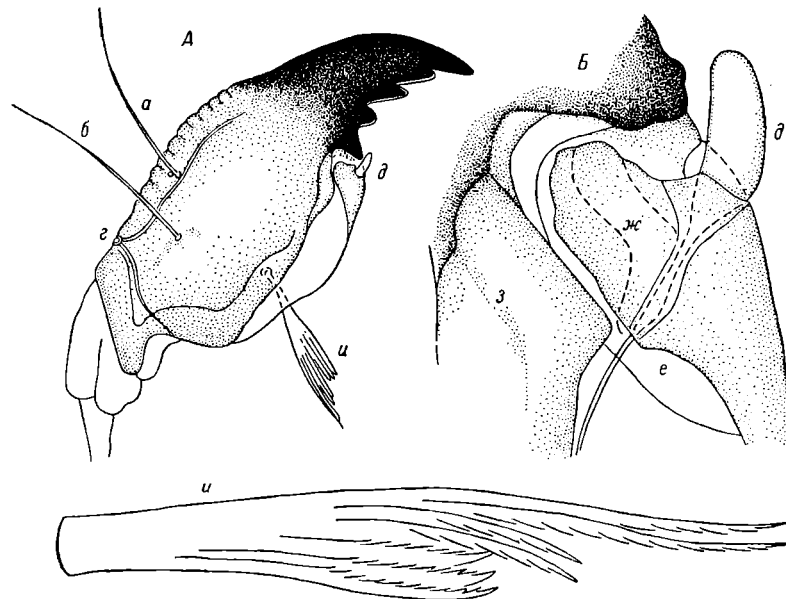


Рис. 12. Мандибула.

А — общий вид; Б — внутренняя поверхность. а, б — наружные щетинки; з, д — поры; д — мечевидная щетинка; е — проток мечевидной щетинки; ж, з — склериты внутренней поверхности; и — плоская щетинка.

у три мандибулы, просвечивает узкая полоса (по-видимому, канал), но видная у живой и фиксированной личинки. На внутренней поверхности на границе с зубчатой частью имеется прозрачная сенсилла неправильной веретеновидной формы, так называемая «мечевидная щетинка» (рис. 12, д). Сквозь покровы можно различить канал, нерв, или тяж, идущий от основания сенсиллы внутрь мандибулы (рис. 12, е). Внутренняя поверхность мандибулы слабо хитинизирована. В дистальной ее части находятся два склерита (рис. 12, ж, з), один из которых прикрывает основание «мечевидной щетинки», а под ними отходит приводящая мышца мандибулы — самая мощная мышца головы. На нижней поверхности мандибулы находится плоская щетинка, расщепленная на семь зазубренных ветвей разной длины (рис. 12, и). Мандибула подвижно прикреплена к нижней передней части щечного склерита, который в месте сочленения образует выступ с двумя крупными порами у основания (рис. 5, ж).

Туловище личинки покрыто многочисленными щетинками. На I грудном сегменте их 12 пар, а на II и III — по 13 (рис. 13, А). На первых семи грудных сегментах щетинок также по 13 пар, но расположены они иначе

(рис. 13, Б). Особенно характерно наличие пучков щетинок разных размеров в задних углах первых семи брюшных сегментов: на I—VI сегментах от 8 до 18 длинных щетинок в пучке, а на VII — по три-четыре тонких коротких щетинки. На VIII сегменте всего восемь пар (рис. 13, Б), IX — три, а на X — пять пар щетинок (рис. 14). Кроме обычных, на грудных и первых семи брюшных сегментах имеются очень короткие щетинки (вероятно, сенсиллы) с теками таких же размеров, как и у длинных щетинок (рис. 13, б).

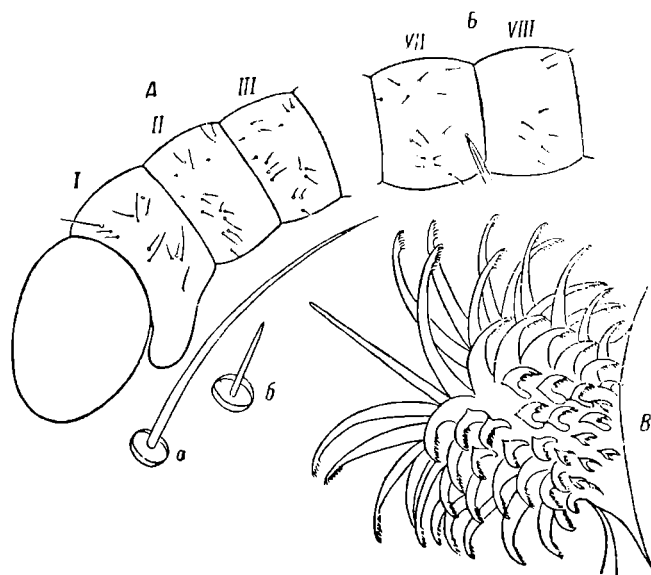


Рис. 13. Туловищный хетом личинки IV возраста.

А — грудные сегменты; Б — брюшные сегменты; В — крючки ложной ножки I грудного сегмента. а — тактильная щетинка; б — сенсилла.

Ложные ножки I грудного сегмента покрыты тонкими зазубренными крючками, более длинными у вершины (рис. 13, В).

Кисточки на IX сегменте состоят из шести коричневых щетинок. На подставке кисточки хитинизированный склерит характерной формы и две коротких щетинки (рис. 14, д, е). Четыре анальных папиллы продолговатые (рис. 14, з), над ними на X сегменте две длинные щетинки, немного короче папиллы (рис. 14, ж). Подталкиватели с темно-коричневыми краями (рис. 14, а, б). Коронка крючка при сокращении мышц подталкивателя может втягиваться внутрь него.

**Личинка III возраста.** Голова: длина 250 мк, ширина 240 мк. Сходна с личинкой IV возраста. Отличие: латеральные пучки первых шести брюшных сегментов состоят из восьми щетинок. Размеры члеников усика приведены в таблице.

**Личинка II возраста.** Голова: длина 170 мк, ширина 150 мк. Сходна с личинкой III возраста. Отличие: наружный край мандиблы со слабыми зарубками, латеральные пучки первых шести брюшных сегментов состоят из трех-четырех щетинок разной длины. Размеры члеников усика приведены в таблице.

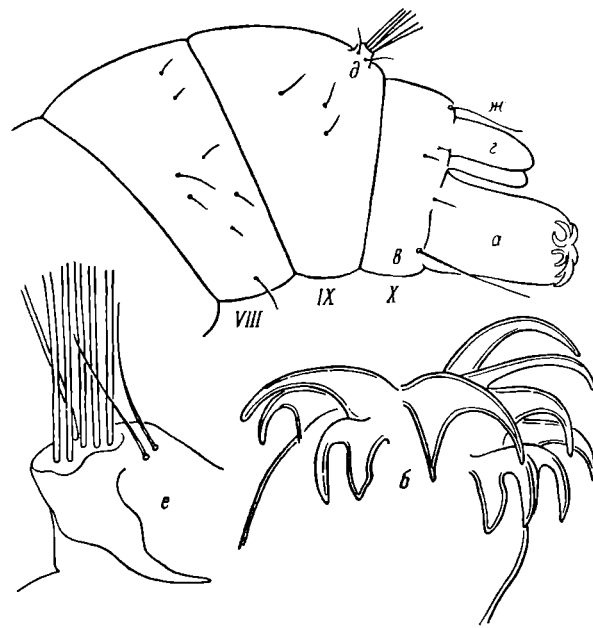


Рис. 14. Детали строения личинки IV возраста.  
VIII, IX, X — брюшные сегменты. а — подталкиватель;  
б — крючки подталкивателя, увеличены; в — основание вен-  
тральной щетинки X сегмента; з — анальные папиллы; ж —  
подставка кисточки; е — то же, увеличено; жс — крупная ще-  
тинка над папиллами.



Рис. 15. Голова личинки I возраста.  
а — субментум; б — основание максиллы; в — лациния;  
г — галеа; д — щупик; е — мандибула; жс — премандибула;  
ж — эпифаринкс; и — верхняя губа.

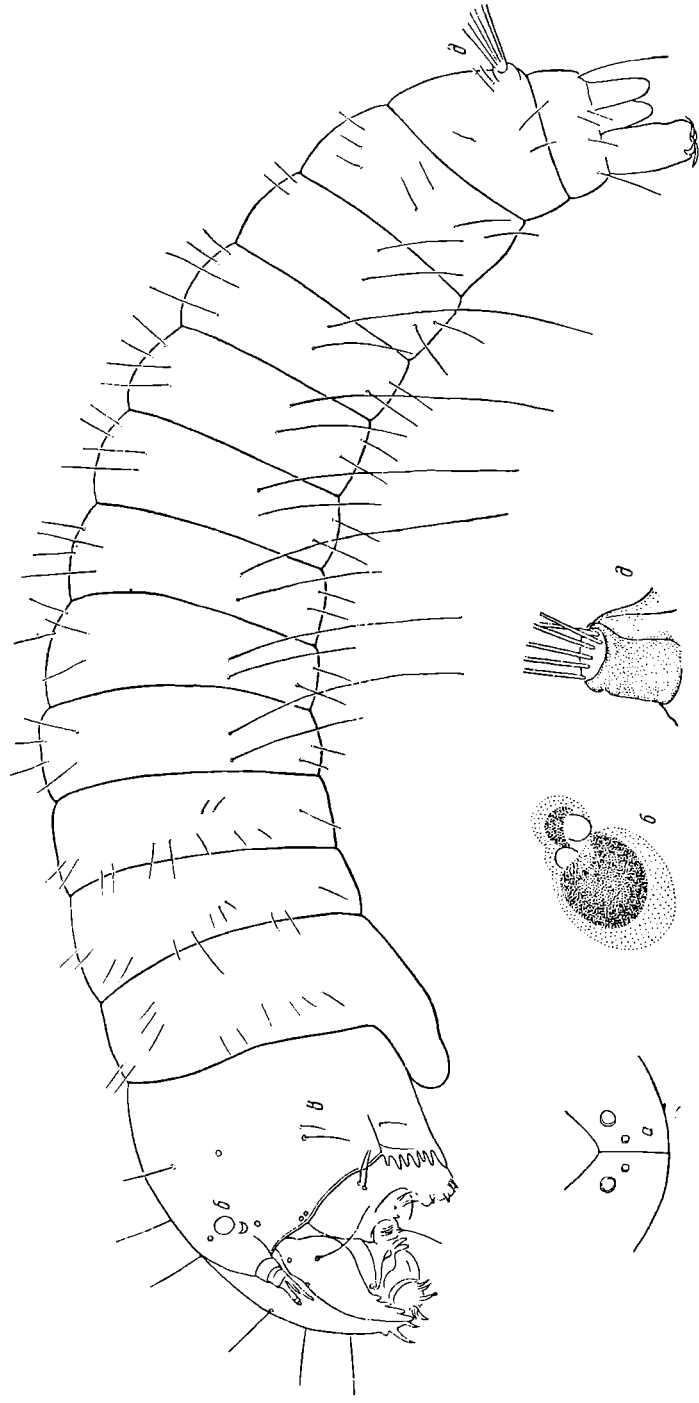


Рис. 16. Личинка I возраста.

а — коронарные поры; б — глаза; в — щечные щетинки; г — усик; г — подставка кисточки.

Личинка I возраста. Голова (рис. 15) короткая, широкая, широким затылочным отверстием. Ширина — от 84 до 88  $\mu$ ; длина — 80 до 90  $\mu$ . Светло-коричневая, без пятен.

Количество и расположение щетинок и пор головной капсулы то же, что у личинки IV возраста, за исключением пор по сторонам коронарного щита: внутренние более мелкие, а наружные, сдвинутые вперед, гораздо крупнее (рис. 16, а). Кроме того, передняя из сближенных щетинок на боковой поверхности щечного склерита вдвое длиннее задней (рис. 16, в). Боковой шов не заметен.

Субментум со срединным и шестью боковыми зубцами (рис. 15, а). Срединный зубец широкий, шире переднего бокового. Первые два боковых зубца не сросшиеся, второй больше первого и третьего.

Мандибула (рис. 15, е) с черепьями треугольными зубцами, первый из которых длиннее остальных. Наружный край мандибулы без зазуборок.

Премандибула (рис. 17, д) такая же, как у личинки IV возраста.

Глаза (рис. 16, б), как и у личинки IV возраста, состоят из двух темных пятен, расположенных одно над другим, но у новорожденной личинки эти пятна окружены красным ободком. Переднее глазное пятно в 1,5—2 раза меньше заднего, расстояние между ними меньше малого пятна.

Усик (рис. 16, г, 17) почти втрое длиннее мандибулы, пятичлениковый, ширина между третьим и четвертым члениками трудно различима. Размеры члеников усика приведены в таблице. Кольцевидный орган у основания I членика.

Число и расположение туловищных щетинок видно на рис. 16.

Задняя латеральная щетинка первых шести брюшных сегментов превышает в 1,5—2 раза ширину сегмента.

Тело новорожденной личинки прозрачно, хорошо видны внутренние органы, в частности нервная цепочка, которая занимает около половины внутренней полости.

Куколка (рис. 18). Экзувий прозрачный, желтоватый. Протокоритальный рог (рис. 18, б, в) гладкий, длинный. Поверхность головы мелко-морщинистая. Тергиты I—VI брюшных сегментов покрыты шипами. По бокам I тергита мелкие шипики (рис. 18, и). II тергит усажен шипами двух рядов: в передней части — крупнее, более острые, загнуты назад (рис. 18, г), в середине — мельче, прямые (рис. 18, д). В задней части тергита расположено два ряда острых, крупных, направленных вперед зубцов: в первом ряду зубцы крупнее, когтевидно изогнуты (рис. 18, ж), во втором — мельче и, кроме когтевидного выроста, несут остроконечную вершину, направленную вверх (рис. 18, з). Самые крупные зубцы находятся в середине ряда. Крайние зубцы в обоих рядах одинаковы (рис. 18, е). I, IV и V тергиты также усажены шипами, направленными назад в пер-

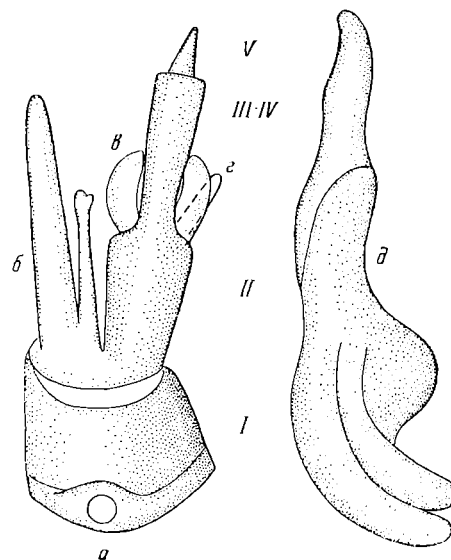
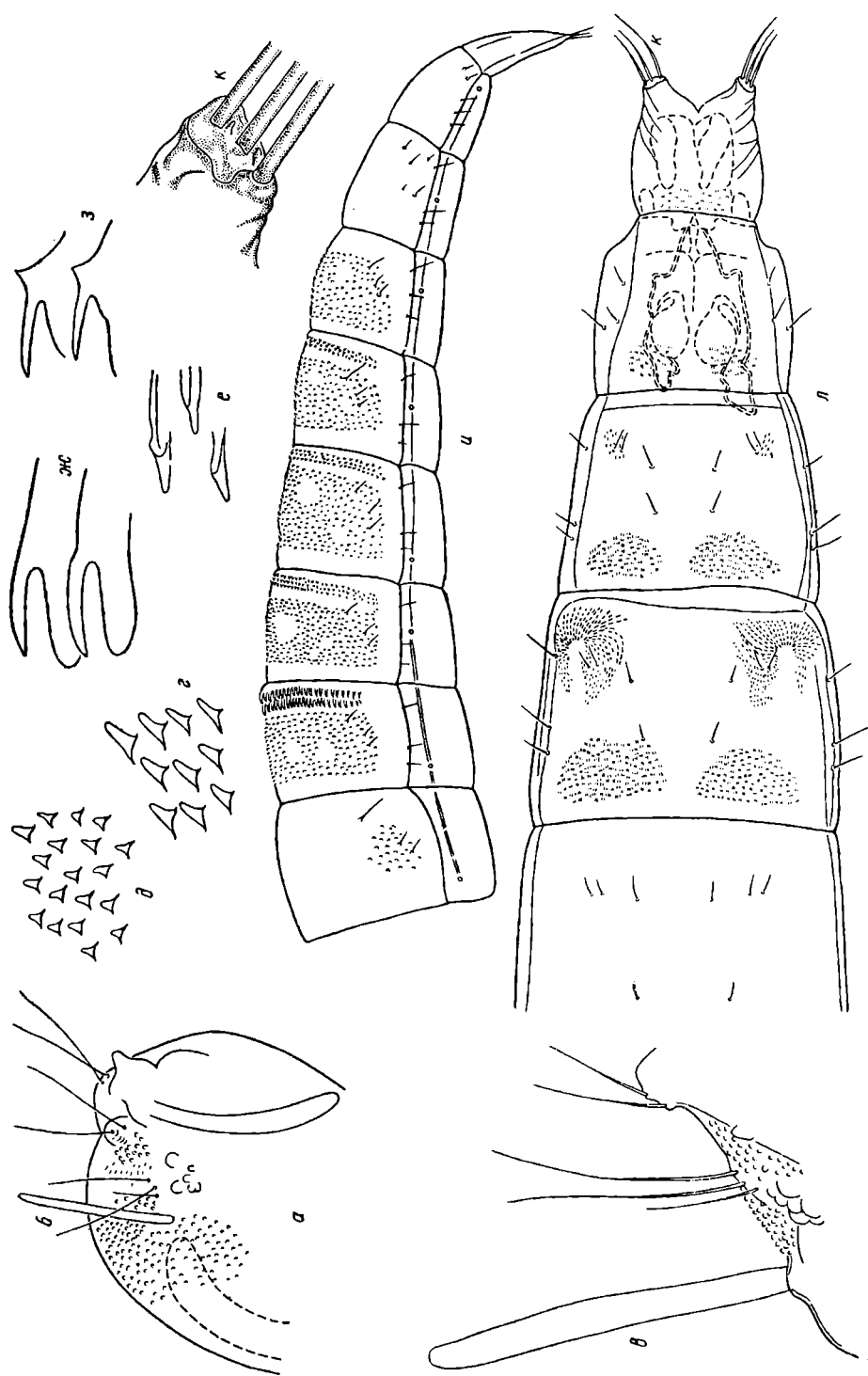


Рис. 17. Усик личинки I возраста.

I—V—членики усика. а — кольцевидный орган; б — двуветвистая сенсилла; в — латеральный орган; г — палочковидная сенсилла; д — премандибула.



ых трех четвертях сегмента, и рядами более крупных зубцов, направленными вперед, в последней четверти сегмента. Но, в отличие от II тергита, эти зубцы мельче, одинаковой формы и расположены в несколько рядов. На VI тергите зубцов нет. Передние и задние края тергитов, узкая полоса между шипами и зубцами и небольшие округлые «окошечки» в средней части тергитов — гладкие.

На стернитах расположены неправильной формы пятна, образованные крупными шипиками типа шагреня.

Кроме шипов и крючков, на стернитах и тергитах имеются немногочисленные щетинки (рис. 18, и, л).

Задняя часть последнего сегмента раздвоена на две небольшие лопасти. Каждая из них несет на вершине по три щетинки, расположенные в равном расстоянии друг от друга (рис. 18, к). Внутренние щетинки несколько длиннее остальных (рис. 18, л).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Зина О. Н. 1961. К видовой диагностике личинок *Cricotopus gr. silvestris* Fabr. (*Diptera, Chironomidae*). Научные докл. высшей школы, Биол. науки, № 3.
- Постантин А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение. Тр. Саратов. отд. ВНИОРХ, т. 5.
- Пичадский А. С. 1951. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран (подсем. *Culicinae*). Определ. по фауне СССР, т. 37, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Риновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства *Tendipedidae*. Определ. по фауне СССР, т. 31, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шилова А. И. 1955. К вопросу о питании личинки *Cricotopus silvestris* в связи с характером строения ротового аппарата. Докл. АН СССР, т. 100, № 6.
- Steghebuert M. 1914. Recherches sur les larves et les nymphes des Chironomines de Belgique. Mém. Acad. Roy. Belg., t. III.
- Wart T. A. 1941. Chironomid larvae of the Millport shore pools. Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 60.
- Wienemann A. 1908. Chironomidenmetamorphosen. Zeitschr. für wissensch. Insektenbiol., Bd. IV.
- Wienemann A., O. Harnisch. 1932. Chironomidenmetamorphosen. IV. Die Gattung *Cricotopus* v. d. Wulp. Zool. Anz., Bd. 99.

# К СИСТЕМАТИКЕ «*CRYPTOCHIRONOMUS* EX GR. *DEFECTUS* KIEFF.» (*DIPTERA*, *CHIRONOMIDAE*)

Личиночная форма хирономид, обозначаемая в гидробиологических работах как *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* Kieff., широко распространена в большинстве пресных и солоноватых водоемов мира, в которых она встречается постоянно и часто в большом обилии.

Из собранных в пределах Палеарктики личинок *Cryptochironomus* этой группы выведено 7 различных видов имаго (см. таблицу). При

Виды *Cryptochironomus*, выведенные разными авторами из личинок *Cryptochironomus* ex gr. *defectus* (+ описание имеется, — описания нет)

Вид	Стадии развития		Автор
	личинка	куколка	
<i>C. rostratus</i> Kieff. . . . . {	—	—	Громов, 1951
	—	+	Harnisch, 1923
<i>C. citrinellus</i> Kieff. . . . .	—	—	» 1923
<i>C. defectus</i> Kieff. . . . . {	+	+	» 1923
	+	+	Pagast, 1931
<i>C. obreptans</i> Walk. . . . .	—	+	» 1931
<i>C. chlorolobus</i> Kieff. . . . .	+	+	Lenz, 1926—1927
<i>C. inornatus</i> Kieff. . . . .	—	—	Lenz, 1941
<i>C. albofasciatus</i> Staeg. . . .	—	—	» 1941

гинальные стадии 4 из этих видов (*chlorolobus* Kieff., *obreptans* Walk., *defectus* Kieff. и *rostratus* Kieff.) описаны Ленцом (Lenz, 1926—1927, 1941). Харнишем (Harnisch, 1923) и Пагастом (Pagast, 1931). Однако по их описаниям различать виды личинок нельзя. Авторам не удалось установить видовых отличий и для куколок. Ленц разделил их на 3 искусственные группы: «*defectus*», «*supplicans*» и «*rostratus*». Следует отметить, что и диагнозы имаго большинства выведенных этими авторами видов крайне недостаточны, вследствие чего их определение весьма затруднительно. Поэтому мы считаем необходимым дать переописание всех выведенных видов.

Нами из личинок группы «*defectus*» было выведено также 7 видов *Cryptochironomus*, а именно *redekei* Krus., *psittacinus* Meig., *crassiforceps* Goetgh., *rostratus* Kieff., *defectus* Kieff., *obreptans* Walk. и *supplicans* Meig. Взрослые насекомые и куколки этих видов и описываются в настоящей работе.



гаемой работе. Кроме того, мы приводим описание имаго *C. albofasciatus* Staeg. Хотя этот вид и не выведен нами, а лишь собран в природе, мы считаем целесообразным включить его в настоящую работу, так как по рисунку он близок к другим видам группы «*defectus*» и упоминается Ленцем (Lenz, 1941) в числе выведенных из личинок этой группы.

Описания личинок и данные по биологии перечисленных видов будут опубликованы особо.

Материалы для настоящей работы были собраны нами в районе Рыбинского водохранилища (1954—1963 гг.) и в некоторых районах Средней Азии (1961 г.). Кроме того, П. Ю. Соколова и П. С. Калугина передали нам свои материалы из района Учинского водохранилища под Москвой,

Е. Ожегова — из Таджикистана, М. Л. Грандильевская-Дексбах и П. Демидова — из Камского водохранилища и водоемов Свердловской области. Считаю своим приятным долгом принести всем этим лицам свою искреннюю благодарность.

Всего в нашем распоряжении было несколько тысяч личинок, около 10 куколок и 200 имаго. Выведено из личинок около 150 куколок и имаго.

## ОПИСАНИЕ ВИДОВ

### 1. *Cryptochironomus redekei* Krus. (1933).

**И м а г о** ♂. Серо-черный. Щупики, опушение и жгут усика коричневые. 1-й членик усика темно-коричневый или черный. Если полосы среднеспинки обозначены, то они черные, или среднеспинка серая, так как и грудь покрыта серебристыми чешуйками. Передние жилки крыла обычно такого же цвета, как и задние, или едва темнее их; *r—m* светлая. Передние ноги коричневые. Проксимальная половина метатарзуса светлая дистальной. Бедра и голени средних и задних ног светло-коричневые, иногда с зеленоватым оттенком, лапки черноватые. Брюшко черное. Гипопигий коричневый.

Лобные штифты развиты хорошо, их длина чуть больше ширины. *W* 4.4—5.4, *LR* 1.1—1.3. Пульвиллы длиннее половины длины коготка. Конец метатарзуса и 2—4-й членики передней лапки густо покрыты волосками, длина которых не менее чем в 5 раз превышает ширину членика. Среднеспинка близ заднего конца срединной полосы с небольшим горбом. Развилка *Sc* под *r—m*. Вершинная треть гоностиля гипопигия (рис. 1, 2, A) очень сильно расширена, вследствие чего гоностили обычно прикасаются своими расширенными частями, так что вальвы гипопигия имеют вид сомкнутых клещей. IX тергит широкий, его длина в 1.5—1.6 раза меньше ширины. X тергит узкий и стройный; его задний край достигает расширенной части гоностилей,<sup>1</sup> которые в 1.2 раза длиннее гонококков. Последние с двумя хорошо развитыми придатками. Длина вторых придатков явно больше их ширины.

Длина тела 7.2—8.8 мм, крыла 4.2—5.5 мм.

**К у к о л а** темно-серая. Экзувий плотный, кожистый, коричневый. Крыльчатые рожки коричневые (0.25—0.34 мм), слабо изогнутые, с короткой передвершинной щетинкой (рис. 3, B). Орган дыхания в виде массивного жесткого пучка серебристых нитей, в котором всегда выделяется один длинный, основной ствол и 3—4 дополнительных пучка (рис. 3, A, Z). Покровы

<sup>1</sup> Этот признак хорошо виден на целых насекомых; на препаратах гипопигия легко выдвигается, и тогда положение заднего края X тергита относительно гоностилей меняется.

нитей с многочисленными шипиками, увеличивающими их дыхательную поверхность. Головогрудь с 2 парами боковых выростов (рис. 3, *б*) и задней (*а*). Спинной вырост не развит или на его месте имеется еле заметный бугорок. Покровы головогруды всегда с крупной сетчатой структурой. I—VIII брюшные сегменты с ясной сетчатой структурой, причем на VII и VIII она расположена участками. Кроме то

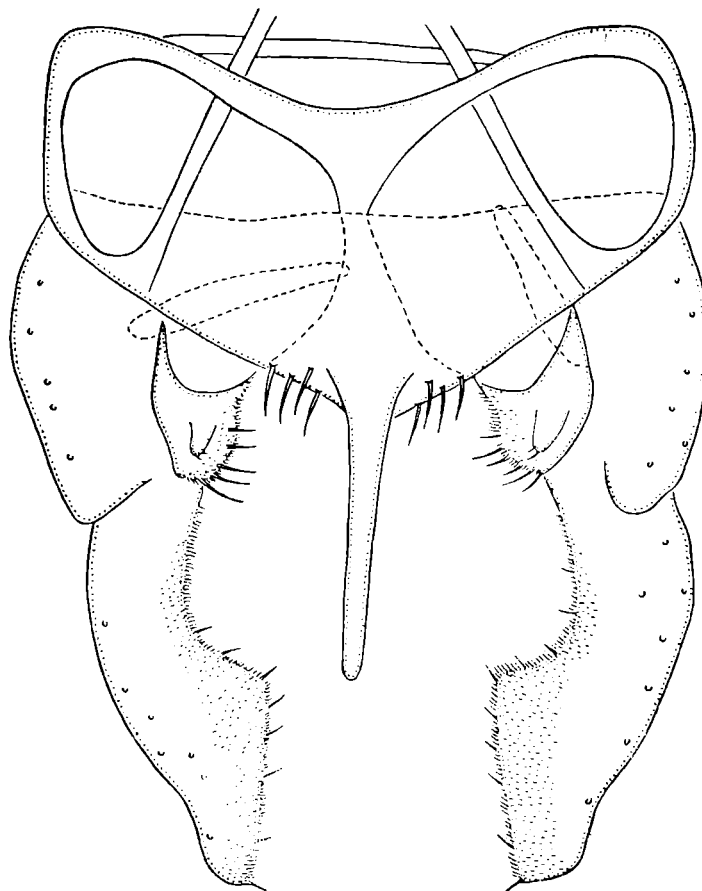


Рис. 1. Гипопигий *Cryptochironomus redekei* Krus.

стенки ячеей сетки тергитов снабжены очень мелкими светло-желтыми шипиками, создающими очень тонкую шагреневку, заметную лишь при большом увеличении. Мелкие желтые шипики образуют узкую полосу в передней четверти VII тергита, а на VIII тергите они расположены группами близ задних и передних углов. Ряд крючков по заднему краю II тергита прерван, состоит из двух дуг, расстояние между ними не более длины одной дуги (рис. 3, *Г*). Задние края (I) II—VII тергитов с рядом крупных светло-коричневых или желтых шипов. Лопасты анального планника, как обычно, густо покрыты шланговидными щетинками; кроме того на дорсальной поверхности лопастей две пары шланговидных щетинок (рис. 3, *В*), одна из которых расположена у основания гоноподия.

лов, другая сзади них, ближе к вершинам лопастей; в первой паре всегда развита лишь одна щетинка.

I стернит с обычными пряжкойобразными выростами у передних углов двумя конусовидными выростами, покрытыми шипиками у переднего

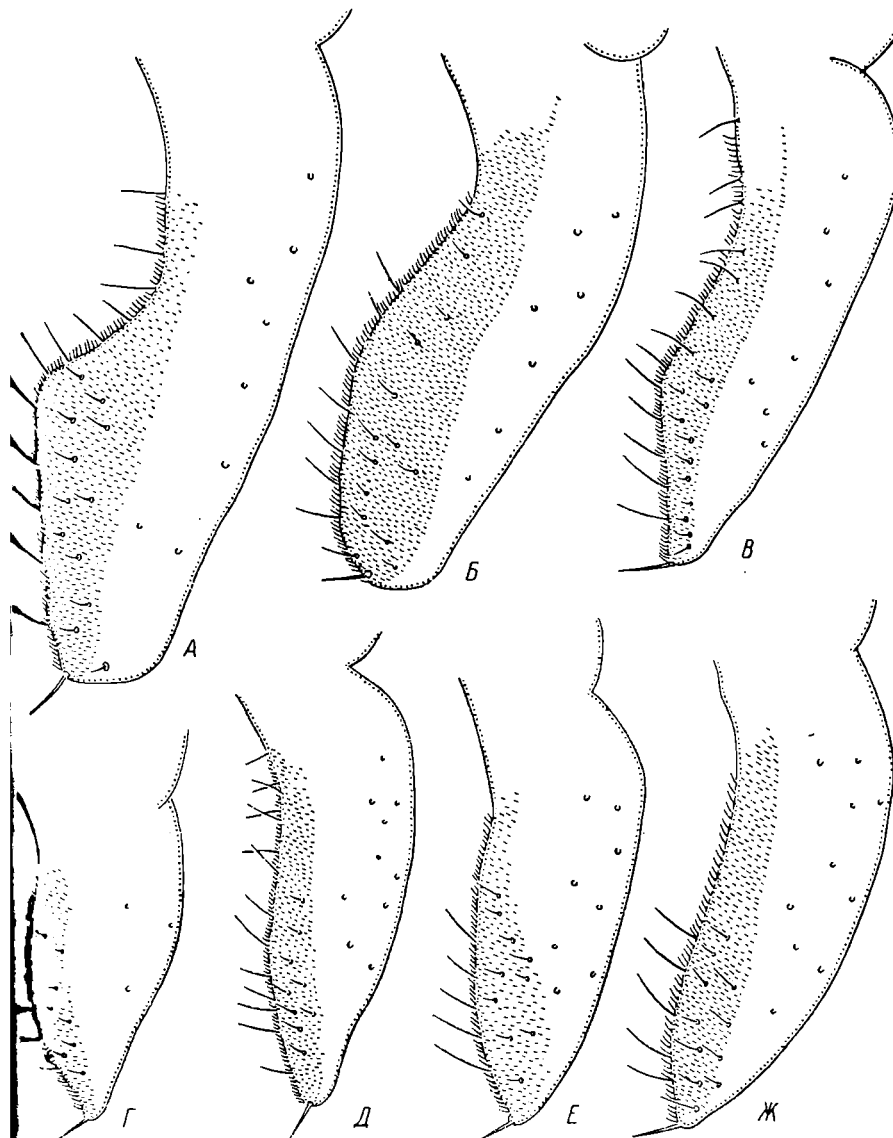


Рис. 2. Гоностили *Cryptochironomus*.

А — *C. redekei* Krus.; Б — *C. psittacinus* Meig.; В — *C. obreptans* Walk.; Г — *C. rostratus* Kieff.; Д — *C. supplicans* Meig.; Е — *C. defectus* Kieff.; Ж — *C. albofasciatus* Staeg.

Ложные ножки развиты хорошо. VII стернит обычно без ряда шипов вдоль краю, на V—VI стернитах ряд шипов обычно прерван, на остальных стернитах ряды шипов развиты почти так же, как на соответствующих тергитах. Количество шланговидных щетинок V—VIII сегмента: 4, 5.

Длина 10—16 мм.

М а т е р и а л. 18 ♂♂, 7 ♀♀, около 100 куколок и большое количество личинок из района Рыбинского водохранилища. Из собранных личинок выведено 9 ♂, 4 ♀ и около 50 куколок.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Голландия (Kruseman, 1933), Финляндия (Stora, 1937), Англия (Mundie, 1957). СССР: Ярославская обл. (наши

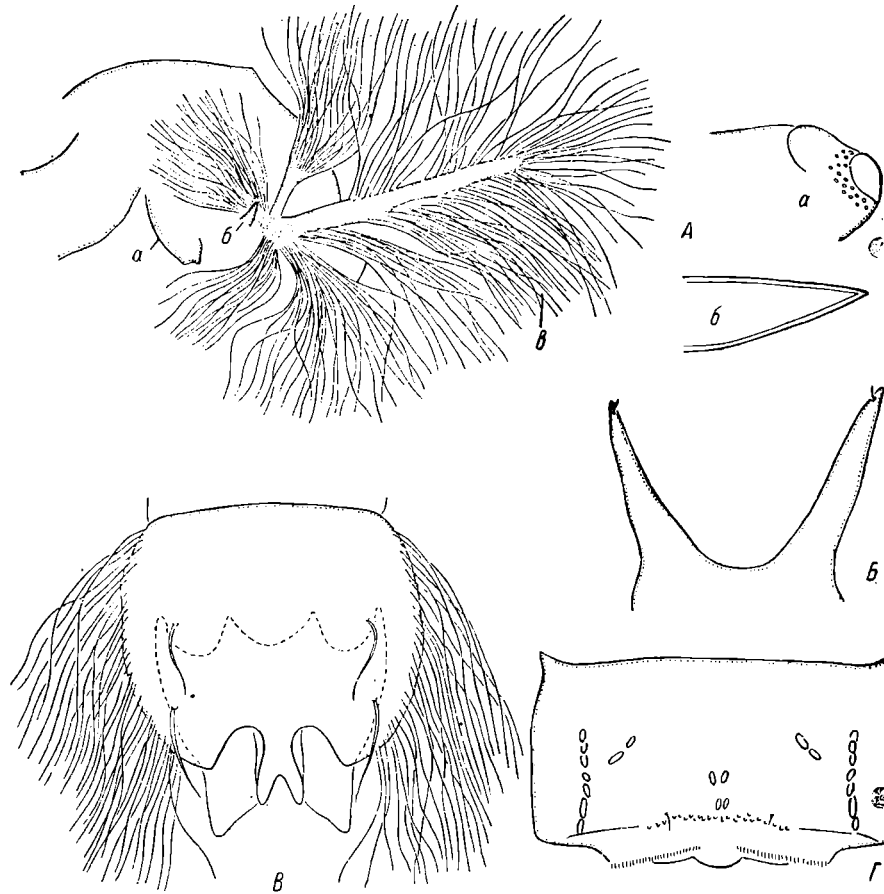


Рис. 3. Детали строения куколки *Cryptochironomus redekei* Krus.

А — головогрудь, вид сбоку (а — задний боковой вырост; б — передний боковой вырост — орган дыхания); В — оральные рожки; С — анальный щиток; Г — II брюшной тергит.

ные), Курганская, Свердловская и Челябинская области (с М. Л. Грандильевской-Дексбах), Саратовская обл. (сборы Г. Н. Мисе), Армения, оз. Севан (Шаронов, 1951).

Вид хорошо определяется по всем стадиям развития. Куколка описывается нами впервые.

## 2. *Cryptochironomus psittacinus* Meig. (1830).

Имаго ♂. Темно-зеленый. 1-й членик усика темно-коричневый, и покрывающие его волоски черноватые. Щупики черноватые. По среднеспинки темно-коричневые, среднегрудь темно-коричневая, и

ги черная, задняя половина заднеспинки черная или темно-коричневая, передняя — зеленая или желтая. Конец бедра, голень, дистальная половина метатарзуса, все членики передней лапки, а также 2—5-й членики средней и задней коричневые. Проксимальная половина метатарзуса более дистальной. Бедра, голени и первые членики средней и задней лапки зеленоватые. Передние жилки крыла окрашены темнее задних, задняя черноватая. Брюшко у живых или только что собранных комаров темно-зеленое, последние членики черноватые. У сухих коллекционных экземпляров брюшко серое, иногда со слабым темно-зеленым оттенком.

Длина лобных штифтов равна ширине или чуть больше.  $AR=4-4.5$ ,  $LR=1.1-1.2$ . Нульвиллы длиннее половины длины коготков. Коготки метатарзуса, 2—4-й членики передней лапки густо покрыты волосками, длина волосков не менее чем в 5 раз превышает ширину соответствующих члеников. Среднерасположенная у заднего конца средней полосы с небольшим выгибом. Развилка *Sc* чуть перед или под *r-m*. Гипопигий (рис. 4) коричневый, длинным, стройным X-образным, задний край которого почти достигает вершинной трети гоностиля. Длина IX сегмента в 1.5—1.6 раза меньше ширины. Гоностиль в 1.4 раза длиннее гонококкита. Ширина вторых придатков больше их длины. Внутренний край гоностиля ясно выгнутый в первой трети, выпуклый во второй, а в вершинной трети почти параллелен оси тела (рис. 2, B).

Длина тела 5.6—7.5 мм, крыла 4.2—4.6 мм.

Куколка темно-зеленая, гологрудь сверху желтовато-коричневая. Экзвувий кожистый, коричневый. Оральные рожки (0.18—0.26 мм) коричневатые, изогнутые, с предвершинной щетинкой (рис. 5, B). Орган дыхания в виде густого пучка серебристых питей, в котором различаются 4 более или менее одинаковые части; если бывает развит основной ствол (рис. 5, B, a), то он значительно короче, чем у *C. redekei*. Покровы дыхательных питей обычно гладкие; если шипики имеются, то они редкие. Гологрудь с крупнозернистой структурой, по бокам несет два выроста, передний (рис. 5, B, б) и задний (рис. 5, B, а). Сетчатая структура развита только на I—V сегментах. Очень мелкие шипики, хорошо различимые при большом увеличении, образуют узкую полосу в передней трети VI и VII тергитов, на VIII тергите шипики расположены четырьмя группами (рис. 5, A). Ряд крючков по заднему краю II тергита прерван и состоит из трех дуг, расстояние между которыми не превышает  $\frac{1}{3}$  длины каждой

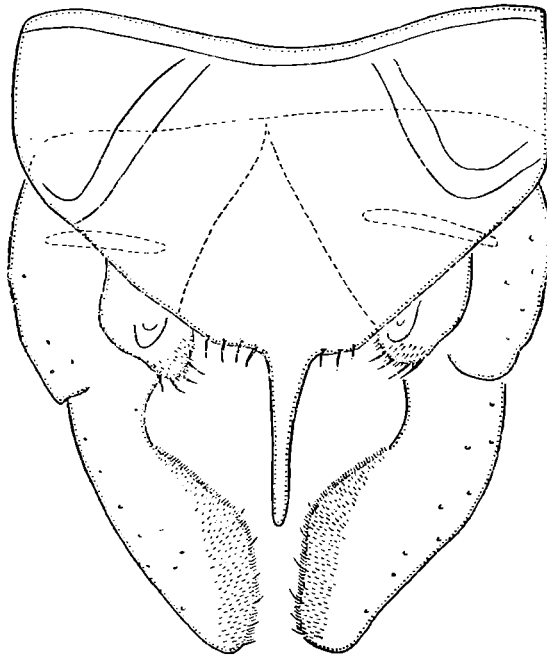


Рис. 4. Гипопигий *Cryptochironomus psittacinus* Meig.

из них. Близ заднего края I—VII тергитов ряды светло-коричневых пов. Анальный плавник (рис. 5, Г), помимо многочисленных обычных краевых шланговидных щетинок, имеет две таких щетинки на дорсальной поверхности. Количество шланговидных щетинок V—VIII сегментов сильно варьирует: 3 (4), 2 (4), 4 (5), 5. I стернит (рис. 5, Д) с обычными пряжкойобразными выростами близ передних углов и парой конусовидных

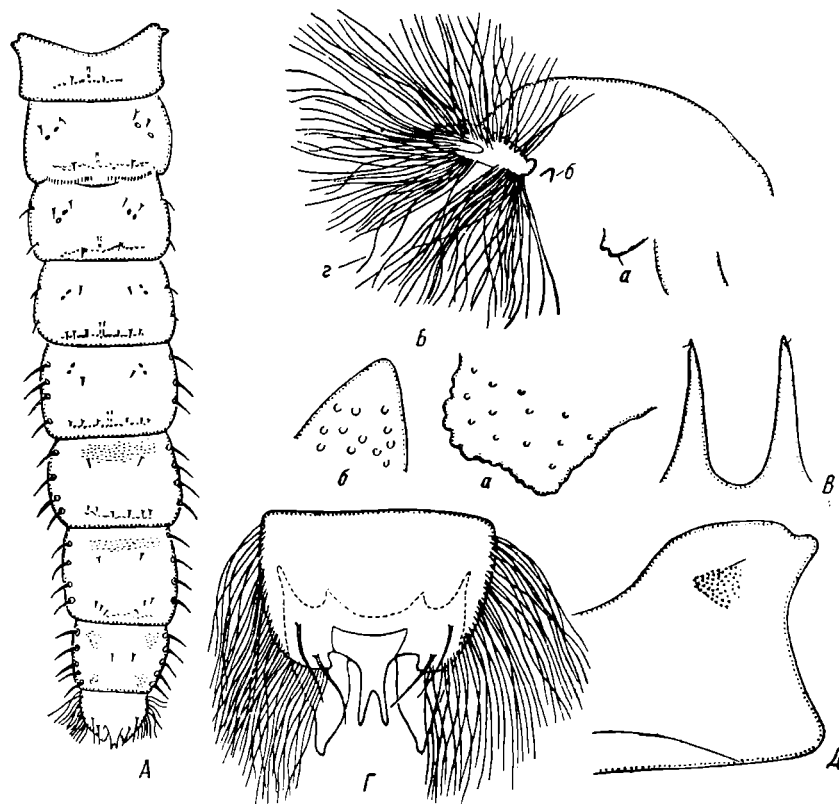


Рис. 5. Детали строения куколки *Cryptochironomus psittacinus* Meig.

А — брюшко, вид сверху; Б — головогрудь, вид сбоку (а — задний боковой вырост; б — передний боковой вырост; г — орган дыхания); В — оральные рожки; Г — анальный плавник; Д — I брюшной стернит.

покрытых шипиками выростов близ переднего края. У заднего края V стернитов такие же ряды шипов, как на соответствующих тергитах. На I—II стернитах ряд шипов развит значительно слабее, чем на тергитах, а на VI—VII он часто вообще не развит.

Длина 9—12 мм.

Материал. 1 ♂, Рыбинское водохранилище, начало июля, Учинское водохранилище, середина июня и начало августа (с Н. Ю. Соколовой и Н. С. Калугиной). Выведено 4 ♂, 2 ♀ и около 7 колонок из личинок, собранных в Рыбинском водохранилище и в районе Борка.

Распространение. Англия, Германия, Австрия, Бельгия, Дания (Goetghebuer, 1937), Швеция (Brundin, 1949). Для СССР указывается впервые: Ярославская и Московская области.

Первоописание *C. psittacinus* (Meigen, 1830) очень кратко и не снабжено рисунком гипопигия. Мы основываемся на описаниях Гётгебюра (Goetgebuer, 1928, 1937) и Круземана (Kruseman, 1933).

Рисунок гипопигия и описание *C. psittacinus*, приведенные Таунсом (Townes, 1945), относятся к какому-то другому виду.

Куколка описывается нами впервые.

### 3. *Cryptochironomus crassiforceps* Goetgh. (1932).

**И м а г о ♂.** Светло-серый. Все тело покрыто серебристыми чешуйками, под которыми едва проступают чуть более темные полосы средне-ки. Жгут усика коричневатый; волоски, покрывающие жгут, желтые. Все жилки крыла светлые. Жужжальца беловатые. Ноги желтые.

Лобные штифты короткие, но хорошо заметные. Последний членик щупика в 2.2—2.5 раза длиннее предыдущего, 1—3-й членики щупика приблизительно равны по длине между собой.  $AR=3$ . Переднеспинка очень широкая (рис. 6, *B, a*). Среднеспинка с большим горбом у заднего конца длинной полосы (рис. 6, *B, б*);  $r-m$  почти параллельна переднему краю мела. Эмподий и пульвиллы редуцированы (рис. 6, *Г*). Дистальная часть тарзуса, 2-й, 3-й и 4-й членики передних лапок густо покрыты волосками, длина которых в 5—6 раз больше ширины соответствующих члеников (рис. 7, *A*).  $LR=1.2-1.3$ . Гребешки средних и задних голеней с длинными шпорами. Гипопигий с коротким гоностилем и длинным гонокситом (рис. 6, *A*). Гонкоксит ясно отделен от гоностиля. Последний в 1.3 раза короче гонкоксита. Основание гоностиля значительно шире вершинной части, которая загнута внутрь и вверх. Внутренняя поверхность гоностиля с выемкой. Гонкоксит с двумя короткими, но вполне развитыми придатками. Первые придатки гонкоксита с 2—3, вторые с 6—7 щетинками (рис. 6, *B*).

Длина тела 4—4.5 мм, крыла 2.7—2.9 мм.

**К у к о л к а** темно-серая. Экзувий кожистый, светло-коричневый. Большие рожки (0.18—0.22 мм), чуть изогнутые к концу, с короткой двуворшинной щетинкой (рис. 8, *З*). Орган дыхания в виде густого пучка сливающихся серебристых нитей, в котором ясно выделяется один массивный ствол (рис. 9, *B*). Нити с редкими шипиками. Головогрудь с тремя парами выростов (рис. 8, *A, B, Ж*): передними (*a*) и задними (*б*) боковыми и длинными (*в*). Поверхность передних боковых выростов обычно гладкая, задних и спинных — бородавчатая. Все брюшные сегменты с хорошо развитой сетчатой структурой, причем на IX сегменте (анальный плавник) обычно имеется лишь в середине IX тергита (рис. 8, *E*). На стенках этой сетки в середине II—VI или III—V тергитов всегда имеются мелкие темные шипики, заметные при малом увеличении.

Вершины шипиков направлены назад. На остальных тергитах и на стернитах сетчатая структура без шипиков (рис. 9, *E*). Мелкие коричневатые крючки (рис. 8, *Б, Д*) по заднему краю II брюшного тергита образуют две дуги, расстояние между ними почти равно длине одной дуги. По заднему краю I—VIII тергитов располагаются ряды крупных шипов (рис. 9, *A, Б*), обычно на III—VI тергитах они всегда темно-коричневые, остальные окрашены значительно светлее. Такие же ряды темно-коричневых шипов развиты на II—V или III—IV стернитах. Если шипы развиты и на других стернитах, то они светло-желтые. Ветви фуркообразного отростка анального плавника с наружной стороны с одним-двумя выступами (рис. 8, *И*). Вершины гоноподальных чехлов куколки самца едва заходят за конец вилкообразного выроста анального плавника. I брюшной

стернит (рис. 9, Д) в передних углах с округлыми выростами, покрытыми шипиками. Ложные ножки покрыты светлыми едва заметными шип (рис. 9, Г). Задние углы V—VI сегментов также покрыты мелкими

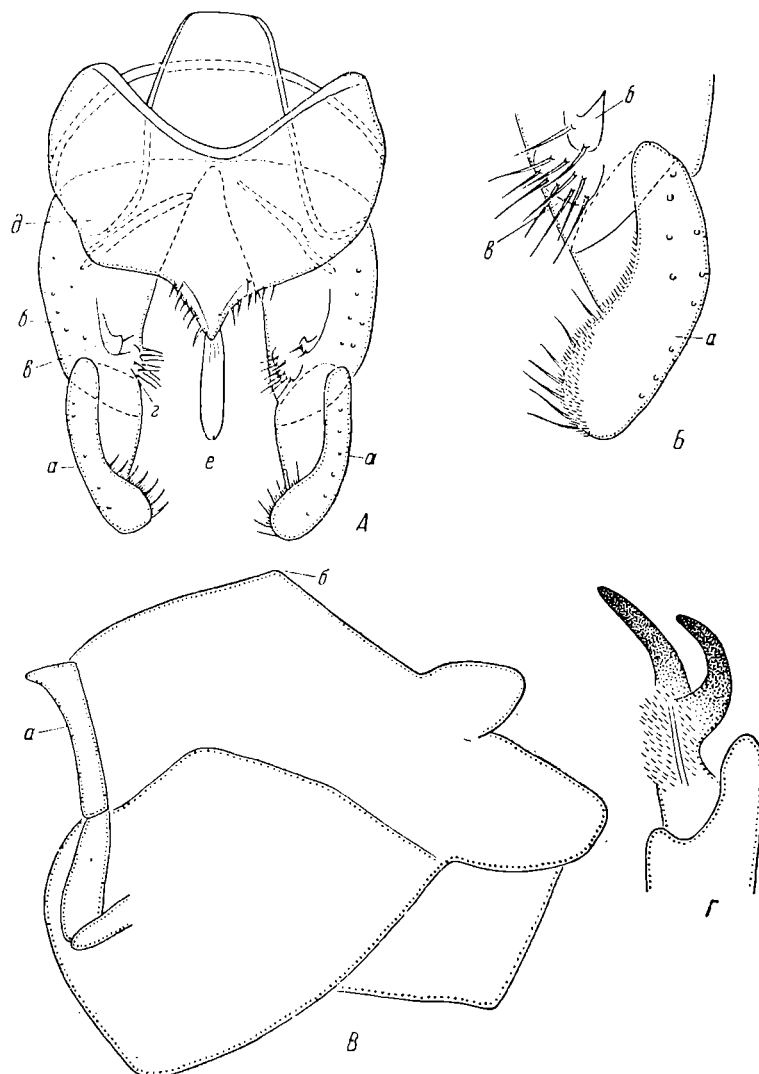


Рис. 6. Детали строения имаго *Cryptochironomus crassiforceps* Goetgh.

А — гипопигий (а — гоностиль; б — гоноксит; е — первые придатки гипопигия; г — вторые придатки; д — IX тергит; е — X тергит); Б — верхняя вальва (а — гоностиль; б — первые придатки, е — вторые придатки гипопигия); В — грудь сбоку (а — переднеспинка; б — вырост среднеспинки); Г — коготки и редуцированные пульвиллы.

заметными, но черноватыми шипиками. Количество шланговидных ножек V—VIII сегментов: 3, 4, 4, 5.

Длина 6—7 мм.

М а т е р и а л. 12 ♂, 2 ♀; 23 куколки и большое количество личинок Кайрак-Кумское водохранилище, пос. Ходжент, Таджикистан, 1 июля—конец августа. Выведен 1 ♂.



*C. crassiforceps* описан Гётгебюром (Goetghebuer, 1932) из Закаспия и известен за пределами Советского Союза. Строение гипопигия и окраска комара столь характерны, что вид легко опознается по этим признакам. Следует отметить, что Гётгебюр описывал вид по экземпляру с отломленной передней лапкой и в определительной таблице отнес *C. crassiforceps* к группе видов с голой передней ногой. В действительности же передняя лапка у этого вида густо покрыта длинными волосками, образующими бахрому, видную даже невооруженным глазом.

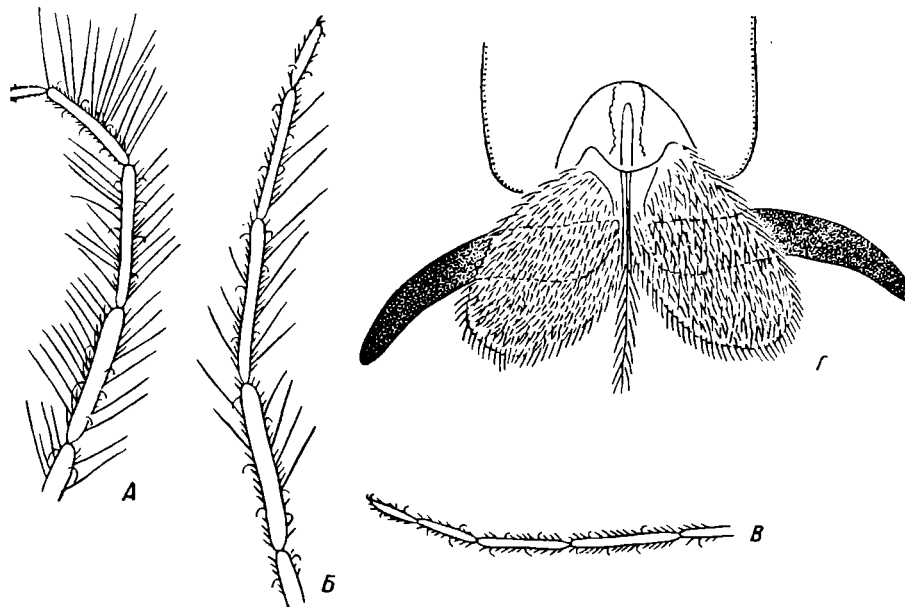


Рис. 7. Детали строения имаго.

А — передняя лапка *Cryptochironomus crassiforceps* Goetgh.; Б — *C. supplicans* Meig.; В — *C. rostratus* Kieff.; Г — амподий, пульвиллы и коготки *C. redekei* Krus.

#### 4. *Cryptochironomus rostratus* Kieff. (1921).

Имаго ♂. Светло-зеленый. 1-й членик усика и полосы среднеспинки лиловые или коричневатые, средние и задние голени зеленоватые, пальная часть метатарзуса и передняя лапка сероватые или коричневатые.

Лобные штифты не развиты.  $AR=2.4$ ,  $LR=1.8-2$ . Передняя лапка бахромой волосков (рис. 7, В). Кубитальный развилок чуть впереди  $m$ . Гонококсит (рис. 10, А) не отделен от гоностилия. Последний к концу заострен, равен по длине гонококситу или чуть длиннее его. Внутренний край гоностилия густо покрыт длинными волосками. Кроме того, он иногда имеет 2—3 нежных, тонких щетинки. На дистальном конце его внутреннего края сидит длинная, прямая, крепкая щетинка (рис. 10, В и 2, Г). Первые придатки гонококсита с двумя щетинками, внутренняя поверхность широких вторых придатков густо покрыта короткими нежными волосками и несет 2—3 длинные щетинки (рис. 19, В). IX тергит ширину больше, чем в длину. X тергит узкий и высокий, поэтому на паратах он часто ложится набок и виден сбоку, а не со спинной стороны, как обычно у других видов.

Длина тела 4—5 мм.

Куколка. Темно-зеленая. Экзувий тонкий, нежный, серый серовато-желтый. Головогрудь обычно коричневатая с крупнозернистой структурой. Оральные рожки (0.32—0.37 мм) бледные, прямые, с одной предвершинной щетинкой (рис. 11, E). Орган дыхания (рис. 11, Z)

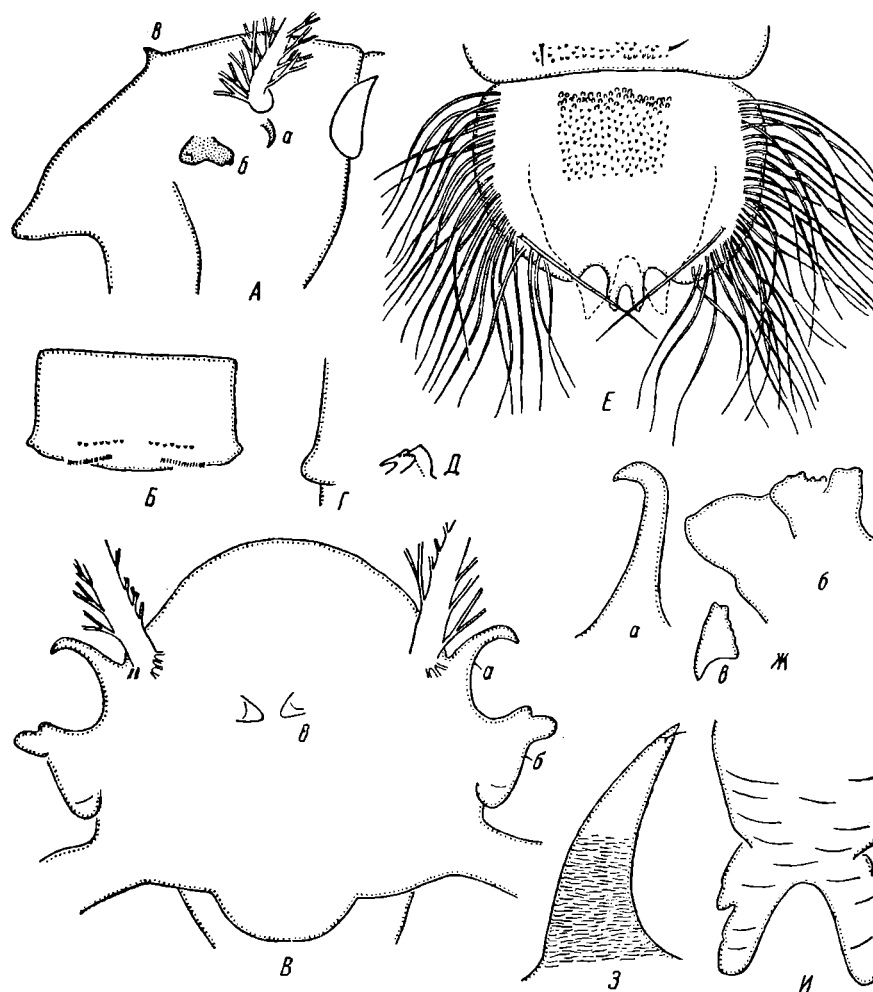


Рис. 8. Детали строения куколки *Cryptochironomus crassiforceps* Goetgh.

А — головогрудь, вид сбоку (а — передний боковой вырост; б — задний боковой вырост; в — спинной вырост); Б — II брюшной сегмент, вид сверху; В — головогрудь, вид снизу (а — передний боковой вырост; б — задний боковой вырост; в — спинной вырост); Г — задний угол II брюшного сегмента; Д — крючки заднего края II брюшного тергита; Е — анальный плавник; Ж — выросты головогрудки при большом увеличении (а — передний боковой; б — задний боковой; в — спинной); З — оральный рожок; И — фуркообразный вырост анального плавника.

густой, пучковидный. На головогрудки хорошо развиты лишь задние боковые выросты (рис. 11, А, а); передние рудиментарны, различимы лишь при большом увеличении; расположены чуть сзади и дорсальнее органа дыхания (рис. 11, А, б). Спинные выросты также коротки, длиннее передних боковых и вполне различимы при малом увеличении (рис. 11, А, в). Для сравнения размеров выростов на рис. 11, А<sub>1</sub> ц

увеличении изображены передний (б) и задний (а) боковой и спинной мосты. Нежная, тонкая, сетчатая структура развита на I—VIII сегментах, причем на VII—VIII сегментах она расположена участками. На этих ячей сетки сидят шипики, образующие густые поля в срединной

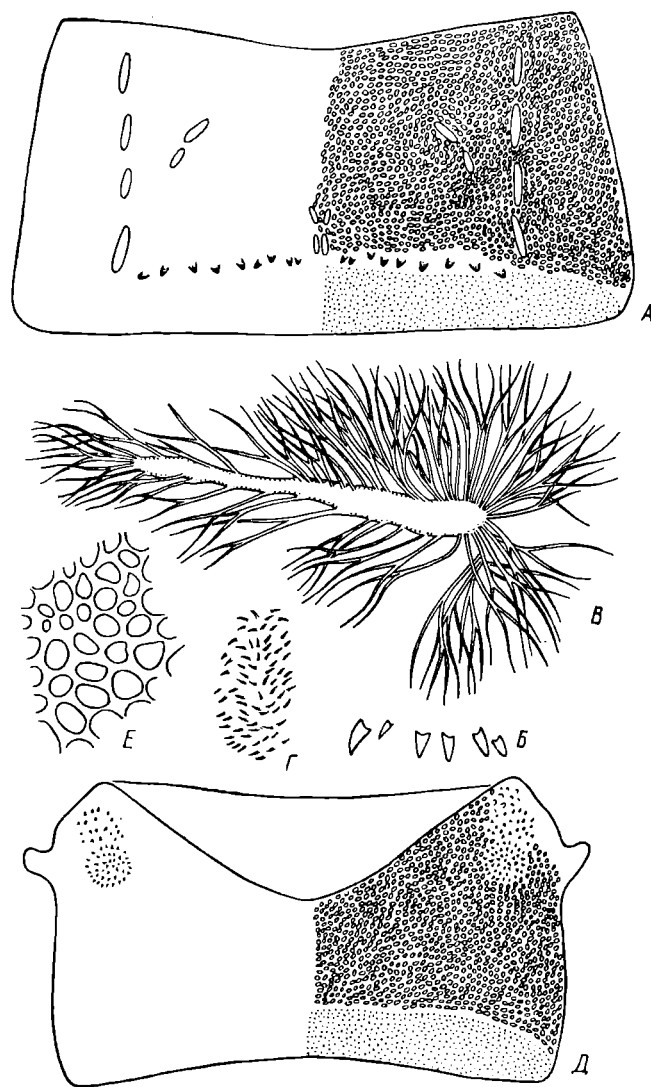


Рис. 9. Детали строения куколки *Cryptochironomus crassiforceps* Goetgh.

А — III брюшной сегмент, вид сверху; Б — шипы заднего края тергитов; В — орган дыхания; Г — куколочная ложная ножка IV брюшного стернита; Д — I брюшной сегмент, вид снизу; Е — сетчатая структура I брюшного стернита.

на II—VI, изредка и I тергитов. На VII тергите шипики расположены узкой полосой у переднего края тергита, а на VIII они расположены участками близ передних и задних углов тергита. Штрихообразные пятна имеются на I—VI, иногда и VII тергитах, овальные пятна

1941; Brundin, 1949; Mundie, 1957). СССР: Ярославская и Москов области (наши данные), бассейн Амура (Константинов, 1950).

К сожалению, первоописание *C. albofasciatus* оказалось для нас недоступным. Мы основываемся на описаниях Гёттебюра (Goetghebuer, 1

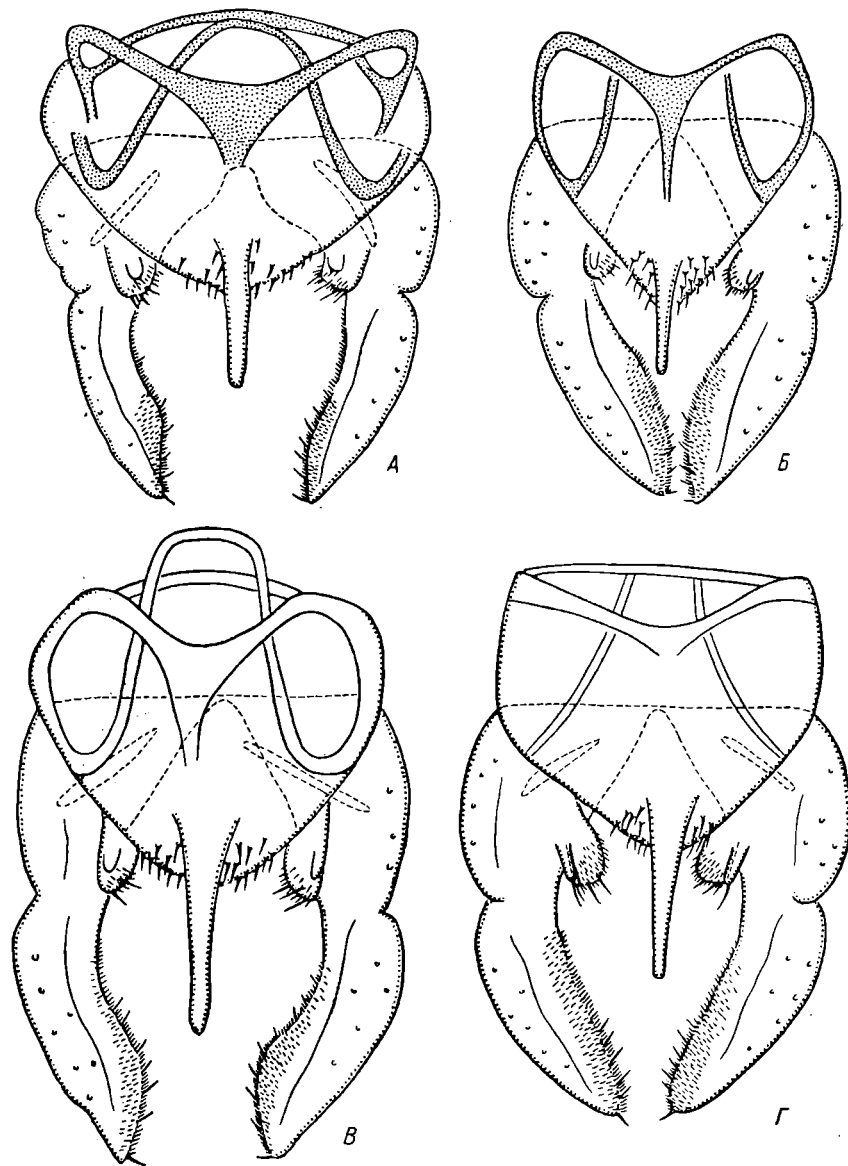


Рис. 12. Гипопигий *Cryptochironomus*.

А — *C. suppticans* Meig.; Б — *C. defectus* Kieff.; В — *C. obreptans* Walk.;  
Г — *C. albofasciatus* Staeg.

1937) и Круземана (Kruseman, 1933). *C. albofasciatus* близок к *C. defectus*, отличается от него наличием темных перевязей на передних ногах, той окраской X тергита и строением вершины гоностилия.

6. *Cryptochironomus defectus* Kieff. (1921).

И м а г о ♂. Травянисто-зеленый. 1-й членик усика оранжевый. Покрышки среднеспинки темно-зеленые. Ноги зеленые. Передняя голень и шипы всех ног черноватые.

Лобные штифты вполне развиты.  $AR=3.8$ ,  $LR=1.4$ . 2-й и 3-й членики передней лапки с длинными, но редко сидящими волосками. По строению гипопигия (рис. 12, B) вид близок к *C. albofasciatus*. Отличается от него следующими признаками: длина IX тергита равна его ширине, на IX тергите имеется черный рисунок, вершина гоностиля с бородавчатообразным простом, от которого отходит вершинная щетинка (рис. 2, E).

Длина тела 7 мм, крыла 3.5 мм.

К у к о л к а. Экзувий желтоватый. Оральные рожки (рис. 13, Ж) (0.18—0.19 мм) с короткой предвершинной щетинкой. Орган дыхания виде густого пучка серебристых нитей, в котором выделяется один основной ствол. Дыхательные нити с редкими шипиками. Головогрудь с одним передним боковым выростом и одним задним. Брюшные сегменты либо с сетчатой структуры, либо на I—IV сегментах имеются едва различимые ее остатки (рис. 13, И). На II—VI тергитах имеются поля шипиков, дающих шагреневую окраску; на VII тергите шипики короче, чем на предыдущих сегментах, и покрывают переднюю четверть тергита. Ряд крючков тергита прерван, расстояние между дугами крючков не превышает  $1/5$  длины одной дуги. Близ задних краев III—VII тергитов ряды светлых шипов, на соответствующих стернитах ряды шипов не развиты и едва намечены. I сегмент с обычными пряжкообразными выростами средней трети; II сегмент в задних углах с боковыми выростами (0.08 мм) (рис. 13, З), окрашенными светлее хитина сегмента. На дорсальной поверхности лопасти анального плавника плангвидные щетинки отсутствуют. Стернит с конусовидными, покрытыми коричневыми шипиками выростами, стернит с 5—8 рядами светлых шипиков близ заднего края (ряды шипов видны лишь на экзuviaх куколок). Ложные ножки занимают  $1/5$  —  $1/4$  длины IV стернита, покрыты светлыми шипиками. Количество плангвидных щетинок V—VIII сегментов: 4, 4, 4, 5.

Длина 6—7.5 мм.

М а т е р и а л. Из личинок, собранных в районе Борка на Рыбинском водохранилище, в начале июля выведены 1 ♂, 1 ♀ и 4 куколки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Германия, Бельгия, Франция (Goetghebuer, 1937). Для СССР указывается впервые: Ярославская обл.

Первоописание (Kieffer, 1921) этого вида снабжено рисунком гипопигия, что дает возможность достоверно определить наши экземпляры.

Личинки и куколки этого вида хорошо отличаются от соответствующих стадий других видов группы. Однако по описанию Харниша (Harnisch, 1923) их можно отличить только от *C. rostratus*, но не от близких ему видов. Наличие лишь одного выроста у органа дыхания куколки включает ее принадлежность к *C. obreptans* Walk., отсутствие боковых выростов в задних углах II сегмента и длинные оральные рожки не позволяют отнести к *C. defectus* Kieff. По-видимому, преимагинальные стадии, описанные Харнишем как *defectus*, относятся к *C. supplicans* Mg.

Имаго этих двух видов по существующим описаниям различить очень трудно. По Гёттебюру, различие между ними заключается в расположении придатков гипопигия, которые у *defectus* прикрепляются ближе к основанию гонококситы, а у *supplicans* — к вершине. Это отличие, указанное в определительной таблице, не упоминается в диагнозах видов, которые вообще не содержат признаков, позволяющих различать их. На наш

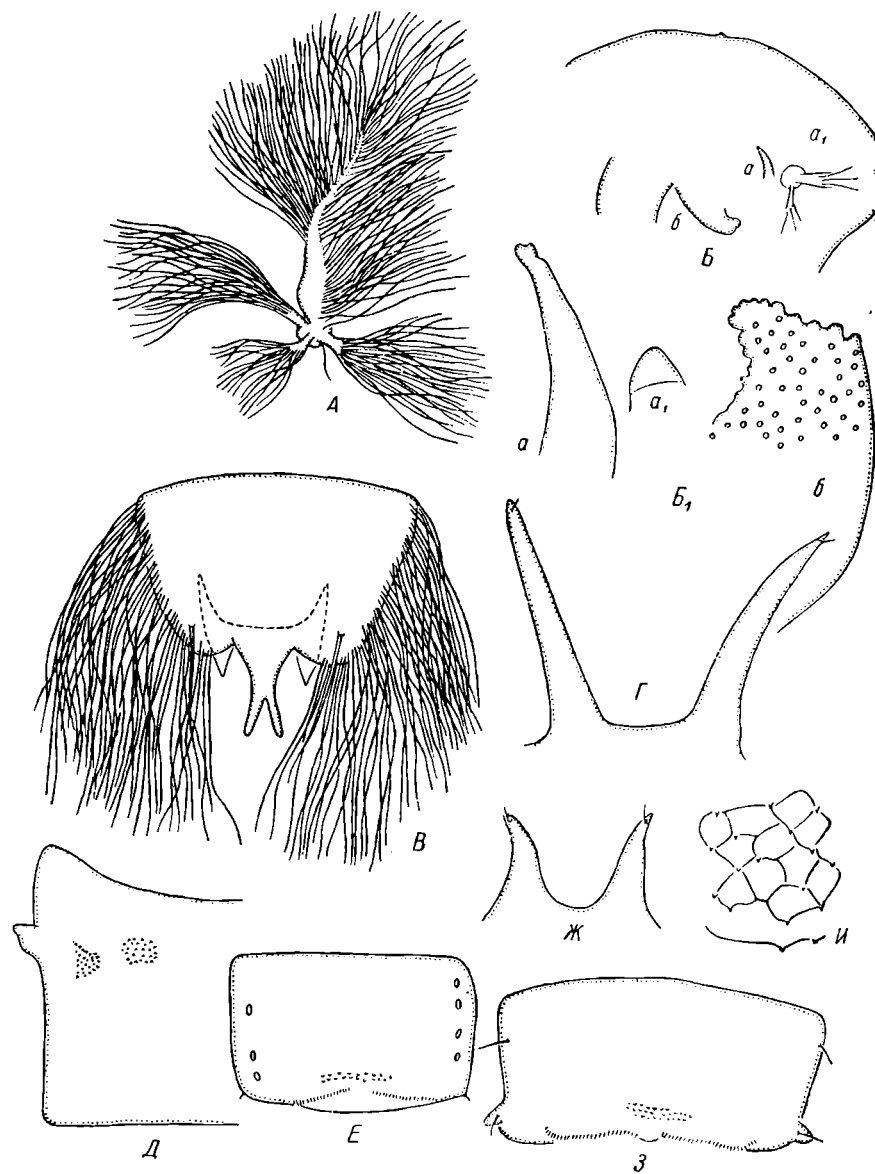


Рис. 13. Детали строения куколки *Cryptochironomus supplicans* Meig. (A—E), *C. defectus* Kieff. (Ж—И).

A — орган дыхания; B — головогрудь, вид сбоку; B<sub>1</sub> — выросты головогруди при большом увеличении (a — передний боковой; a<sub>1</sub> — редуцированный передний боковой; б — задний боковой); B<sub>2</sub> — анальный плавник; Г — оральные рожки; Д — I брюшной стернит; Е — II брюшной тергит; Ж — оральные рожки; З — II брюшной сегмент; И — сетчатая структура.

вид, различие в месте прикрепления сильно редуцированных придатков гинопигия при применявшейся Гёттебюром методике не могло быть учтено и оно на самом деле не существует. В зависимости от положения внутреннего края IX тергита, который может быть расположен ближе к вершине гонококситы (у сохнувших экземпляров) или сдвинут вперед (на типратах, приготовленных из свежесобранных комаров), мы видим либо вершину гонококситы, и тогда придатки кажутся прикрепленными к ней, или видна большая часть гонококситы, и тогда видно, что придатки прикреплены ближе к ее основанию.

Однако рисунки, приведенные Гёттебюром, а также выполненные нами, показывают, что эти виды хорошо различаются по форме гоностиля: у *C. defectus* он постепенно от основания к вершине сужается, тогда как у *C. supplicans* расширен в начале вершинной трети.

Трудность различения этих близких видов объясняет ошибку Харниша в определении.

Личинки и куколки *C. defectus* и *C. supplicans* также хорошо различаются.

## 7. *Cryptochironomus obreptans* Walk. (1856).

**Имаго ♂.** Голова, мезонотум, мезостернум, щиток, метанотум и брюшко у свежих экземпляров травянисто-зеленые. Основной членик лапки обычно яично-желтый, стержень усика черноватый, опушение лапки буровато-желтое; ноги зеленые, вершина передней голени и лапки коричневые, иногда передняя голень вся зеленая или коричневая; проксимальная половина среднего и заднего метатарзусов несколько светлее дистальной. Полосы среднеспинки обозначены слабо, желто-зеленые, иногда-зеленые или их вообще нет. Гинопигий такого же цвета, как брюшко, от желто-зеленого до светло-коричневого, острие дорзальной пластинки коричневое. Коллекционные экземпляры часто теряют травянисто-зеленую окраску и становятся охристыми, скапус и лапки — светло-коричневыми.

Лобные штифты всегда имеются. Их высота больше ширины или равна ей, причем различное соотношение длины и ширины может наблюдаться у одной особи на разных сторонах лба.  $AR=3.3-4$ ,  $LR=1.25-1.3$ . Вершина 1-го, 2-й, 3-й, а иногда и 4-й членики передней лапки несут длинные волоски, в 3—5 раз превышающие ширину члеников; среднеспинка часто шире вобом сзади срединной полосы. X тергит (рис. 12, B) достигает вершинной трети конечного членика вальв; ширина IX тергита в 1.1—1.3 раза больше его длины. Внутренний край гоностиля слабо, но явно выемчатый в начале вершинной трети (рис. 2, B). Длина вальв 420—470  $\mu$ ; длина тела 7.5 мм, крыла 4.2 мм.

**Куколка.** Зеленая. Экзувий прозрачный, нежный. Оральные щипки (0.23—0.32 мм) на конце загнуты (рис. 14, B). Орган дыхания имеет вид густого пучка серебристых нитей, в котором выделяется один основной ствол (рис. 14, A). Поверхность дыхательных нитей с шипиками. Гологрудь с двумя коричневыми передними боковыми выростами (рис. 14, B, a,  $a_1$ , B<sub>1</sub>) и одним задним (рис. 14, B, б, B<sub>1</sub>). Один передний (a) выrost расположен сзади дыхательного органа, другой ( $a_1$ ) — сзади дорсальнее. Брюшные сегменты без сетчатой структуры, или она настолько редуцирована, что едва заметна в виде пятен на передних сегментах. Срединная часть II—VI и передняя часть VII тергитов покрыты мелкими, заметными лишь при большом увеличении шипиками. Расстояние между дугами крючков по заднему краю II тергита (рис. 14, D) превышает  $1/3-1/5$  длины одной дуги. Задние края III—VII тергитов

с рядами мелких желтоватых шипов. На II тергите обычно ряд непрерывный или редуцирован. На стернитах ряды шипов не развиты; I с пряжкообразными выростами у передних углов и конусовидными крытыми шипиками — близ переднего края (рис. 14, E). Ложные

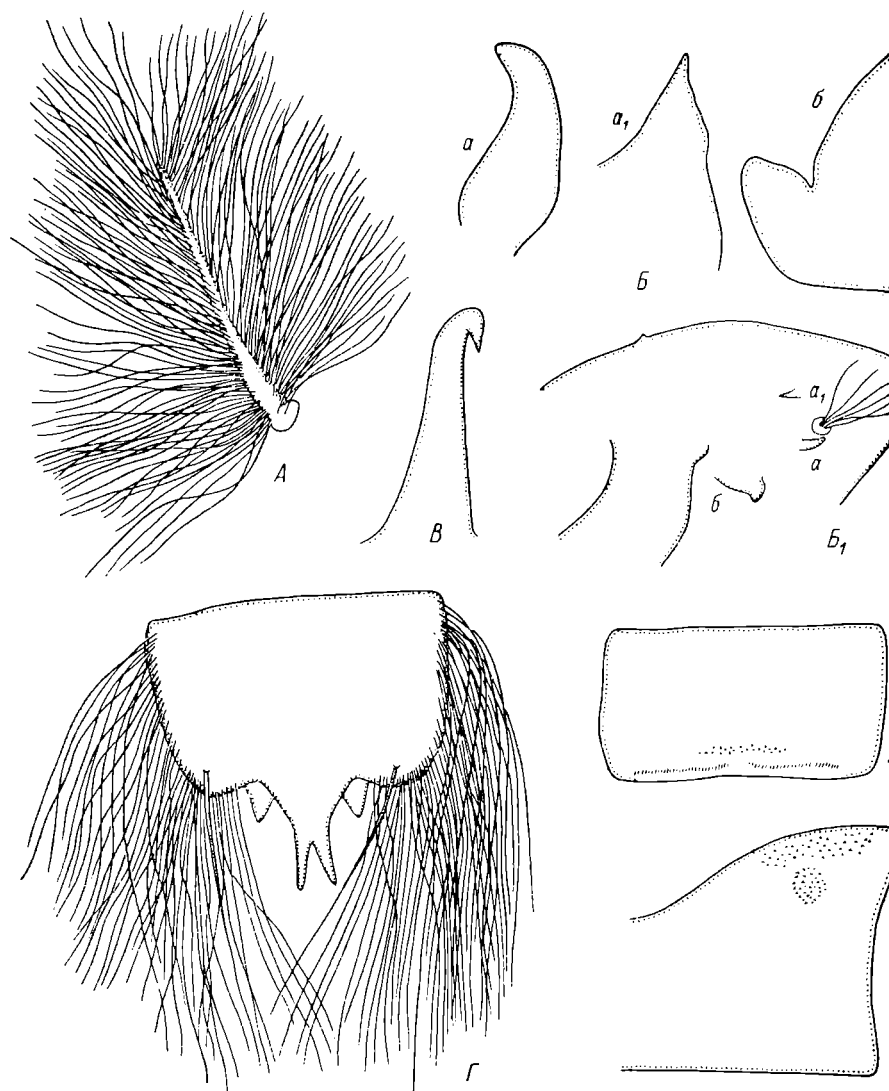


Рис. 14. Детали строения куколки *Cryptochironomus obreptans* Walk.

A — орган дыхания; B — выросты головогруди при большом увеличении (a, a<sub>1</sub> — передние; b — задний боковой); B<sub>1</sub> — головогрудь, вид сбоку; C — оральный рог; D — апальныйник; E — II брюшной тергит; F — I брюшной стернит.

редуцированы, их шипики прозрачные, плохо различимые. Ана плавник на дорсальной поверхности с двумя шланговидными щетинками сидящими близ вершины лопастей (рис. 14, F). Количество шлангов щетинок V—VIII сегментов: 2 (4), 4, 4, 5.

Длина 8—11 мм.



**М а т е р и а л.** Около 70 ♂♂ и ♀♀, различные районы Рыбинского водохранилища, конец июня, июль, август, начало сентября. Выведено 6 ♂, ♀ и большое количество куколок из личинок, собранных в экспериментальных прудах Института биологии внутренних вод в Борке и прибрежье водохранилища.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Англия (Сое, 1950), Голландия (Krusman, 1933). СССР: Ярославская обл. (наши данные) и Прибалтика (Pagast, 1931).

Первоописание *C. obreptans* оказалось для нас недоступным. Мы основываемся на диагнозе, приводимом Пагастом (Pagast, 1931). Самостоятельность этого вида признает Коу (Сое, 1950), — к сожалению, давший слишком общий диагноз, не снабженный рисунком гипопигия. Гётгебюр (Goetgebuuer, 1937) с сомнением считает *C. obreptans* синонимом *imberbipes* Leff. Такое мнение ошибочно. Эти два вида различаются по соотношению LR, строению гоностилия и размерам тела. Кроме того, *C. obreptans* может считаться синонимом *imberbipes*, так как был описан значительно раньше.

Необоснованно также сведение *C. obreptans* в синонимы *supplicans* (Krusman, 1933; Brundin, 1949), который также хорошо отличается от *C. obreptans* рядом признаков всех стадий развития.

#### 8. *Cryptochironomus supplicans* Meig. (1830).

**И м а г о ♂.** Травянисто-зеленый. Полосы среднеспинки обозначены слабо, темно-зеленые, или их нет. 1-й членик усика оранжевый или коричневый, жгут черноватый. Ноги зеленые, лапки а иногда также передние мени черноватые или коричневые. X тергит коричневый.

Лобные штифты вполне развиты. Их высота равна ширине или значительно превышает ее. AR=3.4—3.5, LR=1.45—1.5. Конец 1-го, 2-й, 3-й и 4-й членики передней лапки несут длинные, но редкие волоски, 4 раза превышающие ширину члеников. Среднеспинка, обычно с небольшим горбом, сзади срединной полосы. По строению гипопигия вид сходен с *C. obreptans* (рис. 12, А, и 2, Д). Ширина IX тергита в 1.4—1.5 раза больше его длины. Длина вальв 330—400 м.

Длина тела 6—7, крыла 4—4.2 мм.

**К у к о л к а.** Зеленая. Экзувий прозрачный, нежный, желтовато-серый. Оральные рожки (0.23—0.34 мм) прямые, иногда едва загнуты на конце (рис. 13, Г). Орган дыхания в виде не очень густого пучка серебряных нитей, разделенного на 3—4 части. Обычно хорошо заметен один основной ствол (рис. 13, А) и три дополнительных. Головогрудь с хорошо развитыми коричневыми задними (рис. 13, Б, Б<sub>1</sub>, б) и передними (рис. 13, В, В<sub>1</sub>, а) боковыми выростами; кроме того, имеется еще один очень короткий передний боковой выrost, расположенный над органом дыхания и немного впереди его (рис. 13, Б, Б<sub>1</sub>, а<sub>1</sub>). Он заметен только на экзувиях куколки при соответствующем освещении. Хорошо развиты лишь один передний, роговидный выrost, расположенный сзади органа дыхания, и задний, находящийся перед крыловыми чехлами. Головогрудь со спинной стороны с крупнозернистой структурой, интерсегментальные участки с мелкозернистой структурой. Брюшко без сетчатой структуры, иногда лишь по краям II—V тергитов имеются небольшие участки с остатками очень тонкой, нежной сетки. У куколок она неразличима и ее можно обнаружить лишь на экзувиях при соответствующем освещении. Стенки ячеек такие же тонкие, как у *C. rostratus*. Срединная часть II—V тергитов открыта мелкими шипиками, на VI—VII тергитах шипики развиты лишь на передней половине. Поля шипиков хорошо заметны лишь на экзувиях.

Расстояние между дугами крючков по заднему краю II тергита не превышает  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  длины одной дуги (рис. 13, E). Задние края III—VII тергов с рядами мелких желтоватых шипов, на II тергите обычно имеется полоса неравномерно распределенных шипиков. На стернитах ряды шипов не развиты. I стернит с пряжкообразным выростом (рис. 13, Д) в передних углах, с конусовидными выростами, покрытыми шипиками двумя округлыми полями шипиков близ переднего края. Анальный щетиник (рис. 13, B) на дорсальной поверхности близ вершины лопасти пиланговидными щетинками. Количество пиланговидных щетинок V—X сегментов 3 (4), 4 (3), 4, 5.

Длина 7—9 мм.

**М а т е р и а л.** 8 ♂, 1 ♀ Рыбинское, Камское, Учинское водохранилища, конец июля—начало августа. Из личинок, собранных близ г. Микина, выведено 5 ♂, 1 ♀ и большое количество куколок.

**Р а с п р о с т р а н е н и е.** Финляндия, Англия, Голландия, Бельгия, Германия, Австрия (Goetghebuer, 1937), Швеция (Brundin, 1949), Руниния (Albu, 1960). СССР: Московская, Ярославская, Камская области (наши данные), р. Амур (Константинов, 1950).

Первоописание *C. supplicans* (Meigen, 1830) очень кратко и не снабжено рисунком гипопигия. Мы основываемся на переописании, произведенном Альбу (Albu, 1960). Вид близок к *C. defectus* и *obreptans*. От первого из них он хорошо отличается по форме гоностилей, от *C. obreptans* отличается соотношением LR и размерными признаками IX тергита. В переописании *C. supplicans* эти признаки не указываются, но измерения, произведенные по нашей просьбе д-ром Альбу и любезно сообщенные нам, полностью соответствуют нашим данным.

Брундин (Brundin, 1949) считает синонимами этого вида *C. defectus* Kieff., *C. obreptans* Walk. и *C. chlorolobus* Kieff. Последний вид приводится в качестве синонима *C. supplicans* также Гётггебуром (Goetghebuer, 1949). Брундин свел в синонимы *C. supplicans* два первых вида необоснованно. Это сделано им на основании изучения лишь имаго, которые, как уже говорилось, плохо различались по имевшимся описаниям и определенным таблицам. Как нам удалось установить, все эти виды имеют хорошие отличительные признаки на всех стадиях развития.

*C. chlorolobus* был описан Киффером в 1918 г. (Kieffer, 1918); подробное переописание, сопровождаемое рисунком гипопигия, дано Гётггебуром (Goetghebuer, 1924). Сведение этого вида в синонимы *C. supplicans* также необоснованно. Оба вида различаются формой гоностилей, соотношением и строением куколки, описание которой дано Ленцом (Lenz, 1926—1927). *C. chlorolobus* должен считаться самостоятельным видом.

В литературе имеется много описаний имаго видов *Cryptochironomus* близких к *supplicans*, *defectus*, *obreptans* и *chlorolobus*. Но они обычно очень кратки, общи и не позволяют достоверно определить виды. Для определения систематического положения этих видов и для решения вопроса о самостоятельности требуется произвести тщательный морфологический анализ всех стадий их развития, так как виды *Cryptochironomus*, трудно различающиеся по признакам взрослой стадии, часто имеют хорошие отличительные признаки в стадиях преимагинальных.

#### ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ИМАГО

- 1 (2). Пульвиллы и эмподий редуцированы (рис. 6, Г). Длина передних спинки по средней линии больше, чем по краям (рис. 6, B, a). Голосный стиль короче гонококситы (рис. 6, A). Светло-серый . . . . . *C. crassiforceps* Goe

- (1). Пульвиллы не короче  $1/2$  длины коготков (рис. 7, Г). Длина переднеспинки везде одинаковая. Гоностиль длиннее гонококситы или равен ему по длине (рис. 1, 2, 4, 10). Зеленые, темно-серые или черные.
- (6). Грудь черная, если темно-зеленая, то полосы среднеспинки темно-коричневые, с почти черными краями, а среднегрудь всегда коричневая, почти черная. Передняя лапка всегда с густой бахромой длинных волосков. Гоностили на вершине в 2—2.5 раза уже, чем в основании (рис. 1, 4).
- (5). Все тело черно-серое. Если полосы среднеспинки имеются, то они черные. Гоностиль сильно расширен в начале вершинной половины (рис. 1). Длина 7.5—8.8 мм . . . . . *C. redekei* Krus.
- (4). Тело темно-зеленое или серое. Полосы среднеспинки и среднегрудь темно-коричневые, задняя половина заднеспинки черная или темно-коричневая, передняя — зеленая или желтая. Гоностиль едва расширен в начале вершинной половины (рис. 4). Длина 5.6—7.5 мм . . . . . *C. psittacinus* Meig.
- (3). Тело ярко-зеленое. Полосы среднеспинки темно-зеленые или оранжевые. Передняя лапка голая (рис. 7, В) или с бахромой несколько реже сидящих, легко обламывающихся, длинных волосков (рис. 7, В). Гоностили на вершине не менее чем в 4 раза уже, чем при основании.
- (8). Лобные штифты не развиты. Внутренний край гоностия (помимо вершинной) несет 2—3 нежных тонких щетинки (рис. 10, В). Гоностили не более чем в 2 раза длиннее своей наибольшей ширины (рис. 2, Г). Передняя лапка без бахромы волосков (рис. 7, В) . . . . . *C. rostratus* Kieff.
- (7). Лобные штифты вполне развиты. Внутренний край гоностия (помимо вершинной) несет не менее 5 длинных нежных щетинок. Длина гоностилей не менее чем в 3 раза превышает их наибольшую ширину. Передняя лапка обычно с бахромой редких, но длинных волосков.
- (10). Передняя голень светло-зеленая с черными перевязями у основания и вершины. 1-й членик передней лапки, а иногда и 2-й, бледно-зеленый или беловатый с черными перевязями у основания и вершины. Гоностили постепенно сужаются к вершине (рис. 12, Г). Вершина гоностия обычная (рис. 2, Ж). X тергит соломенно-желтый . . . . . *C. albofasciatus* Staeg.
- (9). Передние ноги без черных перевязей. X тергит темно-коричневый. Гоностили в начале вершинной трети заметно расширены; если нет, то вершина гоностия с бородавкообразным выростом (рис. 2, Е), от которого отходит вершинная щетинка, или IX тергит в ширину значительно больше, чем в длину.
- (12). Гоностили постепенно сужаются к вершине, на которой несут бородавкообразный вырост (рис. 2, Е). Длина IX тергита равна его ширине. Основание X тергита черноватое . . . . . *C. defectus* Kieff.
- (11). Гоностили в начале вершинной трети расширены, без бородавкообразного выроста на вершине. Ширина IX тергита больше его длины. X тергит коричневый.
- (14). LR: 1.2—1.3. IX тергит в 1.1—1.3 раза больше в ширину, чем в длину (рис. 12, В) . . . . . *C. obreptans* Walk.
- (13). LR: 1.45—1.5. Ширина IX тергита в 1.4—1.5 раза превышает его длину (рис. 12, А) . . . . . *C. supplicans* Meig.

## ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА КУКОЛОК

- 1 (6). Брюшные сегменты обычно без сетчатой структуры. Следы структуры, переходящей в складчатость, лишь едва различны на передних сегментах экзuvia (рис. 13, И). Задние края III тергитов с рядами желтых шипов. На задних краях тех же сегментов ряды шипов не развиты или едва намечены.
- 2 (3). Оральные рожки короткие (0.18—0.19 мм), почти прямые (рис. 13, Ж). У задних углов II сегмента боковые выросты (рис. 13, Ж) . . . . . *C. defectus*

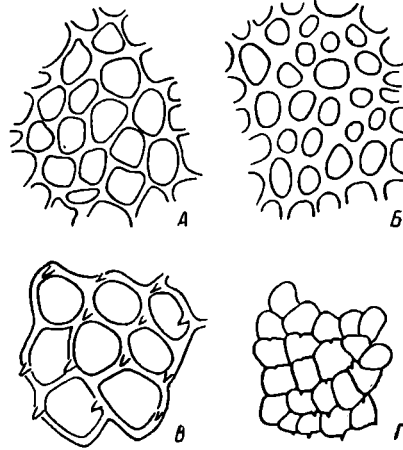


Рис. 15. Сетчатая структура III брюшного тергита куколок.

A — *Cryptochironomus psittacinus* Meig.;  
B — *C. redekii* Krus.; B<sub>1</sub> — *C. crassiforceps* Goetgh.; Г — *C. rostratus* Kieff.

- 3 (2). Оральные рожки длинные (0.34 мм), изогнутые, часто вершине крючковидно загнуты (рис. 13, Г, 14, В). Боковые выросты у задних углов II сегмента не развиты.
- 4 (5). Головогрудь с двумя боковыми выростами, передний расположен сзади органа дыхания, задний перед крыловыми чехлами (рис. 14, В, В<sub>1</sub>) . . . . . *C. supplicans*
- 5 (4). Головогрудь с тремя боковыми выростами (два передних и задний); один из передних расположен сзади органа дыхания, второй выше его и немного длиннее, задний выrost расположен перед крыловыми чехлами (рис. 14, В, В<sub>1</sub>) . . . . . *C. obreptans*
- 6 (1). Самое меньшее I—V брюшных сегментов с ясной сплошной сетчатой структурой (рис. 15, А). Задние края I (III)—VII тергитов с рядами коричневатых или желтых шипов, самое меньшее на III—V стернитах ряды шипов развиты так же хорошо, как и на соответствующих тергитах.
- 7 (10). Расстояние между дугами крючков заднего края второго брюшного тергита не превышает  $\frac{1}{2}$  длины одной дуги (рис. 3, Г, И). Сетчатая структура развита на I—V сегментах, если на I—V сегментах она прерывистая, расположена по краям сегмента или в его середине. Если на стенках сетки II—V тергитов имеются шипики, то они светлые и видны лишь при большом увеличении.
- 8 (9). Сетчатая структура развита на I—VI брюшных сегментах, отсутствует на VII—VIII. В органе дыхания всегда можно различить один основной длинный массивный ствол, остальные дыхательные нити собраны в 3—4 группы (рис. 3, А, Г). Нити с крупными, расположенными шипиками . . . . . *C. redekii*
- 9 (8). Сетчатая структура развита на I—V сегментах. В органе дыхания дыхательные нити собраны в 3—4 группы; если имеется один основной ствол (рис. 5, Б), то он менее массивный и длинный, чем у *redekii*, обычно он не развит. Нити с редко расположенными шипиками . . . . . *C. psittacinus*
- 10 (7). Расстояние между дугами крючков заднего края второго брюшного тергита почти равно длине одной дуги или больше ее (рис. 3, И).

- 8, Б). I—VIII брюшные сегменты со сплошной сетчатой структурой; кроме того, стенки ячеек сетки срединной части II—VI или III—VI тергитов покрыты шипиками (рис. 15, Б, Г), создающими видимую при малом увеличении шагреневку.
- (12). Расстояние между дугами крючков заднего края второго брюшного тергита почти равно длине одной дуги (рис. 8, Б). Головогрудь с тремя парами выростов: передней (а) и задней (б) боковыми и спинной (в) (рис. 8, А, Б). Ряды шипов у задних краев II—VII тергитов темно-коричневые, почти черные (рис. 9, Б). Такие же ряды темно-коричневых шипов развиты на III—V стернитах, на остальных стернитах шипы светлые или не развиты. Стенки ячеек сетки срединной части II—VI тергитов покрыты черными шипиками (рис. 15, Б) . . . . . *C. crassiforceps* Goetgh.
- (11). Расстояние между дугами крючков заднего края второго брюшного тергита превышает длину одной дуги (рис. 11, Д). На головогрудь хорошо развит лишь задний боковой вырост (рис. 11, А, а, А<sub>1</sub>а). Сетчатая структура тонкая, нежная (рис. 15, Г). Ряды шипов у задних краев I—VII тергитов и стернитов светло-коричневые или желтые . . . . . *C. rostratus* Kieff.

## ЛИТЕРАТУРА

- М о м о в В. В. 1951. Список некоторых *Tendipedidae* р. Камы по трем фазам метаморфоза. Изв. Естеств.-научн. инст. Молот. гос. ун-в. им. Горького, т. XIII, вып. 2—3.
- С т а п т и н о в А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурской ихтиол. экспед. 1945—1949 гг., т. I.
- Р о н о в И. В. 1951. Личинки тендипедид озера Севан (биология и биомасса). Тр. Севанской гидробиол. ст., т. XII.
- В у P. 1960. *Tendipedide* adulte din complexul de bălți Crapina—Jijila. Studii și cercetări de biologie, ser. Biologie animală, T. XII, № 1.
- В у P. 1963. *Chironomide* (adulte) din bazinul Someșului și al Visului (munții Rodnei). Studii și cercetări de biologie, ser. Biologie animală, T. XV, № 2.
- В у L. 1949. Chironomiden und andere Bodentiere der südschwedischen Urgebirgsseen. Inst. Freshwat. Des. Drottningholm, Report 30.
- В у R. L. 1950. Family *Chironomidae*. Handbooks for the identification of British insects, V. IX, P. 2, London.
- В у R. and S t o r a R. 1941. *Nematocera*. In: Enumer. Ins. Fenn. T. VI. *Diptera*. Helsingfors.
- В у M. 1921. Chironomides de Belgique et spécialement de la zone des Flandres. Mém. Mus. Roy. d'Hist. Nat. Belg., T. VIII, № 4.
- В у M. 1928. Diptères (Nématocères). *Chironomidae*. III. Chironomariae. In: Faune de France, T. 18.
- В у M. 1932. Chironomides Paléarctiques (Diptères) conservés au Musée d'Histoire Naturelle de Vienne. Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 46 (1932—1933).
- В у M. 1937. *Tendipedidae* (*Chironomidae*). B. Subfamiliae *Tendipedinae* (*Chironominae*). In: E. L i n d n e r. Die Fliegen der paläarktischen Region. Lief. 107, 13c. Stuttgart.
- В у O. 1923. Metamorphose und System der Gattung *Cryptochironomus* K. s. l. Ein Beitrag zum Problem der Differenzierung der Entwicklungsstadien Chironomiden. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 47.
- В у J. J. 1918. Beschreibung neuer auf Lazarettsschiffen des östlichen Kriegsschauplatzes und bei Ignalino in Litauen von Dr. W. Horn gesammelten Chironomiden mit Übersichtstabellen einiger Gruppen von paläarktischen Arten. Ent. Mitt., Bd. 7.
- В у J. J. 1921. Neue Chironomiden aus Mitteleuropa. Arch. Hydrob., Suppl., II.
- В у G. 1933. *Tendipedidae* Nederlandicae. Tijdschr. Entom., v. 76, p. 1.
- В у F. 1926—1927. Chironomiden aus dem Balatonsee. Archivum Balaticum, v. 1, p. 1—2.

- L e n z F. 1941. Die Metamorphose der Chironomidengattung *Cryptochironom* Zool. Anz., Bd. 133.
- M e i g e n H. 1830. Systematische Beschreibung der bekannten Europäischen zweiflügeligen Insecten, Bd. VI. Aachen.
- M u n d i e H. 1957. The ecology of *Chironomidae* in storage reservoirs. Trans. R Ent. Soc. London, v. 109, p. 5.
- P a g a s t F. 1931. Chironomiden aus der Bodenfauna des Usmasees in Kurland. I zool. hydrob., Bd. III.
- S t o r a R. 1937. Mitteilungen über die Nematoceren Finnlands. Acta Soc. Faun. et Flora Fenn., v. 60.
- T o w n e s N. K. 1945. The nearctic species of *Tendipedini* (Diptera, *Tendipedidae* (= *Chironomidae*)). Amer. Midl. Nat., v. 34, № 1.
-

**ЛИЧИНКА *ODONTOMESA FULVA* KIEFF.  
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE — ORTHOCLADIINAE)**

Взрослая стадия *O. fulva* была описана Киффером (Kieffer, 1919) по самке под родовым названием *Monodiamesa*. Этот же автор описал самца в статье Завржеля (Zavřel, 1926), в которой содержалось описание преимагинальных стадий этого вида, под названием *Monodiamesa flabellata*. Позднее Пагаст (Pagast, 1947) установил тождественность видов *fulva* и *flabellata*. Он же выделил оставшийся единственным вид *fulva* в монотипический род *Odontomesa*.

Данное Завржелем описание личинки неполное, а его рисунки слишком схематичны. В сводном определителе личинок хирономид А. А. Черновского (1949) рисунки вообще не приведены. Это весьма затрудняет определение личинок. Неудивительно поэтому, что она дважды описывалась как новый вид: *Cryptochironomus polysetica* sp. n. (Botnariuc, Cure, 1956) и *Orthoclatiinae* gen. n. *I. dospatica* sp. n. (Димитров, 1963).

Нами в 1964—1965 гг. в ручье Суножке, протекающем близ Института биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл.), в большом количестве были собраны личинки этого вида, из которых удалось вывести куколок и имаго. Всего было собрано около 300 личинок, из которых было получено 30 куколок и выведено 3 взрослых самца и 2 самки. Произведенные наблюдения и послужили материалом для настоящей статьи.

**ЛИЧИНКА IV ВОЗРАСТА**

Желтовато-серая, с мраморным рисунком. Сквозь покровы просвечивают хорошо развитые трахейные стволы. Передние и задние подталкиватели бесцветные с угольно-черными крючками. Длина до 7 мм.

Голова (рис. 1, А, и 2, А) желтая или светло-коричневая, несколько уплощенная в дорсовентральном направлении. К основанию головная капсула сильно расширяется, к переднему концу сужается, как у личинок *Cryptochironomus*. Наибольшая ширина головной капсулы 0.32—0.34 мм. Глазки одной стороны головы расположены один над другим, как у личинок подсем. *Chironominae*, при этом более крупный глазок лежит дорсальнее и чуть сзади более мелкого (рис. 1, А, и 2, А). Затылочный склерит темно-коричневый, почти черный. Фронтальный склерит широкий (рис. 1, А), его задний край почти доходит до затылочного. У переднего края фронтального склерита темно-коричневая поперечная полоса. На его передней половине три пары щетинок. Из них передняя, расположенная близ прямого эпистомального шва, представляет задние клипеальные щетинки, вторая и третья пара — истинные фронтальные щетинки. Близ затылочного склерита, по сторонам от фронтального, хорошо видны два кольцевых органа неравного диаметра. Клипеус пред-

ставлен непарным треугольным темным склеритом и двумя прямоугольными, расположенными по краям передней части фронтального склера. Клипеальные щетинки показаны на рис. 3.

Верхняя губа бесцветная, мягкая, способная выпячиваться наружу или втягиваться под клипеус. Близ заднего края верхней губы располагается «трехчленистый» штифт (рис. 3, А, а, Б, а), аналогичный такому личинке *Cryptochironomus*, а у его основания простая щетинка (рис. 3, А, б, Б, б), аналогичная «сопровождающему» штифту дру-

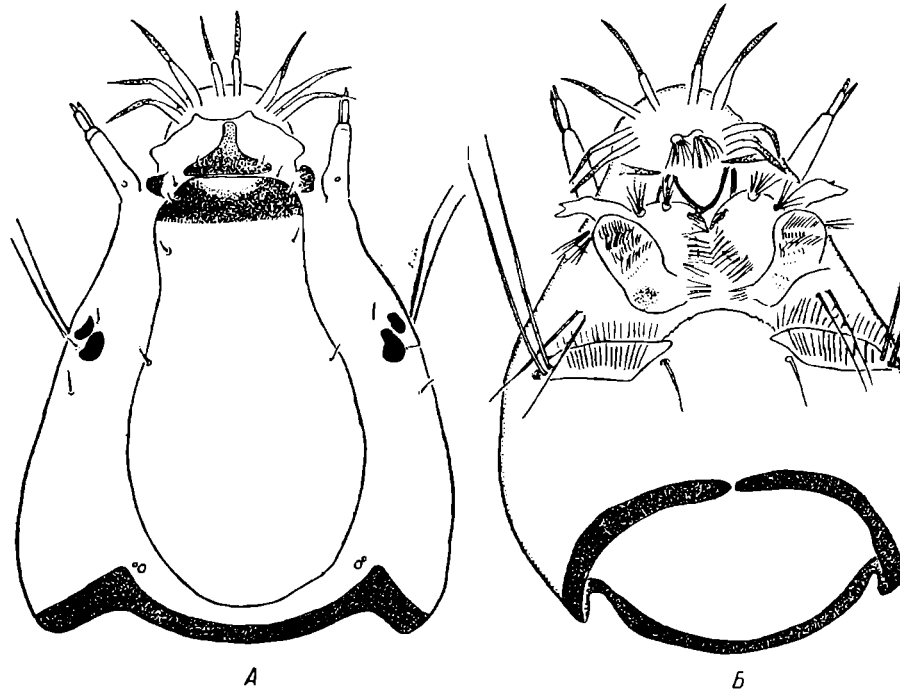


Рис. 1. Голова личинки.  
А — вид сверху; Б — вид снизу.

хирономид. По сторонам верхней губы, также у ее заднего края, имеются две лопасти (рис. 3, А, в), форма которых меняется в зависимости от положения верхней губы. Впереди от трехчленистых штифтов поперек нижней губы проходит складка. Перед ней располагаются две пары щетинок, из которых одна не короче трехчленистого штифта, а другая едва раздвигается (рис. 3, А, г, д). Они соответствуют задним и срединным щетинкам хирономид (Шилова, 1963). Передние щетинки верхней губы двузачленные (рис. 3, Б, в, 4, а), — вершинный, пальчатый по вогнутому краю членик светло-коричневый, а основной — бесцветный. Близ заднего края верхней губы имеются два пучковидных хетоида (рис. 3, Б, в и 4, б). По бокам верхней губы от поперечной складки и почти до ее переднего края располагаются пять хетоидов, длина которых почти равна длине усика, вершинная, пальчатая по вогнутому краю, треть их коричневая, а остальная часть бесцветная. Все пять хетоидов приблизительно посередине своей длины перекручены (рис. 3, Б, г, и 4, в).



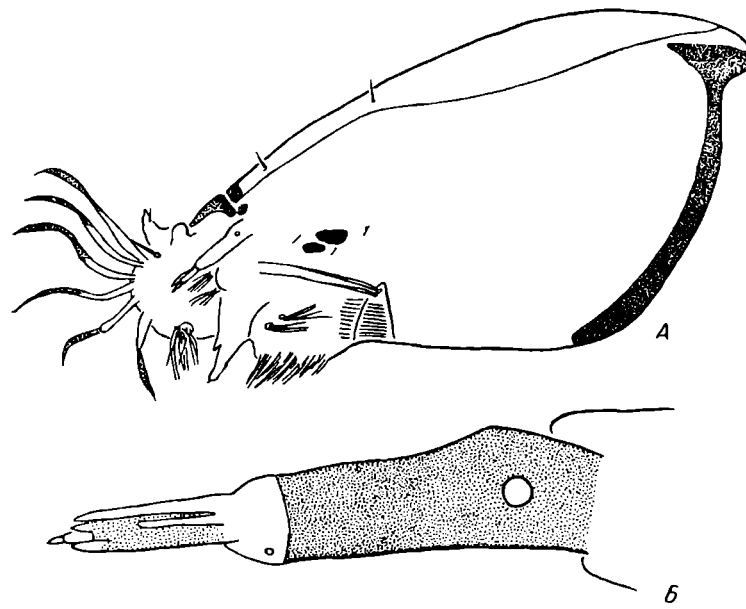


Рис. 2. Голова личинки сбоку (А) и антенна (В).

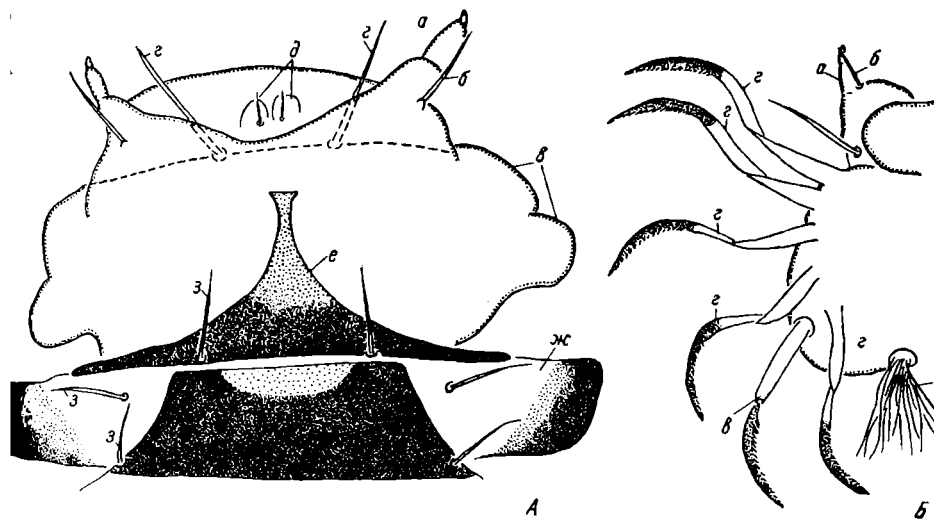


Рис. 3. Клипеус и верхняя губа.

— клипеус и верхняя губа сверху (а — трехчленистая щетинка; б — сопровождающая щетинка; в — боковые лопасти; г — задние щетинки; д — срединные щетинки; е, ж — склериты клипеуса); Б — верхняя губа сбоку (а — трехчленистые щетинки; б — сопровождающая щетинка; в — передняя щетинка; г — перекрученные хетоиды; д — пучковидный хетоид).

Антенны (рис. 2, Б) светло-коричневые, четырехчлениковые. 1-й членик с крупным кольцевым органом близ основания и очень малым близ вершины. Вершинная сенсилла базального членика («щетинкообразная») двойная, ее наружная ветвь значительно короче внутренней. Основной членик почти в 2 раза длиннее всех остальных взятых вместе (по Завржелю — в 2.5 раза).

Эпифарингеальный гребень не развит. Хетоиды, сидящие близ заднего края Эпифаринкса (рис. 5, а) (4—5 с каждой стороны), по вогнутому краю бахромчатые, что хорошо видно лишь при увеличении с иммер-

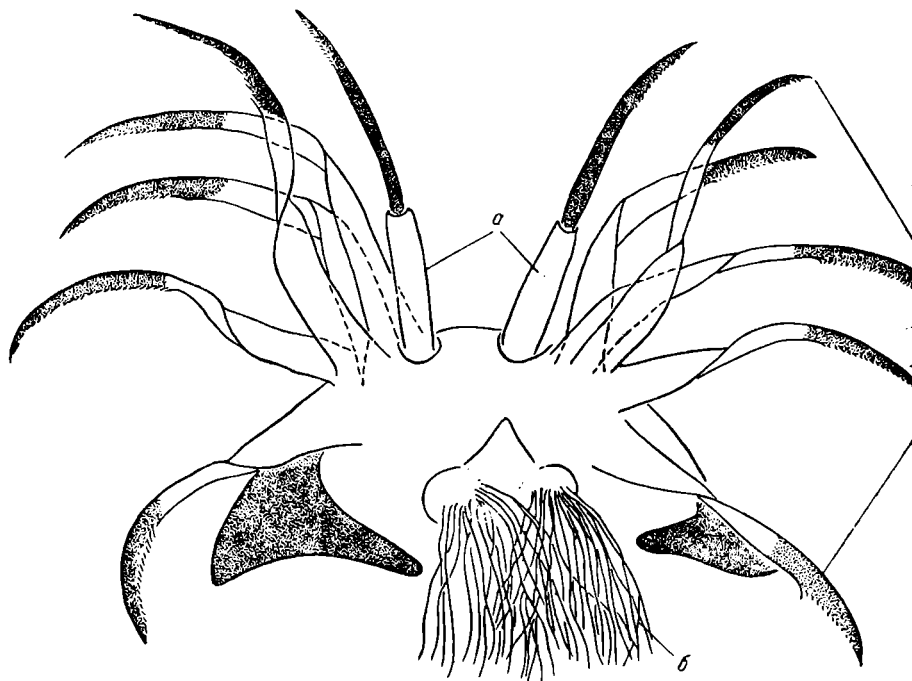


Рис. 4. Верхняя губа, вид снизу.

а — передние щетинки; б — пучковидные хетоиды; в — перекрученные хетоиды.

Кнаружи от бахромчатых расположено по два очень мелких, вад у основания хетоида (рис. 5, б). Кроме того, на поверхности эпифаринкса с каждой стороны имеется по две группы тонких, нежных, волоско- ных хетоидов (рис. 5, г).

Премандибулы (рис. 5, г) черные, с двумя длинными зубцами на- шине. Мембрана, соединяющая премандибулу с верхней губой, эпифаринксом и гипофаринксом, на пространстве между зубцами премандибулы густо покрыта короткими волосками.

Верхняя челюсть (рис. 6) дисковидная. Ее зубчатая часть сильно дуцирована. Три базальных зубца этой части едва намечены. Зубцы свет- локоричневые. Две щетинки, расположенные по наружному краю мандибулы расщеплены на множество ветвей и имеют вид густых пучков. Хетоиды, расположенной над зубцами, массивные. У основания щетинки имеется утолщение хитина, создающее ложное впечатление наличия 1 Щетинка, расположенная на внутренней поверхности челюсти, рас- шеплена на 30—40 ветвей, расширенных в базальной половине и нитевид-

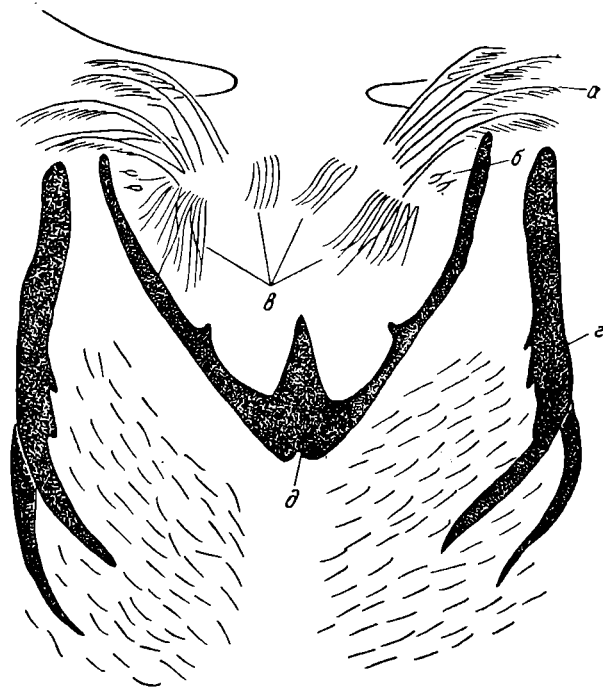


Рис. 5. Эпифаринкс и премандибулы.  
α, β, γ — хетоиды; ε — премандибула; δ — эпифарингеальный склерит.

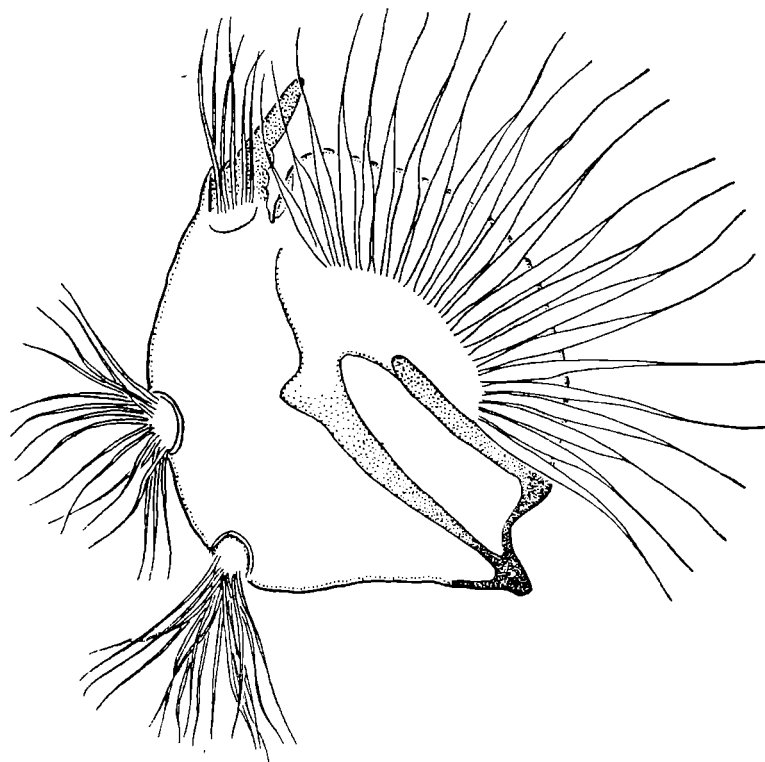


Рис. 6. Верхняя челюсть.

в вершинной. Эта щетинка имеет вид веера и, по-видимому, служит физиономическим приспособлением.

Нижняя челюсть (рис. 7, А) крупная, подвижная, состоит из двух частей: наружной, или передней, и внутренней, или задней. На вершине наружной лопасти сидит одночленистый максиллярный щупик, несущий на вершине один двучленистый и два-три одночленистых штифта. Основание щупика образует лопасть, выдающуюся на верхнюю сторону максиллы (рис. 7, Б, а), поверхность которой образована очень тонкими

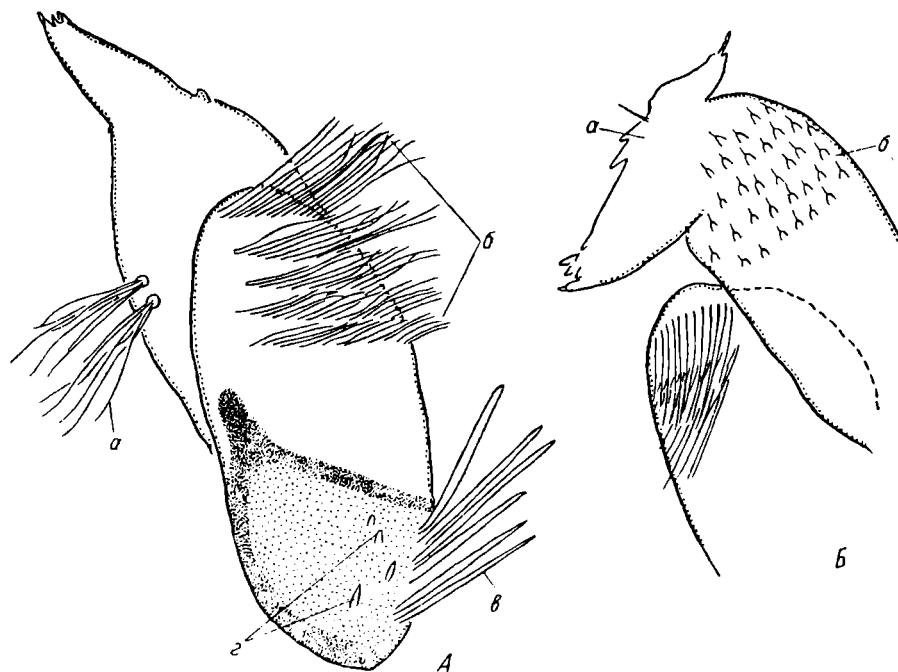


Рис. 7. Нижняя челюсть.

А — вид снизу (а — щетинки наружной поверхности наружной лопасти; б — ряды щетинок внутренней лопасти; в — хелоиды; г — штифты); Б — наружная лопасть, вид сверху (а — лопасть у основания щупика; б — хелоиды).

мембраной; на ней у живых экземпляров при сильном увеличении заметны штифтообразные бугорки и выпячивания. Внутренняя поверхность наружной лопасти покрыта многочисленными вздутыми у основания тоидами (рис. 7, Б, б), на ее наружной поверхности прикреплены пучковидные щетинки (рис. 7, А, а). Внутренняя, или задняя лопасть хитинизированная в базальной половине и мягкая, легко растяжимая в вершинной части. Последняя несет пять густых рядов тонких волокончатых щетинок (рис. 7, А, б), иногда имеется также менее развитый 6-й ряд. Длина щетинок увеличивается от основания лопасти к ее вершине. Внутренний, обращенный к ротовому отверстию край нижней лопасти несет несколько длинных хелоидов (рис. 7, А, в), а его наружная поверхность — несколько коротких штифтов (рис. 7, А, г).

Нижняя губа (рис. 8) с семью<sup>1</sup> очень короткими светло-коричневыми боковыми зубцами. Пластинки нижней губы крупные, внешним углом

<sup>1</sup> По Завржелю и Черновскому — с пятью зубцами.

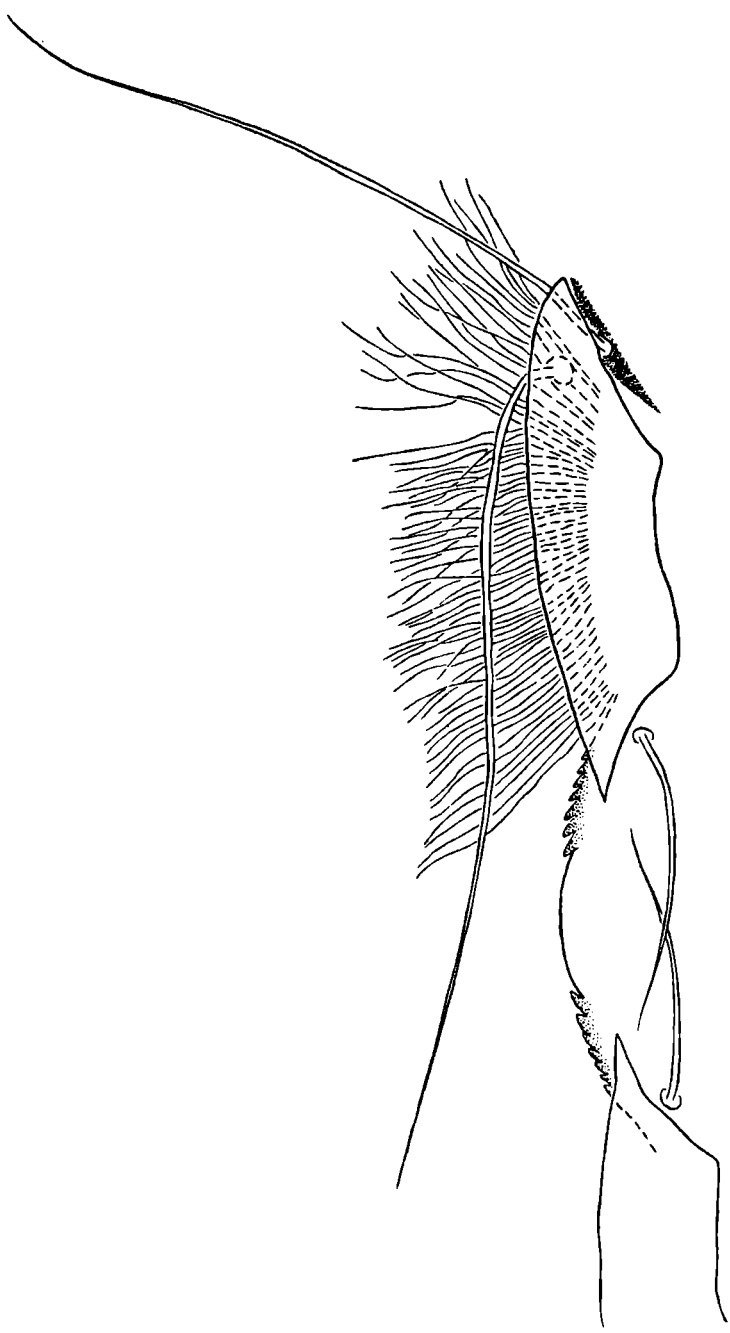


Рис. 8. Нижняя губа и паралабialsкая пластинка.

прикрывают основания пары крупных нижнещечных щетинок, для которых почти равна ширине нижней губы и одной пластинки вмятых. Из-за пластинок нижней губы торчат многочисленные очень кие волоски бородок, создающие впечатление радиальной исчерченности пластинок.

Гипофарингеальный склерит темно-коричневый, почти черный.

На передних подталкивателях крючки удлиняются от основания к вершине. Большинство крючков бахромчатые по вогнутому краю.

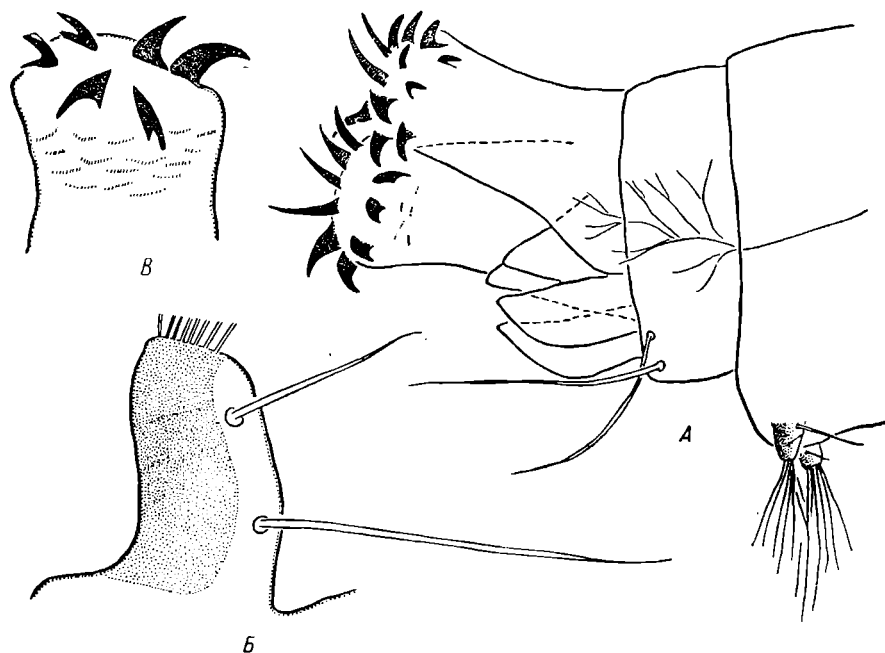


Рис. 9. Задний конец тела и детали его строения.

А — задний конец тела; Б — подставка кисточки; В — вершина заднего подталкивателя

вытянутых вперед передних подталкивателей крючки достигают вершины губы, самые длинные из этих крючков чуть длиннее хетоидов вершины губы. Крючки задних подталкивателей с ровными краями. Подставка кисточек в 2—2.5 раза больше в длину, чем в ширину (рис. 9, Б), их задняя поверхность коричневая. Нижняя, передняя щетинка подставки значительно длиннее боковой, верхней. В каждой кисточке по восемь щетинок.

Анальных папилл две пары, верхние папиллы чуть крупнее нижних (рис. 9, А).

#### БИОЛОГИЯ

Личинки живут на песчаных, слабо заиленных грунтах на участках со слабым течением. По данным Завржеля, они строят трубки-домики в виде кратеровидных отверстий, которые видны на поверхности грунта.

Нам не удалось наблюдать построек *Odontomesa* в природных условиях. В лаборатории из 100 личинок лишь 2—3 особи построили из песка крепко сконструированные, с очень слабо укрепленными стенками жилища, которые ничем не напоминали обычных трубок-домиков других

хиномид. Остальные личинки жили в аквариумах свободно. Они либо рылись в песке, ползая по дну чашки Петри, либо неподвижно лежали на дне сосуда. Последнее обычно наблюдалось при обилии в воде пищи (хлореллы *Chlorella*), при отсутствии же ее или незначительной концентрации. Напротив, можно было наблюдать, как личинки рылись в песке, быстро ползая по дну.

Следует отметить весьма своеобразное поведение личинок, не известное у других хиномид, а именно всплывание личинок к поверхности воды и прикрепление их к поверхностной пленке. При этом весь ротовой аппарат личинки (а именно хеты и хетоиды верхней губы, нижняя челюсть, наружные лучковидные щетинки верхней челюсти) находится в расправленном состоянии, вершина же верхней челюсти направлена вверх, к ротовому отверстию. Движения ротовых органов не наблюдались. Голова располагается либо под небольшим углом к поверхности, либо параллельно ей, тело же личинки висит под заметным углом, очень редко перпендикулярно к поверхности воды. В таком состоянии личинка может находиться от нескольких секунд до 30 минут. Такое поведение мы наблюдали обычно у  $1/3$  только что принесенных из водоема и помещенных в аквариум личинок. Остальные личинки либо спокойно лежали на боку или спине на дне сосуда, либо плавали. Затем все личинки опускались на дно и очень редко поднимались к поверхности воды. Следует отметить, что *Prodiamesa olivacea* и *Tanytarsus* sp., собранные на том же участке, вместе с *O. fulva*, и помещенные в тот же аквариум, никогда не дали себя описанным образом. К сожалению, нам не удалось выяснить значение подобного подвешивания личинок к поверхности воды.

#### СПОСОБ ПИТАНИЯ

По мнению Завржеля, вилкообразные премандибулы с длинными остриями зубцами образуют отличный инструмент для перерывания ила, а густые щетинки эпифаринкса, премандибул, мандибул и в особенности внутренней лопасти нижней челюсти представляют собой аппарат для смеления и одновременной фильтрации пищи.

Мы наблюдали под бинокулярным микроскопом питание 20 особей, если за каждой из них не менее 2—3 часов непрерывно, до полного наполнения кишечника. Личинки находились в кристаллизаторах или чашках Петри. В качестве корма использовались водоросли (*Chlorella*). Наблюдения велись как над сытыми, так и предварительно (1—2 суток) голодавшими личинками, корм находился во взвешенном или в осевшем состоянии.

Как правило, личинки, помещенные в аквариум, лежат неподвижно на дне сосуда, на спине или на боку, с чуть загнутой на брюшную сторону ротовой. Ротовой аппарат расправлен, но неподвижен. Наполнение кишечника водорослями начинается сразу же после помещения личинки в аквариум с кормом. Обычно через 2 часа  $2/3$  кишечника заполняется водорослями, а через 3—4 часа наблюдается его полное наполнение. Большую часть времени в период наполнения кишечника пищей личинка лежит неподвижно, ротовой аппарат ее тоже неподвижен. Лишь время от времени личинки переворачиваются и при этом совершают энергичное движение головой и ротовым аппаратом. Движения ротового аппарата так быстры, что невозможно установить взаимодействие его отдельных частей. У неподвижно лежащей личинки легко можно наблюдать, что в кишечнике (особенно в переднем отделе: грудные сегменты и I—II брюшные) постоянно происходит движение его содержимого по направлению

к ротовому отверстию и назад в сторону заднего конца тела. Зеленые комочки пищи постоянно двигаются вперед и назад, а кишечник постепенно наполняется пищей. Активное собирание пищи со дна и захватывание комочков водорослей ни разу не наблюдалось. Даже комки водорослей, приставшие к ротовым частям, не заглатывались личинкой. Один за весь период наблюдений вследствие сильной перистальтики довольно крупный комочек водорослей был выброшен из кишечника наружу через ротовое отверстие. Он некоторое время находился перед ротовым отверстием, прилипнув к щетинкам верхней губы, нижней и верхней челюсти. При этом личинка и не пыталась вновь захватить его, а напротив, через 40—60 сек. сделала попытку сбросить его и освободить свои ротовые органы. Случайно прилипшие к ротовым частям, а также к передним и задним подталкивателям комочки водорослей ни разу не использовались личинкой в качестве корма. Напротив, личинка старалась освободиться от комочков, совершая энергичное движение телом, как бы сбрасывая их с себя.

Личинка не может захватывать комочки водорослей, а питается своеобразным пассивным, фильтрационным способом, при котором водоросли заглатываются вместе с водой и попадают в кишечник. Сильным перистальтическим движением вода выталкивается наружу, тогда как пища задерживается в ротовой полости. По-видимому, задержание пищи способствуют своеобразно устроенные веерообразные щетинки верхней челюсти. Следует отметить, что только у этого вида верхняя челюсть всегда расположена так, что их веерообразные щетинки закрывают ротовое отверстие. Вершины челюстей направлены к нижней губе, мало подвижны, а форма и строение их таковы, что они не могут хватать пищу или отрывать ее. Зубчатая часть верхней челюсти крайне редукционирована. Вследствие же сильной гипертрофии базальной части она становится своеобразной заслонкой — фильтром, задерживающим обратный выход пищи. Необычно устроена также нижняя челюсть, которая подвижна и этим отличается от неподвижно прикрепленных нижних челюстей других хирономид. Ее многочисленные щетинки и хетоиды также служат для задерживания мельчайших частиц пищи. Мягкая, нехитинизированная верхняя губа не приспособлена для собирания или соскабливания водорослей: ее хеты и хетоиды слишком длинны и нежны. Она служит либо для подвешивания личинки к поверхностной пленке воды, либо для задерживания пищи при обратном токе воды из кишечника. В последнем случае губа подогнута вниз, а хетоиды, плотно прилегая друг к другу и к верхней губе, направлены к ротовому отверстию и прикрывают глоточный фаринкс и эпифарингеальный склерит. Их вершины почти достигают вершин верхних челюстей. Для ротового аппарата личинок *O. fulva* характерна чрезвычайная гипертрофия хет и хетоидов, слабая хитинизация верхней челюсти и нижней губы при крайней редукции зубцов этих ротовых частей. Личинка пассивно захватывает взвесь водорослей вместе с водой, выпускает воду обратно, а пищу задерживает с помощью своего фильтрационного аппарата.

При обилии пищи личинка питается непрерывно и переваривает водоросли через 3 часа в виде небольших колбасок удаляются через анальное отверстие. Если же концентрация пищи в аквариуме мала или кончается, то предварительно наполненный водорослями кишечник не освобождается, водоросли перевариваются полностью и в виде желтоватой массы задерживаются в кишечнике до поступления свежей пищи.

Как уже указывалось, в природе личинки обитают на участках со слабым течением. Для изучения поведения и способа питания мы проводили наблюдения над ними в проточном аквариуме. Несколько предваритель-



Взятых личинок были помещены в такой аквариум при скорости течения 5—0,8 см/сек. Одна из них постоянно активно или пассивно, плывя течением, плавала в толще воды. Мы не давали ей осесть на дно, чтобы выяснить возможность потребления пищи из толщи воды при плавании, остальные личинки опустили на дно, выбрав для этого участки медленного течения. Они спокойно лежали на спине или на боку, в то время как их тело под действием тока воды колебалось из стороны в сторону. Через 40 мин. кишечник лежащих на дне личинок был почти полностью наполнен водорослями. В кишечнике же постоянно плававших личинок пища находилась только на участке I брюшного сегмента. В раз за время опыта наблюдалось подвешивание личинки к верхней пленке, в этом состоянии она проплыла, влекомая течением, вверх, а затем опустилась на дно.

#### СОСТАВ ПИЩИ

Было просмотрено содержимое кишечника 10 особей, взятых в разное время, в различных участках р. Сухожарки.

Пища личинок состоит главным образом из придонных бентовых водорослей, небольшую часть составляют мельчайшие песчинки, единично встречаются евгленовые, зеленые и синезеленые водоросли. Из диатомовых встречены представители родов *Navicula*, *Pinnularia*, *Nitzschia*, *Surirella*, *Gyrodinium*, *Gomphonema*, *Cymbella*, *Meda*, *Cymatopleura*, *Meridion*, *Stephanodiscus*, из евгленовых — виды *Phacus*, из зеленых — *Closterium*, из синезеленых — *Gloeocapsa*.

#### СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ

Изучение сезонной динамики популяции производилось с мая 1964 г. по июнь 1965 г. Пробы брались на одной станции: в июле, свободный ото льда, один раз в неделю, а зимой обычно один раз в месяц. В 1964 г. в качестве орудия лова применялся дночерпатель системы Экмана — длиной с площадью захвата  $1/40 \text{ м}^2$ , в 1965 г. использовался скребок. Пробы промывались через сито с шелковым газом № 21. Для выяснения числа генераций и сроков вылета прежде всего учитывалось изменение численности личинок и проводился анализ возрастного состава популяции.

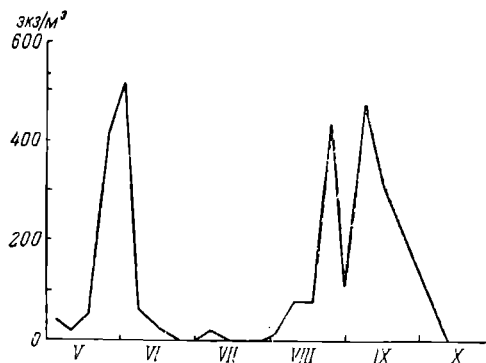


Рис. 10. Сезонные изменения численности популяции летом 1964 г.

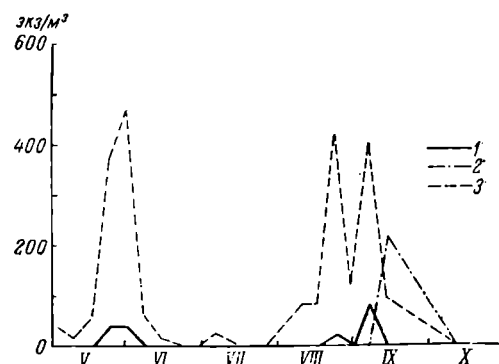


Рис. 11. Сезонные изменения возрастного состава популяции летом 1964 г.

1 — куколки; 2 — личинки III возраста; 3 — личинки IV возраста.

Как видно из рис. 10, наибольшая численность личинок наблюдается в мае, начале июня и в августе—начале сентября. За двумя подъемами численности популяции следуют два спада: в конце июня—июле и в сентябре. Кривая численности ясно двугорбная, что свидетельствует о наличии двух вылетов имаго, т. е. о наличии двух генераций в популяции. Эти данные подтверждаются также анализом возрастного состава популяции (рис. 11). Весной 1965 г. она состоит из личинок IV возраста. В мае—начале июля появляются куколки, второе появление куколок наблюдается в конце августа—начале сентября.

Как показал анализ сборов 1965 г., зимой и ранней весной этого года популяция состояла из личинок III и IV возраста. Тот же возрастной состав наблюдался в мае 1965 г., при этом наличие большого количества личинок III возраста обусловило сильно растянутый, продолжавшийся до конца июня вылет имаго.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Димитров М. 1963. Принос към изучаването на хирономидната фауна (на България. Изв. на опитната ст. по сладководно рибарство, т. 2, Плс София.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров сем. *Tendipedidae*. Определители по фауне СССР, изд. Зоол. инст., № 31.
- Шилова А. И. 1963. Метаморфоз *Lipiniella arenicola* Shilova (*Diptera, Tendipedidae*). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 5 (8).
- Botnariuc N. și Victoria Cure. 1956. Noi larve de *Tendipedidae* găsite în Republicii Populare Române. Anal. Instit. de Cercetări Piscicole, v. 1.
- Brundin L. 1956. Zur Systematik der *Orthoclaadiinae* (*Dipt. Chironomidae*). Freshwat. Research, Report № 37, Lund.
- Goetghebuer M. 1932. Faune de France, v. 23, Diptères, *Chironomidae*, IV.
- Kieffer J. J. 1919. Chironomides d'Europe conservés au Musée National Hongrie de Budapest. Ann. Mus. Nat. Hung., v. 17.
- Pagast F. 1947. Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* grupierten Chironomiden. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 41.
- Zavřel J. 1926. Metamorfosa několika nových Chironomidů. Metamorphose eines neuen Chironomiden (mit Imagendiagnosen von J. J. Kieffer). Práce Moravské Přírodovědecké společnosti, t. III, f. 8, sig. F, 28, Brno.

<sup>2</sup> Первый вылет взрослых начинается при температуре воды 12°.

## ПОДЪЕМ ЛИЧИНОК *CHIRONOMIDAE* К ПОВЕРХНОСТИ ВОДЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ОСВЕЩЕННОСТИ

За последние десятилетия в пресных водоемах собран обширный материал о миграциях беспозвоночных. Однако объектами исследований почти исключительно служат ракообразные. Это объясняется прежде всего тем, что среди гидробионтов раки наиболее подвижны и постоянно держатся в толще воды. Несравненно меньше сведений имеется о миграциях молодых беспозвоночных, и в частности личинок хирономид. После появления у них планктонной стадии появились работы, свидетельствующие о том, что молодые личинки способны в определенное время мигрировать в толщу воды. Так, А. А. Линевиц (1959) наблюдала в южном Байкале дневной подъем к поверхности воды личинок младших возрастов *Orthocladus setosus*. На суточные миграции молоди различных хирономид указывает В. В. Громов (1962). Вюлькер (Wülker, 1961) отмечает, что личинки *Sergentia coracina* по мере роста мигрируют с меньших глубин на большие. Наблюдениями за поведением различных фитофильных хирономид нам удалось установить, что эти личинки ведут бродячий образ жизни (Луферов, 1966). Это последнее обстоятельство привело нас к мысли о возможности суточных миграций не только у хирономид младшего возраста, проходящих планктонную стадию, но и у более взрослых личинок. В связи с этим летом 1962 г. мы провели ряд круглосуточных наблюдений в прибрежье Рыбинского водохранилища у Борка.

Метод работы заключался в следующем. В точно установленном месте, далеке от зарослей гречихи, была установлена постоянная станция. Каждые два часа в течение одних или двух суток с поверхности воды отфильтровывалось через планктонную сеть (газ № 62) по 200 л воды. Одновременно на глубине 30 см люксметром с селеновым фотоэлементом измерялась подводная освещенность. При обработке собранного материала определялась численность хирономид в 1 м<sup>3</sup>. Всего было проведено две односуточные станции и три двухсуточных. Во время наблюдений наиболее массовыми личинками, обнаруженными в пробах, были *Tanytarsus* ex gr. *mancus*, *Cricotopus* ex gr. *silvestris* и *Corynoneura* sp.

Личинки *Tanytarsus* ex gr. *mancus* обнаружены были на двух станциях: односуточной (рис. 1) и двухсуточной. В обоих случаях встречены были личинки только первого возраста. Из рисунков видно, что количество личинок в течение суток резко меняется. При этом кривая численности личинок идет почти параллельно кривой подводной освещенности. Так, максимум подъема личинок к поверхности (рис. 1) — в 10 час. и 11 час. — соответствуют двум максимумам освещенности. В период с 11 1/4 час. шел дождь и небо было закрыто тучами. В ночные часы количество личинок у поверхности резко падает. Небольшой пик в 4 часа возникает еще при слабой освещенности и, возможно, является результатом ка-

кой-то методической погрешности. Во время двухсуточной станции личинок к поверхности в первые сутки почти совпадал по времени с максимумом освещенности, а на вторые был отмечен на четыре часа раньше, но все же при интенсивном свете.

Личинки *Cricotopus* ex gr. *silvestris* обнаружены были на двухсуточных (рис. 2—3) и двух двухсуточных станциях (рис. 4). На

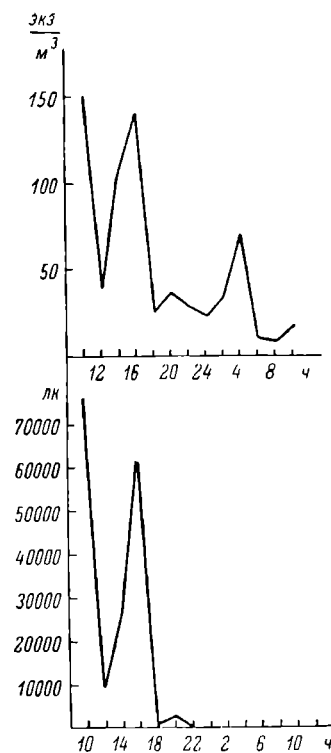


Рис. 1. Односуточные наблюдения за скоплением личинок *Tanytarsus* ex gr. *tancus* первого возраста у поверхности воды в зависимости от степени освещенности.

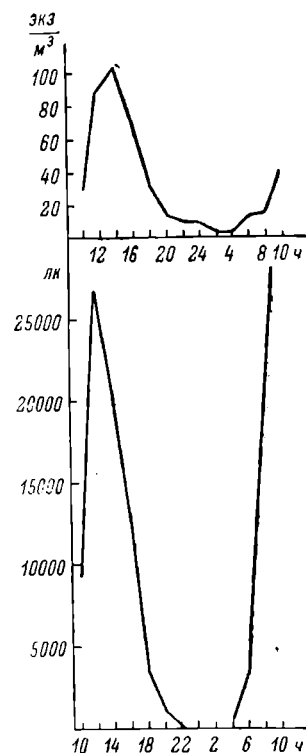


Рис. 2. Односуточные наблюдения за скоплением личинок *Cricotopus* ex gr. *silvestris* первого возраста у поверхности воды в зависимости от степени освещенности (в мае).

односуточных станциях обнаружены были только личинки первого роста. Подъем личинок к поверхности отмечался в период максимальной освещенности. На двухсуточной станции в июне встречены были личинки *C. ex gr. silvestris* первых трех возрастов. В течение первых суток подъем личинок к поверхности строго соответствовал максимальной освещенности. Интересно отметить, что между 13 и 15 час. небо было затянуто тучами, вследствие чего освещенность в этот период значительно снилась. Одновременно с этим к 14 час. заметно уменьшилось у поверхности воды количество личинок первого и третьего возрастов. В дальнейшем с повышением освещенности, к 16 час. подъем личинок был опять обнаружен. В период с 18 до 10 час. личинок у поверхности было очень мало. На вторые сутки личинки трех возрастов скапливались у поверхности

появилось от 14 до 16 час., т. е. несколько позже появления максимума освещенности. Во время двухсуточной станции в июле (рис. 4) встречены личинки второго возраста *C. ex gr. silvestris*. Подъем их к поверхности строго соответствовал периодам максимальной освещенности. Личинки *Corynoneura* sp. всех четырех возрастов в массе обнаружены на двухсуточной станции в июне. Личинки всех четырех возрастов

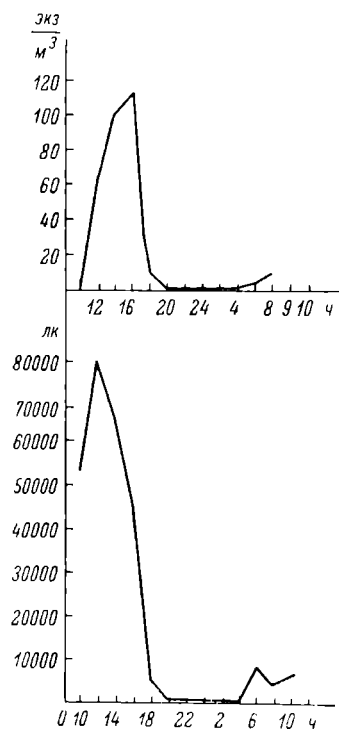


Рис. 3. Односуточные наблюдения за скоплением личинок *Cricotopus ex gr. silvestris* первого возраста у поверхности воды в зависимости от степени освещенности (в июне).

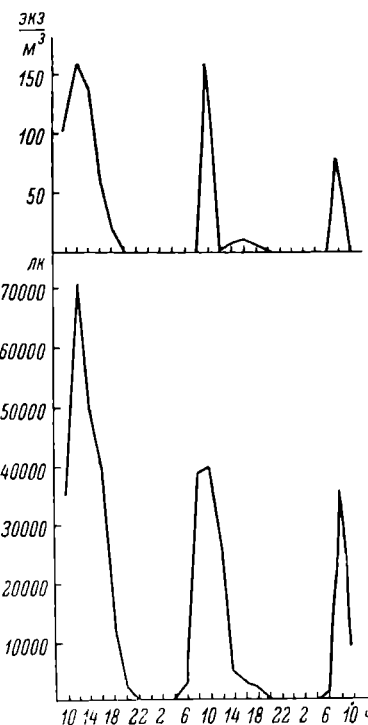


Рис. 4. Двухсуточные наблюдения за скоплением личинок *Cricotopus ex gr. silvestris* второго возраста у поверхности воды в зависимости от степени освещенности.

нимались к поверхности также в период наибольшей освещенности. И во всех предыдущих случаях, на вторые сутки подъем личинок поверхности отмечался несколько позже максимума освещенности. Помимо указанное отставание, отмеченное у всех встреченных видов, исходило только на одной станции, можно предполагать, что причиной этого был какой-то определенный фактор, к сожалению, оставшийся выясненным.

Изложенный материал дает нам право сделать вывод о том, что указанные личинки хирономид в период наибольшей освещенности дня поднимаются к поверхности воды. В ночные часы основная масса личинок, особенно старших возрастов, очевидно, оседает на дно и прибрежную растительность. Личинки первого возраста, проходящие планктонную стадию, возможно, ночью не оседают, а равномерно распространяются в толще

воды, проникая с поверхности в придонные слои. Существенным является и тот факт, что на свет к поверхности воды поднимаются не только молодые личинки первого и второго возрастов, но и более старшие третьего и даже четвертого. Объяснить подъем личинок в определенные часы врожденным ритмом активности нельзя, так как в пасмурные дни при переменном падении освещенности личинки перестают концентрироваться у поверхности воды.

Изложенные нами результаты противоречат выводу В. В. Громова (1962), «что в естественных условиях молодые личинки ряда тендипедид совершают суточные миграции, поднимаясь в толщу воды ночью и скываясь на грунт днем». Неточность вывода, очевидно, произошла вследствие того, что материал собирался не на суточных станциях, а с разными пробами в разное время в течение нескольких дней, в разных местах и на разной глубине.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Г р о м о в В. В. 1962. Личинки *Tendipedidae* в толще воды Сыльвенского Камского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- Л и н е в и ч А. А. 1959. О водных стадиях некоторых тендипедид р. Ангары, скала и ручьев, впадающих в Байкал. Сб. тр. Иркутск. гос. мед. инст. 40-летию со дня его основания.
- Л у ф е р о в В. П. 1966. Сезонные изменения интенсивности заселения эпифитопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища. Насекомые. Сборник.
- W ü l k e r W. 1961. Lebenszyklus und Vertikalverteilung der Chironomide *Stictocoracina* im Titisee. Verhandl. Internat. Verein. theoret. und angew. L. Bd. 14, P. 2.
-

# РОЛЬ СВЕТА В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИЧИНОК *CHIRONOMIDAE* В ОЗЕРАХ КАРЕЛИИ

Давно известно (Reichel, 1887; Frenzel, 1897; Richardson, 1907; Weberg-Lund, 1912; Pauly, 1918), что многие придонные и типично донные эвбионты производят суточные вертикальные миграции в толщу воды, а также сезонные перемещения по дну водоема и вообще постоянно меняют места обитания. Сигналом к такого рода перемещениям, по мнению большинства авторов, служит свет.

Ряд наблюдений в этой области проведен над личинками *Simuliidae* (Lagne, 1925; Рубцов, 1940; Радзивиловская, 1950; Якуба, 1959; Сафьян и Нефедов, 1963). Эти авторы установили, что личинки мошек производят миграции, предпочитая днем малые глубины. Особенно подробно вопрос о миграции личинок разработан З. А. Радзивиловской, которая детально доказала, что свет представляет собой основной фактор распределения симулиид по глубинам.

Также и моллюски перемещаются в водоеме на разные глубины в зависимости от интенсивности света. Так, Ньюэлл (Newell, 1962) указывает, что *Peringia ulvae* лишь при определенной освещенности выходит на поверхность пленку воды и с повышением интенсивности света закапывается в грунт. Световая избирательность установлена у моллюска *Oncomania hupensis* (Су Дэ-лон, 1958). Влияние света на миграции некоторых моллюсков описано Ледуайе (Ledoyer, 1962).

Из придонных раков, как хорошо известно, совершают ночные подъемы к поверхности воды мизиды и бокоплавы (Bacesco, 1940; Мордухай-Болтовской, 1957; Чехова, 1961; Waters, 1962; Müller, 1963; Müller, Müller-Reckel, Kureck, 1963). Интересные наблюдения были проведены Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1957) на Дону близ Ростова. Оказалось, что к поверхности воды в ночные часы поднимаются не только мизиды и гаммариды, ведущие придонный образ жизни, но и кумовые и корофииды, являющиеся настоящими донными организмами, зарывающимися в грунт или живущими в домиках, прикрепленных к субстрату.

Решающую роль в суточных миграциях и распределении по глубинам играет свет для придонных и донных личинок поденок, веснянок, ручейков, хирономид (Verrier, 1954; Lewis, 1957; Ключарева, 1962; Леванин, Леванидов, 1962, 1965; Масан, 1962; Ключарева, 1963). В своем труде Пасел (Russell, 1936) указывал, что вертикальное распределение донных беспозвоночных соответствует условиям освещенности. Это подтверждается наблюдениями Лаборе́ла (Laborel, 1960), который с применением акваланга изучал вертикальное распределение населения скал Средиземном море и установил, что морские эвбионты распределяются по глубинам в зависимости от освещенности.

Личинки хирономид, многие из которых — типичные обитатели строящие себе домики, тем не менее ведут бродячий образ жизни (Аров, 1965), некоторые из них постоянно встречаются в планктоне (Asen, 1937), многие способны к миграции расселения (Константинов, производят сезонные миграции (Lundbeck, 1926; Land, 1931; Bates, 1963), и в ночные часы взрослые формы некоторых из них поднимаются в толщу воды (Mundie, 1959; Ключарева, 1963). По сезонам меняют глубину закапывания в ил личинки *Tendipes plumosus* (Kajak, 1963). По наблюдениям в эксперименте (Синица, 1941), пелофильные личинки тендипедид, живущие в вертикальных трубках, сделанных ими в тине, днем при свете уходят на глубину 30—35 см, а ночью поднимаются к поверхности грунта. В ряде случаев мы наблюдали закономерное распределение эхибионтных личинок хирономид (Луферов, 1962) по глубинам, характерное для каждого вида в отдельности. Мы высказали предположение, что ведущую роль в расселении хирономид по глубинам играет свет. В настоящей работе поставлена задача выяснить влияние светового режима, свойственного различным глубинам, на распределение личинок хирономид в водоеме. С этой целью в июле 1963 г. проведены были специальные наблюдения на озерах Ладожском, Онежском и на Выгозере.

#### МЕТОДИКА

Для наблюдений были выбраны литофильные личинки хирономид, которые распределяются на поверхности камней и, уходя от света, зарываются в грунт. Сбор материала производился под водой с использованием акваланга типа АВМ-1. Пробы брались в защищенных местах в районе островов или заливов, чтобы исключить по возможности влияние прибоя. На каждой станции материал собирался на глубинах 0.25, 0.50, 1.00 м и далее через метр. Под водой камни осторожно поднимались в специальный мешок, выстланный внутри мельничным ситом № 62. Завязанный мешок с камнями поднимался на поверхность. Камни и газовая подстилка тщательно промывались в ведре. Ведро отфильтровывалось в планктонной сетке с газом № 62. Содержимое сетки помещалось в банку и фиксировалось формалином. Одновременно измерялась площадь поверхности поднятых камней, что позволяло при обработке проб определить численность личинок на 1 м<sup>2</sup>.

В местах сбора проб измерялась температура, освещенность, электропроводность и реакция среды. Освещенность определялась люксметром ОЛ-3. Датчиком служил загерметизированный селеновый фотоэлемент. Электропроводность определялась в сосуде с платиново-ртутными электродами, соединенными с реохордным мостом Р-38.

Графики на рис. 1—11 составлялись следующим образом. На абсциссах откладывались глубины (в м); на левой ординате — численность личинок тендипедид на 1 м<sup>2</sup> (в % от общей численности личинок данного возраста на станции); на правой — освещенность (в лк).

#### ОНЕЖСКОЕ ОЗЕРО

Прозрачность воды в прибрежной зоне озера составляет 0.40—0.50 м. При условии освещения поверхности в 100 000 лк свет в 5 лк доходит до глубины 11 м. Температура воды на станциях колебалась от 14 до 18 °C.

<sup>1</sup> По Б. М. Петрову (1964), прозрачность воды ( $\Theta$ ) представляет собой коэффициент пропускания света слоем воды в 1 м:  $\Theta = \frac{\varphi}{\varphi_0}$ , где  $\varphi$  — световой поток, вошедший в воду,  $\varphi_0$  — световой поток, прошедший путь в воде в 1 м.

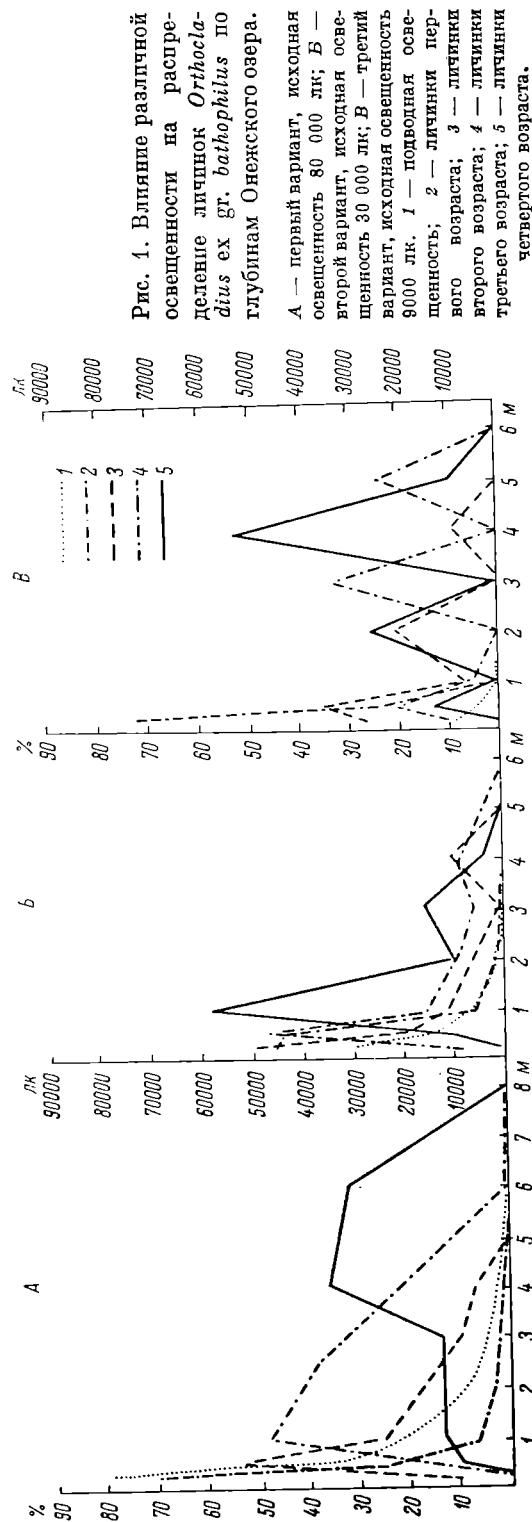


поверхности до  $9-13^{\circ}$  на метровой глубине. Электропроводность изменялась в пределах от  $41.8 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$  до  $59.0 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ . Обычно электропроводность на различных глубинах в пределах десяти метров была довольно постоянной и чаще всего составляла  $1 \cdot 10^6 \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ . Реакция воды на различных глубинах была близкой к нейтральной и колебалась от 7.09 до 7.60.

Из личинок хирономид наиболее массовыми формами были *Orthocladinae* и *Tanytarsus* sp.<sup>2</sup> На рис. 1 представлено распределение личинок *Orthocladus* ex gr. *bathophilus* при различных условиях исходной освещенности на глубине 0.25 м. Во всех трех вариантах наиболее светолюбными оказались молодые личинки первого и второго возрастов, которые в массе концентрировались на глубине 5–0.50 м. Личинки третьего возраста в наибольшем количестве в первом и втором вариантах отмечены при освещенности около 18 000 лк на глубинах 1 и 0.5 м. Взрослые личинки четвертого возраста в первом варианте предпочитали большие глубины, примерно от 6 м, с освещенностью не выше 1000 лк. Во втором варианте они концентрировались на метровой глубине с освещенностью около 5000 лк. В третьем варианте с исходной освещенностью в 9000 лк личинки третьего, четвертого и частично второго возрастов не имели ярко выраженного распределения по глубинам.

Результаты наблюдений над личинками *O. semivirens* пред-

Рис. 1. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Orthocladus* ex gr. *bathophilus* по глубинам Онежского озера.



<sup>2</sup> Личинок *Orthocladinae* и *Tanytarsus* первого возраста невозможно разделить до вида.

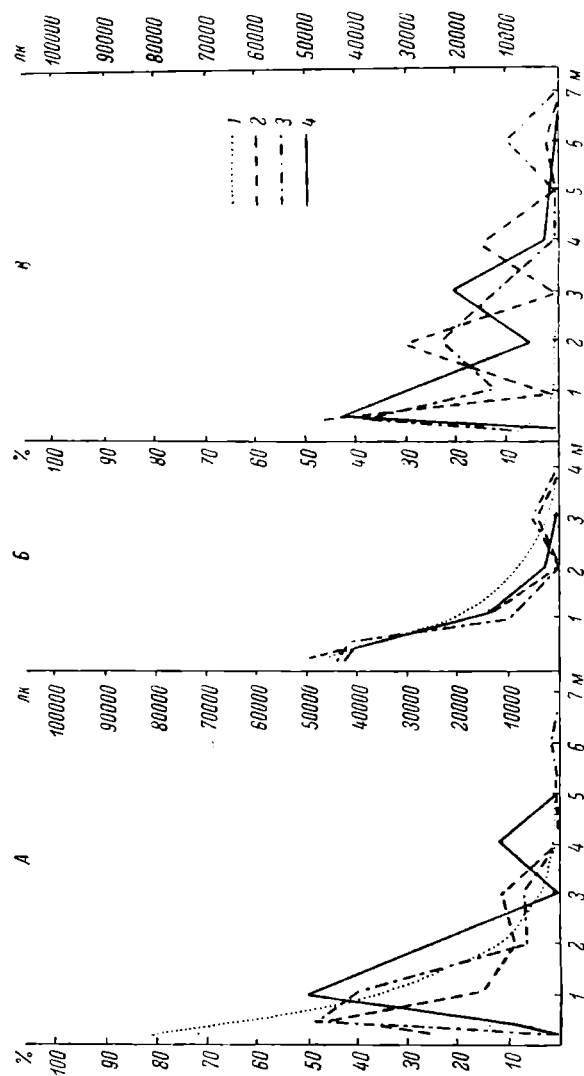


Рис. 2. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Orthocladius semivirens* по глубинам Онежского озера.

А — первый вариант, исходная освещенность 80 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 45 000 лк; В — третий вариант, исходная освещенность 8800 лк. 1 — подводная освещенность; 2 — личинки второго возраста; 3 — личинки третьего возраста; 4 — личинки четвертого возраста

ставлены на рис. 2. По сравнению с предыдущим распределением личинки *O. semivirens* четырех возрастов сложились более световыми. Так, личинки первого и третьего возрастов в первом варианте концентрировались на глубине 0.50 м при освещенности около 60 000 лк, во втором варианте — на глубине 0.25 м при большей освещенности 45 000 лк. Личинки четвертого возраста в первом варианте концентрировались на глубине в 1 м при освещенности 35 000 лк, а во втором — на глубине 0.25 м при максимальной освещенности в 45 000 лк. В третьем варианте пониженной исходной освещенности в 8800 лк личинки всех указанных возрастов не имели выраженного распределения по глубинам, хотя снисла тенденция к концентрации их на глубине — 0.50 м.

На рис. 3 представлено распределение личинок *Tanytarsus ex gr. l. frons*. Во всех трех вариантах личинки первого и второго возрастов концентрировались при максимальной освещенности на глубине 0.25 м. Личинки третьего возраста во всех случаях предпочитали освещенность 4000—5000 лк. Поэтому в первых вариантах в максимальной освещенности они скапливались на глубине 3 м, а в третьем варианте — на глубине 0.50 м. Личинки четвертого возраста предпочитали освещенность 1500 до 5000 лк и в первом варианте в максимальной освещенности концентрировались на глубине 3 м.

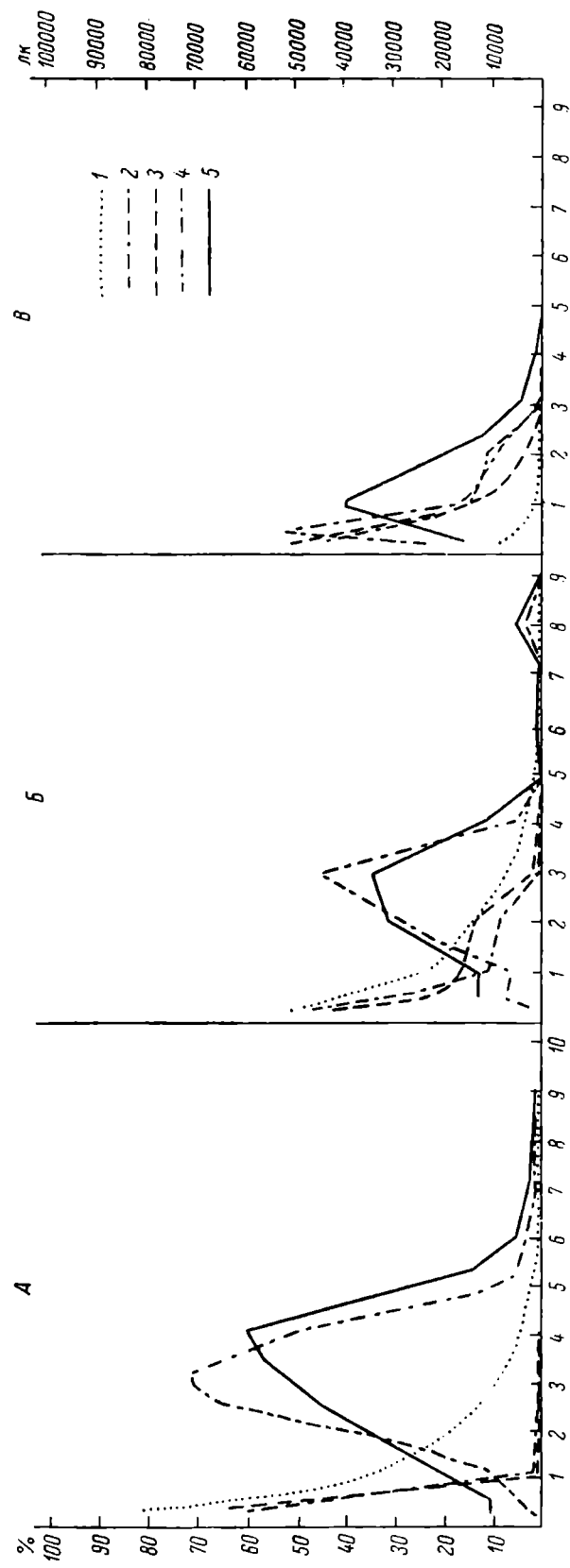
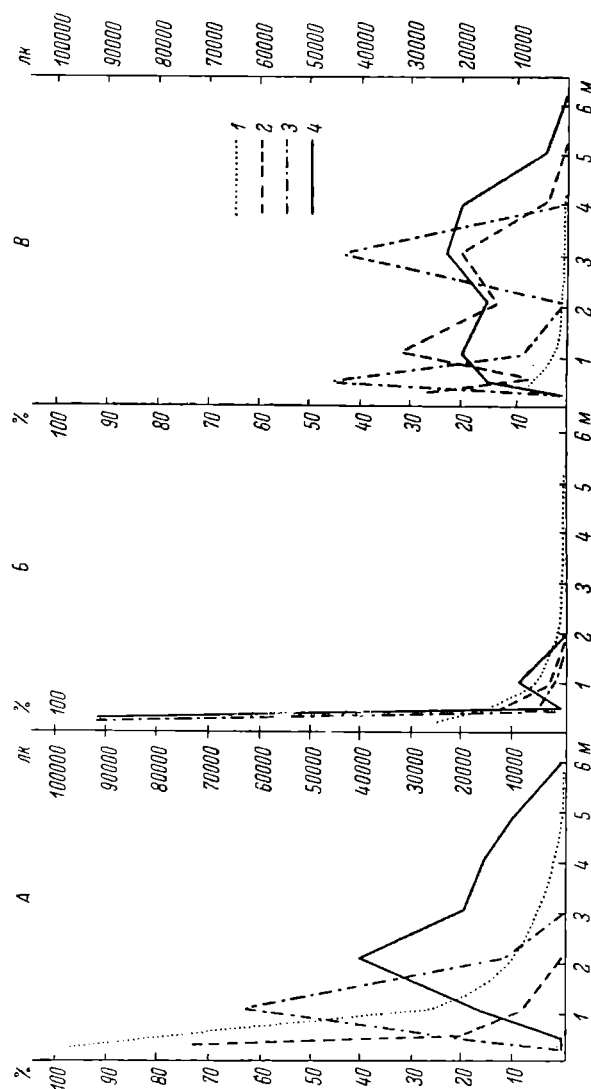


Рис. 3. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Tanytarsus lobatigrans* по глубинам Онежского озера.  
 А — первый вариант, исходная освещенность 80 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 50 000 лк; В — третий вариант, исходная освещенность 8800 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 4. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Orthocladus* ex gr. *bathophilus* по глубинам Ладожского озера.

А — первый вариант, исходная освещенность 97 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 25 000 лк; В — третий вариант, исходная освещенность 8000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 2.



лись на глубине 4 м, втором — на глубине 1 м и в третьем — на глубине 1 м.

Сбор материала под водой в Онежском озере извлекся до глубины 10 м. Литофильные хитиноиды глубже 8 м не наружены.

#### ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО

В прибрежье Ладожского озера коэффициент прозрачности воды находился в пределах от 0.35 до 0.50, с преобладанием 0.35. При освещенности поверхности в 100 000 лк свет в 5 м доходил в среднем до глубины 9 м. Температура воды у поверхности составляла 12.5—15.5°, на глубине 10 м 8.0—11.0°, а на глубине 13 м падала до 7.2°. Электропроводность с глубиной почти не менялась, обычно составляла  $70.0 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \times \text{см}$ . Реакция среды на указанных глубинах колебалась от 6.8 до 7.6.

Массовыми формами в озере среди тенет были: *Orthocladus* ex gr. *bathophilus*, *O. semiviviparus*, *Tanytarsus* ex gr. *loifrons*, *Corynoneura* sp. рис. 4 изображено распределение личинок *Orthocladus* в условиях различной освещенности. В первом и втором вариантах личинок второго возраста концентрировались при максимальной освещенности на глубине 0.25 м. Личинки третьего возраста, в первом варианте скапливались на глубине 1 м при освещенности 28 000 лк, во втором почти по

лю собирались на глубине 0.25 м при освещенности 25 000 лк, т. е. практически равной предыдущей. Личинки четвертого возраста в первом варианте в максимуме отмечены на глубине 2 м при освещенности 10 000 лк, а во втором — на глубине 0.25 м при освещенности 25 000 лк. В третьем варианте личинки не имели закономерного распределения (см. таблицу).

Избирательность личинок хирономид различных возрастов к интенсивности света в Ладожском и Онежском озерах

Вид	Возраст	Избираемая освещенность (в лк)
<i>Orthocladus</i> ex gr. <i>bathophilus</i>	I	20000—97000
	II	44000—97000
	III	15000—28000
	IV	1000—25000
<i>O. semivirens</i>	II	60000—97000
	III	60000—97000
	IV	25000—45000
	I	20000—80000
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>lobatifrons</i>	II	10000—80000
	III	5000—25000
	IV	1500—6000
	I	50000—75000
<i>Corynoneura</i> sp.	II	50000—75000
	III	10000
	IV	5000
	I	

На рис. 5 представлено распределение по глубинам личинок *O. semivirens*. Исходные освещенности в трех вариантах такие же, как и на предыдущей станции. Как и в Онежском озере, этот вид оказался наиболее теплолюбивым. В первом варианте личинки первых трех возрастов концентрировались на глубине 0.25 м при освещенности 97 000 лк. Личинки четвертого возраста в основном держались на глубине 1 м при освещенности 10 000 лк. Личинки всех возрастов во втором варианте в наибольшем количестве обнаружены на глубине 0.25—0.50 м при освещенности 15 000—10 000 лк. В третьем варианте личинки распределялись по глубинам не закономерно. Некоторая тенденция к предпочтению наибольшей освещенности на малой глубине намечалась лишь у молодых личинок первого и второго возрастов.

Распределение *Tanytarsus* ex gr. *lobatifrons* показано на рис. 6. Исходные освещенности оставались прежние. Из рисунка видно, что личинки первого возраста в первых двух вариантах предпочитают освещенность 27 000—25 000 лк. Соответственно этому в первом варианте они концентрировались на глубине 1 м (27 000 лк), а во втором — на глубине 0.25 м (25 000 лк). Личинки второго возраста явно предпочитали освещенность 10 000—12 000 лк и поэтому в первом варианте концентрировались на глубине 2 м (10 000 лк), а во втором — на глубине 0.50 (12 000 лк). Личинки третьего возраста в массе во всех трех вариантах обнаружены при 10 000—5000 лк и в соответствии с этим в первом варианте скапливались на глубине 3 м (4500 лк), во втором — на глубине 1 м (5000 лк) и в третьем — на глубине 1 м (2500 лк). Личинки четвертого возраста в массе отмечены при освещенности в пределах от 2500 лк до 6000 лк. В первом варианте их максимум обнаружен на глубине 4 м (2500 лк); во втором — на глубине

1 м (5000 лк) и в третьем — на глубине 0.50 м (6000 лк). Личинки двух возрастов в третьем варианте отмечены на глубине 0.25 м при освещенности 8000 лк.

На рис. 7 показано распределение личинок *Corynoneura* sp. Личинки первого возраста в первом варианте в среднем концентрировались на глубине около 0.75 м при освещенности 45 000 лк; во втором — на глубине 0.25 при 50 000 лк. Личинки второго возраста в первом варианте держались на глубине 0.50 м (75 000 лк), а во втором — на глубине 0.25 (50 000 лк).

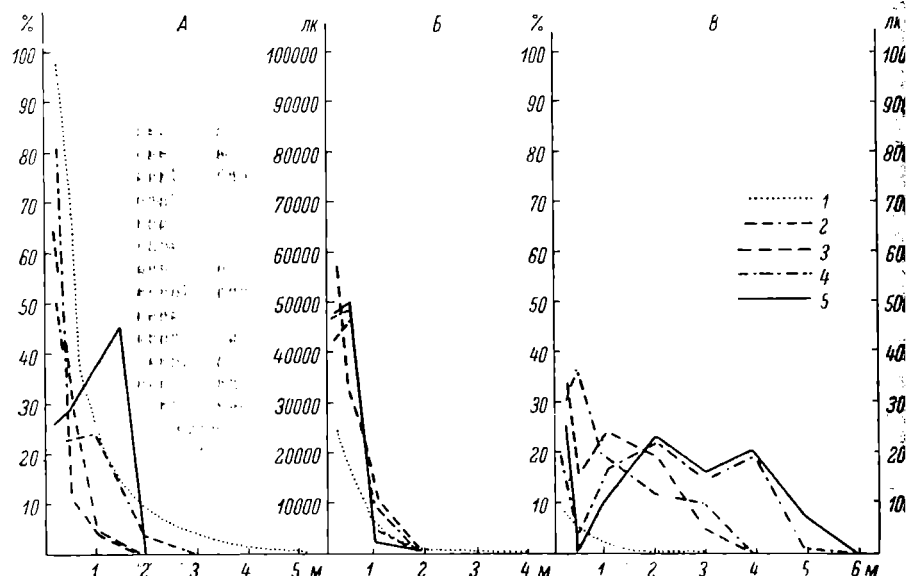


Рис. 5. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Ortil cladius semivirens* по глубинам Ладожского озера.

А — первый вариант, исходная освещенность 97 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 25 000 лк; В — третий вариант, исходная освещенность 8800 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

Личинки третьего возраста предпочитали освещенность около 10 000 и соответственно этому в первом варианте скапливались на глубине 1 м, а во втором — 1 м. Личинки четвертого возраста в массе держались трехметровой глубине (первый вариант) при освещенности 5000 лк. В третьем варианте при исходной освещенности 4000 лк ясной картины распределения личинок по глубинам не установлено. Исключение составляют личинки второго возраста, численность которых ближе к поверхности возросла. Однако кривая их распределения, как видно из рис. 7, сглажена.

Сбор материала в Ладожском озере производился до глубины 13 м. Литофильные хирономиды глубже 8 м практически не встречались.

#### ВЫГОЗЕРО

Прозрачность в Выгозере довольно низкая и соответствует всего 0.10. При освещении поверхности в 100 000 лк свет в 5 лк доходит до глубины 4.5 м. Эти цифры свидетельствуют о низкой прозрачности озера. На поверхности температура составляла 19—21°, а на глубине 4 м — 17—19°. Электропроводность от поверхности до 8 м менялась в пред-

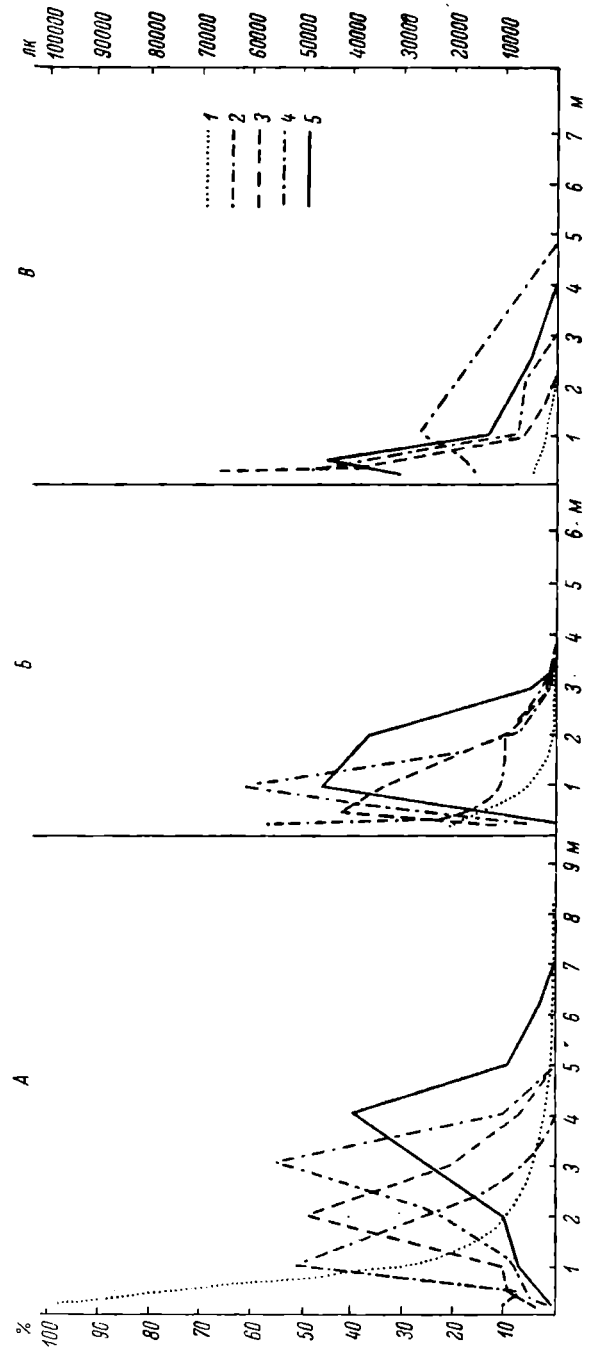


Рис. 6. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Tanytarsus ex. gr. lobatigrus* по глубинам Ладожского озера.

A — первый вариант, исходная освещенность 97 000 лк; B — второй вариант, исходная освещенность 25 000 лк; B — третий вариант, исходная освещенность 8800 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

11

12



Рис. 7. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Coquimbella* sp. по глубинам Ладожского озера.  
А — первый вариант, исходная освещенность 97 000 лк; В — второй вариант, исходная освещенность 50 000 лк; В — третий вариант, исходная освещенность 4000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

$12.9 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$  до  $19.0 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ , обычно оставаясь на уровне  $3.0 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ . Реакция среды несколько сдвинута в сторону большей кислотности с колебаниями от 5.91 до 6.47, но обычно составляла 6.2—6.4 и с глубиной существенно не менялась.

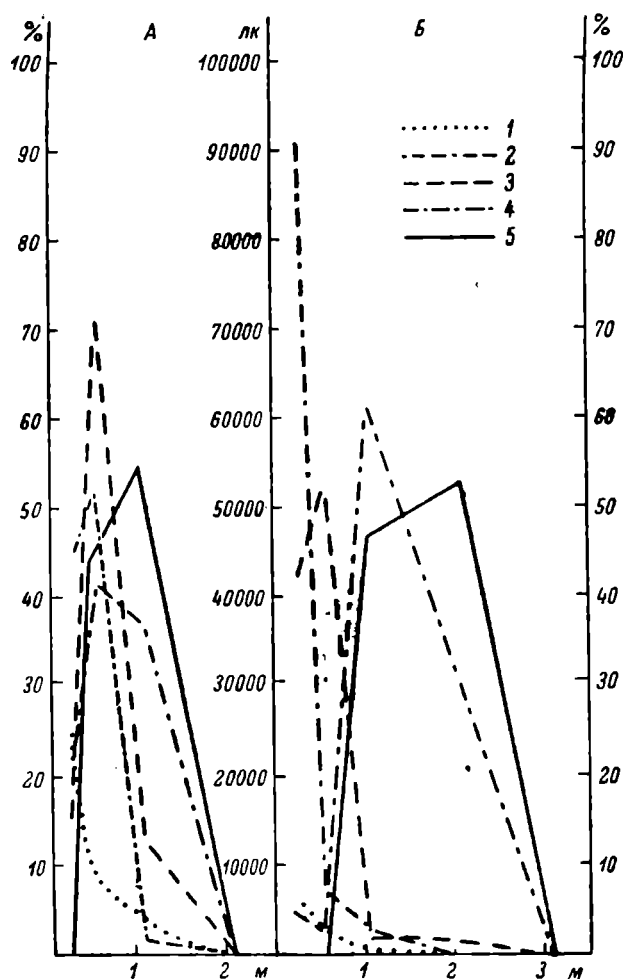


Рис. 8. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Orthocladus* ex. gr. *bathophilus* по глубинам Выгозера.

А — первый вариант, исходная освещенность 25 000 лк;  
Б — второй вариант, исходная освещенность 6000 лк.  
Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

В период наблюдений массовыми формами среди тендипедид на камнях были *Orthocladus* ex gr. *bathophilus*, *Limnophyes prolongatus*, *Ablabesmyia* gr. *lentiginosa*, *Tanytarsus* ex gr. *mancus*. Вследствие того что коэффициент пропускания воды Выгозера очень низкий, интенсивность освещенности с глубиной быстро падает. Поэтому наблюдения и сбор материала производились при относительно слабой освещенности. Резкое падение интенсивности света привело к тому, что все указанные выше личинки концентрировались в пределах всего лишь метровой глубины (рис. 8—11,

первый вариант). При столь высоком градиенте падения освещенности возможно было уловить заметные различия в распространении личинок разных видов. Можно лишь отметить, что почти всегда личинки первого и второго возрастов встречались при максимальной освещенности

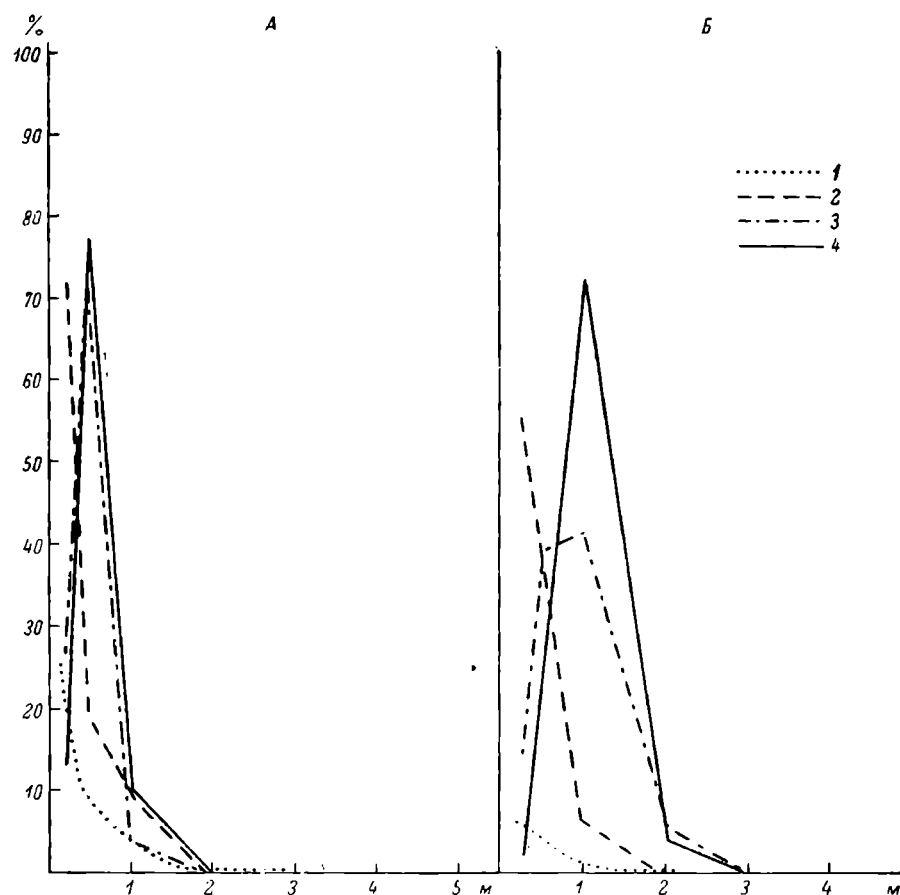


Рис. 9. Влияние различной освещенности на распределение личинки *Limnolobus prolongatus* по глубинам Выгозера.

А — первый вариант, исходная освещенность 25 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 6000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 2.

(25 000 лк) на глубине 0.25 и на метровой глубине отсутствовали. При снижении исходной освещенности до 6000 лк молодые личинки первого и второго возрастов продолжали скапливаться на глубине 0.25 м, как правило, в меньшем количестве за счет проникновения части их в бину до метра (рис. 8—11, второй вариант). Личинки третьего и четвертого возрастов также начинали преобладать на несколько большей глубине до 2 м.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Изложенные материалы свидетельствуют о том, что глубина максимального скопления тендипедид в водоемах меняется с изменением условий водной освещенности. Это особенно хорошо заметно на прозрачных Ладожском и Онежском озерах, где наблюдения производились при очень высокой и относительно слабой исходной освещенности. Если для каждого

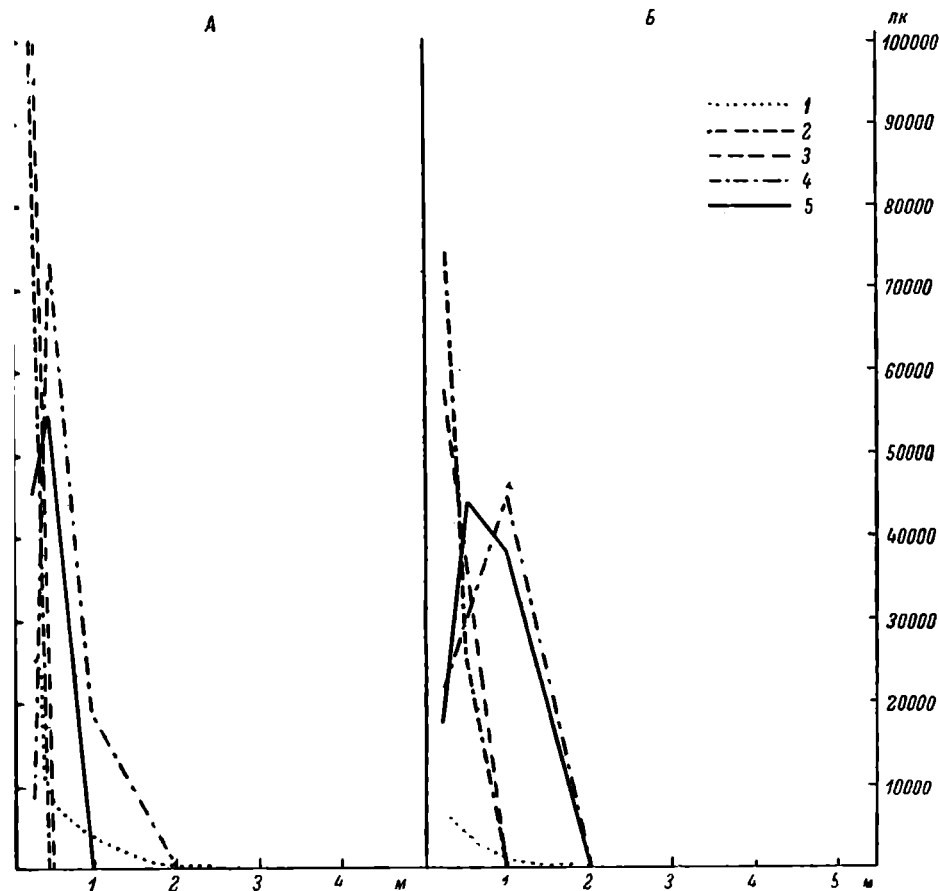


рис. 10. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Ablabesmyia ex gr. lentiginosa* по глубинам Выгозера.

А — первый вариант, исходная освещенность 25 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 6000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

нужно проанализировать данные по температуре, электропроводности, становится очевидным, что только один из перечисленных факторов — температура — значительно меняется с глубиной. По данным В. И. Романенко (1964), содержание кислорода в этих озерах достаточно высокое и в пределах изучавшихся нами глубин резко не меняется. То же самое следует сказать о содержании бактерий (Родина и Кузьмицкая, 1963; Романенко, 1964), которые играют значительную роль в питании тендипедид (Константинов, 1958). Из таблицы, построенной на основании анализа распределения личинок в Ладожском и Онежском озерах, видно, что личинки каж-

дого возраста и вида избирают освещенность в определенном интервале. Именно это обстоятельство, т. е. стремление держаться в интервале определенной освещенности, и заставляет личинок перемещаться с одной бины на другую. Иными словами, литофильные личинки хирономид

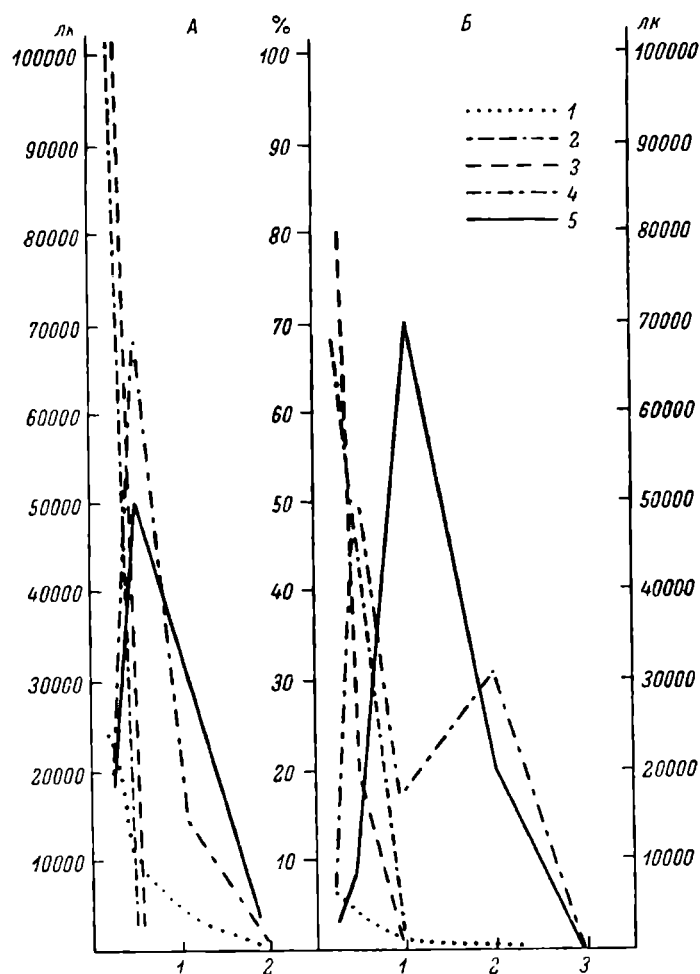


Рис. 11. Влияние различной освещенности на распределение личинок *Tanytarsus ex gr. tancus* по глубинам Выгозера.

А — первый вариант, исходная освещенность 25 000 лк; Б — второй вариант, исходная освещенность 6 000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

менением освещенности перемещаются по субстрату и, следовательно, ведут активный бродячий образ жизни.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод, что при меняющейся освещенности указанные хирономиды всех возрастов очевидно, производят суточные миграции. Специальных круглосуточных наблюдений для установления миграций личинок не ставилось. Однако на основании изложенных материалов можно представить, каким образом происходят эти миграции. Днем различные личинки хирономид распе-

тся на субстрате водоема по глубинам соответственно своей световой требовательности. Каждый вид личинок определенного возраста предпочитает освещенность в довольно широком интервале интенсивности. По утрам в дневные часы, когда освещенность к тому же резко не меняется, личинки большей частью остаются на месте, на субстрате в своих домиках, личинки первого и частично второго возраста, периодически поднимаясь в толщу воды (Алексеев, 1955; Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955; Линевиц, 1959; Луферов, 1966а, и др.). Личинки третьего и четвертого возрастов, предпочитающие умеренную освещенность, в это время поднимаются на глубину. С ослаблением света во второй половине дня начинается миграция личинок на меньшие глубины с большей освещенностью. Таким образом, нельзя утверждать, что личинки мигрируют непрерывно в течение суток. Наиболее интенсивная миграция личинок, очевидно, происходит в предвечерние часы. При исходной освещенности на поверхности воды, близкой к 6000—8000 лк, на трехметровой глубине Ладожского и Онежского озер наступает почти полная темнота. Освещенность почти в толще воды резко падает. По нашим экспериментальным данным, с понижением освещенности интенсивность фотореакции у многих хирономид падает (Луферов, 1966б). То же самое мы наблюдаем у большинства личинок в естественных условиях (рис. 1, 2, 4, 5, 7), когда при слабой освещенности нарушается их закономерное распределение по глубинам. При низкой освещенности и в темноте личинки перестают ориентироваться в пространстве и поэтому распределяются по глубинам хаотично. Особенно заметно это заметно у старших личинок — третьего и четвертого возрастов. Личинки первого и второго возраста наиболее светолюбивы, и поэтому при слабой освещенности в их численности наблюдается тенденция к уменьшению с глубиной. Ночью распределение личинок, очевидно, обычно беспорядочно. С наступлением дня и проникновением света в толщу воды вновь восстанавливается закономерное распределение личинок по глубинам.

Иначе выглядит распределение личинок хирономид в Выгозере. В нем, как указывалось, прозрачность очень низка, поэтому интенсивность освещенности под водой быстро падает. Это приводит к тому, что личинки всех четырех возрастов в дневные часы концентрируются на глубине до 3 м, тогда как в прозрачных Ладожском и Онежском озерах они не только встречаются в значительном количестве на глубинах до 6 м. В Выгозере ослабление исходной освещенности на поверхности воды до 10 000 лк вызывает явно беспорядочное распределение личинок тендипедид, как и в других озерах, хотя подводная освещенность резко падает. Однако отмечается проникновение личинок на большие глубины, до 3 м, т. е. это проявляется ослабление их фотореакции. Отсутствие беспорядочного распределения личинок в Выгозере при ослаблении освещенности, видимо, объясняется адаптацией тендипедид к постоянно слабому свету. Подобное влияние темновой адаптации на фотореакцию установлено у *Tendipes diversicolor* (Ameln, 1930). Хаотическое распределение личинок в Выгозере возникает, очевидно, при очень слабой освещенности перед наступлением темноты. Таким образом, в малопрозрачном Выгозере распределение личинок тендипедид по глубинам значительно отличается от того, что наблюдалось в прозрачных Ладожском и Онежском озерах. Следует отметить, что аналогичные наблюдения, но с планктоном, были проведены в 1959—1960 гг. Шредером (Schröder, 1962) на Боденском озере и в ряде озер Шварцвальда. Было показано, что в дневные часы кладовые личинок предпочитают в озерах разные глубины в зависимости от оптических свойств среды. На различное распределение личинок тендипедид по глу-

бинам в разных озерах указывает Ленц (Lenz, 1928). Так в гренландском высокогорном озере Недра Седалеванд личинки *Tanytarsus* в массе встречаются на глубине 13 м, а в менее прозрачном Тернозен — всего лишь на 1.5 м.

Не менее существенным фактором, объясняющим поведение тендипедид, является возрастное изменение их светового преферендума. Из приведенных рисунков и таблицы видно, что по мере роста личинки предпочитают более слабые освещенности. По характеру фотореакции можно наметить две группы личинок: светлюбивые личинки первого и второго возрастов и тенелюбивые — третьего и четвертого. По отношению к свету личинки обеих групп значительно различаются между собой, но внутри каждой группы довольно близки. Все же самыми светлюбивыми оказываются личинки первого возраста, а личинки четвертого возраста предпочитают обычно наиболее низкую освещенность. Следует заметить, что в естественных условиях молодые личинки не всегда концентрируются на малой глубине (0.25 м), где освещенность близка к максимальной. Объясняется это скорее всего действием волнения.

Возрастные изменения светового преферендума личинок определяют их различное расселение в водоеме по глубинам. Именно поэтому по мере роста личинок происходит их переселение с меньших глубин на большие. Это отмечали Лундебек (Lunbeck, 1951) и Вюлькер (Wülker, 1961) для *Sergentia*. Для *Chironomus gregarius* Паузе (Pause, 1918) также указано на явное предпочтение интенсивного света личинками первой стадии. С возрастом это свойство резко ослабевает.

В заключение необходимо отметить, что разные виды тендипедид предпочитают свет различной интенсивности и поэтому заселяют разные глубины. Это мы уже отмечали для некоторых эпибионтных личинок тендипедид, каждый вид которых заселял свои определенные глубины (Лужков, 1962). Из таблицы достаточно ясно видно, что наиболее светлюбивыми являются личинки *Orthocladus semivirens* во всех возрастах. Это непосредственно отражается на расселении вида в водоеме: только *O. semivirens* всех возрастов в массе встречался до глубины всего 1 м (рис. 2 и 5).

В целом интенсивность подводной освещенности определяет расселение личинок хирономид в озерах по глубинам. Можно предположить, что под влиянием изменения освещенности личинки производят суточные миграции, меняя места обитания в водоеме.

С возрастом световая избирательность хирономид меняется в сторону предпочтения более слабой освещенности и поэтому личинки переселяются с меньшей глубины на большую.

Среди хирономид есть виды светлюбивые, обитающие на меньших глубинах, и тенелюбивые, обитающие на больших глубинах.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Н. К. 1955. О распределении личинок хирономид по водоему. Икhtiол., вып. 5.
- Ключарева О. А. 1962. Скот и суточные вертикальные миграции донных беспозвоночных р. Амур. Вопр. экол., т. V.
- Ключарева О. А. 1963. О скоте и суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных Амура. Зоол. журнал, т. XLII.
- Константинов А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение. Тр. ВНИОРХ, т. 5.
- Константинов А. С. 1965. Значение миграций расселения личинок хирономид в формировании кормовой базы водоемов. Вопр. гидробиол. (тез. докл. «Наука», М.
- Леванидова И. М., В. Я. Леванидов. 1962. К вопросу о миграциях беспозвоночных в толще воды дальневосточных рек. Изв. Тихоокеанского ВНИРО, т. 48.

- В а п и д о в а И. М., В. Я. Л е в а н и д о в. 1965. Суточные миграции донных личинок насекомых в речной струе. Миграции личинок поденок в реке Хор. Зоол. журнал, т. XLIV, № 3.
- М е в и ч А. А. 1959. О водных стадиях некоторых тендипедид р. Ангары, оз. Байкал и ручьев, впадающих в Байкал. Сб. тр. Иркутск. гос. мед. инст., посв. 40-летию со дня его основания.
- С е р о в В. П. 1962. Вертикальное распределение личинок *Tendipedidae*, заселяющих затопленные деревья. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 12.
- С е р о в В. П. 1965. Сезонные изменения интенсивности заселения эпифитами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища. В сб.: Экол. и биол. пресноводных беспозв., изд. «Наука», М.—Л.
- С е р о в В. П. 1966а. Подъем личинок *Chironomidae* к поверхности воды в зависимости от освещенности. Настоящий сборник.
- С е р о в В. П. 1966б. Влияние освещенности и температуры на фотореакцию личинок *Cricotopus* ex gr. *silvestris*, *Corynoneura* sp. и *Endochironomus albipennis*. Настоящий сборник.
- Р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1957. О суточных вертикальных миграциях донных беспозвоночных в Дону и значении их в биостое рек. Тр. Проблемы и темат. совещ. Вып. VII. Пробл. гидробиол. внутр. вод, изд. АН СССР, М.—М.
- 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 временно планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes*. Докл. АН СССР, т. 105, № 1.
- Т р о в Б. М. 1964. Прозрачность вод озер Ладожского и Красного. В сб.: Озера Карельского перешейка, изд. «Наука», М.—Л.
- Д з и в и л о в с к а я З. А. 1950. К экологии личинок и куколок мошек (*Simuliidae*) горных районов южно-уссурийской тайги. Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, т. 12.
- Д и н а А. Г. и Н. К. К у з ь м и ц к а я. 1963. Численность и распределение бактериопланктона в Ладожском озере. Микробиология, т. 32, № 2.
- М а н е н к о В. И. 1964. Микробиологические процессы в водохранилищах различных типов. Автореф. канд. дисс., М.
- Б ц о в И. А. 1940. О миграциях у личинок мошек (*Simuliidae*). Паразитол. сб. Зоол. инст. АН СССР, т. 7.
- Ф ь я н о в а В. М. и Д. Д. Н е ф е д о в. 1963. Миграция личинок и выплод *Simuliidae* в поймах рек. Зоол. журнал, т. XLII, № 5.
- И ц а Т. И. 1941. Изменение содержания органических веществ в сапропеле под влиянием процессов пищеварения у личинок *Chironomidae*. Тр. лабор. генезиса сапропеля, вып. 2.
- Д э - л о н. 1958. Реакция *Oncomelania hupensis* на свет. Зоол. журнал, т. XXXVII, № 6.
- Х о в а В. А. 1961. Вертикальные миграции *Mysis mixta* и *M. oculata* v. *relicta* в Рижском заливе. Изв. АН Латв. ССР, т. III, Рига.
- У б а В. Н. 1959. О миграциях личинок мошек (*Simuliidae*). Энтомол. обозр., т. 38, вып. 2.
- W e i n P. 1930. Versuche über den Lichtsinn von *Nereis diversicolor*. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool., Bd. 47, H. 4.
- W e r s e n F. S. 1937. Über die Metamorphose der Ceratopogoniden und Chironomiden Nordost-Grönlands. Meddelelser om Groenland, Bd. 116, № 1, Koebenhavn.
- W e s c o M. 1940. Les Mysidacés des eaux roumaines. Ann. Sci. de Univ. de Jassy, t. XXVI, fasc. 2.
- W e l m e s D. 1963. Über horizontale Wanderung der Teichbodenfauna. Zeitsch. Fischerei, Bd. 11, № 3—4.
- W e n z e l J. 1897. Biologisches über *Dreysena polymorpha*. Biol. Centralbl., Bd. 17.
- W a k Z. 1958. Proba interpretacji dynamiki liczebności *Tendipedidae* bentosowych w wybranym środowisku tacy wislanej Konfederatka. Ekol. Polska, t. 6.
- W o r e l J. 1960. Contribution à l'étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée. Recueil trav. Stat. Marine Endoume, № 33.
- W u g K. 1931. Faunistisch-ökologische Untersuchungen in einigen seichten oligotrophen bzw. dystrophen Seen in Südschweden. Lunds. Univ. Arsskz. N. E. Avd. 2, Bd. 27, № 18.
- W o y e r M. 1962. Étude de la faune vigile des herbiers superficiels de zostéracées et de quelques biotopes d'algues littorales. Rec. trav. Stat. marine Endoume, № 39.
- W u z F. 1928. Chironomiden aus norwegischen Hochgebirgsseen. Nyt. Mag. f. Nat., Bd. 66.

- Lewis D. J. 1957. Observations on *Chironomidae* at Khartoum. Bull. Ent. Research., v. 48.
- Lundbeck J. 1926. Die Bodentierwelt norddeutscher Seen. Arch. f. Hydrobiol., Bd. VII, Suppl.
- Lundbeck J. 1951. Zur Kenntnis der Lebensverhältnisse in sauren Binnenseen. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 20.
- Macan T. T. 1962. Ecology of aquatic insects. Annual. Rev. Entomol., v. 7, Berkeley, Calif.
- Müller K. 1963. Temperatur und Tagesperiodik der «Organischen Drift» von *Chironomus pulex*. Naturwissenschaften, Bd. 50, № 11.
- Müller K. A., E. Müller-Häckel, A. Kureck. 1963. Zur Tagesperiodik von *Niphargus aguilix schellenbergi*. Naturwissenschaften, Bd. 50, № 11.
- Mundie J. H. 1959. The diurnal activity of the larger invertebrates at the bottom of Lac la Ronge, Saskatchewan. Can. J. Zool., v. 37, № 6.
- Newell R. 1962. Behavioural aspects of the ecology of *Peringia ulvae*. Proc. Zool. Soc. London, v. 138, № 1.
- Pauly M. 1918. Zur Frühjahrswanderung der Uferfauna im grossen Müggelsee. Zool. Jb. Abt. allg., Bd. 36, H. 3.
- Pause J. 1918. Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. Zool. Jb. Abt. allg., Bd. 36, H. 3.
- Reichel L. 1887. Über das Byssusorgan der Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Jahrg. 14, № 43 (Second. Ser., 18).
- Richardson P. 1907. The migration of aquatic *Hemiptera*. Ent. Month. Rev., v. 43 (Second. Ser., 18).
- Russell F. S. 1936. Submarine illumination in relation to animal life. Report of the Danish Commission for the investigation of the biological results of the expedition to the Lofoten and Vesterålen. et procès-verb. des réunions. v. 1, P. 2, Copenhagen.
- Schröder R. 1962. Vertikalverteilung des Zooplanktons in Abhängigkeit von den Strahlungsverhältnissen in Seen mit unterschiedlichen Eigenschaften. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 25, № 4.
- Verrier M. L. 1954. Rassemblements et migrations chez les éphémères. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, France et Belgique, v. 88, № 1.
- Wagner W. 1925. Beitrag zur Biologie der Kriebelmücken. Zool. Ang., Bd. 62 (1925).
- Waters T. F. 1962. Diurnal periodicity the drift of stream invertebrates. Ecology, v. 43, № 2.
- Wesenberg-Lund C. 1912. Über einige eigentümliche Temperaturverhältnisse in der Litoralzone der baltischen Seen. Svenske Fauna og Flora, v. 49, № 3.
- Wülker W. 1961. Lebenszyklus und Vertikalverteilung der *Chironomidae* (*Diploperla* *Sergentia coracina*) im Titisee. Verhandl. Internat. Verein. theoret. und appl. Limnol., Bd. 14, P. 2.



ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕННОСТИ  
ТЕМПЕРАТУРЫ НА ФОТОРЕАКЦИЮ ЛИЧИНОК *CRICOTOPUS*  
*EX GR. SILVESTRIS, CORYNONEURA* SP. И  
*ENDOCHIRONOMUS ALBIPENNIS*

Известно, что под влиянием абиотических факторов среды фотореакция беспозвоночных может существенно меняться. Это в свою очередь отражается на поведении животного. Стремясь удержаться в определенных местах и непрерывно получая информацию о состоянии внешней среды, животное мигрирует нередко на большие расстояния. При этом свет служит для животных сигналом к действию и способствует их ориентации в пространстве и во времени. Различные факторы среды, как например температура, содержание кислорода, соленость и пр., в сочетании с освещенностью вызывают у водных животных определенную фотореакцию, являющуюся фактически условным рефлексом (Зуссер, 1953). Для выяснения причин миграций гидробионтов необходимо знать, как меняется фотореакция с изменением факторов среды.

Одним из важнейших факторов, влияющих на фотореакцию гидробионтов, будет температура. Наблюдениями над *Daphnia magna* (Лобашев и Иванова, 1947), *D. galeata mendotae*, *Bosmina longirostris* (Tash, Armistead, 1960) показано, что с повышением температуры интенсивность фотореакции рачков падает. У других гидробионтов, как например *Anopheles albipennis* (Иванова, 1936), наоборот, с повышением температуры фотореакция усиливается. С повышением температуры потребность личинок *Anopheles* в кислороде повышается. Поскольку они дышат атмосферным воздухом, им чаще нужно подниматься к поверхности воды. Усиление фотореакции параллельно с температурой помогает личинкам быстрее ориентироваться и подниматься к поверхности для дыхания. С повышением температуры усиливается фотореакция у полипа *Cerianthus membranaceus* (Bel, 1958) и изоподы *Ligia italica* (Perttunen, 1961). Изменения фотореакции гидробионтов в зависимости от температуры непосредственно влияют на характер их суточных вертикальных миграций (Hergmann, 1961). Такие изменения вертикальных миграций зоопланктона (Синельников, 1963), очевидно, также связаны с влиянием температуры на фотореакцию.

Существенное влияние на фотореакцию гидробионтов оказывает также интенсивность освещенности. Так, *Daphnia pulex* при освещенности в интервале 1300—5274 лк меняет положительную фотореакцию на отрицательную (Rimmet, 1961). Переход положительной фотореакции в отрицательную с ростом интенсивности света отмечен также у полихеты *Nereis virens* (Ameln, 1930), водяного клеща *Lobohalacarus veberi quadricolor* (Teschner, 1963), креветки *Parapenaeus longirostris* (Ghidalia et al., 1961) и ряда других водных беспозвоночных.

Таким образом, изменения температуры и освещенности влияют на фотореакцию гидробионтов. В настоящем сообщении мы попытались выяснить, как эти оба фактора одновременно и порознь влияют на поведение широко распространенных фитофильных личинок хирономид: *Cricotopus ex gr. silvestris*, *Corynoneura* sp., *Endochironia albipennis*.

#### МЕТОДИКА

Два аквариума из оргстекла (размеры:  $100 \times 50 \times 20$  см и  $75 \times 30 \times 10$  см) ставились один в другой и наполнялись водой. Внутренний аквариум стоял на ножках высотой в 1 см, и поэтому под ним оставался слой воды. Во внешнем аквариуме вода постоянно циркулировала, проходя через ультратермостат, благодаря чему во внутреннем аквариуме поддерживалась заданная температура. Внутренний аквариум снизу и с боков закрывался черной бумагой. В бумаге, закрывавшей дно, было прорезано 5 круглых отверстий диаметром в 8 см. Свет подавался снизу от ламп накаливания. Тепло, излучаемое лампой, поглощалось в слое воды под внутренним аквариумом. Интенсивность света измерялась при помощи специального люксметра. Наблюдения производились в темной комнате. Во внешнем аквариуме создавался необходимый световой режим: через каждое отверстие пропускался свет определенной интенсивности, что достигалось подбором ламп и фильтров из фильтровальной бумаги. Было поставлено поочередно 10 опытов, со следующими возрастающими максимальными освещенностями: 25, 150, 300, 500, 2000, 4500, 20 000, 65 000, 80 000, 100 000 лк. Так, в первом опыте наиболее освещенный круг имел освещенность 25 лк, в остальных она была ниже, уменьшаясь примерно в 10 раз к следующему кругу; во втором опыте первый круг имел освещенность 150 лк, и т. д. Все опыты производились при  $10^\circ$  и были повторены при  $23$  и  $27^\circ$ . Таким образом, весь цикл включал 40 опытов. Некоторые из них повторялись. В каждом опыте участвовало около тысячи личинок. По истечении часа личинки быстро собирались пипеткой с каждого освещенного круга в отдельности и фиксировались. Затем устанавливалось число личинок, оказавшихся на круге с максимальной для данного опыта освещенностью. Количество личинок отдельных видов и возрастов выражалось в процентах от общего их числа в опыте. На рис. 2, 4 и 6 графически изображены результаты отдельных опытов. На абсциссе указана освещенность кругов внутреннего аквариума, с которых собирались подопытные личинки. На ординате отмечено количество личинок (в %). В целом графики показывают распределение личинок в отдельном, одном опыте в зависимости от освещенности. На рис. 1, 3 и 5 результаты тех же опытов представлены в обобщенном виде. На абсциссе в логарифмическом масштабе отмечены ранее перечисленные максимальные освещенности каждого опыта. На ординате отмечена численность личинок в процентах. Каждая кривая относится к серии опытов одной определенной температуры. Каждая точка кривой показывает, какое количество (в %) личинок сконцентрировалось при данной максимальной освещенности. В качестве показателя интенсивности фотореакции мы приняли процент личинок, пришедших к максимальной освещенности. Таким образом, рисунки показывают, с изменением температуры и освещенности меняется фотореакция личинок.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПЫТОВ

Из рис. 1 видно, что интенсивность фотореакции личинок *Cricotopus ex gr. silvestris* почти не имеет возрастных отличий. Общим для личинок всех четырех возрастов является их высокий уровень фотореакции. Н

я от 25 и до 20 000 лк фотореакция личинок при каждой из принятых температур держится примерно на одном уровне. До освещенности 20 000 лк интенсивность фотореакции личинок, как правило, растет с повышением температуры до 23° и снижается при 27°, но изменения эти очень слабы (рис. 1 и 2, А, Б). Таким образом, высокий уровень фото-

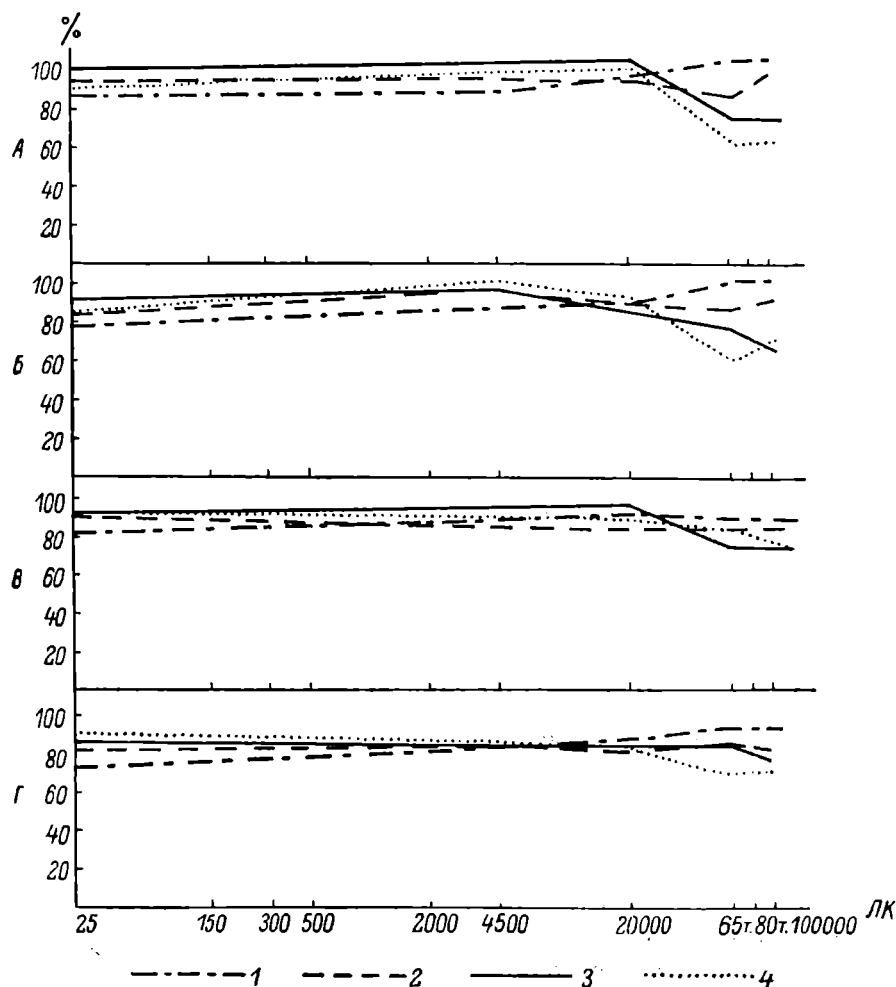


Рис. 1. Интенсивность фотореакции *Cricotopus ex gr. silvestris* при разной температуре и освещенности.

А — личинки первого возраста; Б — личинки второго возраста; Б' — личинки третьего возраста; Г — личинки четвертого возраста. 1 — фотореакция при 10°; 2 — фотореакция при 18°; 3 — фотореакция при 23°; 4 — фотореакция при 27°.

акции личинок в интервале от 25 лк до 20 000 лк определяется не температурой, а освещенностью.

С дальнейшим повышением освещенности от 20 000 до 100 000 лк влияние температуры меняется. Возникает обратная зависимость: с повышением температуры интенсивность фотореакции падает. При этом на фотореакцию личинок третьего и четвертого возрастов температура оказывает большее влияние, чем на фотореакцию личинок первого и отчасти второго возрастов (рис. 1).

Влияние температуры на фотореакцию молодых личинок хорошо видно на рис. 2, В, когда при постоянной освещенности с максимумом в 100 000 лк с повышением температуры интенсивность фотореакции дала. Таким образом, в интервале от 20 000 лк до 100 000 лк существует влияние на фотореакцию оказывает температура, но только для личинок первого и в меньшей степени второго возрастов. Кроме того, необходимо отметить, что у личинок четвертого возраста общий уровень фотореакции немного ниже, чем у более молодых. Для личинок третьего и четвертого возрастов на протяжении всех опытов от 25 лк до 100 000 лк решающим фактором, определяющим высокий и довольно стабильный уровень интенсивности фотореакции, является освещенность, тогда как температура оказывает слабое влияние.

На рис. 3 представлены результаты опытов с личинками *Corynoneura* sp. Все четыре возрастные стадии этих личинок имеют очень сходную фотореакцию, которая меняется от температуры. Интенсивность фотореакции личинок первого возраста с повышением температуры до 23° одновременно с ростом освещенности до 65 000—80 000 лк и до 100 000 лк падает, но фотореакция при 27° обычно ниже, чем при 23°, и достигает максимума при 20 000 лк, а затем падает с дальнейшим повышением освещенности до 100 000 лк.

Фотореакция личинок второго возраста отличается подъемом в интервале освещенности от 20 000 до 65 000 лк при температуре 18° и особенно 10°. При указанном сочетании света и температуры личинки второго возраста *Corynoneura* sp. оказываются наиболее светолюбивыми.

У личинок третьего возраста рост фотореакции особенно значителен при 10°. В интервале освещенности от 25 до 500 лк фотореакция личинок практически не меняется и остается на низком уровне. При дальнейшем повышении освещенности фотореакция значительно возрастает и в интервале от 20 000 до 65 000 лк становится максимальной.

С дальнейшим повышением освещенности до 100 000 лк фотореакция личинок падает.

Личинки четвертого возраста сохраняют общую тенденцию роста фотореакции с повышением освещенности и температуры. Таким образом, у личинок *Corynoneura* sp. второго, третьего и четвертого возрастов фотореакция при 10° от очень низкого уровня при слабой освещенности растет до максимума при 65 000 лк, оказываясь выше, чем при всех других температурах. Обычное понижение фотореакции при 27° личинок третьего и четвертого возрастов свидетельствует о том, что эта температура выше оптимальной. При ней существенно меняется отношение личинок к свету.

Представляет интерес выяснить, какой из двух факторов (освещенности или температура) оказывает большее влияние на интенсивность фотореакции личинок. Сделать это очень трудно, так как в различных сочетаниях освещенности и температуры возникают неоднородные тенденции в изменении фотореакции. К тому же вопрос усложняется наличием возрастных стадий личинок. Тем не менее мы попытаемся разобрать этот вопрос в самых общих чертах.

Личинки *Corynoneura* sp. интересны тем, что в разных диапазонах освещенности их фотореакция меняется по-разному в зависимости от температуры и света. В интервале примерно от 25 до 20 000 лк постепенный рост фотореакции определяется одновременно повышением освещенности и температуры (рис. 3). Это видно также из сопоставления опытов при постоянной освещенности в 25 лк (рис. 4, А) и 20 000 лк (рис. 4, В). При этом, как следует из рисунков, в условиях слабой освещенности с максимумом в 25 лк с повышением температуры интенсивность фотореакции с повышением температуры

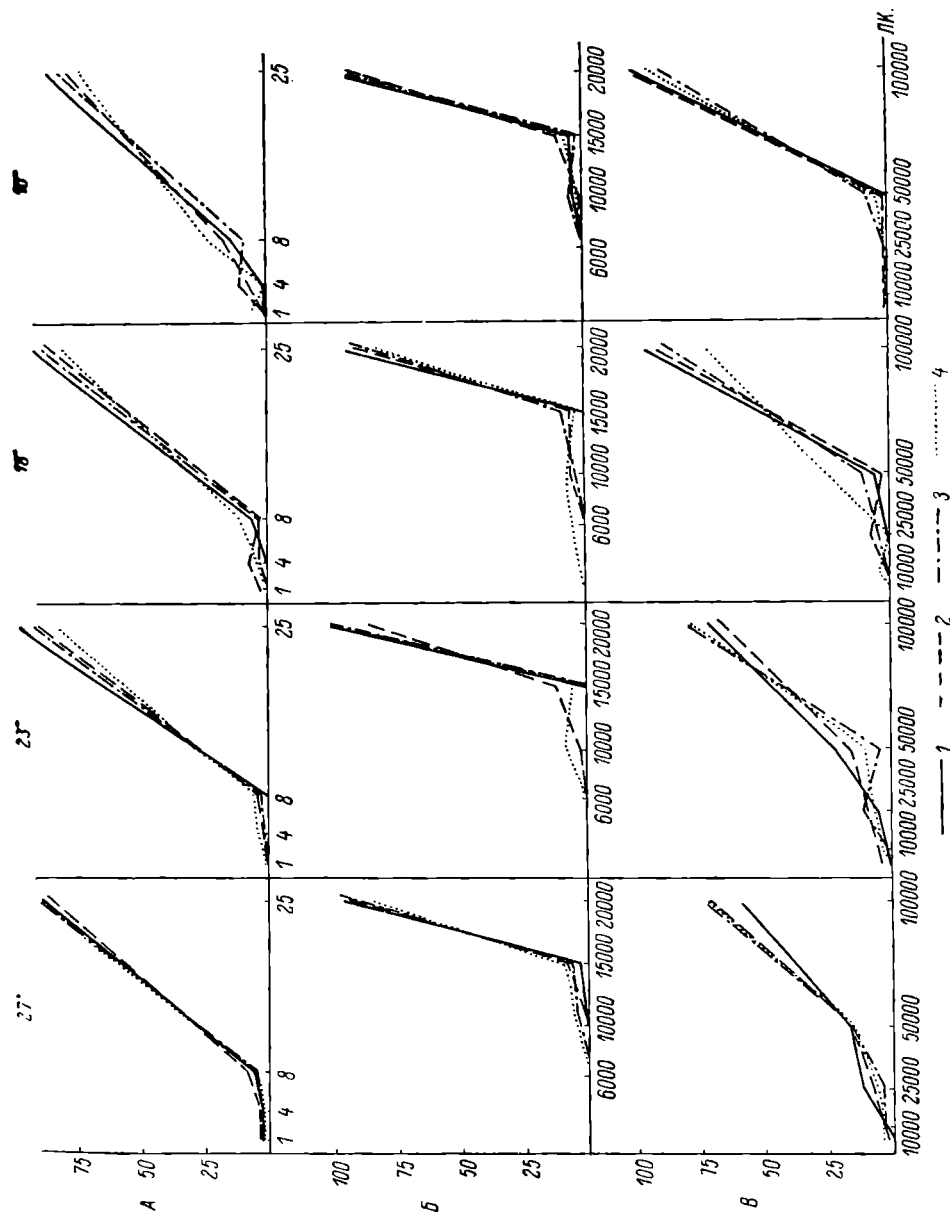


Рис. 2. Распределение *Crisotopus ex gr. silvestris* в отдельных опытах.

А — опыты с максимальной освещенностью в 25 лк; Б — опыты с максимальной освещенностью в 20 000 лк; В — опыты с максимальной освещенностью в 100 000 лк. 1 — личинки первого возраста; 2 — личинки второго возраста; 3 — личинки третьего возраста; 4 — личинки четвертого возраста.

быстрее, чем в опытах с более высокой освещенностью, например в 2000 (рис. 4, В). Дальнейшее повышение освещенности от 2000 до 20 000 доводит фотореакцию до максимального уровня интенсивности, который почти не меняется при любой из принятых температур. Иными словами влияние температуры в интервале от 2000 до 20 000 лк ослабевает, усту

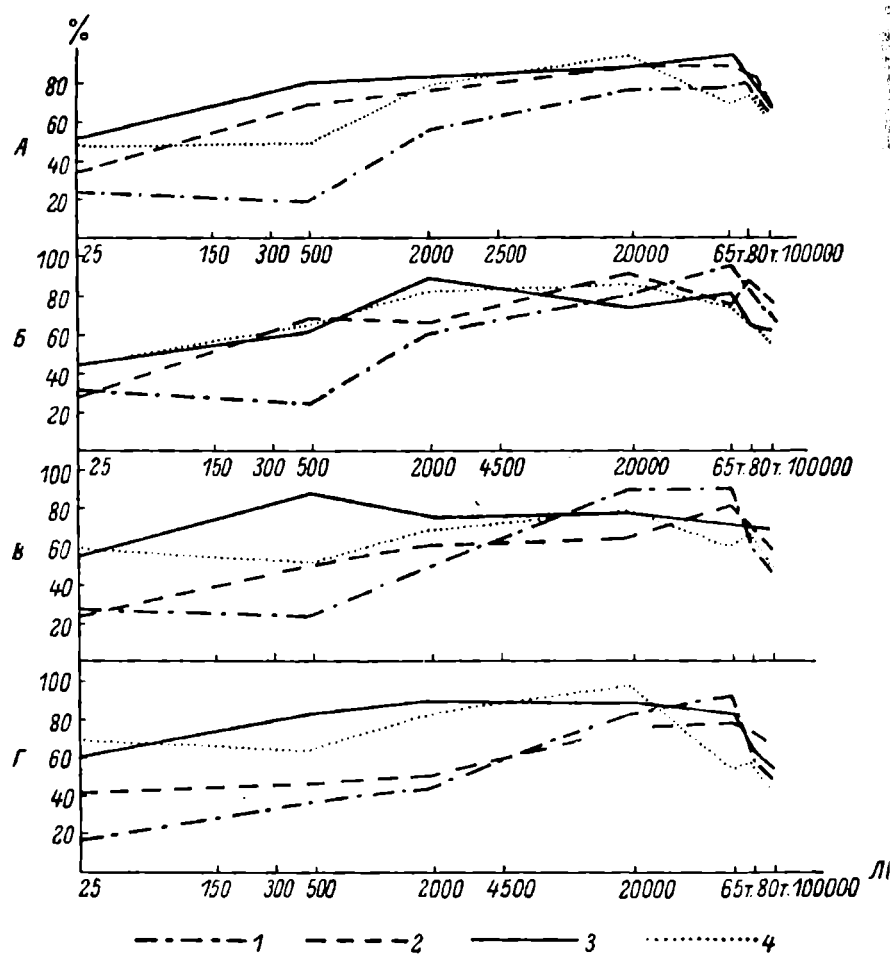


Рис. 3. Интенсивность фотореакции *Soruponeiga* при разной температуре и освещенности.

А — личинки первого возраста; Б — личинки второго возраста; В — личинки третьего возраста; Г — личинки четвертого возраста. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

влиянию освещенности. В состоянии относительной устойчивости фотакция на максимальном уровне интенсивности удерживается в интервале от 20 000 до 65 000 лк, что хорошо заметно на рис. 4, В, Г. Температура в данном случае оказывает на фотореакцию слабое влияние. Из рис. 4, В, Г видно, что с изменением температуры при освещенности с максимумом в 20 000 лк и отдельно в 65 000 лк интенсивность фотореакции личинок, за исключением сочетания 27° и 65 000 лк, меняется в небольшом предельном диапазоне. Таким образом, высокий и постоянный уровень фотореакции в интер

10 000 до 65 000 лк определяется в основном освещенностью и почти не дается влиянию температуры.

В интервале от 65 000 до 100 000 лк с повышением освещенности общий уровень интенсивности фотореакции падает (рис. 3). Температура в этом интервале также оказывает на интенсивность фотореакции слабое действие (рис. 4, Г, Д).

На рис. 5 представлены результаты опытов с личинками *Endochiroinus albipennis*. Кривые, изображающие результаты опытов, представляют собой ломаные линии. Тем не менее общие закономерности видны достаточно ясно. Самыми светолюбивыми при всех температурах оказываются личинки первого возраста. Наиболее высокая интенсивность фотореакции отмечена при 10° и несколько меньшая — при 18°. В условиях этих температур личинки проявляют высокую интенсивность фотореакции в более широком диапазоне освещенности от 150 до 65 000—80 000 лк. С понижением освещенности ниже 150 лк фотореакция ослабевает. При 23° такая интенсивность фотореакции держится в пределах 150—2000 лк. Выше и ниже указанного интервала освещенности фотореакция личинок быстро падает.

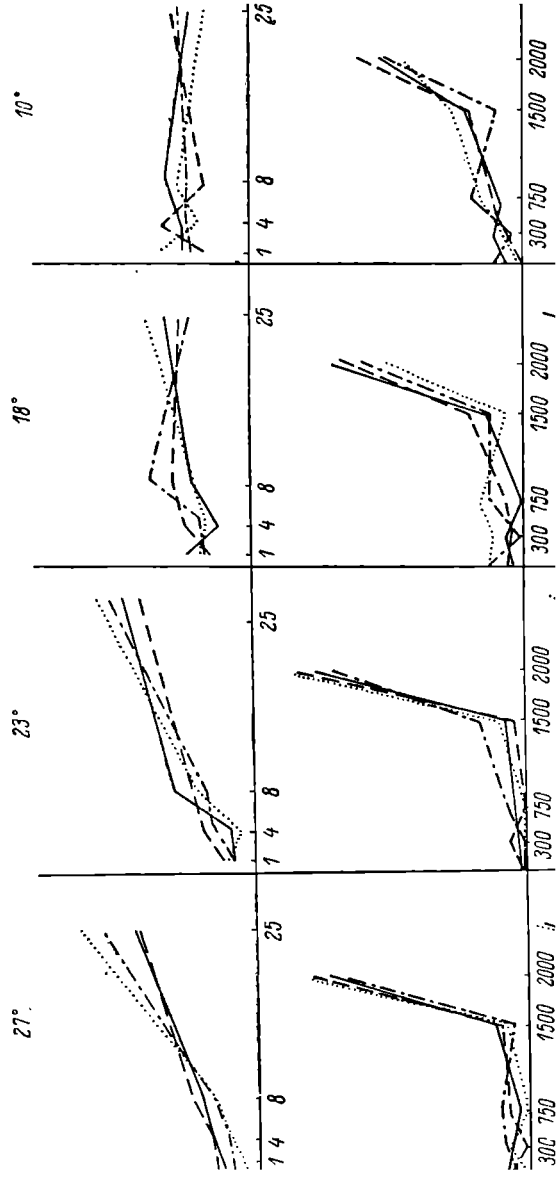
При 27° общий уровень интенсивности фотореакции становится ниже, чем в предыдущих случаях. С ростом освещенности выше 300 лк фотореакция личинок быстро падает и около 10 000 лк становится отрицательной.

Представляет интерес более подробно проследить постепенный переход от положительной фотореакции личинок первого возраста в отрицательную. На рис. 6 представлены результаты отдельных опытов. Из рисунков видно, как влияет повышение температуры на фотореакцию личинок первого возраста при постоянном режиме освещенности с максимумом 10 000 лк. При 10° интенсивность фотореакции составляет нередко 100%, что видно и из рис. 5.

С дальнейшим повышением температуры при неизменном режиме освещенности интенсивность фотореакции падает и при 18° снижается до 72%. В этот момент, как видно из рис. 4, часть личинок собирается на максимальную освещенность в 80 000 лк, а другая часть — в темноте. Появляется явная раздвоенность фотореакции. Наступает промежуточная стадия между положительной и отрицательной фотореакциями. Дальнейшее повышение температуры до 23° резко меняет картину — фотореакция становится явно отрицательной, так как в темноте скапливается 72% личинок. Наконец с повышением температуры до 27° фотореакция личинок становится абсолютно отрицательной — все 100% личинок концентрируются в темноте. Подобные раздвоения фотореакции мы наблюдаем во всех случаях перемены знака реакции.

У личинок второго возраста интенсивность фотореакции только при 10° остается такой же, как и у первовозрастных. При 10° интенсивность фотореакции сохраняется на высоком уровне до освещенности в 65 000 лк, после которой отмечено резкое ее снижение. При 23 и 27° уровень интенсивности фотореакции ниже, чем у личинок первого возраста. Кроме того, снижение интенсивности фотореакции с повышением освещенности начинается раньше, а именно — при 23° с освещенности в 300 лк, а при 27° это заметно уже при 150 лк.

Личинки третьего и четвертого возрастов между собой не различались. При 10° между освещенностью в 20 000 и 65 000 лк происходит постепенное снижение интенсивности фотореакции, которая выше 65 000 лк резко падает. Для личинок третьего и четвертого возрастов характерно сильное повышение интенсивности фотореакции при 18°. Если при этой темпера-





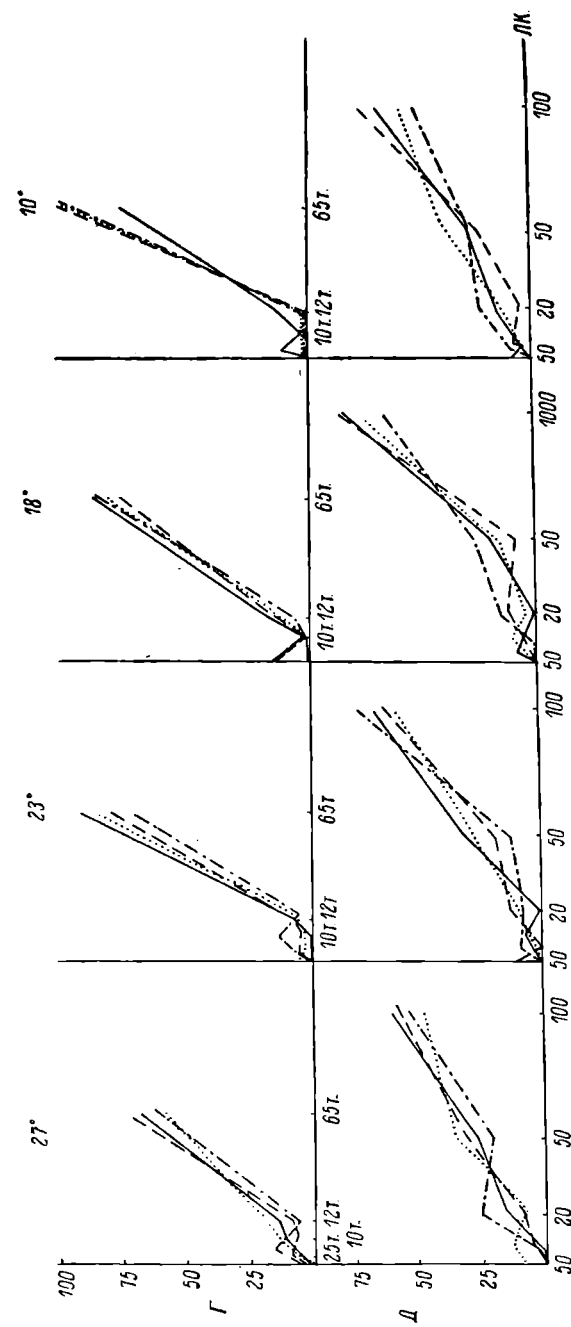


Рис. 4. Распределение *Согласно* в отдельных опытах.

А — опыты с максимальной освещенностью в 25 лк; Б — опыты с максимальной освещенностью в 2000 лк; В — опыты с максимальной освещенностью в 20 000 лк; Г — опыты с максимальной освещенностью в 65 000 лк; Д — опыты с максимальной освещенностью в 100 000 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 2.

туре личинки второго возраста резко снижают интенсивность фотореакции при освещенности выше 65 000 лк, то у личинок третьего и четвертого возраста снижение наступает уже после 150 лк, к 300 лк. Общий уровень интенсивности фотореакции при 23 и 27° у личинок третьего и четвертого возрастов также ниже, чем у второго возраста. Падение интенсивности фотореакции при 23° наступает уже при достижении освещенности 150

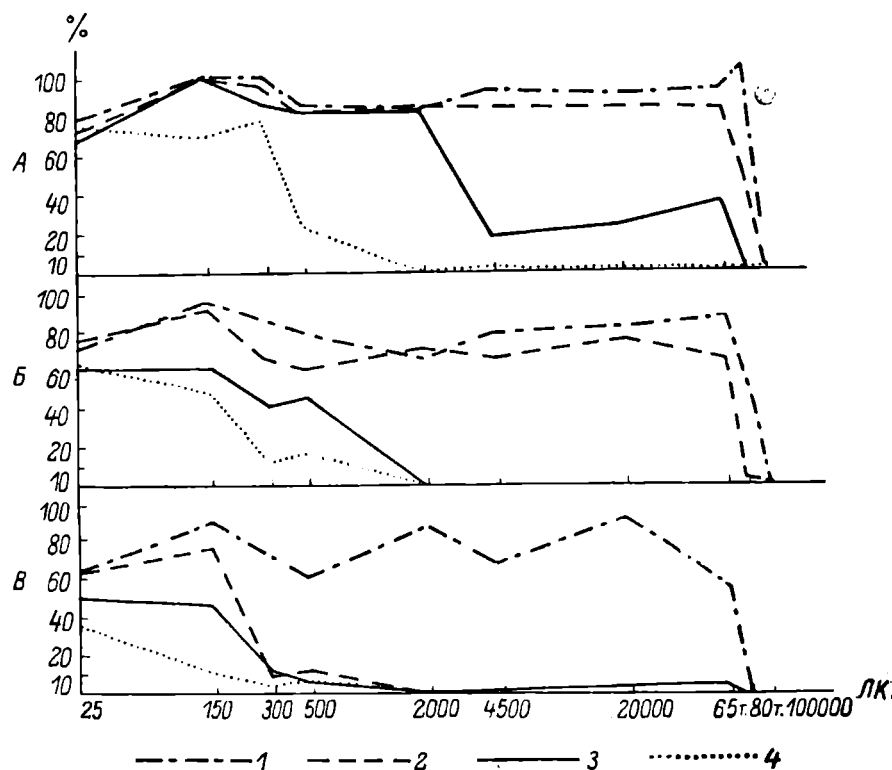


Рис. 5. Интенсивность фотореакции *Endochironomus albipennis* при разной температуре и освещенности.

А — личинки первого возраста; Б — личинки второго возраста; В — личинки третьего и четвертого возрастов. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 1.

При 27° интенсивность фотореакции очень слабая и с повышением освещенности от 25 до 150 лк быстро падает.

Общей чертой для личинок *E. albipennis* всех возрастов оказался фотореакции с понижением температуры. Проявляется это прежде всего в том, что при постоянном световом режиме, но меняющейся температуре наибольшее количество личинок, собирающихся на максимальную освещенность, всегда отмечается при более низкой температуре. Это хорошо видно на рис. 6, А, Б. Личинки всех четырех возрастов в опытах с максимальной освещенностью в 500 лк (рис. 6, А) при 10° проявляют высокую интенсивность фотореакции, которая с повышением температуры (10–23°) постепенно падает и при 27° становится очень низкой. При этом личинки второго, третьего и четвертого возрастов явно предпочитают ноту, т. е. проявляют отрицательную фотореакцию. То же самое видно и на рис. 5. У личинок каждого возраста при одной и той же освещенности

интенсивность фотореакции растет с понижением температуры. С возрастом интенсивность фотореакции личинок ослабевает.

Таким образом, из всего изложенного следует, что, несмотря на то что оба фактора (освещенность и температура) оказывают несомненное действие на интенсивность фотореакции *E. albipennis*, температура имеет решающую роль.

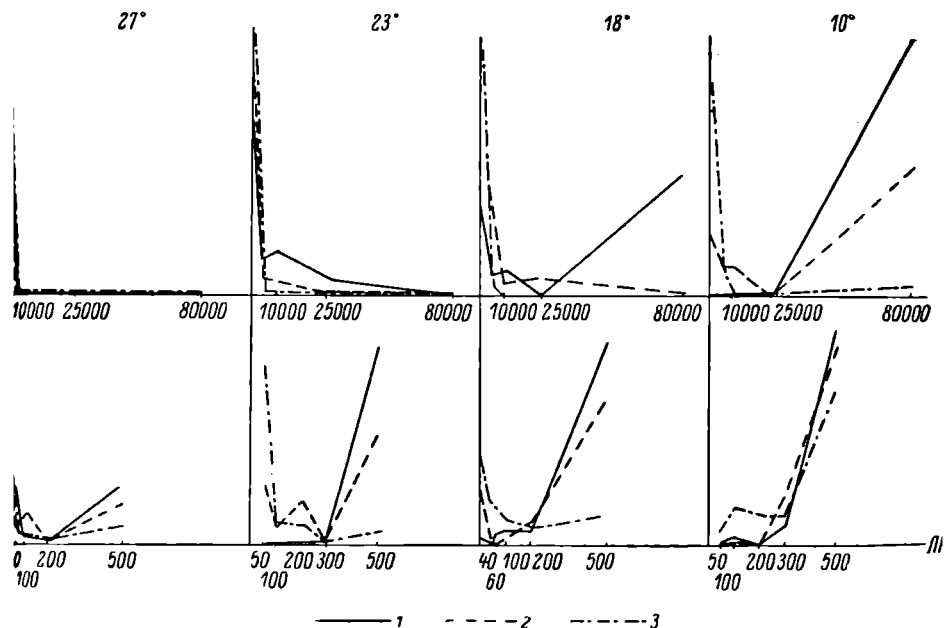


Рис. 6. Распределение *Endochironomus albipennis* в отдельных опытах. А — опыты с максимальной освещенностью в 80 000 лк.; Б — опыты с максимальной освещенностью в 500 лк. Остальные условные обозначения те же, что на рис. 2.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследованные личинки трех форм хирономид по характеру фотореакции сильно отличаются друг от друга. Наиболее светолюбивыми оказались личинки *Cricotopus* всех четырех возрастов. Эти личинки отличаются тем, что даже при слабой освещенности в 25 лк их интенсивность фотореакции оказывается очень высокой. Характерной чертой *Cricotopus* является стабильность его фотореакции на высоком уровне интенсивности в большом диапазоне освещенности от 25 до 100 000 лк. Исключение составляют лишь личинки первого и второго возраста, фотореакция которых падает при 23 и 27° в диапазоне 20 000—100 000 лк. По сравнению с другими исследованными хирономидами, у *Cricotopus* интенсивность фотореакции в меньшей степени зависит от температуры. Высокий уровень интенсивности фотореакции в основном определяется у них освещенностью. На основании экспериментальных наблюдений А. А. Заболоцкий (1939) также приходит к выводу о том, что *Cricotopus* — одна из самых светолюбивых личинок среди тендипедид. Это хорошо подтверждается нашими наблюдениями (Луферов, 1962) в затопленных лесах Рыбинского водохранилища, где личинки *Cricotopus* на стволах деревьев держатся в самой светлой зоне, непосредственно у поверхности воды. Стремление

этих личинок к свету настолько велико, что несмотря на сильное действо волн они в массе (1932 экз./м<sup>2</sup>) скапливаются в зоне прибоя (Луферов, 1963), которая освещена наиболее интенсивно. В естественных условиях под влиянием света личинки *Cricotopus* первого, второго и даже третьего возрастов поднимаются в дневные часы в толщу воды и концентрируются у ее поверхности (Луферов, 1966).

Личинки *Corynoneura* менее светолюбивы, чем *Cricotopus*. Общей особенностью обеих личинок является тенденция к повышению интенсивности фотореакции с повышением температуры в интервале от 25 до 20 000 лк, с дальнейшим повышением освещенности, наоборот, интенсивность фотореакции становится наибольшей при низких температурах (кроме личинок *Corynoneura* первого возраста). Особенно четко это проявляется у *Cricotopus*. Отличительной особенностью *Corynoneura* служит ослабление фотореакции при низкой освещенности, но при этом наблюдаются важные различия и существенную роль играет температура. У более взрослых личинок и при 10 и при 18° понижение уровня фотореакции с понижением освещенности идет интенсивнее, чем у молодых особей, и максимум фотореакции отодвигается в сторону более высокой освещенности.

У личинок *Endochironomus albipennis* большое влияние на интенсивность фотореакции оказывает температура. В отличие от рассмотренных личинок, интенсивность фотореакции *Endochironomus* растет с понижением температуры во всем диапазоне освещенности — от 25 до 100 000 лк. Результаты экспериментов хорошо совпадают с данными наблюдений в естественных условиях. На поверхности затопленных деревьев в мутной прозрачной воде Рыбинского водохранилища личинки *E. albipennis* концентрируются при температуре около 20° на метровой глубине (Луферов, 1962), где освещенность уже довольно низкая.

Изложенные материалы свидетельствуют о том, что личинки *Chironomidae* четко различают колебания подводной освещенности и реагируют на фотореакцию под влиянием условий среды. Возможно, что существуют различия в восприятии меняющейся освещенности играют у личинок различные органы зрения, имеющие довольно сложное строение (Constantineanu, 1930; Родова, 1966). Тем не менее даже ослепленные личинки, в частности *Chironomus f. l. tummi*, сохраняют четкую реакцию на свет. Очевидно, у личинок фотореакция, как и у многих других беспозвоночных, имеет место также и в виде восприятия света покровами тела.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Заболоцкий А. А. 1939. Термо- и фототаксисы личинок *Tendipedidae*. Журнал, т. XVIII, вып. 6.
- Зуссер С. Г. 1953. Критика применения теории тропизмов к изучению поведения рыб. Журнал общей биол., т. 14, № 2.
- Иванова Л. В. 1936. Некоторые данные о влиянии света на поведение личинок. Мед. паразитология и паразитарные болезни, т. 5, вып. 74.
- Лобашев М. Е. и П. Г. Иванова. 1947. Некоторые закономерности генетической адаптации. Докл. АН СССР, т. 58, № 1.
- Луферов В. П. 1962. Вертикальное распределение личинок *Tendipedidae* селящихся затопленные деревья. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, т. 14, № 1.
- Луферов В. П. 1963. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., АН СССР.
- Луферов В. П. 1966. Подъем личинок тендипедид к поверхности воды в зависимости от освещенности. Настоящий сборник.
- Родова Р. А. 1966. Развитие *Cricotopus silvestris*. Настоящий сборник.
- Синельникова А. А. 1963. О суточных вертикальных миграциях зоопланктона Кайрак-Кумского водохранилища. Тр. Инст. зоол. и паразитол. АН Тадж. ССР, т. 26.

- bel O. 1958. Beobachtungen über Lichtreaktionen von *Cerianthus membranaceus*. Zool. Anz., Bd. 161, № 3—4.
- mel n P. 1930. Versuche über den Lichtsinn von *Nereis diversicolor*. Zool. Jb. Abt. Allg. Zool., Bd. 47, H. 4.
- onstantineanu M. 1930. Der Aufbau der Seehorgane bei den im Süßwasser lebenden Dipterenlarven und bei Puppen und Imagines von *Culex*. Zool. Jahrbücher, Bd. 52, H. 2.
- ormann G. 1961. Physiological significance of light in marine ecosystems. Publ. Amer. Assoc. Advancement Sci., № 67.
- idalia W. et F. Bourgois. 1961. Influence de la température et de l'éclairement sur la distribution des crevettes des mers profondes. Études et rev. Cons. gen. peches Mediterr., № 16.
- hring W. 1934. Die Helligkeitsreaktionen der Chironomuslarve. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol., Bd. 53, H. 3.
- orttunen V. 1961. Réactions de *Ligia italica* à la lumière et à l'humidité de l'air. Vie et milieu, v. 12, № 2.
- imet M. 1961. Quelques aspects nouveaux du phototropisme de *Daphnia pulex*. Bull. Soc. Zool. France, v. 86, № 2—3.
- ash J., K. Armitage. 1960. A seasonal survey of the vertical movements of some zooplankters in Leavenworth county state Lake, Kansas. Univ. Kansas. Sci. Bull., v. 41.
- eschner D. 1963. Die Biologie, Verbreitung und Ökologie der Grundwassermilbe *Lobohalacarus weberi quadriporus*, *Limnohalacaridae*, *Acari*. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 59, H. 1.
-

# СТРОЕНИЕ КИШЕЧНИКА И СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ ЛИЧИНОК *CHIRONOMIDAE* (DIPTE)

Строение кишечника и слюнных желез личинок хирономид рассматривается нами в связи с характером их питания. Схематично пищеварительная система *Chironomus dorsalis* была описана Майоллом и Хеммом (Miall a. Hammond, 1900). Подробно строение кишечника личинки *Chironomus* описано Виньоном (Vignon, 1899) и Пьерсоном (Pierson, 1914). Сравнительный очерк пищеварительной системы подсемейств *Orthocladinae*, *Tendipedinae*, *Pelopiinae* и менее подробно *Podonominae* дает Гуэн (Gouin, 1946a). Слюнные железы этот автор не исследовал, вероятно, делясь распространенному мнению, что слюнные железы личинок хирономид не участвуют в пищеварении, а секрет, вырабатываемый ими, служит лишь для построения домиков и плетения ловчих сетей. Однако известно, что хорошо развитые слюнные железы имеются также и у хищных хирономид, никогда не строящих домиков. И это заставляет сомневаться в справедливости такой точки зрения. В связи с этим мы исследовали строение и функцию слюнных желез личинок.

Изучение органов пищеварения велось как на свежем материале, так и на фиксированном. При этом живые личинки вскрывались в физиологическом растворе. Из фиксированных (как правило, в жидкости Карно) личинок изготовлялись серии срезов, которые окрашивались гематоксилином Бёмера с эозином и по Маллори. Всего было исследовано 30 видов, относящихся к трем подсемействам: *Orthocladinae*, *Pelopiinae* и *Chironominae*. Виды эти следующие.

Подсем. *Orthocladinae*: *Brillia modesta* Mg., *Cricoides versidentatus* Tschern., *Prodiamesa olivacea* Mg., *Diamesa campestris* E., *Syndiamesa orientalis* Tschern., *Odontomesa fulva* Kieff.

Подсем. *Pelopiinae*: *Ablabesmyia monilis* L., *A. ex gr. lenis* Fries., *Anatopynia plumipes* Fries., *Apsectrotanypus trifasciatus* Zett., *Procladius choreus* Meig., *P. ferrugineus* Kieff.

Подсем. *Chironominae*: *Micropsectra praecox* Mg., *Polypedilum nubeculosum* Mg., *P. scalaenum* Scher., *Limnochironomus nervosus* Stål., *L. pulsus* Walk., *Endochironomus albipennis* Mg., *E. tendens* F., *Glyptotendipes paripes* Edw., *Chironomus plumosus* L., *Ch. cingulatus* Mg., *Lipinia arenicola* Shilova, *Stictochironomus crassiforceps* Kieff., *Parachironomus tiosus* Goetgh., *Cryptochironomus psittacinus* Meig., *C. redekei* Krus., *C. neratus* Zett., *C. supplicans* Mg., *C. ussouriensis* Goetgh.

Определение личинок было произведено А. И. Шиловой, которой выражаю искреннюю благодарность.

В цитированной выше работе Гуэн (Gouin, 1946a) описал строение всех отделов кишечника упомянутых трех подсемейств. При этом основное внимание он уделит кардиальному отделу, дающему наиболее наглядные результаты.

ме признаки для различения этих подсемейств. Однако он не дал четких признаков строения пищеварительного аппарата для каждого из них. Кроме того, Гуэн не исследовал органов пищеварения у личинок рода *Cryptochironomus*. Этот род относится к подсем. *Chironominae*, но личинки большинства его видов ведут хищный образ жизни; остальные *Chironominae* — детритофаги (Шилова, 1965; Константинов, 1958; Луферов, 1956), и их пищеварительный аппарат настолько своеобразен, что его следует отнести к особому типу.

Здесь мы даем схемы строения пищеварительного аппарата разных подсемейств *Orthoclaadiinae*, *Chironominae*, *Pelopiinae* и отдельно — рода *Cryptochironomus*. Для последнего рода дается, кроме того, более полное описание кишечника. Мы описываем также процесс поедания пищи некоторыми хищными личинками. Основное же внимание уделяется строению и функции слюнных желез.

Как видно из прилагаемой схемы (рис. 1), строение пищеварительного аппарата личинок *Chironomidae* находится в тесной связи со способом их питания. Так, у детритофагов *Orthoclaadiinae* и *Chironominae*, кроме рода *Cryptochironomus*, пищевод сравнительно короткий и, как правило, не образует зоба. Средняя кишка занимает более  $\frac{1}{3}$  всей длины кишечника. Инjekтер, препятствующий прохождению пищи в среднюю кишку, отсутствует.

У хищников *Pelopiinae* и *Cryptochironomus* пищевод всегда расширен объемистый зоб. Средняя кишка сравнительно короткая, менее  $\frac{1}{3}$  всей длины кишечника. В конце передней или в начале средней кишки имеется инjekтер.

В дополнение к известным данным относительно строения кишечника личинок подсем. *Chironominae* (Gouin, 1946a, 1946b) мы можем сообщить следующее. У личинок *Parachironomus vitiosus* и *Lipiniella arenicola*, питающихся преимущественно водорослями, пищевод расширен небольшой зоб. При этом у второго из этих видов расширение одностороннее, и, таким образом, зоб асимметричен. Гуэн описал слепые выросты *Chironomus cingulatus* и *Eutanytarsus* sp., у которых они сходны. Однако пределах подсемейства эти образования сильно варьируют. Так, у *Parachironomus vitiosus* они развиты очень слабо, несколько длиннее они *Lipiniella arenicola*, наиболее же развиты у *Glyptotendipes* и *Chironomus*, которых располагаются в 3—4 яруса по 12—13 выростов в каждом.

У хищных личинок рода *Cryptochironomus* передняя кишка очень длинная, равная примерно половине длины всего кишечника. Она состоит из пищевода и большого зоба, тянущегося от I до IV брюшного сегмента (рис. 1, B). Гистологическое строение передней кишки сходно у всех чironомид, и личинки *Cryptochironomus* не представляют в этом отношении исключения. Просвет пищевода, глубоко вдающегося в кардиальный отдел, на участке, находящемся в середине этого отдела, сильно сужен. Здесь наблюдается сильное развитие кольцевой мускулатуры. Расширяется просвет пищевода только при прохождении пищи. Стенки впяченной части пищевода, прямая и возвратная, ограничивают обширный мышечный синус (рис. 2, A, B), и кровь, находящаяся в нем, придает ему кардиальному отделу красную окраску. Переднюю часть кардиального мешка образует зона клеток Кено, за ней следует так называемая шейка, или зона роста. Зона клеток Кено образует складку, нависающую над шейкой. Для клеток Кено у *Cryptochironomus* характерно сильное развитие рабдолия, ширина которого достигает  $\frac{1}{3}$  высоты клетки.

В общем по строению кардиального отдела личинки *Cryptochironomus* более близки к *Orthoclaadiinae*. Главное различие между ними заклю-

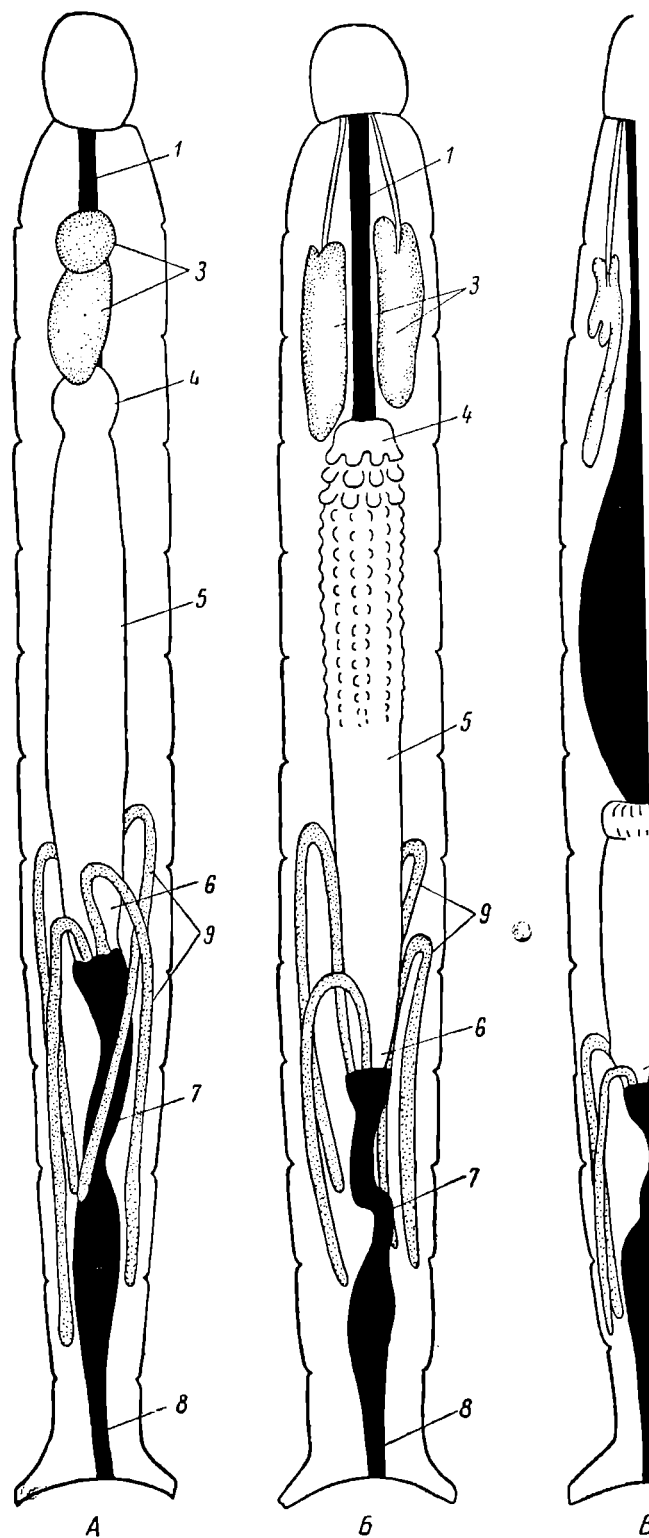


Рис. 1. Схемы строения кишечника

A — *Orthocladiinae* (*Procladius olivaceus*); Б — *Chironominae* (*Chironomus* ex gr. *defectus* Kieff); В — *Pelopiinae* (*Procladius* ex gr. *defectus* Kieff); 2 — зоб; 3 — слюнные железы; 4 — кардиальный отдел; 5 — ср. отдел; 6 — тонкая кишка; 7 — ректум; 8 — ректум; 9 — м:



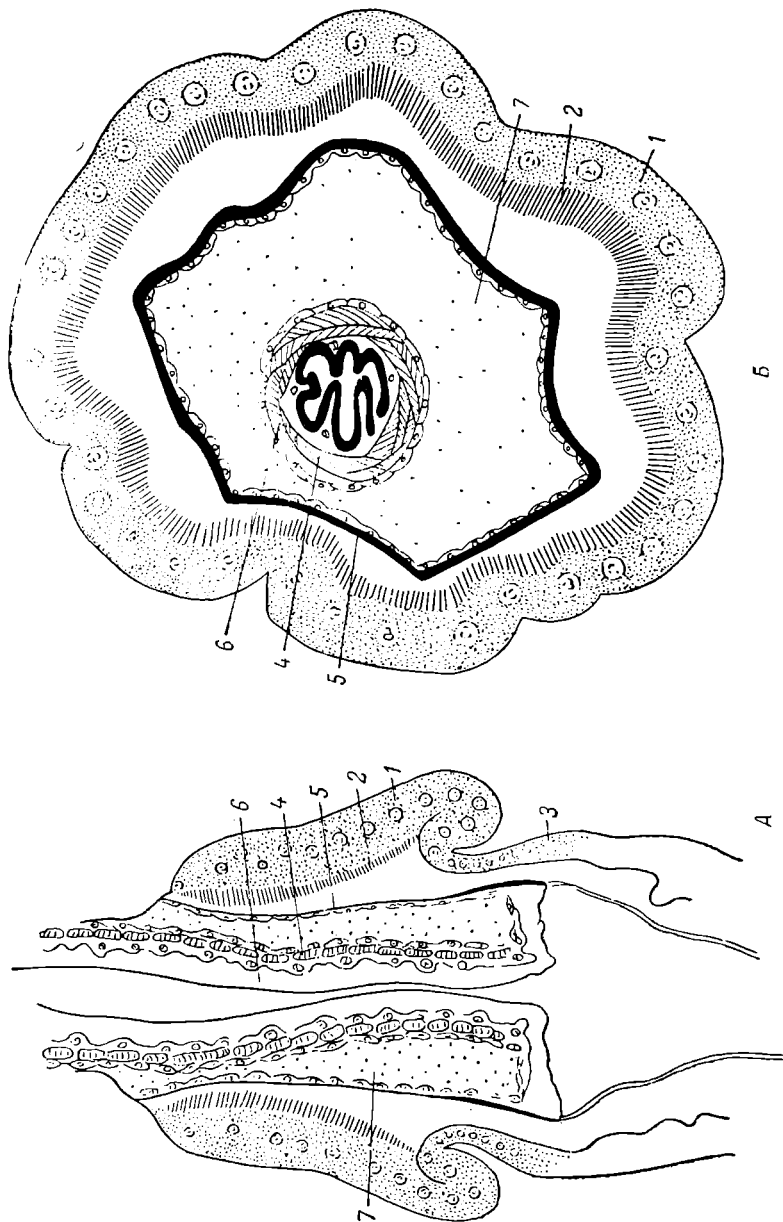


Рис. 2. Продольный (А) и поперечный (Б) разрезы кардинального отдела личинок *Sturioski gonimys*.  
 1 — зона клеток Кено; 2 — раблорий; 3 — шейка; 4 — прямая стенка впадения части пищевода; 5 — возвратная стенка впадения части пищевода; 6 — интима; 7 — кровный синус.

начальная стадия процесса переваривания белков. Таким образом наблюдения над перевариванием пищи живыми личинками и положительная вингидриновая реакция дают основание считать, что переваривание пищи у хищников начинается в зобу, в котором она пребывает продолжительное время.

У всех хирономид, кроме *Orthocladinae*, слюнные железы более симметричны и располагаются по сторонам пищевода. Их протоки видны сверху при вскрытии и ясно прослеживаются

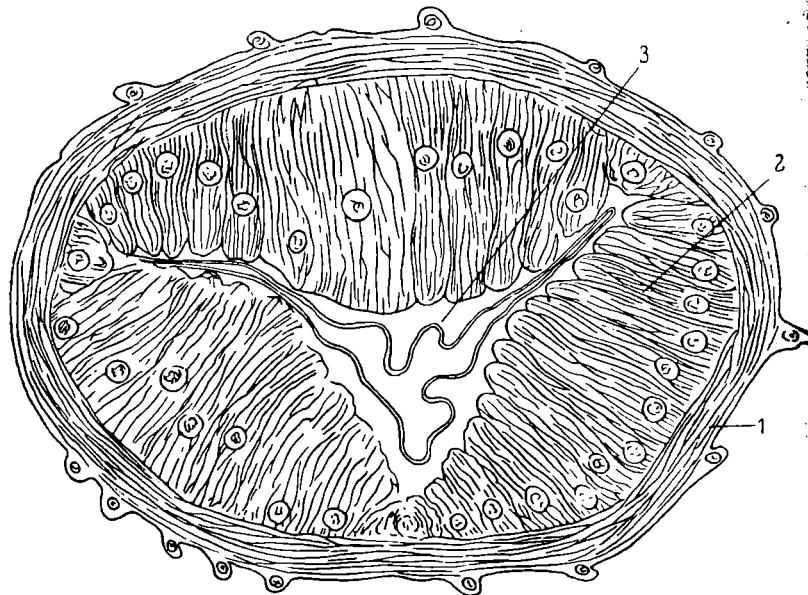


Рис. 4. Поперечный срез через среднюю кишку личинок *Pelopiinae* на уровне сфинктера (увел. 20×10).

1 — кольцевые мышцы; 2 — эпителиальные клетки; 3 — перитрофическая мембрана.

ловного отдела. Строение слюнных желез личинок хирономид характерно для каждого подсемейства. Но основных их типов два: это или мешковидные (*Orthocladinae* и *Pelopiinae*), или же пластинки (*Chironominae* и *Stomatopoda*). У *Orthocladinae* правая и левая железы резко различаются по размерам и по форме. Обе они расположены над пищеводом в полости II грудных сегментов, причем левая (меньшая) впереди правой (большой) (рис. 5, А, Б). Протоки их, изгибаясь, охватывают пищевод сзади и идут к голове под ним. У *Prodiamesa olivacea* парные протоки сливаются у гифофаринкса, у *Syndiamesa orientalis* — у основания головы. Каждая железа представляет собой мешок, стенки которого образованы эпителиальными клетками размером до 180 мк, плотно прилегающими друг к другу. В ограниченную ими полость поступает секрет, однородно окрашивающийся по Маллори в голубой цвет.

У *Pelopiinae* (рис. 5, В, Г) слюнные железы небольшие, округлые, их протоки очень короткие, вследствие чего железы не выходят за пределы первого грудного сегмента, тогда как у других хирономид они заполняют полость второго, а часто и третьего сегмента. Их парные

сливаются в середине головы. Внутреннее строение желез и секрет также, как у *Orthoclaadiinae*.

Слюнные железы *Chironominae*, кроме *Cryptochironomus*, расположены на груди II и III грудных сегментов, а их парные протоки проходят в голове на протяжении первого сегмента груди. Как сказано, строение

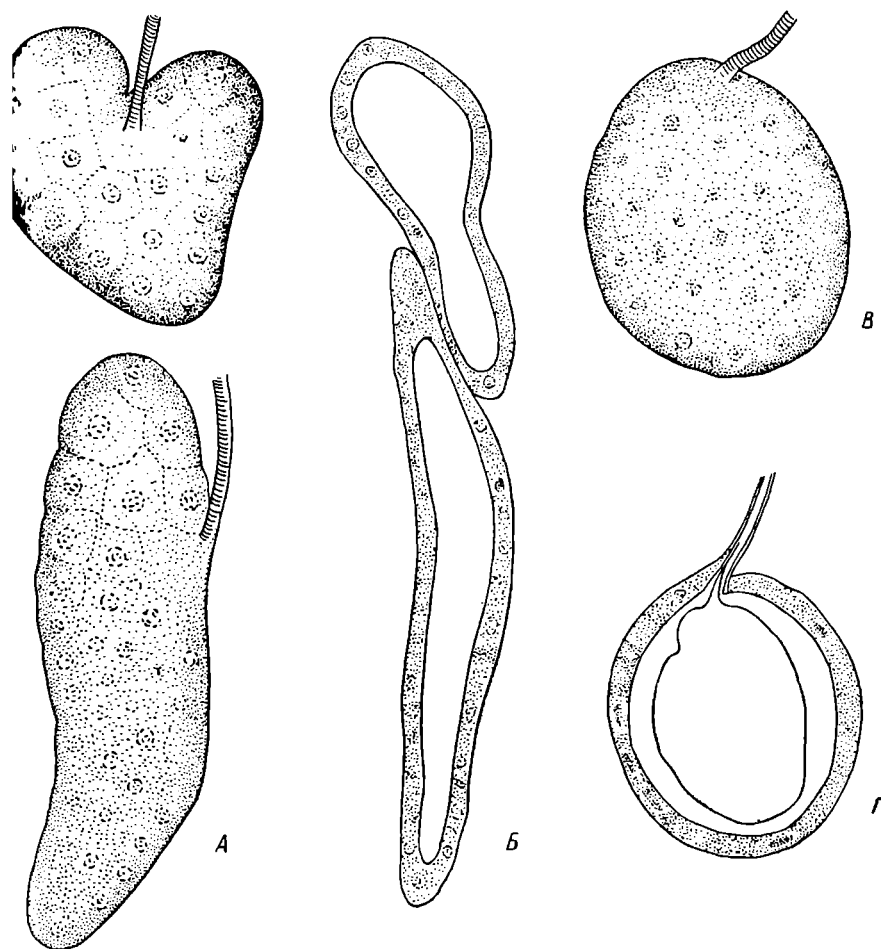


Рис. 5. Слюнные железы личинок хирономид.

А — *Orthoclaadiinae* (*Procladius olivaceus*), общий вид (увел.  $10 \times 5$ ); Б — то же, продольный срез (увел.  $10 \times 7$ ); Б' — *Pelotriinae* (*Procladius ferrugineus*) (увел.  $10 \times 5$ ); Γ — то же, поперечный срез (увел.  $10 \times 7$ ).

в этом подсемействе резко отличается от такового *Orthoclaadiinae* и *Pelotriinae*. Здесь железы представляют собой не мешочки, а пластинку, ширина которой равна высоте одной железистой клетки. Эти клетки располагаются по боковым краям железы. Середина же ее занята секретом (рис. 6, А, Б) и ограничена сверху и снизу клеточной оболочкой с тонким слоем протоплазмы. Общая форма железы удлинённая, с лопастевидными выростами. Секрет также окрашивается по Маллори однородно клубой цвет.

У *Cryptochironomus* слюнные железы в общем сходны с таковыми *Procladius* *Chironominae*. Их парные протоки несколько длиннее и проходят

к голове на протяжении второго и первого грудных сегментов. Слезная железа в принципе представляет собой такую же пластинку, как и у *Chironominae*, но слагающие ее клетки резко диморфны (рис. 6, Г), рядом с клетками такого же типа, какие составляют железы хирономов, в передней части железы имеется несколько (3—4) гигантских клеток (340·280 мк), видимых снаружи в виде лопасти. Ядра обычных клеток как бы висят на протоплазматической «ножке» и вдаются в полость наполненную секретом. У гигантских клеток также и ядра несколько больше, чем у обычных. Их секрет имеет вид блестящих капель, не растекшихся в воде, но не красящихся суданом III (реакция на жиры). При этом, он окрашивается в голубовато-сиреневый цвет, тогда как секрет обычных клеток — в оранжевый с черными гранулами.

У *Cryptochironomus vulneratus* правая и левая железы различны. Упоминает также и Пагаст (Pagast, 1932). В правой железе функционируют только четыре гигантские клетки, обычные же атрофированы. Передний проток этой железы волнистый (рис. 6, Г). Левая железа обрывается для *Cryptochironomus* размера.

Следует отметить, что у некоторых *Chironominae* также наблюдается некоторый диморфизм клеток, слагающих слюнные железы. Так, у *Chironomus* (рис. 6, Д) и *Polypedilum* несколько клеток передней железы заметно крупнее прочих. Однако ни у одного из исследованных нами представителей хирономин диморфизм клеток не выражен так, как у *Cryptochironomus*.

Для решения вопроса о пищеварительной функции слюнных желез мы исследовали их секрет на содержание протеаз. Нами применена следующая методика. Из стерилизованных 0.1%-м раствором салициловой кислоты личинок извлекались слюнные железы и собирались на стекле с помощью пипетки в капле дистиллированной воды. В одну каплю помещались железы с пяти особей. Затем железы растирались в воде стеклянной палочкой, капля этой жидкости наносилась на проявленную фотопленку, наносилась контрольная капля жидкости, оставшейся после вскрытия личинки в дистиллированной воде. Пленка помещалась в эксикатор и высушивалась в течение 48 час. Разжижение желатины фотопленки свидетельствует о наличии в слюнной железе протеаз. В контроле такого разжижения не наблюдалось ни разу. Повторность опытов для каждого подсемейства была пятикратной. Во всех исследованных железах были обнаружены протеазы. Это убедительно свидетельствует об участии слюнных желез в пищеварении.

Баудиш (Baudisch, 1963) отрицает наличие протеаз в слюнных железах личинок *Acricotopus lucidus*. Этот автор судил о наличии фермента по способности окрашенного кармином фибрина. Он помещал кусочки фибрина в слюнные железы, размятые в дистиллированной воде (30 слюнных желез собирались в одной пробирке). Контролем служили растворы трипсина, папаина и чистая дистиллированная вода. Результаты сравнивались через два часа. За это время, при комнатной температуре, фибрин в трипсине и папаине начинал перевариваться, а в слюнных железах и чистой дистиллированной воде не переваривался. Вывод, сделанный Баудишем из этих опытов, несколько поспешен, так как через два часа действие фермента не могло проявиться.

Как видно из наших опытов, срок наблюдения нужно было проводить хотя бы до 24 час. Замедление действия протеазы слюнной железы связано с малой концентрацией ее в растворе и, видимо, с меньшей ее активностью по сравнению с трипсином и папаином.

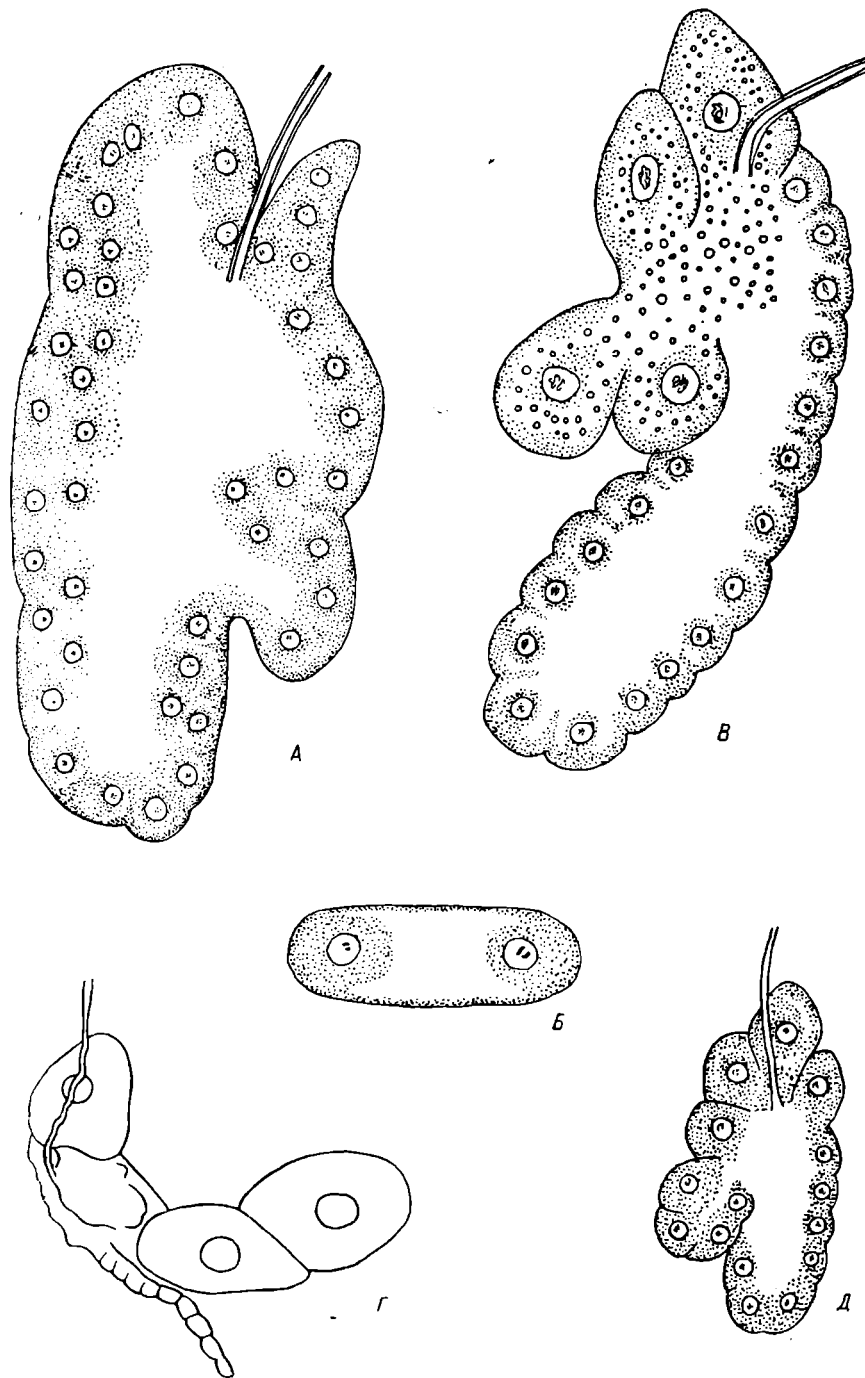


Рис. 6. Слюнные железы личинок хирономид.

A — *Chironomus plumosus*, общий вид; Б — то же, поперечный срез (схема);  
 Б — *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*; Г — *Cryptochironomus vulneratus*; Д — *Limno-*  
*chironomus nervosus*.

## ЛИТЕРАТУРА

- К о н с т а н т и н о в А. С. 1958. Биология хирономид и их разведение. Тр. С  
отд. ВНИОРХ, т. 5.
- Л у ф е р о в В. П. 1956. Некоторые данные о хищном питании личинок *Tendipes*  
Докл. АН СССР, т. 111, № 2.
- Ш и л о в а А. И. 1959. *Cryptochironomus ussouriensis* Goetgh. (= *nigridens* Tsch  
и некоторые данные по его биологии. Тр. Инст. биол. водохр., вып. 3 (5)
- Ш и л о в а А. И. 1965. Метаморфоз *Parachironomus vitiosus* Goetgh. и некот  
данные по его биологии. В сб.: Планктон и бентос внутренних водохр.,  
«Наука», М.—Л.
- B a u d i s h W. 1963. Chemisch-physiologische Untersuchungen an den Speiche  
sen von *Cricotopus lucidus*. 100 Jahre Landwirtsch. Inst. d. Univ. Halle.
- G o u i n F. 1946a. Recherches morphologiques sur le mesenteron et proctodeum  
larves de Chironomides. Arch. Zool. exp. gen., t. 84, Paris.
- G o u i n F. 1946b. La cardia de l'intestin larvaire de quelques Chironomides  
importance pour la systematique. (*Diptera*, Nematocères). Rev. franc. t.  
t. 13, Paris.
- M i a l l L. and A. H a m m o n d. 1900. The structure and life-history of the H  
quin Fly (*Chironomus*). Oxford.
- P a g a s t F. 1932. Über die Metamorphosestadien von *Chironomus vulneratus*  
(Gruppe *Cryptochironomus* s. str.) Konowia, T. 11.
- P i e r s o n M. 1956. Contribution à l'histologie de l'appareil digestif de *Chiron*  
*plumosus* L. Ann. Sci. nat., (Zool.), v. (11) 18. Paris.
- V i g n o n P. 1899. Sur l'histologie du tube digestif de la larve de *Ch. plumosus*.  
Sci., v. 28, Paris.

## ЖЕЛЕЗЫ ЛИЧИНОК РУЧЕЙНИКОВ.

## СООБЩЕНИЕ III. ПРЯДИЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Шелкоотделительную функцию у ручейников, как и у многих других насекомых, выполняют лабиальные железы. По своему строению они сходны с шелкоотделительными железами гусениц бабочек. Это парные, трубчатые железы, расположенные по обеим сторонам и несколько вентрально от кишечника. Дистальный конец желез располагается близ дистального клапана (рис. 1). Впеди, на уровне субментума, парные трубки сливаются, образуя непарный выводной проток, открывающийся наружу отверстием, расположенным на вершине нижней губы. Длина желез варьирует. У большинства видов они в 2—3 раза превосходят длину личинки и поэтому раздуваются в полости тела многочисленными петлями и сложнопереплетенными клубками. Так, у *Limnophilidae* дистальный раздел желез сильно извитой (рис. 2). Средний раздел (на уровне I—IV брюшных сегментов) образует два прямых колена. У личинок *Polycentropodidae* петли более равномерно распределяются по всей длине желез (рис. 3). У *Hydropsyidae* железы образуют только три прямых колена (рис. 4). У *Leptoceridae* длина их меньше длины тела или равна ей, поэтому они или совершенно прямые (*Leptocerus annulicornis*), или слегка извитые (*Mystacides vigicornis*, *Triaenodes bicolor*) (рис. 5).

В прядильных железах различают: продуцирующий отдел, парный выводной проток, прессующий аппарат и непарный выводной проток.<sup>1</sup>

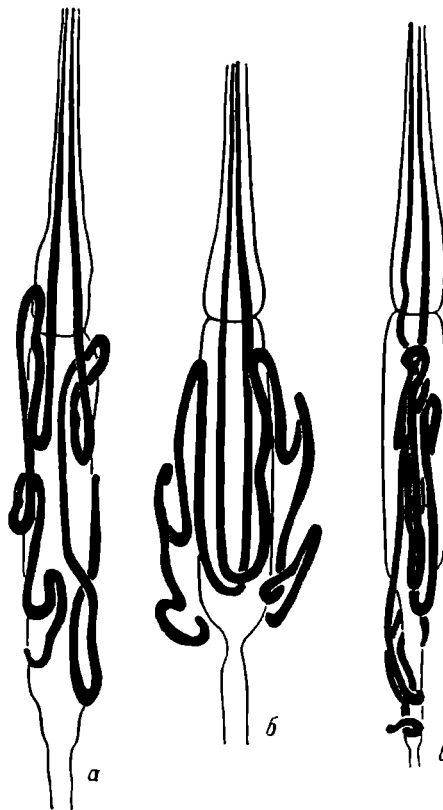


Рис. 1. Прядильные железы личинок семейства *Phryganeidae*.

a — *Phryganea grandis* L.; б — *Agrypnia pagellana* Curt.; в — *Oligostomis reticulata* Hag.

<sup>1</sup> Авторы, изучавшие механизм шелкоотделения у личинок *Trichoptera* (Alm, 1936; Brickenstein, 1955; Haller, 1948), принимают по аналогии с чешуекрылыми подразделение парных отделов прядильных желез на продуцирующий и выводный.

«Продуцирующий толстый ее участ от 0.5 до 1.5 мм. желез сильно ут В месте соедине «волоочильня», кс лых. На попереч



Рис

$$\begin{array}{l} a \rightarrow \\ \theta \rightarrow \end{array}$$

(рис. 6). На е ставляет собо волочи́льни. Н ному концу к Другим своим ней губы. Сп хитиновые пла выми мышцам ставляет собо ходит в корот кула несет сп

Однако их исследование выводящего отдела терминалы «продукты»



» отдел занимает большую часть железы. Это с...  
 ж. Его диаметр колеблется у исследованных нами в...  
 На уровне I брюшного—III грудного сегментов тр...  
 энчаются и превращаются в парные выводные про...  
 ия последних располагается прессующий аппарат...  
 которая по своему строению сходна с таковой чешуе...  
 ном срезе просвет волоочильни имеет форму полуме...

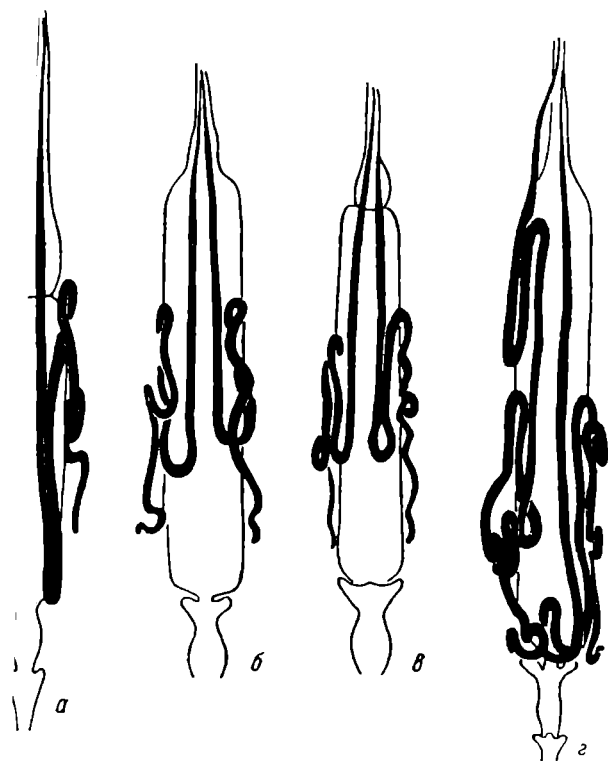


Рис. 2. Прядильные железы личинок семейства *Limnophilidae*.

*Anobolia sororcula* McL.; б — *Limnophilus stigma* Curt.;  
*Stenophylax rotundipennis* Br.; г — *Glyptotaelius pellucidus* Retz.

е дорсальной стенке располагается рахис, который п...  
 ) плотную хитиновую пластинку, тянущуюся вдоль...  
 а поперечном срезе рахис имеет форму пестика, к дист...  
 оторого прикреплены две верхние мышцы-расширит...  
 концом мышцы прикрепляются к дорсальной стенке в...  
 ава и слева от рахиса расположены две менее плот...  
 стинки, соединенные соответственно с правой и левой б...  
 и-расширителями. Вентральная стенка волоочильни п...  
 ю хитинизированный желоб. Впереди волоочильни п...  
 кий непарный выводной проток. Выстилающая его к...  
 иральные утолщения.

дования и наши данные убеждают в том, что эпителиальные кл...  
 ла также производят секрет. Поэтому в последующем излож...  
 ирующий» и «выводящий» мы ставим в кавычки.

Полость железы на поперечном разрезе ограничена двумя клетками,  
 поверхности которых, обращенные в полости тела и железы, имеют форму  
 пестигранников. Полость железы выстлана кутикулярной интимой.  
 Цитоплазма плотная, гранулированная. Ядра клеток «продуцирующего»  
 отдела очень крупные, сильно разветвленные. Просвет проводящего от...

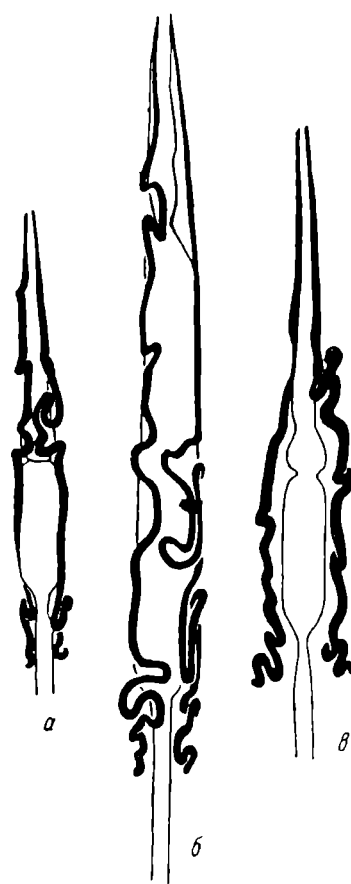


Рис. 3. Прядильные железы личинок семейства *Polycentropodidae*.

а — *Cyrnus flavidus* McL.;  
 б — *Neureclipsis bimaculata* L.;  
 в — *Holocentropus dubius* Steph.



Рис. 4. Прядильные железы личинок *Hydropsyche ornata* McL.

дела железы, как и «продуцирующего», ограничен двумя клетками, кото-  
 рые, однако, имеют соответственно меньшие размеры. Их ядра слабо раз-  
 ветвленные или овальные.

Эпителиальные клетки, расположенные вокруг непарного выводного  
 протока, имеют форму и структуру, отличные от клеток парных отделов  
 железы. Их эпителий призматический. На поперечном срезе видны одно-  
 временно не 2, а 8—10 клеток. Цитоплазма рыхлая, вакуолизированная.  
 Ядра овальные или яйцевидные, богатые хроматином, располагаются  
 в базальной части клеток. На тотальном препарате прядильной железы  
 в области непарного выводного протока заметно грушевидное вздутие,

образованное за счет утолщения э (*Limnophilus flavicornis*) или подра:

Каких-либо придаточных желез чиннок ручейников не обнаружено.

Шелковая нить у ручейников д прядильной железы. Исключение с *centropodidae*, выпрядающие шелко Альм (Alm, 1926) и Брикенштейн

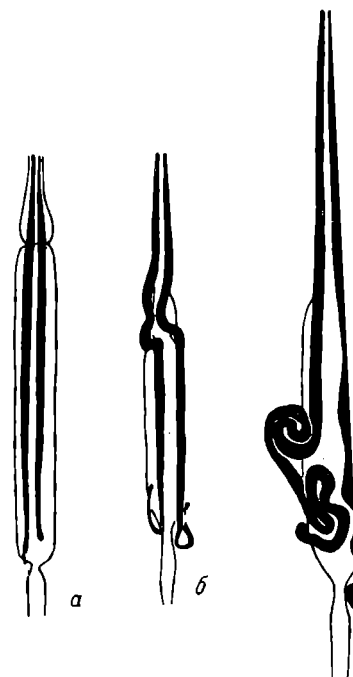


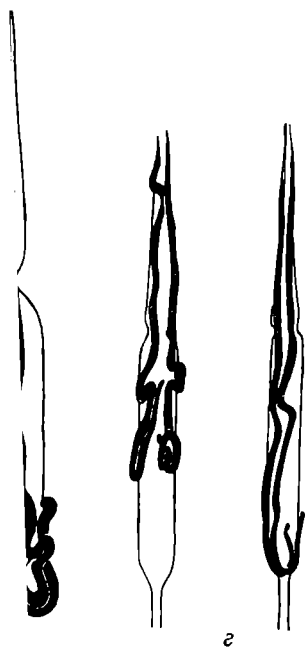
Рис. 5. Прядильные железы ли *ceridae*.

*a* — *Mystacides longicornis* L.; *б* — *L. a* — *Oecetis furva* Ramb.; *в* — *T*

лабиальные железы *Neureclipsis*, объясн железы у них не идентичны. Они разли рактеру продуцирующего секрета. Боле тывает главным образом секрет, крася составляющий основу нити. Секрет, крас который авторы считают склеивающим I абдоминального сегмента, т. е. в пр тонким слоем он облекает основную мас витая трубка продуцирует главным об На примере личинок *Neureclipsis* Бри казала, что с помощью именно этого го. прикрепляется к субстрату. Изредка нити бок секрета, красящегося азаном в кра он является производным тибциальных ж достаточной клейкостью, чтобы прикреп какого-либо специального вещества.

питателя. Оно может быть целым, деленным на лопасти (*Silo pallipes*), аналогичных железам Лионе, у

ойная, в соответствии с парностью оставляют личинки семейства *Polypedilum*, состоящую из одной нити (Brickenstein, 1955), исследовавш



8

9

личинки семейства *Leptoceridae*

*Leptocerus annulicornis* Steph.;  
*Leptocerus bicolor* Curt.

ают это тем, что правая и левая отличаются по длине, диаметру и характеру секрета. У *Leptocerus annulicornis* сильно развитая трубка вырабатывает секрет, окрашенный азаном в красный цвет. У *Leptocerus bicolor* секрет, окрашенный азаном в голубой цвет, появляется только на уровне выводящем отделе железы. Очень слабо развит секрет, окрашенный в красный цвет. Слабее развит секрет, окрашенный в голубой цвет. Секрет, окрашенный в голубой цвет, кенштейн экспериментально доказал, что секрет прядильной нити прикрепляется с помощью глицерина к субстрату без помощи

Из ручейников с двойной прядильной нитью лучше других изучены виды *Hydropsyche* (Alm, 1926; Glasgow, 1936; Haller, 1948; Sattler, 1958). Все перечисленные авторы отмечали, что обе железистые трубки *Hydropsyche* совершенно идентичны. Склеивающий секрет располагается по всей длине железы. Он окружает прядильный секрет в «продуцирующем» отделе толстым слоем, в проводящем — едва заметной каймой. Кроме того, Альм, Глэзгоу и Заттлер наблюдали на поперечных срезах железы концентрические наслоения прядильного секрета. Глэзгоу считает слоистость артефактом, так же как и канал в центре цилиндра секрета. Заттлер не соглашается с этим мнением и указывает, что промежутки между концентрическими слоями заполнены голубым склеивающим секретом.

Секреция лабиальных желез ручейников изучалась нами на личинках *Limnophilus rhombicus*, *Phryganea grandis* и *Hydropsyche ornatula*. Было произведено гистохимическое исследование лабиальных желез на рибонуклеиновую кислоту и на углеводы. Мы остановились именно на этих реакциях потому, что шелкоотделительный аппарат ручейников очень близок к таковому чешуекрылых, прядильный секрет которых белкового происхождения, а склеивающий — углеводного. Рибонуклеиновая кислота выявлялась по методу Браще, основанному на сравнении двух препаратов, один из которых обрабатывается рибонуклеазой, растворяющей РНК, а другой на то же время и при той же температуре помещался в дистиллированную воду (37°, 1 час). Объекты фиксировались смесью Гелли, изготовленные препараты после обработки рибонуклеазой или дистиллированной водой окрашивались метиловым зеленым — пиронином по Унна. В результате РНК окрашивалась в интенсивный красно-фиолетовый цвет, а ядерный хроматин — в зеленый.

Гликоген определялся по методу Шабадаша. Объекты фиксировались смесью Шабадаша. Препараты обрабатывались реактивом Шиффа с последующей докраской лихтерюном. В результате реакции гликоген давал сиреневатое окрашивание.

Серии срезов, изготовленные из целых личинок, дали возможность проследить по отделам накопление и распределение в железе прядильного и склеивающего секретов.

У личинок *Limnophilus rhombicus* обе железы одинаковой длины, очень незначительно различаются по диаметру и совершенно идентичны по характеру продуцируемого секрета. На протяжении всего «продуцирующего» отдела плазма железистых клеток окрашена в интенсивно красно-фиолетовый цвет, что указывает на присутствие в клетках большого количества РНК. Масса секрета гомогенна и равномерно окрашена в тот же цвет, что и плазма железистых клеток, но тон окраски более светлый (рис. 7).

При переходе «продуцирующего» отдела в «выводящий» на уровне II—III грудных сегментов существенных изменений в гистологической картине не наблюдается. Плазма эпителиальных клеток окрашена не столь интенсивно, хотя еще содержит значительное количество РНК. Секрет, заполняющий просвет железы, остается гомогенным. Какого-либо слоя иначе красящегося вещества, окружающего основную массу секрета, как это описано, например, для *Hydropsyche*, у *L. rhombicus* не наблюдается.

На уровне I грудного сегмента — гулярного склерита содержание РНК в плазме железистых клеток незначительно. Изменений в структуре секрета не наблюдается, но тон его окраски изменяется от красно-фиолетового до чистого красного.

Реакция на гликоген дала возможность выявить второй, предположительно склеивающий секрет, также производимый лабиальными желе-

зами. В «продуцирующем» отделе гликоген не обнаружен. Он появляется на уровне III грудного сегмента, т. е. в области, где «продуцирующий» отдел суживается и переходит в «выводящий». Первоначально реакция на гликоген дает только часть клетки и соответственно часть секрета, лежащая против этого участка. Гликоген диффузно проникает в белковый секрет и смешивается с ним, а не накапливается в полости железы в таком виде. Срезы, сделанные на уровне I грудного сегмента—гуляры склерита, показывают, что гликоген секретируется всеми клетками железы и вся масса белкового секрета им пропитана.

Таким образом, клетки «продуцирующего» отдела выделяют толстую белковую основу нити. Гликоген продуцируется клетками «выводящего» отдела. Так как гликоген не накапливается в лабиальной железе в таком виде, а полностью смешивается с белковой основой нити, он не может служить личинке в качестве секрета, приклеивающего нить к субстрату, как это описано Брикенштейн для *Neureclipsis*. Возможно, гликоген придает нити достаточную клейкость, чтобы она могла прикрепляться к субстрату без помощи какого-либо дополнительного секрета.

В лабиальных железах *Phryganea grandis*, в отличие от *Limnophilus rhombicus*, *Neureclipsis bimaculata* и *Hydropsyche ornatula*, обнаружен секрет трех типов. Окраска метиловым зеленым—пиронином дает возможность наблюдать, что правая и левая железы совершенно идентичны по размерам и по характеру продуцируемого секрета. В «продуцирующем» отделе плазма клеток содержит большое количество РНК. Секрет гомогенный и, судя по его красно-фиолетовой окраске, белковой природы (рис. 8). Таким образом, в «продуцирующем» отделе лабиальных желез *Phryganea grandis* наблюдается та же гистологическая картина, что и в железах *Limnophilus rhombicus*. Однако при переходе «продуцирующего» отдела в «выводящий» гомогенность секрета нарушается. Вокруг белкового стержня появляется узкая каемка из секрета небелкового характера, окрашенного в светло-желтый цвет. Железистые клетки содержат значительное количество РНК, но в части, обращенной к потоку, появляется радиальная структура, также красящаяся в светло-желтый цвет (рис. 9). Вероятно, светло-желтая окраска обращенной к потоку части железистых клеток обусловлена скоплением здесь небелкового секрета. По мере продвижения вдоль «выводящего» отдела к прессующему аппарату количество РНК в цитоплазме железистых клеток резко падает, а первоначально узкая светлоокрашенная зона радиальной структуры значительно расширяется (рис. 10). Соответственно увеличивается и толщина небелкового слоя.

Кроме описанных выше секретов, в лабиальных железах *Phryganea grandis* обнаружен гликоген. Он вырабатывается в небольшом количестве эпителием проксимального участка «продуцирующего» отдела. У личинок *Ph. grandis* гликоген не накапливается в полости железы в чистом виде. Он смешивается с белковым секретом, так же как это наблюдало в лабиальных железах *Limnophilus rhombicus*, — но, в отличие от последнего, в железах *Phryganea grandis* гликоген продуцируется в значительно меньшем количестве, о чем можно судить по интенсивности реакции с реактивом Шиффа.

У *Hydropsyche ornatula* выпрядаемая нить, как у *Limnophilus* и *Phryganea*, двойная, а это означает, что правая и левая железы идентичны по характеру продуцируемого секрета. В прядильных железах *Hydropsyche* содержится как белковый секрет, так и углеводный. Альтман, Глэзгоу, Заттлер совершенно справедливо указывают, что склеивающий секрет располагается по всей длине железы, а следовательно, он выделяет

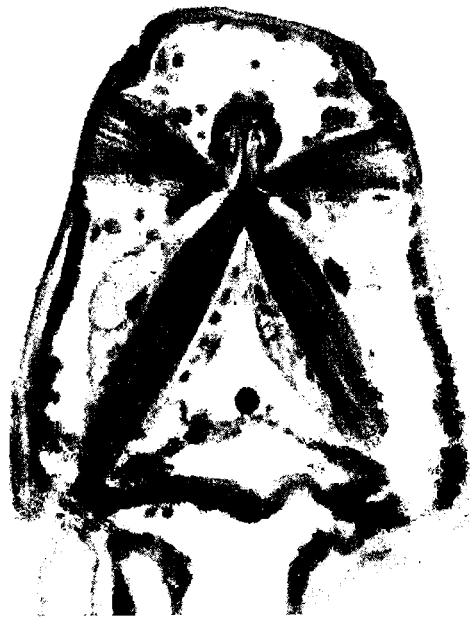


Рис. 6. Поперечный срез прессующего аппарата личинки *Ocetis furva* Ramb. (увел. 10×90).

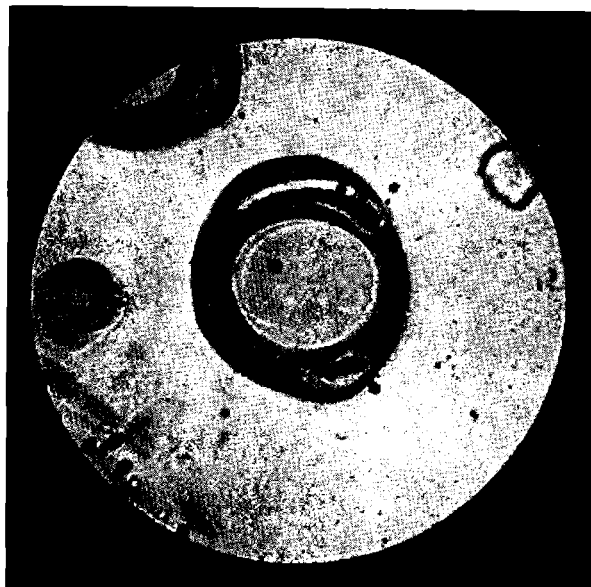


Рис. 7. Поперечный срез «продуцирующего» отдела прядильной железы *Limnophilus rhombicus* L. на уровне IV абдоминального сегмента (увел. 10×90).

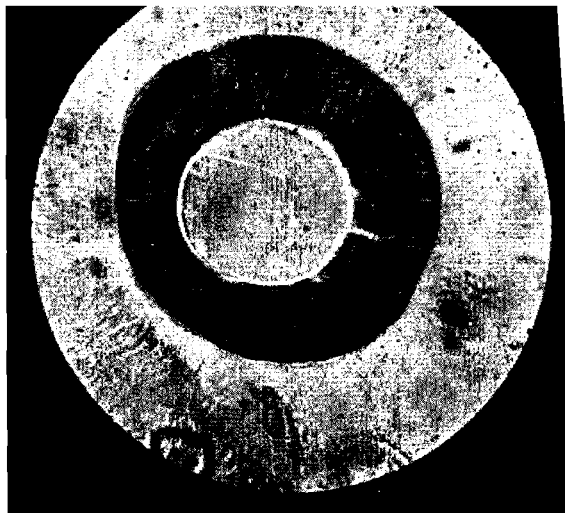


Рис. 8. Поперечный срез «продуцирующего» отдела  
прядильной железы *Phryganea grandis* L. на уровне  
IV абдоминального сегмента (увел. 10×90).



Рис. 9. Поперечный срез «выводящего» отдела пря-  
дильной железы *Phryganea grandis* L. на уровне I  
грудного сегмента (увел. 10×90).

Рис. 10. Поперечный срез «выводящего» отдела  
прядильной железы *Phryganea grandis* L. на уровне  
гулярного склерита (увел.  $10\times 90$ ).

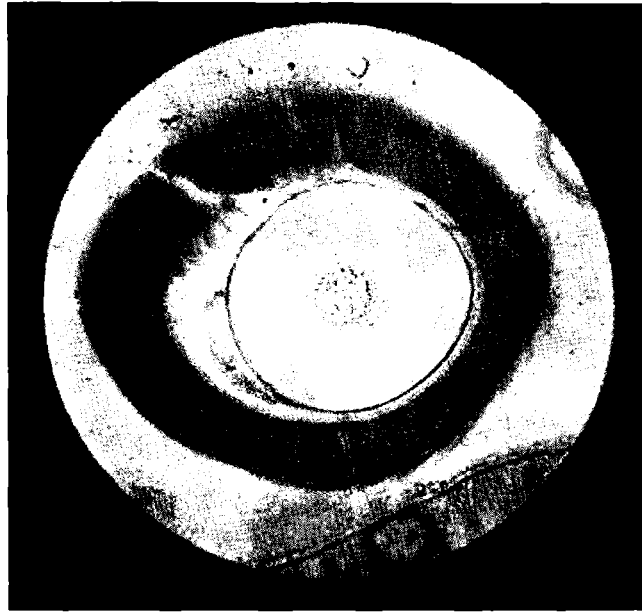


Рис. 11. Поперечный срез «производящего» отдела  
прядильной железы *Hydropsyche ornatula* McL. на уровне  
V абдоминального сегмента (увел.  $10\times 90$ ).





продуцирующим» отделом, а не «выводящим», как это имеет место у *Limnophilus* и *Phryganea*. Топография секретов следующая: в центре цилиндра расположен белковый стержень (рис. 11). Его окружает слой секрета, держащего гликоген. Затем следует зона чисто белкового секрета, тонкий слой секрета с гликогеном и, наконец, снаружи еще белковый слой. Мы не обнаружили толстого слоя гликогена, который, как утверждают Альм, Глэзгоу и Заттлер, облекает секрет в «продуцирующем» отделе толстым слоем. На наших препаратах цилиндр секрета в этом отделе идет снаружи белковым слоем, и только на уровне I грудного сегмента удается заметить тонкую пленку гликогена, покрывающую нить снаружи. Так как слоистость выпрядаемой нити прослеживается на всем протяжении железы, допустимо предположить, что, в отличие от прочих исследованных видов, у личинок *Hydropsyche* и белок и гликоген вырабатываются «продуцирующем» отделе, клетки которого выделяют белок и гликоген поочередно, тогда как эпителиальные клетки так называемого «выводящего» отдела продуцируют только гликоген.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Alm G. 1926. Beiträge zur Kenntnis der netzspinnenden Trichopterenlarven in Schweden. Int. Rev. d. gesam. Hydrob. u. Hydrogr., Bd XIV, H. 5/6.
- Glückstein C. 1955. Über den Netzbau der Larve von *Neureclipsis bimaculata* L. (*Trichoptera, Polycentropidae*). Abhandl. Bayer. Acad. Wiss., Math. naturwiss. Kl., № 69.
- Lasgowski J. 1936. Internal anatomy of a Caddis (*Hydropsyche calonica*). Quart. Journ. micr. Sci., v. 79.
- Salter P. H. 1948. Morphologische, biologische und histologische Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose der Trichopteren. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Bd. XXI, H. 3.
- Zattler W. 1958. Beiträge zur Kenntnis von Lebensweise und Körperbau der Larve und Puppe von *Hydropsyche* mit besonderer Berücksichtigung des Netzbau. Zeitschr. Morph. u. Ökol. Tiere., Bd. 47, H. 2.

О МЕТОДИКЕ ИЗМЕРЕНИЯ ЭЛЕКТРОПРОВОДНОСТИ  
ВОДНЫХ МАСС ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В последние годы Институтом биологии внутренних вод АН СССР в связи с изучением распределения планктона и микрофлоры волжских водохранилищ, а также скорости самоочищения их вод в широком масштабе исследуются водные массы этих водоемов. В работах, посвященных этому вопросу (Казаровец, 1960; Безлер, 1962; Ершова, 1962, 1965; Буторин, Бакулин, 1963; Буторин, 1965а, 1965б; Литвинов, 1965; Рутковский, 1963; Эдельштейн, 1963, 1965), в качестве основного показателя водной массы принималась удельная электропроводность воды. Определение электропроводности в этих исследованиях производилось по единой методике однотипными приборами, описание которых не опубликовано. В настоящей статье обобщается накопленный в Институте опыт измерения электропроводности воды, дается характеристика приборов и методов, анализируются источники возможных ошибок и оценивается степень достоверности получаемых с помощью этой методики величин электропроводности.

Конструктивные особенности приборов и ряд отклонений от общепринятой методики измерения электропроводности вызваны, с одной стороны, гидрохимическим обликом вод исследуемого района, а с другой — спецификой сбора полевых материалов во время синхронных съемок водохранилищ (Буторин, 1965б). Воды верхневолжских водохранилищ относятся к кальциевой группе вод карбонатного класса (Алекин, 1953) при общей минерализации менее 400 мг/л. Их удельная электропроводность в течение года колеблется в пределах 40—400 мсим./см.<sup>1</sup> Массовые измерения электропроводности при синхронных съемках производились и в лаборатории — в пробах воды, и в полевых условиях — с судна, а в зимний период со льда.

**Приборы.** Для измерения электропроводности воды в Институте используются три типа приборов: стандартная ячейка, термокапнам и термокапнафон.

**Стандартная ячейка** Х-38, выпускаемая промышленностью в комплекте с реохордным мостом Р-38, имеет емкость 50 см<sup>3</sup> и заключенные в ней платиновые электроды покрыты платиновой черн

<sup>1</sup> Укажем на имеющуюся в литературе путаницу в наименовании и обозначении единицы удельной электропроводности воды (обратный ом, ом<sup>-1</sup>,  $\kappa$  и т. д.). В международной системе единиц (Чертов, 1963) единица электропроводности называется менс и имеет обозначение сим.  $(1 \text{ сим.} = \frac{1}{\text{ом}})$ , поэтому электропроводность природных вод целесообразно выражать в микросименсах и обозначать эту величину  $\mu\text{сим.}$  ( $1 \mu\text{сим.} = 1 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1}$ ), а удельную электропроводность —  $\mu\text{сим./ом.}$

Площадь электрода около 4 см<sup>2</sup>. Ячейкой пользовались при определении электропроводности в пробах воды на судне и в лаборатории. Обычно между отбором проб воды в рейсе и лабораторным их исследованием прошло не более 7—10 суток. Специальной проверкой было установлено, что при хранении проб в течение 7—10 суток электропроводность воды практически не меняется (наблюдавшиеся изменения электропроводности в 1.5—2 раза меньше возможной ошибки метода). Использование прибора в экспедиционных условиях вызвало ряд отклонений от правил эксплуатации:

1) не производилось платинирование электродов, однако достаточно точные определения каппацитета ячейки позволяли учесть ошибки, вызванные изменением степени покрытости электродов платиновой чернью;

2) питание моста Р-38 в рейсах осуществлялось от аккумуляторов через преобразователь ОП-120, поэтому измерения проводились на переменном токе 127/220 в с частотой 50 гц, а не 500 гц, как требуется по паспорту;

3) приведение к температуре 18.0° С делалось не с помощью термостата, путем измерения температуры воды в пробе термометром с точностью 0.1° и последующим пересчетом по таблице, заимствованной из работы И. Долгова (1954).

**Термокаппаметр** ТКМ изготовлен экспериментальной мастерской Института и используется для измерения электропроводности температуры воды непосредственно в водоеме. Electroдами в этом приборе служат такие же платиновые пластинки, как и в стандартной ячейке. Они жестко крепятся к верхней крышке оправы ТКМ при помощи изогнутых трубок из органического стекла, внутри которых гидроизолированы проводники. Оправа ТКМ съемная, цилиндрическая, диаметром 105 мм высотой 150 мм, выполнена из оргстекла и имеет многочисленные отверстия, обеспечивающие необходимый водообмен внутри ТКМ. Погружается ТКМ в воду на четырехжильном кабеле, сплетенном из провода МВГ-0.5, длиной около 25 м. Приемником служит мост Р-38 с питанием от аккумуляторов через преобразователь ОП-120. Датчик температуры — полупроводниковое термосопротивление ММТ-4 — вмонтирован в крышку прибора. Его сопротивление измеряется мостом МВУ-49. По величине сопротивления при помощи тарировочной таблицы вычисляется температура воды (с точностью 0.1°).

Измерения термокаппаметром производятся следующим образом. После необходимой регулировки мостов Р-38 и МВУ-49 прибор опускается на дно водоема и по разметке, нанесенной на кабель, определяется глубина вертикали. Затем производится одновременный отсчет величин сопротивлений по обоим мостам, соответствующий электропроводности и температуре воды у дна (точнее, в слое 5—10 см над дном), и прибор медленно поднимают к поверхности при включенных схемах. Такой порядок работы прибором, ввиду его малой инерционности, позволяет составить не только детальное представление о вертикальном распределении измеряемых элементов, как и их непрерывная автоматическая регистрация. Подобное зондирование двадцатиметровой вертикали и непосредственно следующая за ним обработка полученных данных по таблицам с применением логарифмической линейки занимают не более 8—10 минут. Таким образом, применение термокаппаметра не только позволило более подробно исследовать водную толщу по вертикали, но и в 2—3 раза сократить продолжительность труда наблюдателя, что особенно существенно во время синхронных съемок.

которого и находятся измеряемые нами сопротивления воды, не превышает  $\pm 1.5\%$ .

Ошибка  $\delta_t$ , связанная с принятой точностью измерения температуры термометром для воды и термистором ( $\pm 0.1^\circ$ ), незначительна (табл. 1).

Коэффициент  $K_t$  определялся нами по таблице, помещенной в раб. Г. И. Долгова (1954). Эта таблица рассчитана по формуле:

$$K_t = \frac{1}{1 + C(t - 18)},$$

где  $t$  — температура исследуемой воды, а коэффициент  $C$  принят равен 0.023.

Опытным путем установлено (Pleissner, 1909; Гортиков, 1936; Smi 1962), что коэффициент  $C$  с увеличением температуры воды от  $0^\circ$  до  $30^\circ$  возрастает от 0.021 до 0.027.

Т а б л и ц а

Возможные ошибки (в %) в определении электропроводности ( $\delta_t$ ) при ошибке измерения температуры воды  $\pm 0.1^\circ$

$t, ^\circ\text{C}$	Электропроводность воды, $\mu\text{сим./см}$				
	50	100	200	300	400
1	$\pm 0.5$	$\pm 0.4$	$\pm 0.4$	$\pm 0.4$	$\pm 0.3$
18	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$
30	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$	$\pm 0.2$	$\pm 0.3$	$\pm 0.3$

мена переменного коэффициента постоянным (0.023) в диапазоне температур, при которых проводились измерения электропроводности стандартными ячейками и ТКМ, могло вызвать ошибку более  $\pm 2.0\%$ . При температуре воды  $0.0-1.0^\circ$  эта ошибка могла бы превышать  $\pm 5\%$ . Указанные ошибки могут иметь несколько иные значения, так как при вычислении мы использовали значения коэффициента  $C$ , полученные не для вожских вод.

масс, а для вод Ангары и некоторых рек Германии и США, близких к вожским водам по химическому составу.

Источником наибольшей ошибки при измерении электропроводности воды является способ определения емкости прибора. Это связано с тем, что при тарировке приборов 0.02N раствором KCl измерения сопротивлений производились в диапазоне менее 30 ом, для которого в порт моста Р-38 указывается возможная погрешность  $\pm 5.0\%$  ( $\delta_a$ ). В стоящее время тарировка производится 0.01N раствором KCl, что снижает возможную погрешность до 1.5%.

Исходя из проведенного анализа источников возможных ошибок можно теоретически подсчитать максимально возможную погрешность метода в целом, дающую представление об ошибке в определении абсолютной величины электропроводности ( $\Delta_{\text{абс.}}$ ). Эта погрешность складывается из перечисленных ошибок ( $\Delta_{\text{абс.}} = \delta_{R_t} + \delta_{K_t} + \delta_a$ , где  $\delta_{K_t} = \delta_t + \delta_c$ ) и составляет  $\pm 9.0\%$ . Если синхронная съемка выполняется одним прибором с одной емкостью,  $\delta_a$  постоянна в каждом определении и ею можно пренебречь при сопоставлении между собой величин электропроводности воды на станциях данной съемки. В таких случаях максимально возможная погрешность метода ( $\Delta_{\text{абс.}} + \delta_{R_t} + \delta_{K_t}$ ) составляет  $\pm 4.0\%$ .

Имеющийся в нашем распоряжении большой материал по определению электропроводности вод Рыбинского и Горьковского водохранилищ дает нам возможность, кроме теоретического расчета максимально возможной погрешности, определить среднюю фактическую ошибку метода. Для этого вновь вернемся к рис. 1. Правая группа точек построена по данным 59 параллельных определений электропроводности воды, произведенных

ных стандартной ячейкой и ТКМ. Уравнение прямой  $I$ , рассчитанное для этого поля точек по способу наименьших квадратов, имеет вид  $x' = 0.993x - 5$ . В идеальном случае, т. е. при абсолютно безошибочном определении электропроводности тем и другим прибором, это уравнение должно иметь вид  $x' = x$ . Значение коэффициента 0.993 полученного уравнения весьма близко к 1.0, что говорит о том, что имеющийся в нашем распоряжении ряд неслучаен и достаточен. Свободный член уравнения (5  $\mu\text{сим./см}$ ) вызван ошибкой в определении емкостей ячейки и ТКМ, а разброс точек около прямой — ошибкой измерения электропроводности. Среднеквадратичное отклонение точек от прямой равняется  $\pm 2.4 \mu\text{сим./см}$ , или  $\pm 1.8\%$ .

При измерениях электропроводности воды «обсохшими» полевыми приборами, кроме ошибки в определении абсолютного значения (завышение на 20%), возрастает и относительная ошибка. Среднеквадратичное отклонение точек от прямой  $II$  для «обсохшего» ТКМ составляет  $\pm 3.7 \mu\text{сим./см}$ , а для «обсохшего» ТКФ (прямая  $III$ ) —  $\pm 6.6 \mu\text{сим./см}$ . Разница в величинах свободных членов уравнений прямых  $II$  и  $III$  вызвана ошибкой в определении емкостей ТКМ, ТКФ и стандартной ячейки.

Как показали исследования верхне-волжских водохранилищ, точность применяемой в Институте методики измерения электропроводности вполне достаточна для использования этой характеристики в качестве индикатора водных масс. Не меньшее значение имеют данные по электропроводности при расчете плотности вод, устойчивости и динамики водных масс континентальных водоемов (Berger, 1955). В связи с использованием электропроводности для расчетов динамики водных масс водохранилищ необходимо знать, насколько точность определения этой величины соответствует принятой точности измерения температуры — основного фактора, определяющего плотность вод. На рис. 3 изображены три U-образные кривые соответствия точности измерения температуры ( $\pm 0.1^\circ$ ) и точности определения электропроводности (с ошибкой в  $\pm 2.0\%$ ,  $\pm 4.0\%$  и  $\pm 9.0\%$ ) относительно плотности воды для всего диапазона обеих характеристик водных масс, встречающихся в обследованном районе. Для водных масс со значениями температуры и электропроводности, соответствующими точкам на этих кривых, ошибки в расчете плотности воды за счет погрешностей измерений того и другого параметров равны. Для водных масс со значениями этих параметров, соответствующими точкам внутри кривых, относительная точность определения электропроводности ниже точности измерения температуры воды. На рис. 3 выделена кривая погрешности  $\pm 2.0\%$  ввиду того, что при динамических расчетах следует принимать во внимание в первую очередь фактическую ошибку метода определения электропроводности.

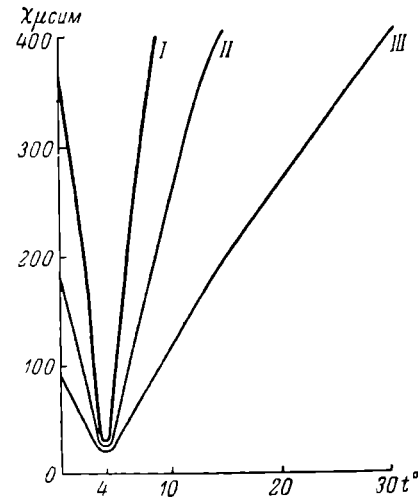


Рис. 3. Кривые соответствия точности измерения температуры ( $\pm 0.1^\circ$ ) и электропроводности воды относительно ее плотности.

$I$  — при измерении электропроводности с ошибкой  $\pm 2\%$ ;  $II$  — с ошибкой  $\pm 4\%$ ;  $III$  — с ошибкой  $\pm 9\%$ .

Из приведенных построений следует, что для изучения динамики ледяных водных масс верхневолжских водохранилищ точность определения электропроводности достаточна и вполне соответствует точности температурных измерений; для зимних водных масс точность недостаточна и необходимо дальнейшее совершенствование методики.

#### ЛИТЕРАТУРА

- А лек с и н О. А. 1953. Основы гидрохимии. Гидрометеиздат, Л.
- Б е з л е р Ф. И. 1962. Материалы по весенней кондуктометрической съемке Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Б у т о р и н Н. В. 1965а. О водных массах континентальных водоемов. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- Б у т о р и н Н. В. 1965б. Синхронные гидрологические съемки на Рыбинском водохранилище. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- Б у т о р и н Н. В., К. А. Б а к у л и н. 1963. Структура скоростного поля зимнего потока на разрезе Борок—Коприно. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, вып. 6 (9).
- Г о р т и к о в В. М. 1936. Применение электропроводности к исследованию в оз. Ангары и оз. Байкал. Зап. Гос. гидрол. инст., т. 15.
- Д о л г о в Г. И. 1954. Определение удельной электропроводности в практике гидрологических исследований. Водгео, М.
- Е р ш о в а М. Г. 1962. О распространении талых вод в Рыбинском водохранилище перед его вскрытием. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 13.
- Е р ш о в а М. Г. 1965. Распределение вод различного происхождения в Рыбинском водохранилище в весенний период. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- К а з а р о в е ц П. М. 1960. Применение кондуктометрического метода к изучению распределения водных масс Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- Л и т в и н о в А. С. 1965. Гидрологическая характеристика сбросного плеса Рыбинского водохранилища в навигационный период. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- Р у т к о в с к и й В. И. 1963. Электропроводность, температура и распределение водных масс в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Матер. пер. научн.-техн. совещ. по изучению Куйб. водохр., вып. 1.
- Ч е р т о в А. Г. 1963. Международная система единиц измерения. Росвузиздат.
- Э д е л ь ш т е й н К. К. 1963. О слое температурного скачка и его динамике в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. внутр. вод, вып. 6 (9).
- Э д е л ь ш т е й н К. К. 1965. Водные массы Горьковского водохранилища в летне-осенний период. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- B e r g e r F. 1955. Die Dichte natürlicher Wässer und die Konzentrations-Stabilität in Seen. Arch. Hydrobiol., Suppl. Bd. XXII, H. 3/4, Stuttgart.
- P l e i s s n e r M. 1909. Über die Messung und Registrierung des elektrischen Leitmögens von Wassern mit Hilfe von Gleichstrom. Arbeiten aus dem Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. XXX.
- S m i t h Stanford H. 1962. Temperature correction in Conductivity measurements. Limnology and oceanography, vol. 7, № 3.

**СЕЗОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ХАРАКТЕРИСТИК ВОДНЫХ МАСС  
И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИХ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

В предыдущих работах (Рыбопромысловый атлас Рыбинского водохранилища, 1963; Буторин, 1964а, 1964б, 1965а, 1965б, 1965в; Буторин и Эдельштейн, 1965) нами установлено, что в составе вод Рыбинского водохранилища четко различаются по своим характеристикам и по происхождению четыре основных водных массы. Это воды волжские, моложские, шекснинские и центральной части водохранилища. Все остальные воды образуются путем смешения этих основных водных масс в различных пропорциях или смешением одной из них с местным стоком. Так, у восточного берега водохранилища наблюдается смешение вод Ухры и Согожи с водной массой собственно водохранилища, а большой сток с Молого-шекснинского полуострова, особенно весной, перемешиваясь в северной части с шекснинской водной массой, а в южной — с водной массой центральной части водохранилища, приводит к образованию промежуточных вод, близких по своим характеристикам к одной из этих водных масс (Ершова, 1965).

Чтобы выявить более четко различия между водными массами водохранилища и проследить сезонные изменения их основных характеристик, воспользуемся данными таблицы. Из них видно, что различие между водными массами особенно хорошо прослеживается ранней весной, когда идет наполнение водохранилища. Во время весеннего половодья в моложской и шекснинской водных массах наблюдается наименьшая концентрация солей, в то время как в водной массе центральной части водохранилища она имеет максимальные значения. В связи с этим электропроводность водной массы центральной части водохранилища весной обычно в два раза выше, чем в волжской, и более чем в два раза выше, чем в моложской и шекснинской. Последние по электропроводности в весенний период сходны между собой, но все же в моложской водной массе она несколько выше, чем в шекснинской.

К концу весеннего периода водная масса центральной части водохранилища постепенно вытесняется волжской, моложской и шекснинской и частично перемешивается с ними, но в первой половине июня различие характеристик водных масс полностью сохраняется.

Летом различие электропроводности водных масс заметно уменьшается. Это связано с одновременным нарастанием минерализации в волжской, моложской и шекснинской водных массах и уменьшением ее в водах центральной части водохранилища. Наиболее интенсивное нарастание минерализации в переходный период от весны к лету идет в моложской водной массе, поэтому она выделяется летом несколько повышенной электропроводностью.

Осенью различие в электропроводности водных масс заметно увеличивается. Нарастание ее в волжской, моложской и шекснинской массах

продолжается, а электропроводность вод центральной части водохранилища понижается и в этом сезоне достигает минимальных значений. На более высокой электропроводностью осенью отличаются волжская и моложская водные массы. Электропроводность шекснинской массы хотя и увеличивается по сравнению с летом, но она заметно ниже таковой волжской и моложской.

В течение зимы происходит нарастание минерализации одновременно во всех водных массах, но в шекснинской и в центральной части водохранилища оно идет медленнее, чем в волжской и моложской. В связи с этим зимой сохраняется в общих чертах характер распределения электропроводности предшествующего сезона.

Подобная картина наблюдается и в отношении гидрокарбонатов. И по электропроводности, весной по максимальному содержанию гидрокарбонатов легко выделяется водная масса центральной части водохранилища. Наиболее бедна гидрокарбонатами в этом сезоне шекснинская масса. Летом содержание гидрокарбонатов выравнивается и по содержанию их водные массы сходны между собой. Несколько повышенным содержанием гидрокарбонатов отличается лишь моложская масса. Такое соотношение в содержании гидрокарбонатов сохраняется и осенью. Однако если содержание их в волжской и моложской водных массах заметно увеличивается, то в центральной части водохранилища оно понижается. В результате этого водные массы водохранилища в этом сезоне хорошо различаются и по содержанию гидрокарбонатов. Наибольшее содержание их осенью наблюдается в волжской и моложской массах, а наименьшее — в водной массе центральной части водохранилища. Зимой содержание гидрокарбонатов постепенно нарастает, но наиболее бедной ими к концу зимы остается центральная часть водохранилища.

Существенные различия в течение года прослеживаются и в жесткости вод различных масс. Из таблицы видно, что весной наибольшей жесткостью отличается водная масса центральной части водохранилища. По этому показателю она почти вдвое превышает волжскую, моложскую и шекснинскую массы. Из них несколько большая жесткость в этом сезоне наблюдается в волжской массе, а наименьшая — в шекснинской. Нарастание минерализации речных водных масс в летний период сопровождается повышением их жесткости, при этом оно наиболее интенсивно идет в шекснинской и моложской массах. Все это приводит к тому, что летом жесткости водные массы водохранилища мало различаются между собой.

Если от лета к осени жесткость волжской и моложской масс продолжает увеличиваться, а шекснинской практически не меняется, то масса центральной части водохранилища становится несколько мягче, чем в предшествовавшем сезоне. Зимой жесткость водных масс, как правило, увеличивается, но общее соотношение ее в отдельных массах сохраняется. Таким образом, весной наиболее мягкими являются шекснинская и моложская водные массы, особенно первая из них, а наиболее жесткими — воды центральной части водохранилища; осенью и зимой — наоборот.

Представляет интерес сопоставить водные массы по их температурной цветности и прозрачности. Оказывается, и по этим характеристикам в отдельные сезоны водные массы заметно различаются между собой. Так весной масса центральной части значительно холоднее других водных масс водохранилища. Наиболее теплой в этом сезоне является моложская масса. Летом по температуре водные массы сходны между собой, а осенью выхолаживание шекснинской и моложской масс идет быстрее, чем волжской и центральной части водохранилища. Зимой температура речных



водных масс практически одинакова и близка к  $0^{\circ}$ . Водная масса центральной части водохранилища заметно теплее речных.

Водные массы водохранилища имеют различную цветность. По этому показателю моложская и шекснинская массы заметно превосходят волжскую и особенно центральную часть водохранилища. Во время весеннего половодья первые две окрашены значительно сильнее последних (см. таблицу). Летом цветность моложской и шекснинской масс заметно уменьшается и по ней они близки к волжской. Наиболее низкой в этом сезоне остается цветность водной массы центральной части водоема. Осенью водные массы водохранилища по цветности близки между собой, а зимой цветность шекснинской, моложской и особенно волжской масс заметно увеличивается и снова наименее цветной остается водная масса центральной части водохранилища.

Обратная картина наблюдается с прозрачностью водных масс. Наиболее высокой прозрачностью отличаются воды центральной части водохранилища. Наши наблюдения во время синхронных съемок показали, что в навигационный период прозрачность здесь колеблется от 60 до 70 см, при этом повышенная прозрачность вод центральной части водохранилища сохраняется в течение всего весенне-летнего периода, и лишь во время осенних штормов она снижается до уровня прозрачности речных масс. Прозрачность волжской, моложской и шекснинской масс в течение года сходна и имеет наименьшие значения в весенний период.

Таким образом, основные характеристики водных масс Рыбинского водохранилища существенно изменяются по сезонам года. Это касается прежде всего солевого состава, температуры, цветности и прозрачности. Так, общее содержание солей в шекснинской и моложской массах в весенне-летний период ниже, а в осенне-зимний выше, чем в водной массе центральной части водохранилища. Волжская масса по солевому составу занимает промежуточное положение между шекснинской и моложской, с одной стороны, и массой центральной части водохранилища — с другой. Исследованность сезонного изменения других характеристик водных масс показана в таблице.

Общее представление о распределении основных водных масс в водохранилище по сезонам года можно получить из рис. 1, на котором видно, что водные массы в годовом цикле занимают вполне определенные районы водохранилища. Весной (рис. 1, а) всю южную часть водоема занимает волжская масса. По ходу основного потока волжских вод в сторону Рыбинской ГЭС она глубоко вклинивается в воды центральной части водоема. Граница ее с водной массой собственно водохранилища проходит на северо-западе, обычно в районе Горькой Соли, а иногда и западнее ее. Отклоняясь на северо-востоку в направлении Всехсвятского, она севернее Рожновского мыса резко поворачивает сначала на юго-восток, а затем почти строго на юг, прижимаясь к восточному берегу Каменниковского полуострова. Волжские воды весной составляют значительную часть воды, сбрасываемой в нижний бьеф Рыбинского гидроузла.

Моложская масса весной располагается в западной части водохранилища, придерживаясь старого русла и поймы Мологи, и отчетливо прослеживается до района Брейтова и юго-восточнее его. Она заполняет также значительную часть мелководья к северо-западу от русла Мологи. Граница ее с водной массой центральной части водохранилища проходит на северо-востоке по мелководью затопленной долины Мологи, а на юге — коло Леонтьевского. Положение границы раздела этих водных масс от года к году для весны весьма устойчиво.

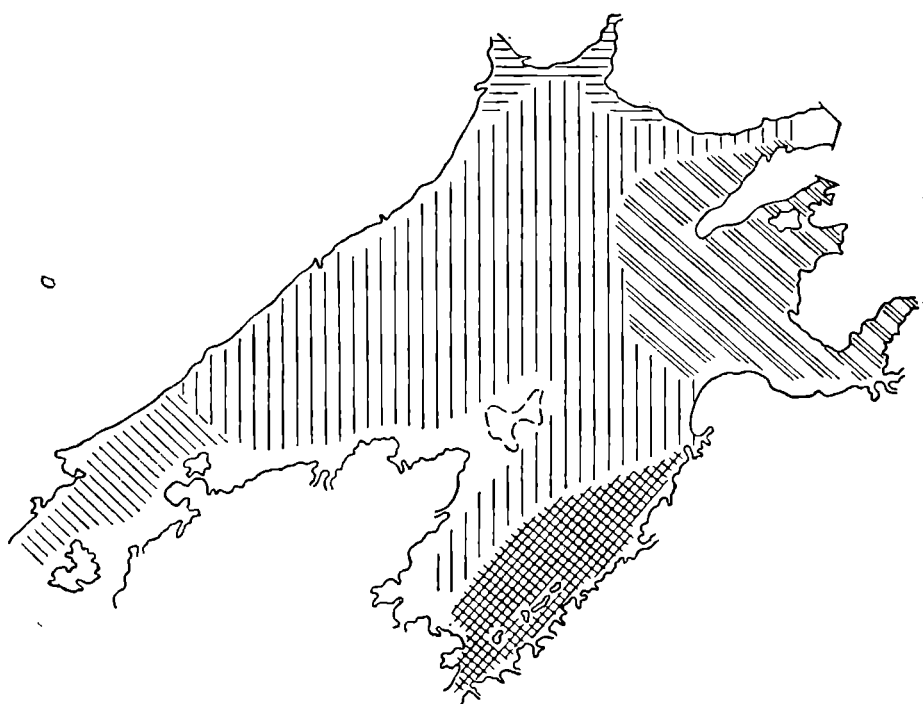
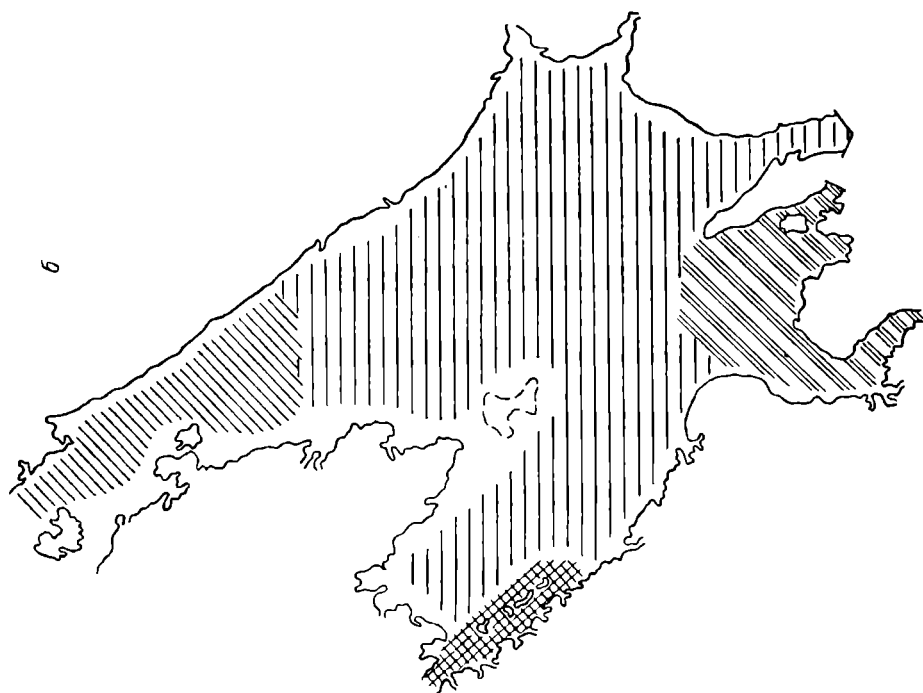




Рис. 1 (продолжение). Распределение водных масс в Рыбинском водохранилище весной (а), летом (б), осенью (в), зимой (г).  
 1 — волжская водная масса; 2 — моложская водная масса; 3 — шенская водная масса; 4 — водная масса водохранилища; 5 — шенская водная масса.

Шекснинская масса занимает северную часть водохранилища. Граница ее с водами центральной части водохранилища проходит от восточного берега в районе Леушина, но в отдельные годы располагается и южнее ее.

Большую часть водоема занимает водная масса центральной части водохранилища, представляющая собой в основном трансформированные волжские, Моложские и шекснинские воды.

В приустьевых участках крупных притоков водохранилища воды иногда прослеживаются местные воды. Так, на рис. 1, а отчетливо видны воды Ухры и Согожи, подпертые водной массой центральной части водохранилища.

Летнее распределение водных масс (рис. 1, б) заметно отличается от весеннего. Прежде всего волжская масса в связи с уменьшением ее расходов Угличской ГЭС занимает в этом сезоне район водохранилища, значительно меньший, чем весной. Граница ее с водами центральной части водохранилища проходит по линии Горькая Соль—Мыс Рожновский. В этом сезоне в чистом виде она не поступает в сбросной участок водохранилища.

Моложская масса летом прослеживается лишь в районе выхода Моложских вод в расширенную часть водохранилища. Граница ее с водной массой центральной части водохранилища проходит на северо-востоке водоема мелководью левобережной поймы Мологи, а по руслу у Борисоглебского.

В отличие от этих водных масс шекснинская из-за более позднего паводка занимает район водохранилища больший, чем весной. Граница ее с водной массой центральной части водохранилища сдвинута летом на юг и проходит примерно в районе Ягорбы.

Интересно отметить, что иногда в летний период четко прослеживаются модификации некоторых водных масс водохранилища. Как мы уже отмечали (Буторин, 1965б), в связи с преобладанием в исходных массах вод поверхностно-склоновых, почвенно-грунтовых и грунтовых вод характеристики водных масс водохранилища в период перехода от одного вида течения рек к другому заметно меняются. В результате этого отдельные объемы одной и той же водной массы характеризуются различными свойствами (Эдельштейн, 1965). Это хорошо видно из данных синхронных съемок 12 и 28 июля 1960 г.

В связи с переходом рек на грунтовое питание речные водные массы до выхода их в расширенную часть водохранилища имеют более высокую минерализацию и объемы их по своим характеристикам заметно отличаются от тех, которые ранее поступили в водохранилище и частично трансформировались.

Трансформированная часть волжской, Моложской и шекснинской масс в пределах водохранилища представляет собой разновидность (модификацию) соответствующей исходной водной массы и отличается от нее и от водной массы центральной части водохранилища. Границы модифицированных речных водных масс с исходными массами и центральной частью водохранилища для данных съемок показаны на рис. 2. Такие модификации основных водных масс в водохранилище за годы наблюдений встречались редко, поэтому отдельно они нами не рассматриваются.

Несмотря на интенсивное ветровое перемешивание водных масс в осенний период, полного смешения их не происходит (рис. 1, в). Волжская масса осенью занимает район водохранилища к югу от затопленного г. Мологи. Граница ее с водной массой центральной части водохранилища проходит на севере в районе г. Мологи и, не достигая Рожновского мыса, резко поворачивает на юг. Осенью происходит дальнейшее уменьшение площади, занимаемой волжской массой.

Сократилась по сравнению с предшествующим сезоном и площадь волжской массы. Граница ее с водной массой центральной части водохранилища смещается на запад, и она прослеживается практически лишь в районе Первомайских островов. По ним и проходит граница ее с водной массой центральной части водохранилища.

Шекснинская масса осенью отмечается только на севере соответствующего участка водохранилища. Граница ее с водами центральной части водохранилища проходит в районе Мяксы. Таким образом, участки водо-

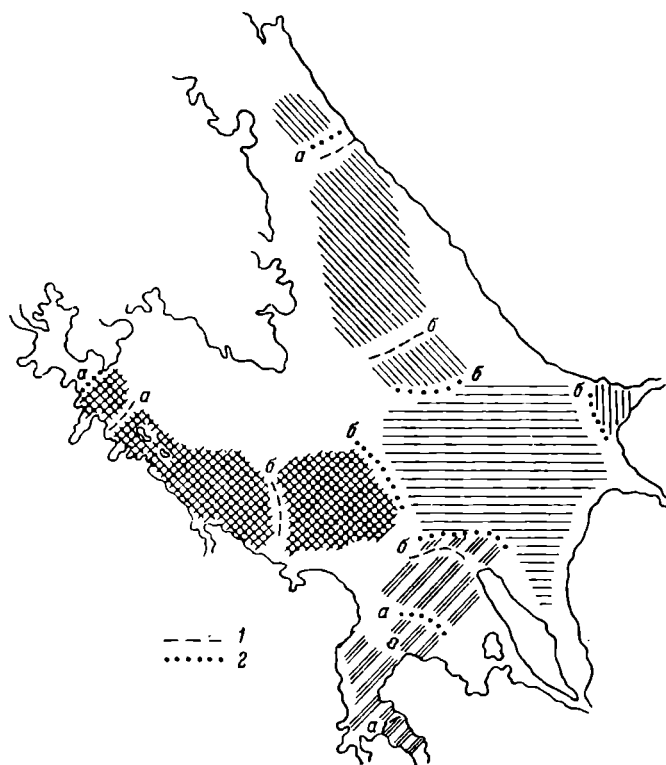


Рис. 2. Границы речных (а) и трансформированных речных (б) водных масс.

1 — 12 июля; 2 — 28 июля 1960 г.

охранилища, занимаемые волжской, моложской и шекснинской водными массами, осенью резко уменьшаются и всю центральную часть водоема примыкающими к ней районами по долинам крупных рек заполняет одна масса центральной части водохранилища. Так, в этом сезоне она отжимает волжскую массу от западного берега Каменниковского полуострова и занимает значительный район водоема, примыкающий к Перерорскому заливу, и сам залив.

Картина распределения водных масс в водохранилище резко меняется зимой (рис. 1, 2). Волжская масса зимой заполняет весь южный участок водохранилища к западу от Каменниковского полуострова, включая и Перерорский залив, и сильно вклинивается в воды центральной части водохранилища. Граница ее на западе проходит в районе Леонтьевского, а севере приближается к Наволоку, а около Всехсвятского круто поворачивает на юг, в сторону Рожновского мыса.

## О ВЕРТИКАЛЬНОЙ НЕОДНОРОДНОСТИ ВОДНЫХ МАСС РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Особенности водного режима Рыбинского водохранилища обуславливаются не только искусственным регулированием объема воды, наполняющей его чашу, но и морфометрией водоема. До настоящего времени водохранилище представляет собой затопленную сушу, слабо перерезанную процессами, протекающими в водоеме. Резко пересеченный рельеф дна, большая площадь зеркала и небольшая средняя глубина в сочетании с значительными колебаниями уровня определяют особую неустойчивость водного режима водохранилища. Сильные и продолжительные ветры на значительных участках водоема перемешивают водную толщу до дна. Казалось бы, что устойчивость его водных масс, особенно в навигационный период, очень мала и вертикальная неоднородность их практически маловероятна. Так, уже в первые годы существования водохранилища П. П. Воронков (1951) не обнаружил каких-либо существенных различий в минерализации поверхностной и придонной воды ни в одном участке водоема.

Однако материалы синхронных съемок, проведенных нами в последние годы, позволяют внести некоторые уточнения в существо затраченного вопроса. Оказалось, что в некоторых районах Рыбинского водохранилища отчетливо прослеживается неоднородность водных масс по вертикали. Для характеристик вертикального распределения водных масс в нем весьма показательна электропроводность.

Наиболее четко различия в электропроводности воды по вертикали прослеживаются зимой, особенно в центральной части водоема и в соседних с ней слабопроточных районах. В этих участках для большинства станций максимальные величины электропроводности превышают минимальные на 30 % и более, а в отдельных случаях и на 100 %.

После вскрытия водохранилища, с усилением стоковых течений в старом русле рек и в приплотинном участке, различия в электропроводности воды по вертикали заметно уменьшаются. В результате интенсивного перемешивания вод течением в речных потоках Волги, Мологи и Шексны электропроводность с глубиной практически не меняется. Но в пределах непосредственного воздействия речных потоков на воды центральной части водоема различия в электропроводности по вертикали сохраняются. На большинстве станций центральной части водохранилища, включая район к северо-востоку от старого русла Мологи, в среднем максимальные величины электропроводности превышают минимальные на 10—20 %, а на отдельных вертикалях это различие свыше 40 %.

В первой половине июня, когда наполнение водохранилища заканчивается, стоковые течения ослабевают и идет интенсивный прогрев воды. Различия в электропроводности по вертикали снова увеличивается. Обы-



**MAX:**

Видная масса	1960 г.					1961 г.					1962 г.					II				
	V	VI	VII	VIII	IX	X	II	III	V	VI	VIII	X	XI	XII	I		IV	V	VIII	XI
Волжская . . . . .	109	127	—	154	233	265	214	268	118	154	174	185	187	271	300	356	118	196	238	272
Моложская . . . . .	92	125	186	185	218	230	241	274	94	110	174	168	176	—	286	290	88	168	188	248
Шекнинская . . . . .	84	104	145	154	172	176	262	282	142	113	140	148	—	—	—	—	86	136	147	234
Центральной части . . . . .	236	200	—	170	160	153	210	203	218	180	156	153	151	168	174	146	192	136	138	183
Электронпроводность, $\mu\text{см}^2/\text{ом}$																				
Волжская . . . . .	0.90	1.10	—	1.34	2.00	2.30	1.76	2.28	0.98	1.34	1.66	1.45	1.67	2.37	2.94	3.35	0.81	1.77	2.17	—
Моложская . . . . .	0.78	1.11	0.98	1.70	2.00	2.17	2.17	2.01	0.66	0.90	1.67	1.42	1.51	—	2.72	2.74	0.74	1.53	1.91	—
Шекнинская . . . . .	0.62	0.79	0.91	1.36	1.38	1.40	1.91	1.93	0.90	0.80	1.48	1.13	—	—	—	—	0.64	1.16	1.30	—
Центральной части . . . . .	1.82	1.78	—	1.46	1.34	1.26	1.75	1.65	1.95	1.42	1.44	1.10	1.22	1.68	1.44	1.18	1.60	1.16	1.21	—
Индукция, мГ-экв./л																				
Волжская . . . . .	1.14	1.36	—	1.98	2.57	2.69	2.54	2.82	1.50	1.85	1.94	1.92	2.09	2.82	—	3.78	1.36	3.06	2.90	—
Моложская . . . . .	1.09	1.45	2.10	2.38	2.70	2.48	2.18	3.20	1.34	1.57	2.17	2.00	2.07	—	3.28	3.66	1.18	3.04	2.52	—
Шекнинская . . . . .	0.97	1.12	1.70	2.16	2.24	2.03	3.28	3.30	1.82	1.54	1.46	1.89	—	—	—	—	1.10	2.78	2.18	—
Центральной части . . . . .	2.36	2.06	—	2.26	1.96	1.70	2.61	2.31	2.54	2.08	1.70	1.68	1.84	1.81	2.06	1.78	2.20	2.57	2.15	—
Жесткость, мг-экв./л																				
Волжская . . . . .	7.9	15.2	—	22.0	10.0	3.2	0.0	0.0	8.2	16.8	20.4	9.8	2.6	0.1	0.0	0.0	9.1	17.2	5.4	0.1
Моложская . . . . .	9.7	15.4	22.0	23.4	8.8	1.2	1.5	2.5	9.3	16.5	20.9	9.4	1.4	—	0.3	0.2	9.6	18.1	3.6	0.4
Шекнинская . . . . .	6.2	14.4	21.7	23.2	8.5	0.1	0.9	1.3	3.0	14.2	21.1	9.8	—	—	—	—	8.6	16.8	3.6	0.8
Центральной части . . . . .	3.9	13.3	—	23.6	9.3	1.8	1.0	1.2	2.4	14.6	20.5	10.0	0.8	0.6	1.0	0.6	5.2	18.2	4.3	0.5
Температура, °C																				
Волжская . . . . .	35	45	—	40	35	30	60	50	40	50	50	30	35	30	20	30	60	70	70	55
Моложская . . . . .	60	60	20	35	25	30	50	50	70	90	60	75	65	—	60	50	85	60	80	—
Шекнинская . . . . .	60	60	20	30	25	30	40	30	55	75	50	60	—	—	—	—	75	60	70	—
Центральной части . . . . .	25	20	—	20	30	30	35	45	40	25	45	40	35	40	50	35	55	60	55	—
ИВЕТНОСТЬ, ГРАД. (ХРОМОВО-КОБАЛЬТОВАЯ ШКАЛА)																				
Волжская . . . . .	1.0	1.5	—	1.0	1.2	2.0	—	—	1.2	1.3	1.3	—	1.1	—	—	—	0.9	0.9	1.3	—
Моложская . . . . .	0.9	1.3	0.7	0.8	1.8	1.7	—	—	1.1	1.2	1.0	1.4	—	—	—	—	1.1	1.2	1.2	—
Шекнинская . . . . .	1.0	1.4	1.1	1.0	1.7	1.2	—	—	1.1	1.2	1.2	1.4	—	—	—	—	1.0	1.0	0.9	—
Центральной части . . . . .	1.3	2.1	—	1.8	1.1	1.0	—	—	1.7	2.1	1.4	1.4	1.4	1.4	—	—	1.2	1.4	1.0	—
Прозрачность, м																				





первой половине июня максимальные величины электропроводности превышают минимальные от 10 до 30 %, но на ряде вертикалей эти различия бывают и больше. Заметная неоднородность вод водохранилища по глубине в это время отчетливо наблюдалась в 1960, 1961 и 1964 гг. и, следовательно, не случайна, но при мелководности водоема и неустойчивом его режиме она может быстро нарушаться под воздействием ветра. Так, интенсивное ветровое перемешивание в дни, предшествующие съемке, в отчасти во время съемки 14 июня 1963 г. привело к полной однородности воды по вертикали.

Летом вертикальная неоднородность вод заметно уменьшается. Однако и в этом сезоне на некоторых станциях центральной части водохранилища электропроводность придонного слоя воды несколько выше поверхностного. Только с усилением ветрового перемешивания вод в осенний период распределение ее по глубине становится однородным по всей акватории водоема.

Выделив основные водные массы в Рыбинском водохранилище и дав их характеристику (Буторин, 1965а, 1965б), мы попытались определить процентную долю участия каждой из них в формировании вод отдельных районов водоема по методу В. Т. Тимофеева и В. В. Панова (1962) в усло-

виях мелководного моря. По аналогии с TS-диаграммой строилась несколько иная, на которой по оси абсцисс откладывалась в определенном масштабе цветность, а по оси ординат — электропроводность. В этих координатах наносились точки максимальных значений соответствующих показателей для каждой водной массы. По ходу их смешения эти точки соединялись прямыми линиями, и в результате получался треугольник.

Для примера рассмотрим два таких треугольника (рис. 1). Один из них (а) изображает условия смешения масс волжской (В), моложской (М) и центральной части водохранилища (Ц) 12 мая 1961 г., а другой (б) — смешение этих же водных масс в конце марта—начале апреля 1964 г. Вершины этих треугольников представляют собой соответствующие водные массы в чистом виде. Условно принимая прямолинейный закон изменения концентрации различных водных масс действительные и для Рыбинского водохранилища, для таких треугольников получаем, что по стороне треугольника ВМ концентрация волжской и моложской водных масс в любой точке будет обратно пропорциональна расстоянию данной точки от вершин его В и М. По стороне треугольника ВЦ концентрация волжской и центральной водной масс в любой точке будет обратно пропорциональна

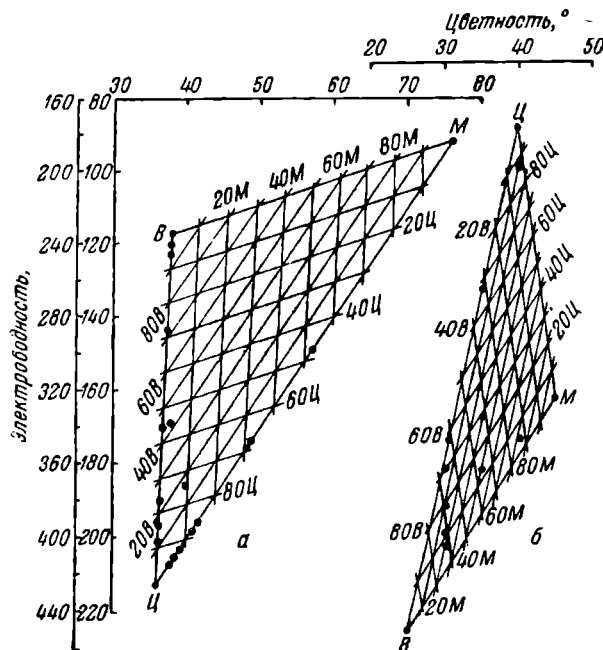


Рис. 1. Номограммы для вычисления процентного содержания водных масс.

Объяснения см. в тексте

расстоянию ее от вершин *B* и *Ц*, а по стороне *ЦМ* — то же самое от вершин *Ц* и *М*.

Подобным образом можно определить количественное соотношение водных масс и в других районах водохранилища, а также концентрации прибрежных вод на отдельных участках водоема. М. Г. Ершовой (1966) при изучении распределения водных масс водохранилищ в весенний период было отмечено, что большое количество вод склонового стока и малое

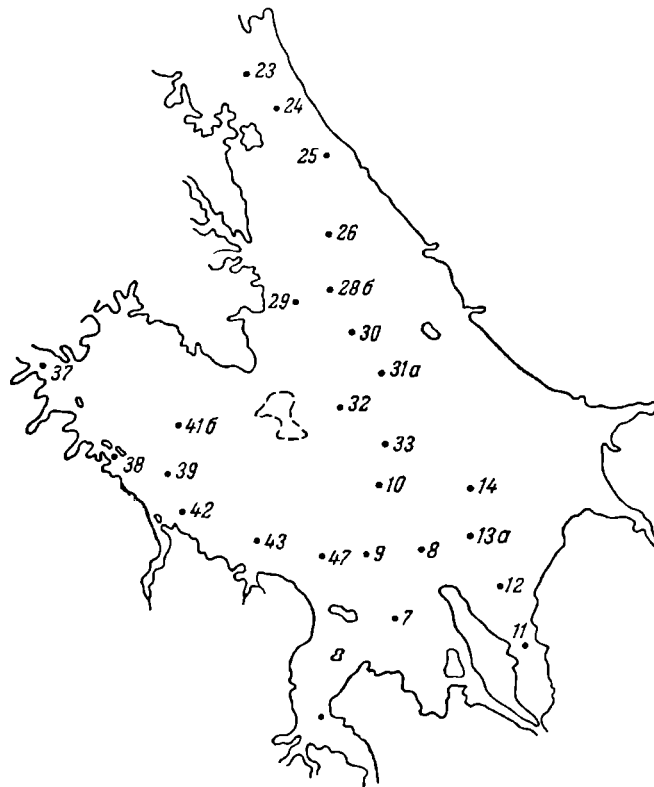


Рис. 2. Схема расположения станций.

притоков с Молого-Шекснинского полуострова приводит к образованию на правобережной пойме Шексны восточнее Центрального мыса местной прибрежной водной массы с ядром в районе Копорья (рис. 2). Построенный соответствующего треугольника смещения показал, что действительно в этом районе весной прибрежные воды играют весьма существенную роль и на отдельных станциях составляют значительную долю общего объема. Аналогичная картина наблюдается и к западу от Центрального мыса в моложской части водоема.

Имея такие треугольники смещения, построенные для конкретных районов водохранилища, можно вычислить процентное содержание водных масс на любой станции данного района с помощью номограмм (Тимфеев, Панов, 1962). В табл. 1 представлены результаты вычисления процентного содержания различных водных масс по номограммам для некоторых станций ряда синхронных съемок.

Естественно, что для применения этого метода при расчете процентного содержания водных масс в больших континентальных водоемах существуют определенные ограничения. Прежде всего, ввиду большой изменчивости характеристик пресных вод в годовом цикле экстремные значения их для отдельных водных масс также сильно меняются по сезонам и номограммы приходится строить для каждого конкретного случая. В случае неточного определения крайних значений характеристик водных масс для построения треугольников смешения много точек ложится за пределами треугольников. При относительно больших размерах и мелководности водохранилищ этому способствует и наличие в отдельных их районах не учтенных местных вод склонового стока, отдельных притоков и грунтовых вод.

Несмотря на эти ограничения, с помощью данного метода в Рыбинском водохранилище для ряда конкретных случаев удалось приблизительно рассчитать процентное соотношение различных водных масс и представить вертикальную структуру вод водоема по крайней мере по ходу основных потоков.

Особенности вертикального распределения водных масс на некоторых станциях водохранилища видны уже из табл. 1, но наиболее наглядно они отражены на соответствующих рисунках. Так, на рис. 3 представлено вертикальное распределение вод на различных участках водохранилища в конце зимы 1962 г. (а), 1964 г. (б) и весной 1961 г. (в).

Зимой в юго-западной части водохранилища происходит смешение волжской и моложской воды с водами центральной части водохранилища. Ст. 7 и 10 на рис. 3 (а, б) расположены по ходу волжского потока, а ст. 42, 43 и 47 — по ходу моложского потока. На рис. 3 видно, что процентное содержание волжской водной массы в районе затопленного г. Мологи весьма высокое. Как в 1963, так и в 1964 г. по всей вертикали оно превышало 60%. В отдельные годы процентное содержание волжской воды в этом районе в поверхностном слое превышает 90%. На моложскую воду и воды центральной части водохранилища обычно приходится около 40%, при этом доля участия их в формировании водной массы этого района примерно одинакова, хотя в зависимости от особенностей года процентное соотношение их может изменяться.

С выходом волжского потока в открытую часть водохранилища процентное содержание волжской воды быстро уменьшается и у Наволока

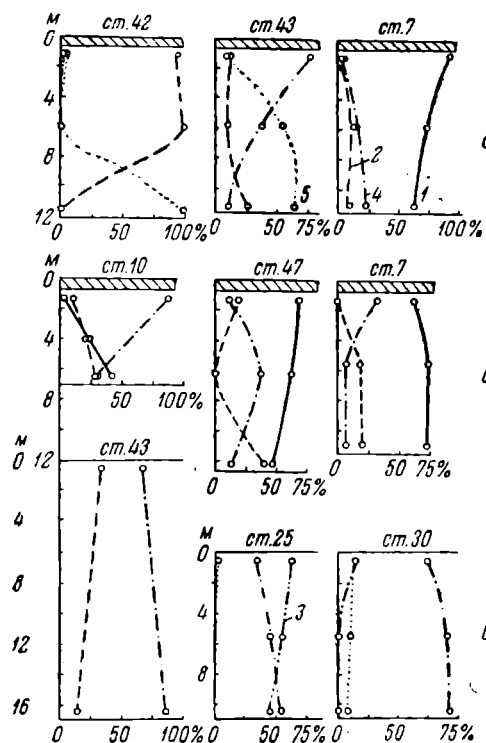


Рис. 3. Вертикальное распределение вод на различных участках водохранилища (в %).

а — зима 1962 г.; б — зима 1964 г.; в — весна 1961 г. 1 — волжская вода; 2 — моложская вода; 3 — шекснинская вода; 4 — вода центральной части водохранилища; 5 — местная вода.

Т а б л и

## Процентный состав вод на некоторых станциях синхронных съемок

№ станции	Водные массы				
	вожжская	моложская	шекснин- ская	центральной части водо- хранилища	местн

12 мая 1961 г.					
7 . . . . .	90	0	0	10	0
8 { поверхность . . . . .	39	8	0	53	0
{ дно . . . . .	40	0	0	60	0
12 { поверхность . . . . .	72	0	0	28	0
{ дно . . . . .	38	0	0	62	0
25 { поверхность . . . . .	0	0	63	34	3
{ середина . . . . .	0	0	55	45	0
{ дно . . . . .	0	0	45	55	0
30 { поверхность . . . . .	0	0	14	73	13
{ середина . . . . .	0	0	0	90	10
{ дно . . . . .	0	0	0	92	8
32 . . . . .	0	0	14	44	42
43 { поверхность . . . . .	0	33	0	67	0
{ дно . . . . .	0	14	0	86	0
47 . . . . .	0	31	0	69	0

28 марта—6 апреля 1962 г.					
7 { поверхность . . . . .	93	4	0	3	0
{ середина . . . . .	73	13	0	14	0
{ дно . . . . .	67	10	0	23	0
8 . . . . .	75	16	0	9	0
9 { поверхность . . . . .	95	0	0	5	0
{ дно . . . . .	78	22	0	0	0
10 . . . . .	0	0	0	100	0
416 { поверхность . . . . .	0	8	0	0	92
{ дно . . . . .	0	40	0	25	35
42 { поверхность . . . . .	0	94	0	2	4
{ середина . . . . .	0	100	0	0	0
{ дно . . . . .	0	0	0	0	100
43 { поверхность . . . . .	0	13	0	77	10
{ середина . . . . .	0	10	0	36	54
{ дно . . . . .	0	26	0	10	64
47 { поверхность . . . . .	93	0	0	7	0
{ дно . . . . .	79	21	0	0	0

11—15 апреля 1964 г.					
7 { поверхность . . . . .	68	0	0	32	0
{ середина . . . . .	75	18	0	7	0
{ дно . . . . .	73	20	0	7	0
10 { поверхность . . . . .	3	10	0	87	0
{ середина . . . . .	23	20	0	57	0
{ дно . . . . .	42	30	0	28	0
47 { поверхность . . . . .	69	19	0	12	0
{ середина . . . . .	62	0	0	38	0
{ дно . . . . .	47	40	0	13	0

г. 10) оно колеблется от 4% на поверхности до 40% у дна. В этом районе преобладает водная масса центральной части водохранилища, содержание которой, особенно в поверхностном слое, значительно превышает таковое волжской.

Сложную картину представляет вертикальное распределение водных масс по ходу моложского потока. Так, казалось бы, у Брейтова (ст. 42) наиболее вероятным было бы преобладание моложской воды, поскольку станция расположена при выходе моложского потока в расширенную часть водохранилища. В действительности же моложская вода здесь преобладала лишь в верхней половине вертикали, где она составляла 94—100%. Но с середины глубины содержание ее резко уменьшается и у дна моложской воды практически нет. Весь придонный слой заполнен другой водной массой, которая формируется за счет значительного стока высоко минерализованных вод реки Сити и частичного перемешивания их с моложской водой.

Весьма высоко содержание этой водной массы и в придонном слое у Леонтьевского (ст. 43), где она составляет 60%. В этом районе хорошо прослеживается водная масса центральной части водохранилища. В данном случае процентное содержание ее у Леонтьевского колебалось от 78% в поверхностном слое до 10% у дна. Таким образом, на долю моложской воды на ст. 43 остается 20—30% общего ее объема.

По ходу моложского потока содержание моложской воды продолжает уменьшаться и в районе Горькой Соли (ст. 47), где она вместе с водами центральной части водохранилища составляет лишь 30% в поверхностном слое и около 50% у дна. Процентное содержание первой из них несколько выше, чем второй, но в общем почти одинаково. Основную массу в этом районе зимой составляет волжская вода. В поверхностном слое ее содержится до 70%, а у дна около 50%. Это хорошо согласуется с нашими представлениями о характере зимних течений в этом районе водохранилища, когда при определенном режиме работы Угличской ГЭС часть волжского потока движется вверх по старому руслу Мологи в район Горькой Соли (Буторин и Литвинов, 1963).

Интересно отметить, что, несмотря на уменьшение содержания моложской воды по ходу к центру водохранилища, в отдельные годы наблюдается присутствие ее и в открытой части водоема. Так, иногда в районе Павлово на ее долю приходится до 20% водной массы.

Степень смешения волжской воды с водами центральной части водохранилища по пути следования ее к Рыбинской ГЭС весной можно проследить по результатам наблюдений на ст. 8 и 12. На ст. 8, расположенной севернее Рожновского мыса, весной 1961 г. преобладали воды центральной части водохранилища. Процентное содержание их от поверхности ко дну заметно увеличивалось. Значительную долю здесь составляла и волжская вода, процентное содержание которой по всей глубине колебалось около 40%. В поверхностном двухметровом слое прослеживалось небольшое количество моложской воды. С приближением к Рыбинской ГЭС (ст. 12) процентное содержание волжской воды в поверхностном слое сильно увеличилось за счет уменьшения доли водной массы центральной части. Преобладание ее наблюдалось до глубины 15 м, и лишь в придонном слое содержание последней было заметно выше содержания волжской (табл. 1).

В моложском участке водохранилища в районе Леонтьевского (ст. 43) выявлено наличие двух водных масс: моложской и центральной. По всей вертикали этой станции процентное содержание вод центральной части

значительно выше, чем моложской. Содержание их с глубиной увеличилось, а моложской воды уменьшалось.

В шекснинской части водоема наряду с шекснинской водой и водной массой центральной части водохранилища прослеживалось незначительное содержание местных вод, формирующихся за счет склонового стока (ст. 25 и 30). В северной части участка преобладала шекснинская вода, содержание которой с глубиной несколько уменьшалось, а в южной (ст. 30) — вода центральной части водохранилища. Процентное содержание ее на этой станции колебалось от 72% на поверхности до 92% у дна.

Отсюда видно, что по мере приближения к центральной части водохранилища волжская, моложская и шекснинская воды теряют свои характерные особенности за счет перемешивания с другими. Степень смешения этих вод с другими по ходу их увеличивается, но все же они в отдельных слоях отчетливо прослеживаются до центра водохранилища, а волжская вода — до Рыбинской ГЭС. Процентное содержание вод в различных участках водоема характеризуется соответствующими кривыми на рис. 3.

Вертикальная неоднородность водных масс в водохранилище четко прослеживается и на ряде разрезов. Это хорошо видно по распределению электропроводности и некоторых других характеристик на разрезе Борок—Коприно. Из табл. 2 видно, что одновременно с изменением электро-

Т а б л и ц а

Вертикальное распределение электропроводности, гидрокарбонатов, жесткости и содержания кальция на разрезе Борок—Коприно 10 апреля 1963 г.

№ вертикали	Электропроводность, $\text{ом}^{-1}\text{см}^{-1} \cdot 10^{-6}$			Гидрокарбонаты, мг-экв./л			Жесткость, мг-экв./л			Кальций, мг-экв./л		
	поверхность	середина	дно	поверхность	середина	дно	поверхность	середина	дно	поверхность	середина	дно
1	275	273	275	2.38	2.37	2.38	2.74	2.77	2.97	1.76	1.82	2.00
2	269	270	271	2.36	2.25	2.15	2.74	2.77	2.54	1.88	1.84	1.92
3	274	278	282	2.27	2.41	2.38	2.81	2.72	2.97	1.84	1.90	2.00
4	78	265	293	0.51	2.32	2.62	0.93	2.72	3.03	0.60	1.84	2.08
5	75	79	213	0.48	0.51	1.69	0.87	0.93	2.39	0.48	0.56	1.53
6	73	175	256	0.47	1.30	2.16	1.05	1.75	2.52	0.48	1.16	1.80
7	65	—	67	0.47	—	0.42	0.87	—	0.85	0.50	—	0.45
8	67	67	76	0.18	0.49	0.46	0.85	0.78	0.81	0.48	0.45	0.54
9	63	—	61	0.85	—	0.36	0.62	—	0.64	0.41	—	0.45

проводности по разрезу на отдельных его вертикалях наблюдались значительные изменения ее с глубиной. Так, на вертикали левого склона русла разность между величиной электропроводности в поверхностном слое и у дна достигала  $215 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ . Большое различие электропроводности поверхностного и придонного слоев воды наблюдалось и на следующих двух вертикалях левобережной поймы: на водоразделе между Волгой и Суткой и в русле Сутки. На первой из них разность между электропроводностью воды в поверхностном и придонном слоях равнялась  $138 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ , а на второй  $183 \cdot 10^{-6} \text{ ом}^{-1} \text{ см}^{-1}$ . В направлении к левому берегу электропроводность продолжала уменьшаться, но с глубиной она изменялась незначительно.

На рис. 4 видно, что основной поток волжской воды в старом русле Волги имеет более высокую электропроводность, чем на пойменных участках. Наиболее минерализованная вода, двигаясь по руслу Волги, заполняла также и прибрежную пойму. На левую пойму она распространялась незначительно. Переваливая в придонном слое через водораздел

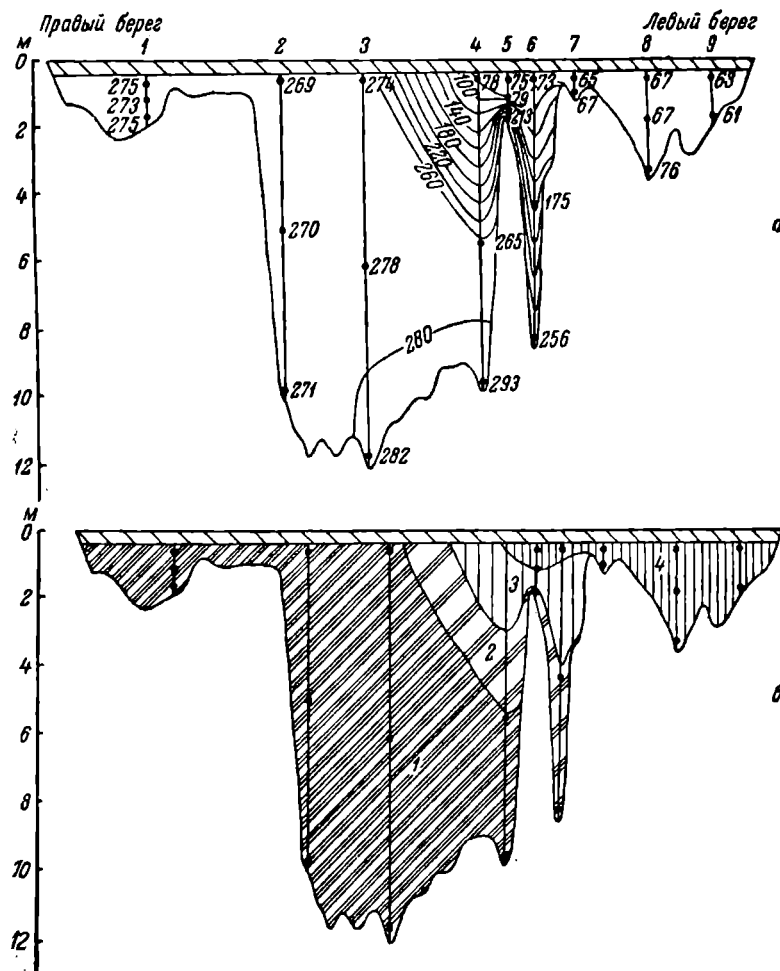


Рис. 4. Распределение электропроводности (а) и водных масс (б) на разрезе Борок—Коприно зимой 1962 г.

1 — волжская вода; 2 — смесь волжской воды с местными водами, % волжской воды > 50%; 3 — смесь местных вод с волжской, местных вод > 50%; 4 — местные воды.

между Волгой и Суткой, волжская вода заполняла русло Сутки и не выходила за его пределы. От левой бровки старого русла Сутки вся левобережная пойма занята мягкими водами неволжского происхождения.

Вертикальное распределение водных масс при отсутствии ледяного покрова по оси моложского потока представлено на рис. 5, а шекснинского — на рис. 6. Вычисление процентного содержания водных масс для отдельных вертикалей разрезов при неустойчивом режиме водохранилища в этот период весьма затруднительно, поэтому для характе-



ристики вертикального распределения вод нами использовались поля температуры и электропроводности.

Положение изолиний температуры и электропроводности на рис. 5 указывает на то, что весной моложский участок водохранилища от Мшичина до Горькой Соли заполнен в основном двумя водными массами: моложской и центральной части водохранилища. Северная часть участка

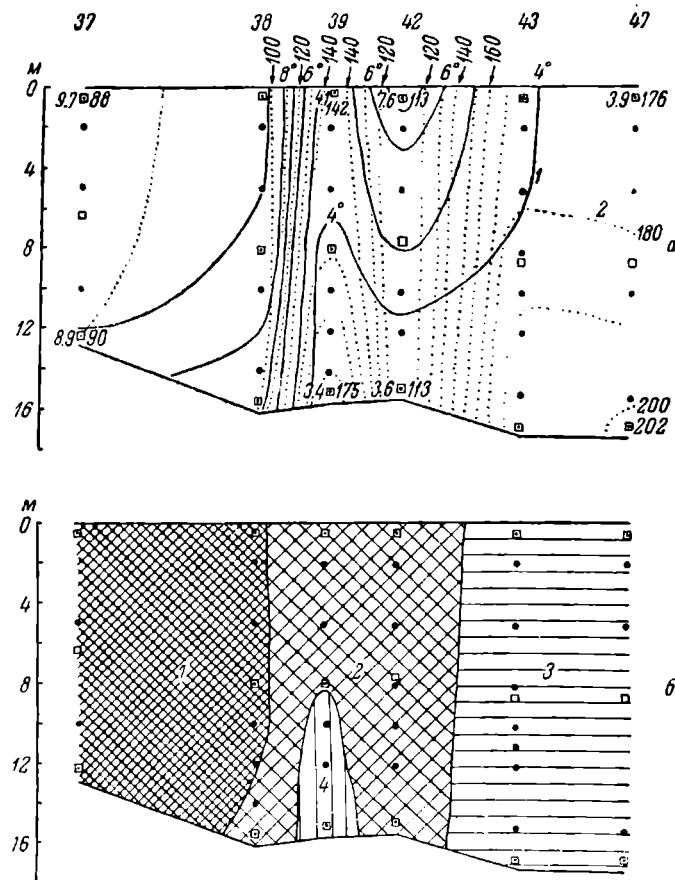


Рис. 5. Распределение температуры (а, 1), электропроводности (а, 2) и водных масс (б) по ходу моложского потока.

1 — моложская вода; 2 — смесь моложской воды с водой центральной части, моложской воды > 50%; 3 — смесь вод центральной части с моложской водой, вод центра > 50%; 4 — местные воды.

до Первомайских островов (ст. 38) заполнена водой, однородной по вертикали, с относительно высокой температурой и низкой электропроводностью. Такие характеристики свойственны весной моложской воде. Между ст. 38 и 39 градиенты температуры и электропроводности резко возрастают, причем температура воды с глубиной быстро понижается, а электропроводность увеличивается. Повышение электропроводности и понижение температуры, особенно в придонном слое воды, отчасти обусловлено влиянием вод Сити, но наиболее вероятно, что оно происходит за счет смешения моложской воды с водами центральной части, которые весной

имеют низкую температуру и высокую электропроводность. Содержание этих вод по ходу моложского потока быстро увеличивается, и на ст. 43 их значительно больше, чем моложской воды, а у Горькой Соли весной прослеживаются лишь следы последней.

О вертикальном распределении водных масс в шекснинской части водохранилища можно составить представление по левой части разреза

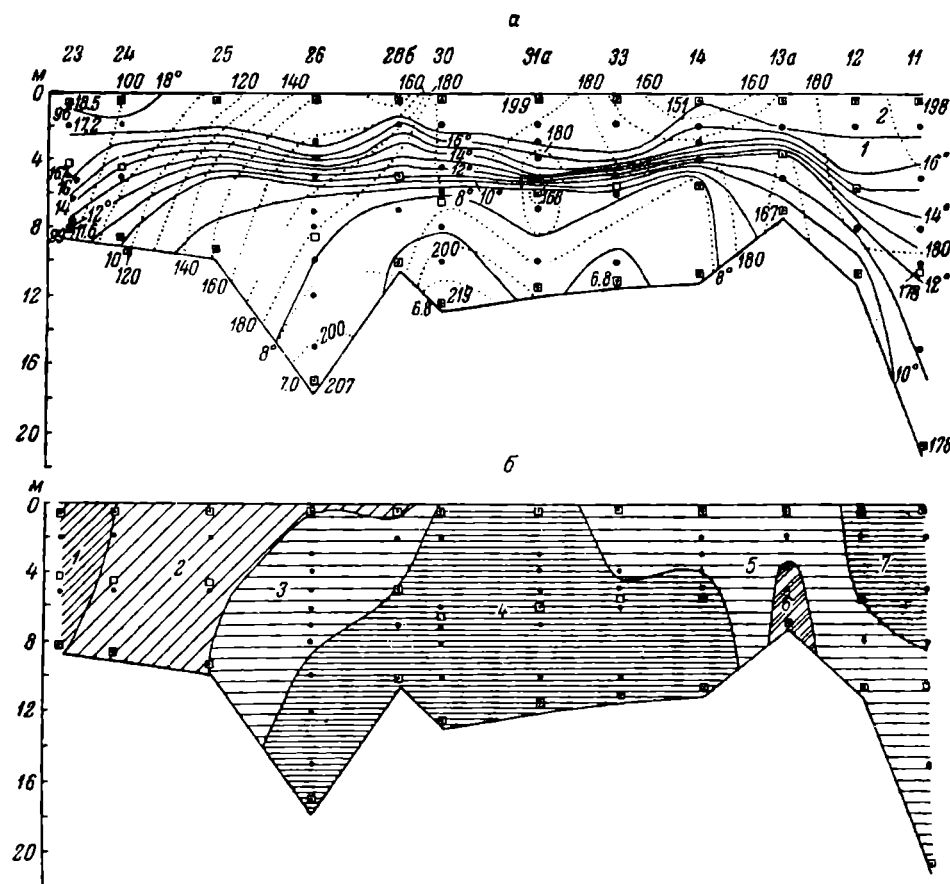


Рис. 6. Распределение температуры (а, 1), электропроводности (а, 2) и водных масс (б) по ходу шекснинского потока.

1 — шекснинская вода; 2 — смесь шекснинской воды с водой центральной части, шекснинской воды > 50%; 3 — смесь вод центральной части с шекснинской, вод центральной части > 50%; 4 — воды центральной части водохранилища; 5 — смесь волжской и местной воды с водами центральной части, вод центральной части > 50%; 6 — смесь волжской воды с водами центральной части, волжской воды 50%; 7 — воды центральной части водохранилища.

на рис. 6. Левую часть разреза на этом рисунке занимает шекснинская вода. По ходу шекснинского потока в сторону Рыбинской ГЭС содержание ее постепенно уменьшается, и уже южнее ст. 25, особенно в придонных горизонтах, прослеживается заметное влияние вод центральной части водохранилища. В поверхностном слое шекснинская вода весной достигает района Гаятина (рис. 2).

Более минерализованная и холодная водная масса центральной части водохранилища занимает значительную площадь рассматриваемого разреза. В придонной его части она располагается от ст. 25 до ст. 14 и имеет

верхней границей слой температурного скачка. На поверхности в на более чистом виде эта водная масса встречается на участке разреза с ст. 30 до ст. 33. С приближением к Рыбинской ГЭС, в районе ст. 14 13-а, сказывается влияние волжской воды. На разрезе (рис. 6) это отчетливо видно по резкому уменьшению электропроводности и заметному повышению температуры. С выходом разреза в сбросной участок водохранилища содержание водной массы центральной части водохранилища вновь увеличивается, и она составляет основную массу воды, сбрасываемой в нижний бьеф Рыбинской ГЭС. Таким образом, по расположению изолиний температуры и электропроводности на этом разрезе четко выделяются три водные массы — шекснинская, центральной части водохранилища и волжская, — но большая часть его площади заполнена водой центральной части.

По расположению изолиний температуры и электропроводности на этом разрезе можно не только проследить вертикальное распределение водных масс, но и отметить некоторые особенности их перемещения в водоеме. Так, шекснинская вода весной по мере движения в водохранилище постепенно натекает на воды центральной части. Водная масса центральной части, перемещаясь в сторону Рыбинской ГЭС, на поверхности несколько изменяет свои первоначальные свойства за счет интенсивного прогрева и таяния льда. По мере своего движения она в районе Всехсвятского перемешивается с волжской водой. В отличие от шекснинского волжский поток вклинивается в воды центральной части по всей глубине, частично перемешиваясь с ними, увлекается к Рыбинской ГЭС, придерживаясь восточного берега Каменниковского полуострова.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище, особенно в его центральной части, наблюдается неоднородность водных масс по вертикали, которая свидетельствует о том, что даже в таком мелководном водоеме водные массы обладают определенной устойчивостью. Устойчивость его водных масс может обуславливаться или температурой, или минерализацией, электропроводностью, или же совместным действием обоих этих факторов. Наиболее вероятно, что именно этими факторами объясняется сохранение водными массами различного происхождения их физико-химические характеристики в течение длительных промежутков времени.

Вопрос об устойчивости водных масс в Рыбинском водохранилище практически не исследован. Но, как показал К. К. Эдельштейн (1963) в период интенсивного весеннего прогрева устойчивость вод водохранилища, особенно в слое температурного скачка, весьма значительна.

Поскольку от устойчивости зависит вертикальная структура водных масс, для понимания особенностей вертикальной неоднородности во в водохранилище требуется дальнейшее изучение этого вопроса. Это необходимо и для исследования перемешивания и трансформации водных масс в водоеме.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Буторин Н. В. 1965а. О водных массах континентальных водоемов. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.  
 Буторин Н. В. 1965б. К изучению водных масс Рыбинского водохранилища. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.  
 Буторин Н. В. и К. А. Бакулин. 1963. Структура скоростного поля затора потока на разрезе Борок—Коприно. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр. Изд. АН СССР, М.—Л.  
 Буторин Н. В. и А. С. Литвинов. 1963. О течениях в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.

- Н о р о н к о в П. П. 1951. Основы расчета изменений минерализации воды водохранилищ Волжской системы. Тр. Гос. гидрол. инст., вып. 33 (87).
- Е р ш о в а М. Г. 1965. Распределение вод различного происхождения в Рыбинском водохранилище в весенний период. В сб.: Динамика водных масс водохр., изд. «Наука», М.—Л.
- Т и м о ф е е в В. Г., В. В. П а н о в. 1962. Косвенные методы выделения и анализа водных масс. Гидрометеопиздат, Л.
- О д е л ь ш т е й н К. К. 1963. О слое температурного скачка и его динамике в Рыбинском водохранилище. В сб.: Биол. аспекты изуч. водохр., Изд. АН СССР, М.—Л.
-

# ВЗАИМОСВЯЗЬ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ КРУГОВОРОТА СЕРЫ И УГЛЕРОДА В МЕРОМИКТИЧЕСКОМ ОЗЕРЕ БЕЛОВОДЬ

Нашими предшествовавшими исследованиями (Сорокин, 1963) было показано, что в водоемах с замедленным вертикальным водообменом (меромиктических), где существует анаэробная зона, у верхней ее границы находится слой интенсивного размножения бактерий. Источником энергии для развития бактерий является здесь окисление восстановленных продуктов анаэробного распада органического вещества. Значительная часть биомассы бактерий создается при этом за счет хемосинтетической ассимиляции бактериями углерода углекислоты. Дальнейшие исследования влияния анаэробной зоны на продукцию бактерий в водоеме были продолжены на провальном меромиктическом озере Беловодь.

Провальное меромиктическое озеро Беловодь принадлежит к группе Собинских озер, находящихся во Владимирской области. Озеро имеет площадь около 2 га. Оно расположено среди частично заболоченного густого леса. Максимальная глубина его 23 м. Биоанізотропность озера была установлена Н. И. Кузнецовым (1909). Химический состав воды озера и протекающие в нем микробиологические процессы изучали С. И. Кузнецов (1942), Г. И. Долгов (1955), А. А. Егорова (1951), М. В. Иванов (1956) и Н. Н. Ляликова (1957). Этими исследованиями было установлено, что вода озера характеризуется высокой минерализацией. Содержание сульфатов в поверхностной воде составляло в 1948 г., по данным А. А. Егоровой, 495 мг/л, а у дна до 755 мг/л. Общая концентрация солей в придонной воде в 1.5 раза превышала таковую в поверхностном слое. Плотность воды начинает возрастать начиная с глубины 14 м. В связи с этим полная циркуляция воды в озере идет только до указанной глубины. В иловых отложениях озера интенсивно протекает редукция сульфатов. Начиная с глубины 14 м и до дна вода постоянно заражена сероводородом. У верхней границы сероводородной зоны наблюдается массовое развитие пурпурных бактерий, обусловленное тем, что верхняя граница сероводородной зоны, по Ляликовой (1957), находится в пределах глубины проникновения света, достигающей 18 м. Ляликовой же были сделаны определения величин фотосинтеза пурпурных бактерий и хемосинтеза с помощью  $C^{14}$ .

Г. А. Соколова подробно изучила деятельность тионовых бактерий в озере и установила характер их вертикального распределения (Соколова и Каравайко, 1954). Попытки обнаружить молекулярную серу как продукт деятельности тионовых бактерий остались безрезультатными.

В 1964 г. мы организовали полевую базу на озере Беловодь с целью дальнейшего изучения процессов химического и биологического окисления сероводорода с помощью  $S^{35}$ . Одновременно мы выполнили серию

химических и биологических анализов, направленных на выяснение взаимосвязи круговорота углерода и серы в этом своеобразном водоеме. Методика и результаты исследования приводятся ниже.

### МЕТОДИКА

Анализы солевого состава воды выполнены в пробах, зафиксированных хлороформом, гидрохимической лабораторией Института биологии внутренних вод.

Сероводород в воде определяли двумя разными методами. Малые концентрации  $H_2S$  анализировали колориметрическим методом, который был описан С. С. Заводновым (1962). Метод был нами модифицирован. Определения производили следующим образом. Пробы воды с содержанием  $H_2S$  не более 0.3 мг/л наливали из батометра в склянку с притертой пробкой емкостью 100 мл. В случае, если ожидаемое количество  $H_2S$  в воде было больше указанной выше величины, из батометра, открыв его верхнюю крышку, отбирали пипеткой 10 или 20 мл воды и доливали доверху водой с поверхности. В пробу на дно склянки добавляли последовательно по 0.3 мл растворов этилоксиэтилпарафенилендиамина и  $FeCl_3$  с помощью пипеток с оттянутыми концами. Затем склянку закрывали пробкой так, чтобы под ней не осталось воздуха. Пробу тщательно перемешивали встряхиванием. Спустя несколько минут в пробе развивалась стойкая синяя окраска вследствие образования метиленовой синей при реакции внесенных реагентов с сероводородом. Далее, пробы колориметрировали, используя в качестве стандартного раствора раствор сульфида, полученный разведением водой того же водоема более концентрированного раствора сульфида, в котором содержание  $H_2S$ , устанавливали йодометрически. Рабочие растворы для этих определений готовили следующим образом.

1. Раствор этилоксиэтилпарафенилендиамина: 0.3 г реактива растворяют в 100 мл 50%  $H_2SO_4$ . Раствор сохраняется в холодильнике в течение двух месяцев. При комнатной температуре раствор сохранен в течение 2—3 суток.

2. Раствор  $FeCl_3 \cdot SO_2 \cdot FeCl_3 \cdot 6H_2O$  растворяют в 50 мл воды.

3. Стандартный раствор  $Na_2S$ : несколько кристаллов  $Na_2S \cdot 9H_2O$  обмывают струей воды и растворяют в 100 мл свежeproкипяченной воды. Раствор (2—4 г  $Na_2S \cdot 9H_2O$  в 100 мл) разливается в ампулы по 1—2 мл в каждой. Содержание  $Na_2S$  раствора в ампулах определяют йодометрически. Перед анализом содержимое ампулы растворяют в разной концентрации в фильтрованной воде из водоема. Полученные разведения немедленно разливают в склянки и в них добавляют указанные выше реактивы сероводорода. Таким путем строится с помощью разных разведений стандартного раствора калибровочная кривая.

В пробах с концентрацией  $H_2S$  выше 3 мг/л сероводород анализировали йодометрически следующим образом. В склянки емкостью 150 мл вносили по 3 мл взвеси углекислого цинка в смеси с  $ZnSO_4$ . Затем в них отбирались испытуемые пробы воды. По возвращении на базу пробы встряхивали и раствор йода выливали в кислый раствор, после чего остаток йода оттитровывали гипосульфитом. Холостое определение производилось в 100 мл воды с глубины 9 м, не содержащей  $H_2S$ . Тиосульфаты определяли йодометрическим титрованием после осаждения сульфидов углекислым цинком.

Окислительно-восстановительный потенциал воды (Eh) определяли в пробах, заключенных в баллоны (рис. 1), которые заполняли из бато-

размножения бактерий и их продукцию определяли по методу Иванова (1955) в пробах, заключаемых в баллоны. При заполнении части баллонов вода пропускалась через два слоя плотного газа № 78, который укреплена в специальной пластмассовой воронке (Сорокин, 1958). Баллоны экспонировали в течение 18—24 час. в водоеме. В начале и в конце экспозиции определяли в пробе общее число бактерий и вычисляли время одной генерации, продукцию бактерий и выделение, пользуясь соответствующими формулами.

Фотосинтез водорослей и пурпурных бактерий определяли радиоуглеродным методом. Пробы воды, заключаемые в баллоны, экспонировали *in situ* (Сорокин, 1963). Наряду с этим определяли зависимость фотосинтеза от проникновения света (коэффициенты  $K_T$ ) и вертикальное распределение фотосинтезирующих организмов (коэффициенты  $K_p$ ). При определенных коэффициентах  $K_T$  с использованием пурпурных бактерий пробы отбирали в слое их максимального развития и вносили в них допингированно раствор, состоящий из смеси сульфата натрия и тиосульфата, с целью стимуляции их активности.

Интенсивность темновой ассимиляции  $CO_2$  микророботой за счет хемосинтеза и усвоения  $CO_2$  гетеротрофной микророботой определяли радиоуглеродным методом (Сорокин, 1963).

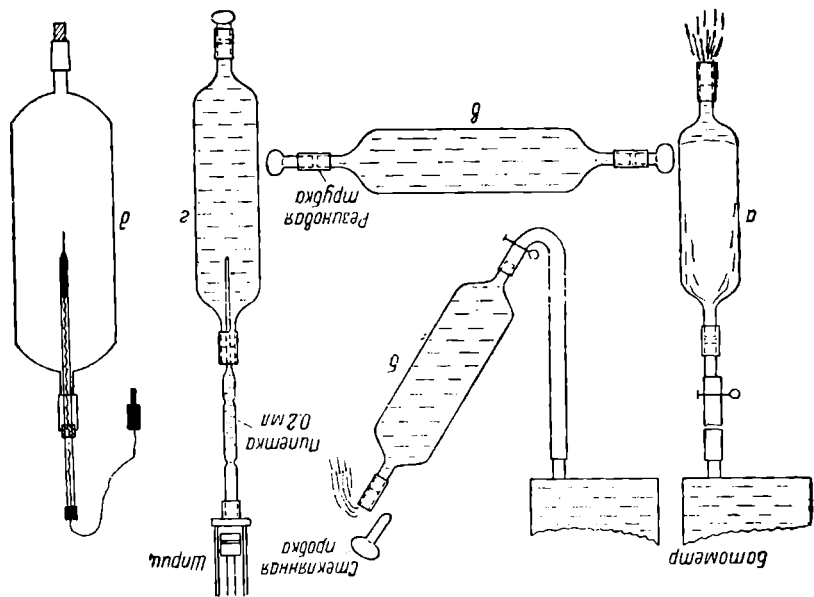
Численность зоопланктона учитывали на фильтрах из плотного шлангового газа, через которые пропускали 4 л воды, взятой батометром. Инфузорий учитывали осадочным методом, фиксируя пробы раствором йода.

Скорость редукации сульфатов определяли с помощью  $S^{35}$ . В пробы воды добавляли меченный  $S^{35}$  сульфат. Пробы экспонировали в водоеме в баллонах емкостью 250 мл, затем осаждали в них сульфид в виде сульфидной цинка. Осадок переносили в прибор для отгонки  $H_2S$  (Сорокин, 1963). Отгоняемый сульфид улавливали перманганатом калия. По окончанию отгонки поглощающий раствор сливали из поглоителя, вносили в него 2 мл раствора  $HCl$  в разведении 1 : 2 и 2 мл 10%-го раствора  $BaCl_2$ . Раствор кипятили. При этом весь сульфид окислялся перманганатом до сульфата, а последний осаждался в виде  $BaSO_4$ . Торчатый раствор перманганата обесцвечивали добавлением перекиси водорода. Осадок  $BaSO_4$  отфильтровывали на мембранный фильтр и под счетчиком определяли его радиоактивность с поправкой на самопоглощение излучения в толще препарата.

Окисление сероводорода в толще воды исследовали с помощью  $S^{35}$ . Пробы выполняли в баллонах емкостью 100 мл, заполнявшихся как при определении  $Eh$  (рис. 1). В баллоны вносили 0.1 мл раствора сульфата натрия с активностью  $S^{35}$  100—150 тыс. имп./мин. и с содержанием  $H_2S$  около 0.5 мг/л. Баллоны экспонировали в водоеме на тех же глубинах, откуда были получены соответствующие пробы. Для подавления жизнедеятельности тионовых бактерий в случае необходимости получения чисто химического процесса окисления сульфидов в баллоны вносили антисептики тимол или хлороформ. По окончании экспозиции в баллоны добавляли по 0.5 мл раствора «носителей» и анализировали пробу на наличие  $S^{35}$  в водоеме. Состав раствора «носителей» следующий:  $Na_2S \cdot 9H_2O$  — 10%,  $Na_2S_2O_3$  — 20%,  $Na_2SO_4$  — 10%. В ходе анализа производили разделение присутствующей в воде соединений серы и порознь учитывали их радиоактивность. Это давало возможность установить соотношение между соединениями серы, которые образовались в результате окисления меченого  $S^{35}$  сульфидом за время экспозиции.

закрывает соевым мостиком, отсоединяли от батометра и в верхний его конец вставляли платиновый игольчатый электрод с поклоном из резиновой трубки, который одновременно служит пробкой. По возвращении на базу батометры с электродными вставками в специальный штатив с ямочками погружали в него катодометровым электродом сравнения. В качестве электролита использовали аналитический баллон с электролитом, заполненный стандартным раствором, состоящим из смеси красной и желтой кровяной соли.

Рис. 1. Использование баллонов для определения фотосинтеза. хемосинтеза и Е<sub>h</sub>.



a — промывка батона; б — запыление батона; в — бадон с пробой  
вольт; г — лобачение в бадон багона изотопы; д — определение фп  
в поде воит.



Порядок разделения соединений серы был следующий: 20 мл вод профильтровывали через мембранный фильтр в колбочку с 2 мл 5%-го раствора  $\text{CdCl}_2$ . Фильтрат промывали, сушили и определяли на нем радиоактивность молекулярной серы ( $\text{S}^0$ ). Фильтр с выпавшим осадком  $\text{Cd}$  профильтровывали через следующий мембранный фильтр, на который предварительно наносился слой мела путем фильтрации взвеси  $\text{CaCO}_3$ . Фильтр с осадком переносили в стакан с 20 мл воды + 2 мл 1N  $\text{KMnO}_4$  + 2 мл  $\text{HCl}$ , 1 : 2. Осадок с фильтра смывали, жидкость в стакане кипятили, добавив в нее 2 мл 10%-го раствора  $\text{BaCl}_2$ , после чего жидкость обесцвечивали добавкой перекиси водорода. Сульфид  $\text{Cd}$  окислялся до сульфата, который осаждался в виде  $\text{BaSO}_4$ . Последний отфильтровывали, сушили фильтр и подсчитывали его радиоактивность с поправкой на самопоглощение излучения в толще препарата. Таким путем определяли радиоактивность сульфидной серы.

В фильтрате, оставшемся после фильтрации сульфида, осаждал сульфат в виде  $\text{BaSO}_4$ , добавляя к нему 1 мл 10%-го раствора  $\text{BaCl}_2$ . Осадок тут же отфильтровывали и определяли на фильтре радиоактивность серы сульфата. Наконец, в фильтрате определяли радиоактивность серы тиосульфата. Для этого тиосульфат в фильтрате окисляли, добавляя к нему 2 мл 1N перманганата, 2 мл  $\text{HCl}$  в разведении 1 : 2 и т. д., аналогично определению радиоактивности серы сульфидов.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЙ

##### Распределение $t^\circ$ , $\text{O}_2$ , $\text{H}_2\text{S}$ , $\text{Eh}$ в толще воды, суточные их колебания

В табл. 1, заимствованной из работы Егоровой (1951), приведены результаты анализов  $t^\circ$ ,  $\text{O}_2$  и  $\text{H}_2\text{S}$ , выполненных 2 августа 1948 г. Согласно этим анализам температура воды в гипolimнионе составляла в то время около  $7^\circ \text{C}$ . Переходный

Т а б л и ц а 1

Гидрохимический анализ  
воды оз. Беловодь  
(2 VIII 1948; по Егоровой, 1951)

Глубина, м	Температура, $^\circ\text{C}$	$\text{O}_2$ , мг/л	$\text{H}_2\text{S}$ , мг/л	$\text{SO}_4^{--}$ , мг/л
0.3	20	8.25	0	455
5	17	8.80	0	462
10	8.5	5.50	0	494
12	7.5	3.42	0	—
13	7.2	2.75	0	—
14	7.0	2.2	0.8	—
15	7.0	0	3.84	655
17	7.0	0	5.02	—
20	7.0	0	6.8	775

слой между кислородной и сероводородной зонами залегал на глубине 14—15 м. На глубине 14 м еще обнаруживалось 2 мг/л  $\text{O}_2$ . Концентрация  $\text{H}_2\text{S}$  в придонном слое составляла около 7 мг/л. В сравнении с анализом 1938 г. (Кузнецов, 1942) существенной разницы не наблюдалось. Согласно последующим анализам Ляликовой (1957) и Иванов (1956) концентрация сульфидов в придонном слое возросла к 1955 г. до 30 мг/л, а граница сероводородной зоны поднялась до 12.5 м. Наши анализы показали, что в последние годы процесс накопления  $\text{H}_2\text{S}$  в гипolimнионе продолжался.

Придонные слои воды озера сильно засолены, причем не только сульфатами, но и хлоридами (табл. 2). Содержание сульфатов в придонном слое в последнее время снизилось от 700 мг/л до 500 мг/л, очевидно вследствие очень интенсивной их редукции до сероводорода, содержание которого в придонном слое в 1964 г. достигло 150 мг/л.

Летняя температура гипolimниона снизилась в 1964 г. до  $5.6^\circ$ , а граница сероводородной зоны поднялась до 10 м. Кислород практически

отсутствовал уже начиная с глубины 11 м, тогда как в 1938 г. он обнаружился на глубине 14.5 м. Слой максимального развития пурпурных бактерий поднялся с глубины 14 м до 11 м (рис. 2).

Выполняя анализы окислительно-восстановительного потенциала в разное время суток, мы обнаружили резкие его суточные колебания в пределах слоя развития пурпурных бактерий. Величина Eh в течение нескольких часов изменялась на 200 мв. Обнаружив это явление, мы произвели систематические наблюдения за суточными колебаниями распределения Eh,  $H_2S$ , кислорода в толще воды, а также за колебаниями в распределении зоопланктона и бактерий. Результаты этих наблюдений приводятся в табл. 3, 4, 5, а также на рис. 3. Они показывают, что максимальные изменения величины Eh в течение дня имеют место на глубинах 10—12 м. В течение ночи Eh снижается здесь до отрицательных величин (—10, —40 мв). В солнечный день после восхода солнца начинается быстрое повышение Eh. В середине дня Eh на этих глубинах повышается до +150, +200 мв. В пасмурный дождливый день такого повышения мы не наблюдали. К вечеру Eh начинает заметно падать.

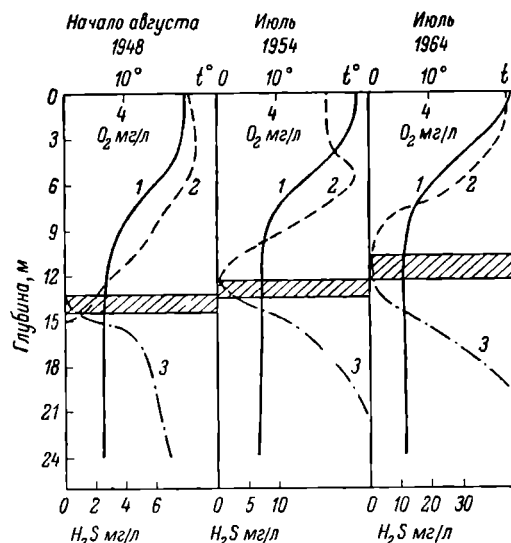


Рис. 2. Многолетние изменения в распределении температуры (1),  $O_2$  (2) и  $H_2S$  (3) в оз. Беловодь. Сведения за 1948 и 1954 гг. взяты из работ Егоровой (1951) и Ляликовой (1957).

Таблица 2

Ионный состав оз. Беловодь (мг-экв./л)

Глубина, м	Анионы				Катионы		
	$HCO_3^-$	$Cl^-$	$SO_4^{2-}$	$\Sigma$ ионов	$Ca^{2+}$	$Mg^{2+}$	$Na^+ + K^+$
8	3.28	0.78	9.14	13.20	6.27	6.60	0.33
12	3.38	0.78	8.94	13.10	6.38	6.49	0.23
15	3.40	0.78	8.94	13.12	6.47	6.58	0.08
18	4.65	1.01	9.11	14.77	7.09	7.32	0.36
22	4.92	2.52	10.39	17.83	7.41	7.04	3.31

глубоких слоев воды. Турбулентный обмен в пределах слоя 8—15 м достаточно интенсивен. Градиент плотности по вертикали здесь очень мал, так как нарастание концентрации солей и снижение температуры воды в пределах этого слоя невелики (табл. 2 и 3).

Исчезновение сероводорода в слое 10—12 м в течение дня обусловлено окислением его пурпурными серобактериями в процессе фотосинтеза,

Причина столь резких колебаний окислительно-восстановительного потенциала в этом слое стала ясной, когда было обнаружено, что верхняя граница распространения сероводорода, обнаруживаемая на рассвете на глубине 10 м, в середине солнечного дня опускается до 13 м (табл. 4). В течение ночи этот трехметровый слой вновь заполняется сероводородом, мигрирующим за счет турбулентного водообмена из более

Таблица 3

Изменения окислительно-восстановительного потенциала (Еh, мв) в толще воды оз. Беловодь в разное время суток (1964 г.)

Глубина, м	Температура воды, °С	26 VII, ясный день			29 VII, ясный день			31 VII, пасмурный день	2 VIII, ясный день	
		6 час.	10 час.	14 час.	6 час.	14 час.	22 час.	13 час.	6 час.	16 час.
0	23.0	+320	+340	+335	+290	+320	+310	+260	+310	—
4	19.7	+310	+320	+340	+310	+350	+340	—	—	—
6	10.6	+280	+290	+310	+280	+310	+310	+300	+260	+300
8	7.5	+100	+250	+210	+130	+300	+170	+260	+160	+270
9	7.0	+25	+210	+200	+10	+290	+160	+120	+50	+260
10	6.2	—10	+100	+210	—25	+250	+130	+100	—20	+210
11	5.9	—25	—20	+220	—35	+2	+50	—10	—30	+150
12	5.6	—60	—40	+160	—65	+30	—10	—30	—50	+120
13	5.6	—80	—50	—20	—75	—60	—70	—60	—80	+20
14	5.6	—105	—80	—60	—110	—100	—105	—80	—105	—60
15	5.6	—131	—120	—120	—130	—120	—130	—120	—110	—100
17	5.6	—160	—160	—150	—170	—165	—175	—160	—135	—130
20	5.8	—190	—190	—190	—	—	—	—	—	—
21	5.9	—190	—	—	—185	—195	—190	—200	—190	—190

так как этот процесс непосредственно связан с периодом наиболее сильной наружной освещенности, когда свет проникает на глубину до 14 м. В пасмурные дни при слабой наружной освещенности концентрация

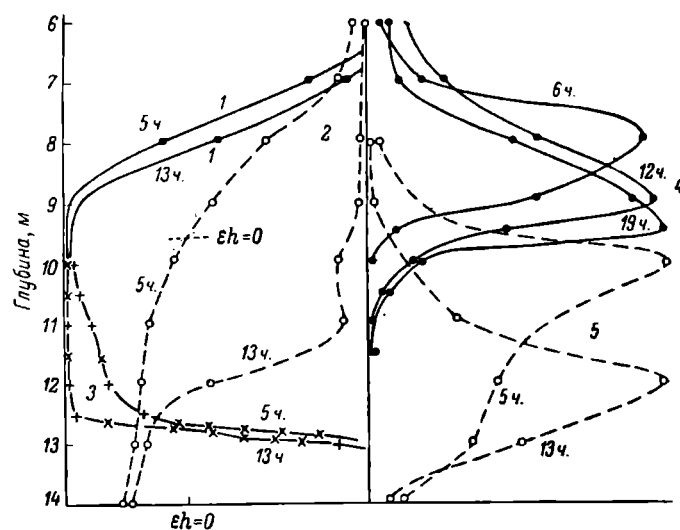


Рис. 3. Суточные колебания в распределении кислорода (1), сероводорода (2), редокс-потенциала (3), *Cladocera* (4) и пурпурных бактерий (5) у верхней границы сероводородной зоны оз. Беловодь.

сероводорода на глубинах 10—11 м практически не меняется в течение суток. Суточные колебания концентрации сероводорода и Еh можно заметить в ясные солнечные дни до глубины 15 м.

Т а б л и ц а 4

Содержание сероводорода в толще воды оз. Беловодь (1964 г.) в разное время

Глубина, м	Содержание тиосульфата, мг $S_2O_3^{2-}$ /л	26 VII, ясный день		29 VII, ясный день				31 VII, пасмурный день	2 VIII, ясный день	
		5 час.	14 час.	6 час.	14 час.	19 час.	22 часа	13 час.	6 час.	14 час.
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0.05	0	0.1	0	0	0	0.1	0.15	0
10.5	0	0.08	0	0.15	0	0	0	0.15	0.20	0
11	0	0.15	0	0.25	0.01	0	0.01	0.20	0.25	0
11.5	0	0.2	0	0.35	0.01	0	0.05	0.25	0.35	0.02
12	0	0.45	0.03	0.45	0.02	0.01	0.12	0.40	0.55	0.60
12.5	0	0.65	0.3	0.75	0.4	0.3	0.5	0.60	0.9	0.5
13	0	1.4	1.1	1.8	1.4	1.1	1.2	1.30	2.0	1.7
14	0	2.2	2.0	2.6	2.4	2.2	2.7	2.5	2.6	2.4
15	1	6.9	5.8	6.2	6.1	6.1	6.4	6.3	6.4	6.3
19	3	34	32	—	—	—	—	—	—	—
20	9	45	—	—	—	—	—	—	—	—
21	10	95	—	—	—	—	—	—	—	—
23	22	152	—	—	—	—	—	—	—	—

Колебания концентрации  $H_2S$  вызывают и суточные колебания в распределении кислорода в слоях, прилегающих к сероводородной зоне (табл. 5). В солнечные дни кислород, отсутствовавший в слое 10—11 м в ранние утренние часы, появляется там в середине дня в количестве до 0.05 мг/л.

Т а б л и ц а 5

Содержание растворенного кислорода в толще воды оз. Беловодь (1964 г.) в разное время суток (мг/л)

Глубина, м	29 VII		2 VIII	
	5 час.	14 час.	7 час.	14 час.
0	8.9	9.2	8.3	8.8
3	8.8	8.9	8.3	8.9
6	5.6	6.4	4.5	5.5
7	3.2	3.9	3.2	4.4
8	1.25	1.83	1.24	2.02
9	0.05	0.2	0.25	0.6
10	0	0.05	0	0.04
11	0	0.02	0	0.02

#### Фотосинтез фитопланктона и пурпурных серобактерий и их распределение в толще воды

Распределение пурпурных серобактерий в толще воды определяли методом прямого счета на мембранных фильтрах, а также радиоуглеродным методом, измеряя их фотосинтез в условиях одинаковой умеренной освещенности. В последнем случае баллоны, закрытые пробками, после добавления в них рабочего раствора радиоактивного карбоната экспонировали в озере на глубине 5 м в течение трех часов. Определения выполнялись в ранние утренние часы и в середине дня, с тем чтобы уловить вероятные миграции *Chromatium* в течение дня, связанные с отмечавшимися выше суточными колебаниями содержания  $H_2S$  по вертикали. Результаты анализов приводятся в табл. 6 и 7 и на рис. 3.

Максимальная численность пурпурных серобактерий составляет около 50 тыс./мл при биомассе около 5 г/м<sup>3</sup>. Максимум их числа утром до восхода солнца находится на глубине 10 м. В середине солнечного дня он опускается до 12—13 м. В пасмурный день максимум численности пур-

Т а б л и ц а 6

Распределение пурпурных серобактерий в толще воды  
(1964 г.) в разное время суток

Глубина, м	29 VII, ясный день			31 VII, пасмурный день, 12 час.	
	6 час.	13 час.	19 час.	количество, тыс./мл	биомасса, мг/м³
	количество, тыс./мл				
9	6	0	0	3	210
9.5	8	2	0	5	350
10	46	12	2	34	2370
11	32	25	18	33	2320
12	21	33	23	29	2030
13	10	38	36	21	1470
14	7	12	21	8	560
15	5	7	10	4	280
18	0.6	0.8	0.8	0.6	—
20	0.9	0.4	0.4	0.4	30
22	1.3	1.5	1.4	1.5	120

пурпурных серобактерий найден на 11 м. Такая же закономерность в распределении пурпурных серобактерий была найдена и с помощью радиоуглеродного метода путем определения коэффициентов  $K_P$  (табл. 8).

Т а б л и ц а 7

Коэффициенты распределения фотосинтезирующих  
организмов в толще воды (коэффициенты  $K_P$ )

Глубина, м	5 час. утра		12 час. дня	
	радиоактив- ность орга- низмов, имп.	$K_P$ , %	радиоактив- ность орга- низмов, имп.	$K_P$ , %
0	791	100.0	493	100.0
3	652	82.0	595	121.0
5	476	59.0	569	115.0
7.5	84	10.6	73	14.8
9.5	26	3.0	12	2.4
10	800	103	92	18.8
11	635	80	18.5	37
11.5	522	60	315	64
12	326	41	679	137
12.5	272	34.2	406	83
13	205	26	338	68
13.5	106	13.6	161	33
14	92	11.6	127	25
15	12	1.5	16	3.3

В пробах, взятых в 5 часов утра, максимум относительной скорости фотосинтеза при одинаковом освещении был отмечен на глубине 10 м, а в пробах, взятых в 12 час. дня, — на глубине 12 м.

Численность и биомасса водорослей показаны в табл. 8. Они составляют до 25—30 тыс./мл, или до 1 г биомассы на 1 м<sup>3</sup>; таким образом,

фитопланктон озера количественно беден. Преобладающими формами являются зеленые водоросли и жгутиконосцы.

Таким образом, вполне очевидно, что подвижные клетки *Chromatium* совершают в течение дня миграции, выбирая горизонт, где еще присутствует сероводород, необходимый им для фотосинтеза, и куда проникает некоторое количество света. Верхняя граница присутствия сероводорода в середине дня находится на глубине 12—12.5 м.

Определения коэффициентов зависимости фотосинтеза от проникновения света ( $K_T$ ) показали, что фотосинтез пурпурных может идти до глубины 14 м. На этой глубине коэффициент  $K_T$  составляет всего 3% от максимального коэффициента  $K_T$  для зоны развития пурпурных бактерий, который был отмечен на глубине 10 м (рис. 4). Если же за 100% принять величину  $K_T$ , найденную в слое оптимальной освещенности для фотосинтеза пурпурных серобактерий, расположенном на глубине

Таблица 8

Численность и биомасса водорослей в зоне фотосинтеза (1964 г.)

Глубина, м	27 VII		2 VIII	
	численность, тыс./мл	биомасса, мг/м <sup>3</sup>	численность, тыс./мл	биомасса, мг/м <sup>3</sup>
0	12	480	10	400
3	24	960	12	480
5	30	1200	25	1000
7	21	840	10	400
9	3	120	2	80

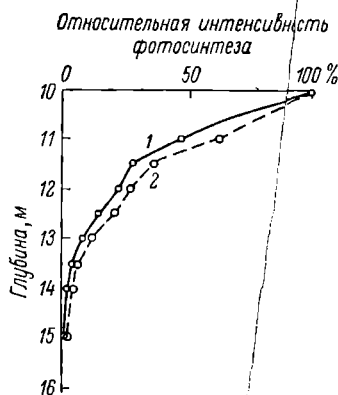


Рис. 4. Зависимость интенсивности фотосинтеза пурпурных серобактерий от подводной освещенности ( $K_T$ ).

1 — срок опыта с 6 час. утра до 12 час. дня; 2 — срок опыта с 12 час. дня до 8 час. вечера.

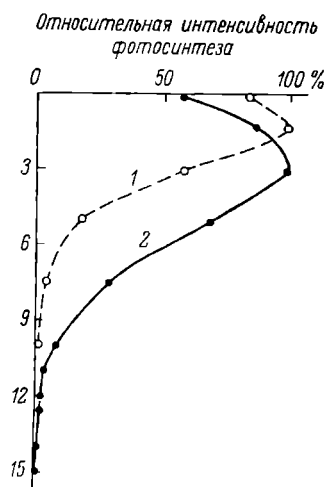


Рис. 5. Зависимость интенсивности фотосинтеза фитопланктона (1) и пурпурных серобактерий (2) от подводной освещенности (коэффициенты  $K_T$ ).

3 м, то на глубине 14 м коэффициент  $K_T$  будет составлять всего 0.15%, а в слое максимума фотосинтеза пурпурных, на глубине 11.5—12 м — 4% (рис. 5).

Следовательно, максимум пурпурных в озере имеет место на глубине, где освещенность составляет всего 4% от их светового оптимума.

Сравнительные определения влияния освещенности на фотосинтез фитопланктона и пурпурных серобактерий были выполнены в параллельных опытах путем одновременного определения коэффициентов  $K_T$  в пробах воды с глубины 3 м и с глубины 11 м. В последнем случае в воду добавляли раствор сульфида и тиосульфата для стимуляции фотосинтеза пурпурных серобактерий. Результаты этих определений представлены на рис. 5. Они показывают, что чувствительность пурпурных серобактерий к свету значительно выше, чем у фитопланктона. В зоне фотосинтеза пурпурных фотосинтез фитопланктона, адаптированного к высокой освещенности, практически отсутствует.

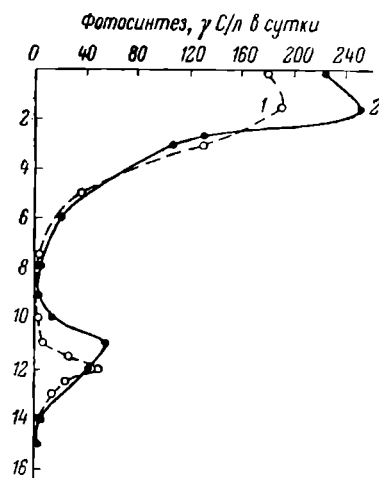


Рис. 6. Фотосинтетическая продукция органического вещества водорослями (до глубины 9 м) и пурпурными серобактериями (от глубины 9 м до 15 м) в толще воды оз. Беловодь.

1 — опыт поставлен в 12 час. дня;  
2 — опыт поставлен в 6 час. утра.

продукция пурпурных серобактерий — 110 мг С/л в сутки, продукция хемосинтеза — 55 мг С/м<sup>2</sup> в сутки.

Распределение абсолютных величин фотосинтеза фитопланктона и пурпурных серобактерий, определенных путем экспозиции склянок *in situ* (коэффициенты  $K_C$ ), представлено на рис. 6. Эти данные показывают, что продукция фитопланктона значительно превосходит продукцию пурпурных бактерий. Измеренная нами интенсивность фотосинтеза пурпурных бактерий, а также их численность в слое максимума оказались значительно ниже величин, полученных Егоровой (1951) и Ляликовой (1957). Суммарная продукция фотосинтеза фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> оказалась равной 500 мг С/м<sup>2</sup> в сутки,

#### Интенсивность темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> бактериальной флорой

Суммарные величины бактериальной ассимиляции CO<sub>2</sub> гетеротрофной и автотрофной микрофлорой приведены в табл. 9. До глубины 8 м темновая ассимиляция CO<sub>2</sub> идет главным образом за счет усвоения углерода углекислоты гетеротрофными бактериями. Ввиду обедненности верхних слоев воды продуктами анаэробного распада типа сероводорода, метана или водорода деятельность автотрофной микрофлоры здесь подавлена. Как видно из представленных данных, величина ассимиляции CO<sub>2</sub> в слое 0—8 м очень мала и находится в пределах чувствительности радиоуглеродного метода. Она не превышает 0.2—0.4 гС/л в сутки при общей численности бактерий 300—400 тыс./мл и их биомассе около 100 гС/л. Следовательно, темновая ассимиляция CO<sub>2</sub> составляет максимум 2—4% от общего прироста органического вещества в процессе биосинтеза гетеротрофной микрофлоры. Эти величины хорошо согласуются с величинами гетеротрофной ассимиляции, определенной нами в лабораторных опытах (Сорокин, 1961). В. И. Романенко (1964) принимает величину гетеротрофной ассимиляции равной 6%.

Судя по распределению сапрофитных бактерий (Егорова, 1951) и опираясь на относительное постоянство соотношения «сапрофиты : общее число гетеротрофов», можно полагать, что численность гетеротрофов и величина темновой ассимиляции ими CO<sub>2</sub> в толще воды не испытывают

больших колебаний по вертикали. Поэтому последняя величина может быть принята равной 0.3  $\mu\text{C}/\text{л}$  в сутки. Эта поправка на гетеротрофную ассимиляцию  $\text{CO}_2$  была нами принята для расчета величины хемосинтеза по величине темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  (табл. 9). Полученные при этом

Таблица 9

Темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  микрофлорой и продукция органического вещества за счет хемосинтеза (1964 г.)

Глубина, м	26 VII, утро			29 VII, утро			29 VII, вечер			31 VII, утро		
	r	T	Ch	r	T	Ch	r	T	Ch	r	T	Ch
0	50	0.10	0	60	0.2	0	150	0.3	0	130	0.4	0.1
5	60	0.12	0	60	0.2	0	90	0.2	0	100	0.2	0
7	50	0.10	0	100	0.3	0	—	—	—	100	0.2	0
8	300	0.8	0.5	300	1.5	1.2	60	0.16	0	150	0.3	0
9	350	0.97	0.67	—	2.7	2.4	450	1.3	1.0	200	0.5	0.2
10	5300	14.2	13.9	3370	17.9	17.6	1530	4.3	4.0	8200	24.6	24.3
10.5	10200	27.6	27.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
11	9300	25.2	24.9	2710	14.2	13.9	2380	7.1	6.8	6900	20.4	20.1
12	6750	18.6	18.3	1420	7.4	7.1	1680	4.8	4.5	4600	15.5	15.2
13	960	2.80	2.30	330	1.70	1.30	1020	3.0	2.7	1000	3.5	3.2
14	510	1.80	1.50	160	0.85	0.55	600	1.8	1.5	550	1.9	1.6
18	300	1.30	1.00	60	0.25	0	60	0.18	—	150	0.5	0.2
20	50	0.10	0	100	0.4	0.1	150	0.47	0.17	—	—	—
23	100	0.25	0	—	—	—	—	—	—	150	0.6	0.3

Примечание. r — радиоактивность бактерий на фильтрах имп./л, T — общая темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$ ,  $\mu\text{C}/\text{л}$  за сутки, Ch — хемосинтез,  $\mu\text{C}/\text{л}$  в сутки.

величины хемосинтеза оказались наибольшими на глубинах 10—11 м, где они в 50—100 раз превышали ассимиляцию  $\text{CO}_2$  в поверхностном слое воды. В то же время продукция бактерий в зоне максимального хемосинтеза превышала таковую в поверхностном слое всего в 4—5 раз. Это лишний раз подтверждает автотрофный характер темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  бактериями у верхней границы сероводородной зоны.

Величина хемосинтеза в слое 10—12 м достигает 20—27  $\mu\text{C}/\text{л}$  в сутки. Измеряемая величина зависит от времени взятия проб. В зоне интенсивного хемосинтеза существует серьезная конкуренция за субстрат (сероводород) между хемосинтетиками и фотосинтезирующими бактериями. Во второй половине дня последние окисляют почти нацело сероводород, поступивший за ночь в эту зону из более глубоких слоев. Поэтому в пробах, взятых во второй половине дня, величина хемосинтеза не превышает 10  $\mu\text{C}/\text{л}$ . Основную продукцию хемосинтеза дают в озере Беловодь тионовые бактерии, активность и численность которых здесь очень велика (Соколова и Каравайко, 1964). Микроскопирование препаратов на мембранных фильтрах обнаруживает в зоне интенсивного хемосинтеза массовое развитие однородных по форме клеток, морфология которых идентична морфологии *Thiobacillus thioparus*.



### Общая численность, биомасса и продукция бактерий

Общее число бактерий в зоне фотосинтеза оз. Беловодь неожиданно оказалось очень небольшим, не более 0.5 млн в 1 мл (табл. 10). При этом в верхних слоях воды преобладают очень мелкие палочковидные клетки бактерий, слабо окрашиваемые эритрозином, что говорит о неблагоприятных условиях развития здесь бактериопланктона. Начиная с границы сероводородной зоны бактериопланктон становится богаче. Его численность возрастает почти в 10 раз. Клетки бактериопланктона в слое максимального хемосинтеза представлены легко окрашиваемыми короткими палочками, весьма однородными по своей форме. Общий вид окрашенных бактерий на мембранных фильтрах после фильтрации через них воды с глубин 10—15 м напоминает скорее препарат чистой культуры бактерий, чем препарат природного бактериопланктона (рис. 7). Большой интерес вызывает то обстоятельство, что среди массы палочковидных клеток можно заметить характерные цепочки, по форме идентичные так называемым «нитевидным бактериям», которые были описаны А. Е. Криссом (1954) и составляют основной компонент бактериопланктона сероводородной зоны Черного моря. Согласно моим наблюдениям, эти «нитевидные бактерии» являются цепочками клеток и, вероятно, представляют собой тионовые бактерии. До сих пор их не удавалось выделить в чистую культуру, хотя накопительная культура была нами получена

Т а б л и ц а 10

Общее число и биомасса бактерий в толще воды (1964 г.)

Глубина, м	Средний объем бактерий	29 VII, утро		31 VII, день	
		числен- ность, тыс./мл	биомасса, мг/м <sup>3</sup>	числен- ность, тыс./мл	биомасса, мг/м <sup>3</sup>
0	0.25	300	75	230	57
3	0.25	260	65	190	47
6	0.3	220	66	130	32
8	0.36	350	125	310	39
9	0.46	440	203	670	307
9.5	0.55	1230	680	1670	880
10	0.70	1960	1370	2880	2030
11	0.70	2320	1630	2940	2060
12	0.70	1580	1100	2150	1510
13	0.70	1350	950	1790	1180
14	0.60	—	—	1710	1030
15	0.60	520	310	620	370
18	0.60	310	186	146	73
21	0.7	400	280	360	250
23	0.9	1400	1260	1700	1530

при засевах воды Черного моря на среду с низким Eh. При последующих пересевах этой культуры «нитевидные» формы были вытеснены *Thiobacillus thioarvus*.

Подобные же «нитевидные» формы бактерий были мною найдены в сероводородной зоне оз. Гек-Гель. В озере Беловодь эти формы встречаются начиная с глубины 10 м (рис. 7).

В более глубоких слоях воды, начиная с 15—16 м и до дна, микрофлора, количественно убывает. Клетки бактерий здесь сильно вакуолизированы

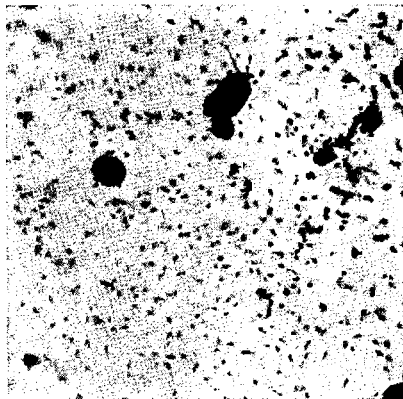


Рис. 7. Микрофотография бактериопланктона.

Т а б л и ц а 11

Время генерации, продукция бактерий и их выделение на разных глубинах водной толщи (продуктивность опыта — 18 часов)

Глубина, м	Исходная численность бактерий, тыс./мл	Бактерии в фильтрованной воде				Выделение бактерий в фильтрованной воде	
		Число бактерий в конце экспозиции, тыс./мл	Время генерации, часы	продукция бактерий			
				тыс./мл	мл.м <sup>3</sup>		
0	300	380	45	160	40	220	210
3	260	480	17	360	95	290	290
6	220	470	14	370	110	300	225
8	350	650	17	490	177	280	490
9	440	710	22	480	219	230	790
9.5	1230	1520	49	600	330	540	1300
10	1960	2480	56	840	590	2400	110
11	2320	2590	93	590	415	0	0
12	1540	1750	104	360	252	0	0
13	1360	1500	110	290	204	0	0
15	520	610	133	94	66	0	0
18	310	330	173	43	31	0	0
23	1400	1380	0	0	0	0	0

плохо красятся и популяции в целом имеет угнетенный вид. На эти глубины бактерии заносятся из вышележащих слоев турбулентными токами воды. Здесь они попадают в весьма неблагоприятные условия (низкий потенциал, высокая концентрация Н<sup>2</sup>S) и постепенно отмирают. В основном слое остаются лишь «тени» клеток. Тем не менее жизнеспособность многих из них сохраняется, так как посевы выливают здесь весьма активную тионовую микрофлору.

Определение скорости размножения бактерий в фильтрованной и нефилтрированной воде при экспозиции проб в батлонах in situ показали, что в самом поверхностном слое бактерии размножаются медленно, вероятно в результате прямого действия солнечной радиации (табл. 11). Начиная с глубины 3 м и до 9 м бактерии размножаются достаточно интенсивно. Время одной генерации здесь составляет менее суток. Однако простоты микрофлоры едва компенсирует выделение, которое здесь весьма значительно выявляю фильтрающего зоопланктона (инфузорий, коловраток и *Cladocera*). Наибольшая абсолютная продукция бактерий была отмечена на границе кислородной и сероводородной зон в слое максимального хемосинтеза. Время генерации здесь превышает двое суток. Однако вследствие высокой численности бактерий их абсолютный простот весьма значителен, а выделение сравнительно невелико. Глубже 15 м темпы размножения бактерий быстро падают, и на глубинах 18—23 м размножения бактерий практически не происходит.

Бесма интересны данные о величинах выделения на глубинах 8—9.5 м. Как видно из графика (рис. 3, в) здесь скапливается основная масса фильтратов, которые в изолированной пробе выделяют гораздо большее количество бактерий, чем их продуцируется за тот же срок в этом слое. Так, в слое между 9 и 9.5 м, непосредственно прилегающем к сероводородной зоне, выделяется в 1.5—2 раза больше бактерий, чем их продуци-



руется в изолированной пробе воды. Вполне очевидно, что обогащение микрофлорой этого слоя, которое компенсирует интенсивное выедание происходит не за счет размножения бактерий *in situ*, а за счет их заноса посредством турбулентного вертикального водообмена из нижележащих слоев, богатых микрофлорой. Последнее заключение подтверждают и данные о суточных колебаниях общего числа бактерий (табл. 12). Вертикальный водообмен на глубинах 9—12 м должен идти весьма интенсивно, ввиду малого градиента температуры.

Таблица 12  
Колебания общей численности бактерий и числа пурпурных бактерий (тыс./мл) в разное время суток

Глубина отбора проб, м	Анализируемый объект	6 час.	12 час.	19 час.
8	Общее число бактерий	430	390	360
10	То же	2700	1800	1510
10	Число пурпурных серобактерий	49	18	3

Следовательно, биомасса бактерий, продуцируемая у верхней границы сероводородной зоны хемосинтетиками и пурпурными серобактериями, выносится в вышележащие слои и здесь потребляется зоопланктоном, включаясь таким путем в продукционный процесс.

#### Вертикальное распределение зоопланктона в толще воды и его миграции

Вертикальное распределение зоопланктона в оз. Беловодь типично для водоема с анаэробной зоной в гипolimнионе. Как уже отмечалось в наших предыдущих работах (Сорокин, 1963), в этом случае, как правило, наблюдается концентрирование зоопланктона — и особенно *Cladocera* — в слоях, непосредственно прилегающих к анаэробной зоне. Типичные результаты анализов численности основных групп зоопланктона в толще воды в разное время суток приводятся в табл. 13, 14 и на рис. 3, 8, 9. Вот данные о вертикальном распределении простейших:

Глубина, м . . . . .	0	3	6	8	9	10	11	12	13
Число инфузорий, тыс./л . . . . .	16	4	20	62	84	144	28	10	0

Простейшие, в отличие от коловраток, которые скапливаются у поверхности, концентрируются, как и *Cladocera*, в слоях воды, примыкающих к анаэробной зоне, где содержание кислорода не превышает десятой доли мг/л. Циклопы и диаптомусы, относящиеся к *Copepoda*, также концентрируются в нижней части зоны фотосинтеза.

В течение суток можно наблюдать миграции *Cladocera*, связанные с тем, что в течение светлого времени суток в результате фотосинтетической деятельности фитопланктона и пурпурных бактерий в слое воды, обогащенном бактериальной пищей, полностью окисляется сероводород и несколько возрастает содержание кислорода. Максимум численности *Cladocera* в течение дня опускается с 8 м в 5 час. утра до 9 м в 14 час. При этом отдельные экземпляры дафний обнаруживаются на глубине 11 м, где в 5 час. утра присутствует сероводород. К вечеру значительная часть *Cladocera* опускается на глубину 10 м, до слоя пурпурных бактерий. Рачки интенсивно потребляют пурпурные бактерии. Кишечники дафний, пойманных на глубине 10 м, имеют розоватый оттенок.

Т а б л и ц а 13

Распределение основных форм зоопланктона в толще воды 29 VII 1964 в разное время суток (экз./л)

Глубина, м	5 час.			14 час.			18 час.		
	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Rotatoria</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Rotatoria</i>
1	4	0	7000	6	12	1200	8	10	1200
3	8	4	1400	5	12	800	7	15	2000
6	22	8	1100	21	10	500	10	10	400
7	31	16	400	32	22	400	39	6	200
8	191	33	100	65	26	250	52	21	220
9	43	24	0	140	56	20	122	30	100
10	0	3	0	42	15	0	104	18	0
11	0	0	0	3	5	0	0	6	0
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Пищевая ценность пурпурных бактерий для тонких фильтраторов очень велика. Об этом можно судить по результатам такого эксперимента. В две пробы воды, взятые с глубины 1 и 11 м, были добавлены равные объемы раствора радиоактивного карбоната ( $1.5 \cdot 10^6$  имп. в 0.5 л). Пробы экспонировались 0.5 светового дня при умеренной освещенности.

Т а б л и ц а 14

Вертикальное распределение зоопланктона в 1964 г. в солнечный (2 VIII) и пасмурный день (31 VII)

Глубина, м	2 VIII				31 VII	
	6 час. утра		16 час.		12 час. дня	
	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>
0	13	10	2	5	15	6
3	8	15	8	10	10	10
6	6	20	10	8	30	36
7	39	14	24	20	45	21
8	190	36	85	15	120	15
9	120	39	144	21	210	25
9.5	20	25	186	5	80	24
10	0	4	25	2	24	5
10.5	0	0	12	1	3	1
11	0	0	3	0	0	0
12	0	0	0	0	0	0

Находившиеся в пробах фитопланктон и пурпурные бактерии за этот срок, усваивая  $\text{CO}_2$  в процессе фотосинтеза, в равной степени поместились  $\text{C}^{14}$ . Затем в пробы были добавлены равные количества зоопланктона. После 6 час. экспозиции зоопланктон был отловлен и радиоактивность рачков была измерена на высушенных препаратах. Она оказалась равна 260 имп./100 экз. в пробе, взятой с глубины 1 м, и 1800 имп./100 экз. — с глубины 11 м. Эти результаты показывают, что бактерии являются намного лучшей пищей для рачков, чем водоросли. Именно этим можно

объяснить тот факт, что они скапливаются над зоной интенсивной продукции бактерий, а не в зоне максимума фотосинтеза, хотя в зоне интенсивной продукции бактерий имеет место сильный дефицит кислорода. Очевидно, рачкам, питающимся бактериями на границе кислородной и сероводородной зон, приходится периодически подниматься в верхние слои воды, чтобы «отдышаться».

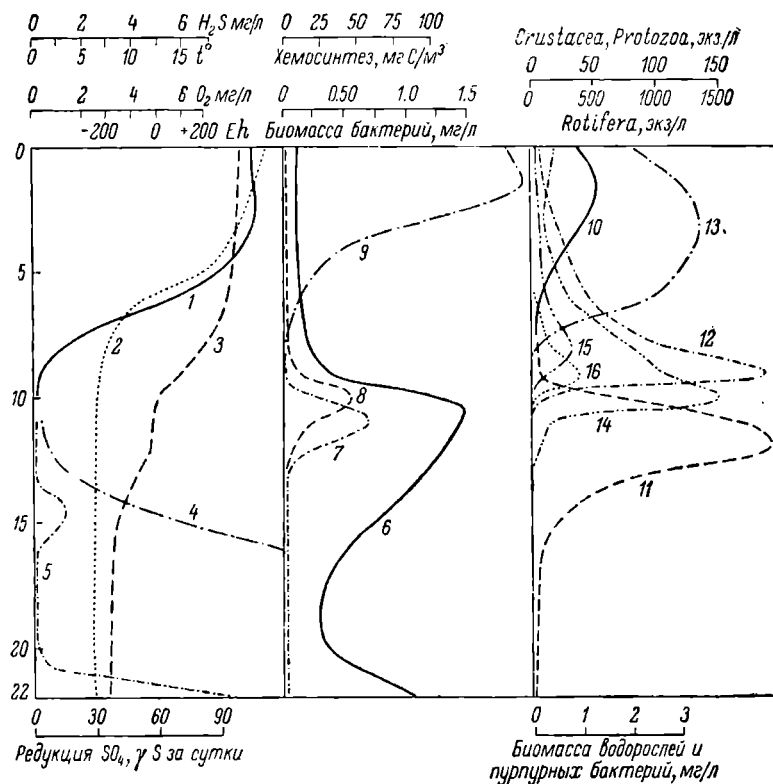


Рис. 8. Характеристика распределения химических факторов организмов и биологических процессов в толще воды в центральной части оз. Беловодь.

1 —  $O_2$ ; 2 — температура; 3 —  $Eh$ ; 4 —  $H_2S$ ; 5 — скорость редукции сульфатов до  $S^{0-}$ ; 6 — биомасса бактерий; 7 — хемосинтез; 8 — фотосинтез пурпурных серобактерий; 9 — фотосинтез фитопланктона; 10 — биомасса водорослей; 11 — биомасса пурпурных серобактерий; 12 — число *Cladocera*; 13 — число коловраток; 14 — число *Protozoa*; 15 — число диатомов; 16 — число циклопов.

Описанные выше наблюдения показывают, что продукция зоопланктона в озере поддерживается главным образом за счет пищевых ресурсов, создаваемых не фитопланктоном, а пурпурными и тионовыми бактериями. Таким образом, здесь продукционный процесс энергетически теснейшим образом связан с серным циклом. Этот вывод наглядно подтверждает график (рис. 8), суммирующий определения разнообразных взаимосвязанных факторов в толще воды озера.

#### Химическая характеристика и биологические процессы на склоне озера

Наряду с определениями, которые выполнялись на постоянной станции № 1, расположенной в самом центре озера над наибольшей его глубиной, аналогичные наблюдения были выполнены на станции № 2, рас-

положенной на периферийном склоне над глубиной 12.5 м. Результаты, представленные на рис. 9, четко подтверждают закономерности, которые были выявлены на станции № 1. Численность пурпурных и тионовых бактерий и, соответственно, зоопланктона на этой станции гораздо выше, чем в центре озера.

#### Редукция сульфатов в толще воды

Скорость образования сероводорода в грунте и в толще воды оз. Беловодь была измерена Ивановым (1956). В грунте она оказалась равной 120  $\gamma$ /л в сутки. В толще воды на горизонтах 18 и 20 м она оказалась нулевой. Мы повторили измерения редукции сульфатов с помощью  $S^{35}$  в толще воды. Их результаты представлены на рис. 10. Они показывают, что на горизонтах, обследованных Ивановым, редукция действительно близка к нулю. Однако при более подробном обследовании в толще воды обнаруживаются два слоя редукции. Один из них расположен непосредственно под зоной интенсивной продукции фотосинтеза пурпурных и хемосинтеза тионовых бактерий, на глубинах 13.5–16 м, там, где существует устойчивый отрицательный окислительно-восстановительный потенциал ( $Eh$  —60, —100 мв). Существование этой зоны, вероятно, связано с процессами новообразования легкоусвояемой органики в вышележащем слое интенсивного бактериального биосинтеза. Вторая зона редукции обнаруживается в придонном слое, где происходит аккумуляция поступающего сверху органического материала.

Совершенно аналогичная картина вертикального распределения интенсивности сульфатредукции была обнаружена мною в Черном море (Сорокин, 1963) и в меромиктическом озере Гек-Гель.

#### Скорость и механизм химического и биологического окисления сероводорода

При оценке роли серного цикла в продукционном процессе меромиктического озера необходимо было определить эффективность использования энергии, заключенной в массах окисляемого сероводорода, фотосинтезирующими и хемоавтотрофными бактериями. Сложность определения этой эффективности состоит в том, что сероводород окисляется не только биологическим, но и в значительной мере чисто химическим путем.

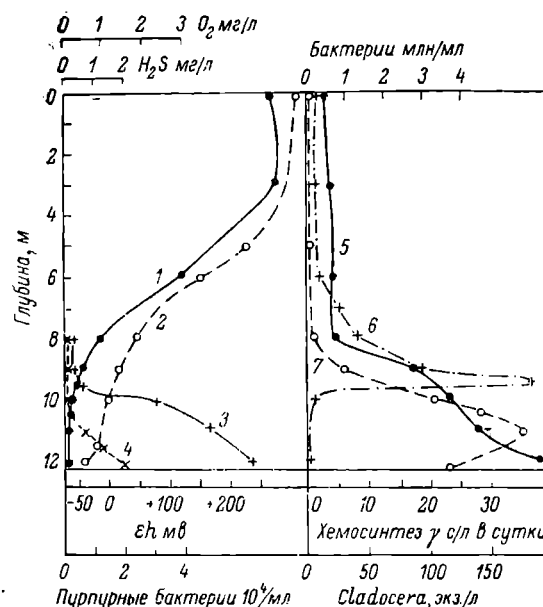


Рис. 9. Характеристика распределения химических факторов организмов и биологических процессов в толще воды периферийной части оз. Беловодь с глубиной 12.5 м.

1 —  $O_2$ ; 2 —  $Eh$ ; 3 — пурпурные серобактерии; 4 —  $H_2S$  и сульфиды; 5 — общее число бактерий; 6 — *Cladocera*; 7 — интенсивность хемосинтеза бактерий.



К тому же в процессе окисления могут образоваться недоокисленные продукты типа молекулярной серы или тиосульфатов, уносящие часть энергии, заключенной в исходном сероводороде. Следовательно, для расчетов эффективности использования энергии окисления сероводорода на биосинтез бактерий в водоеме необходимо определить:

а) отношение процессов химического и биологического окисления сероводорода на разных горизонтах,

б) соотношение промежуточных продуктов, которые образуются при химическом и биологическом окислении сероводорода.

В озере Беловодь мы выполнили несколько серий подобных определений с помощью сульфида, меченого  $S^{35}$ . Опыты ставили в трех вариан-

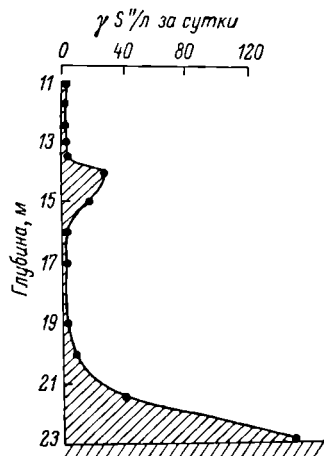


Рис. 10. Скорость образования сероводорода в толще воды за счет бактериальной редукции сульфатов.

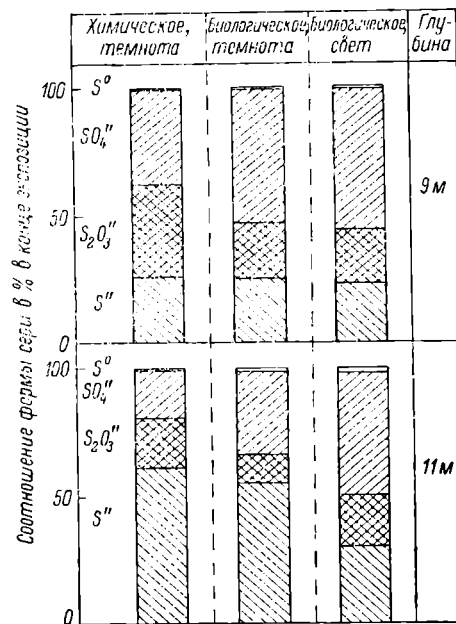


Рис. 11. Химическое и биологическое окисление  $H_2S$  в пробах воды, взятых с разных глубин. Продолжительность опыта — 30 час.

тах: в светлых баллонах, в затемненных баллонах и в баллонах, куда добавлялся антисептик. В первом случае сероводород окислялся как химическим, так и биологическим путем при участии как фотосинтезирующих пурпурных, так и хемосинтезирующих тионовых бактерий; во втором — химическим путем и при участии тионовых бактерий; в третьем случае окисление шло только химическим путем. Экспозиция длилась обычно в течение суток. В конце экспозиции анализировали оставшийся сульфид, образовавшиеся серу, тиосульфат, сульфат. Количество сульфида для расчетов эффективности использования энергии вычисляли, исходя из начального абсолютного содержания в воде сульфида после добавления в нее рабочего раствора  $S^{35}$  и из прироста шестивалентной серы, образовавшейся за счет окисления сульфидной серы за время экспозиции. Прирост ее выражался в процентах от исходного процентного содержания сульфидной серы в рабочем растворе меченого сульфида. Кроме того, для расчетов эффективности биосинтеза определяли фотосинтез пурпурных и хемосинтез тионовых бактерий с помощью  $C^{14}$ .

Результаты опытов представлены в табл. 17 и на рис. 11, 12. Представленные данные показывают, что в промежуточном слое идет весьма интенсивное окисление сероводорода чисто химическим путем. В результате окисления образуется сульфат и тиосульфат в пропорции 1:1. При химическом окислении сероводорода в условиях низкого окислительно-восстановительного потенциала, когда его скорость сильно снижается ввиду недостатка акцептора электронов, указанное выше соотношение сдвигается в сторону преобладания тиосульфата. На глубине 9 м, где нет сероводорода и где популяция тионовых бактерий менее активна, чем в нижележащих слоях, куда проникает сероводород, сульфид, внесенный с рабочим раствором  $\text{Na}_2\text{S}^{35}$ , окисляется преимущественно чисто химическим путем. Та же картина наблюдается на глубинах 13 м и ниже, где популяция тионовых бактерий также сильно ослаблена, на этот раз недостатком  $\text{O}$  возможных окислителей ( $\text{O}_2$ ,  $\text{NO}_3^-$ ). В слое же активной деятельности тионовых и пурпурных бактерий между глубинами 10 и 13 м, куда за счет турбулентного водообмена поступают сверху окислители, а снизу сероводород и куда еще проникает свет, биологическим

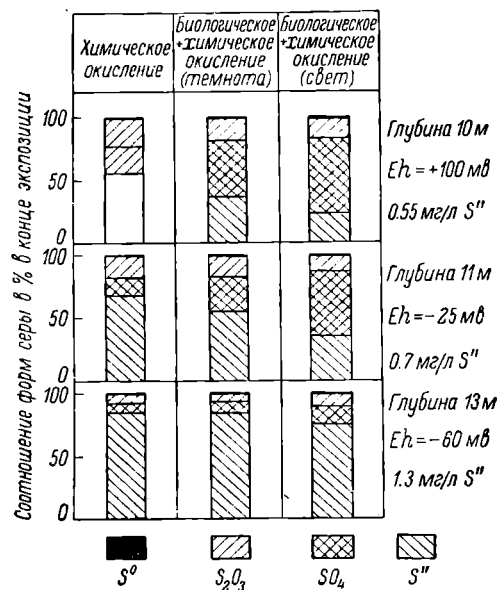


Рис. 12. Химическое и биологическое окисление сульфидов в пробах воды.

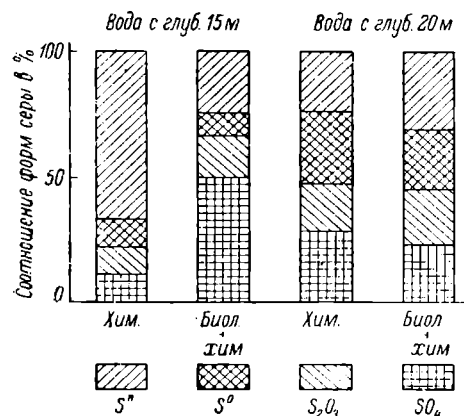


Рис. 13. Окисление сульфидов в глубинной воде оз. Беловодь при экспозиции ее в присутствии воздуха.

Пурпурные же серобактерии явно используют сульфид в качестве акцептора электронов. В слое их высокой активности (глубина 11—12 м) они за сутки снижают содержание в пробе на  $\frac{2}{3}$ .

путем окисляется почти половина сероводорода, окисленного в пробе за срок экспозиции. В процессе биологического окисления при участии тионовых бактерий последние окисляют до сульфата тиосульфаты, которые образуются в ходе химического окисления сульфида. Тем самым бактерии, вероятно, интенсифицируют сам процесс химического окисления сульфида, сдвигая равновесие в сторону образования продуктов окисления сульфата и тиосульфата. Непосредственное участие тионовых бактерий в окислении самого сульфидного иона как такового, на наш взгляд, сомнительно и во всяком случае пока не имеет прямых доказательств.

нического вещества, участвующего в этом процессе, переходит в энергию образующегося сероводорода. В составе сероводорода энергия мигрирует из анаэробной зоны в зону окисления  $H_2S$  и бактериального фотосинтеза, где значительная ее часть, — до 30—40%, реализуется в процессе бактериального фотосинтеза и хемосинтеза (см. схему, рис. 14). Другая, большая часть энергии окисленного сероводорода теряется в виде тепла при химическом окислении сероводорода. Эффективность использования энергии окисления  $H_2S$  на биосинтез бактерий при биологическом

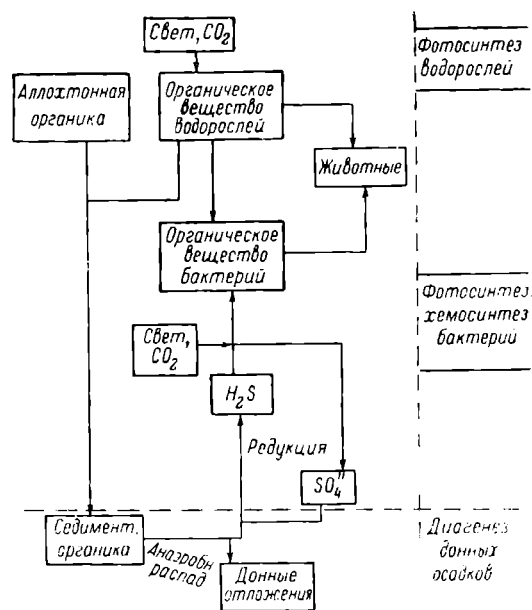


Рис. 14. Схема включения энергии захороненного органического вещества в продукционный процесс при участии бактерий серного цикла.

2 раза, а фотосинтез водорослей в 6 раз выше этой величины.

5. Максимум численности зоопланктона расположен на глубине 8—9 м, в слоях воды, обедненных кислородом, которые непосредственно прилегают к верхней границе сероводородной зоны. Показано, что концентрирование зоопланктона в этом слое связано с наличием интенсивной продукции пищи — биомассы тионовых и пурпурных бактерий, участвующих в окислении сероводорода.

6. С применением  $S^{35}$  проанализированы методом склянок скорость и механизм окисления сероводорода в толще воды. Установлено соотношение химического и биологического окисления сероводорода. Показано, что более половины сероводорода окисляется чисто химическим путем. Максимальная эффективность использования энергии для хемосинтеза (более 10%) была найдена в слое наиболее интенсивного развития тионовых бактерий при отрицательном значении  $Eh$ .

7. Полученные данные обсуждены с точки зрения выявления особенностей биопродукционного процесса в меромиктическом озере, связанных с участием в нем бактерий серного цикла.

окислении по отношению к сумме окисленного сероводорода составляет в естественных условиях около 8—10% (табл. 17).

В итоге приходим к следующим выводам.

1. Изучались микробиологические процессы круговорота углерода и серы в меромиктическом озере Беловодь.

2. На глубинах 9—13 м выявлены большие суточные колебания в распределении  $Eh$ ,  $H_2S$ ,  $O_2$ , бактерий и зоопланктона, вызываемые фотосинтетической деятельностью пурпурных серобактерий.

3. Верхняя граница сероводородной зоны находится на глубине 10 м. Слой развития пурпурных бактерий расположен на глубинах 10—13 м. В этом же слое находится максимум общего числа бактерий.

4. Продукция хемосинтеза в слое максимума составляет 20—25  $\gamma/l$  в сутки. Фотосинтез пурпурных серобактерий в

## ЛИТЕРАТУРА

- Долгов Г. И. 1955. Собинские озера. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. VI.
- Егорова А. А. 1951. Микробиологические исследования оз. Беловодь. Микробиология, т. 20, вып. 2.
- Заводнов С. С. 1962. Коллометрическое определение малых количеств сероводорода в минеральных водах. В сб.: Современные методы анализа природных вод, Изд. АН СССР, М.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. 24, вып. 1.
- Иванов М. В. 1956. Применение изотопов для изучения интенсивности процесса редукции сульфатов в оз. Беловодь. Микробиология, т. 25, вып. 3.
- Крисс А. Е. 1954. Морская микробиология (глубоководная). Изд. АН СССР, М.
- Кузнецов Н. И. 1909. О некоторых интересных озерах Владимирской губ. Тр. Владимирск. общ. люб. естествозн., т. 3, вып. 1.
- Кузнецов С. И. 1942. Круговорот серы в озерах. Микробиология, т. 11, вып. 5.
- Ляликова Н. Н. 1957. Изучение процесса усвоения свободной углекислоты пурпурными серобактериями в оз. Беловодь. Микробиология, т. 26, вып. 1.
- Романенко В. И. 1964. Зависимость между количеством потребляемых гетеротрофными бактериями  $O_2$  и  $CO_2$ . Докл. АН СССР, т. 157, № 1.
- Сokolova Г. А. и Г. И. Каравайко. 1964. Физиология и геохимическая деятельность тионовых бактерий. Изд. «Наука», М.
- Сорокин Ю. И. 1958. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. Микробиология, т. 27, вып. 3.
- Сорокин Ю. И. 1961. Гетеротрофная ассимиляция  $CO_2$  микроорганизмами. Журнал общей биол., вып. 4.
- Сорокин Ю. И. 1963. Первичная продукция и ее утилизация в морских и пресных водоемах. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биол. наук. М.
-

	Стр.
Б. С. Кузин. О некоторых очередных задачах гидробиологии . . . . .	3
В. И. Митропольский и В. П. Луферов. Распределение бентоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища . . . . .	10
В. П. Луферов. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ . . . . .	16
Т. Л. Поддубная. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования . . . . .	21
А. В. Монаков. Зоопланктон Белого Нила и его пойменных водоемов в республике Судан . . . . .	34
Л. А. Луферова и А. В. Монаков. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. . . . .	40
А. В. Монаков и Л. М. Семёнова. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съёмок . . . . .	56
Л. А. Луферова. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища . . . . .	68
Ю. И. Сорокин. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных . . . . .	75
Т. Л. Поддубная. К систематике <i>Chaetogaster diaphanus</i> Gruith. <i>Oligochaeta Naididae</i> . . . . .	120
В. И. Митропольский. Наблюдения над жизненным циклом <i>Sphaerium corneum</i> L. ( <i>Mollusca, Lamellibranchia</i> ) . . . . .	125
В. И. Митропольский. О механизме фильтрации и питания сферинд ( <i>Mollusca, Lamellibranchia</i> ) . . . . .	129
В. П. Михеев. О скорости фильтрации воды дрейссеной . . . . .	134
Е. А. Цихон-Луканина и Ю. И. Сорокин. Интенсивность обмена у пресноводных моллюсков . . . . .	139
Н. Н. Смирнов. Прибрежные ветвистоусые ракообразные Череповецкого водохранилища . . . . .	145
И. К. Ривьер. К таксономии <i>Evadne anonyx</i> Sars . . . . .	151
И. К. Ривьер и Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Материалы по биологии каспийских полифемид . . . . .	159
Л. Г. Буторина и Ю. И. Сорокин. О питании <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) . . . . .	170
А. В. Макрушин. Наблюдения над овогенезом некоторых <i>Cladocera</i> . . . . .	175
Б. А. Вайнштейн. Новый вид водяного клеща ( <i>Hydrachnellae</i> ) из рода <i>Hydrachna</i> Müll., его систематическое положение и биология . . . . .	183
Б. А. Вайнштейн. Материалы по биологии и систематике водных клещей ( <i>Hydrachnellae</i> ). VI. Личинки <i>Limnesia</i> и <i>Hydrovolzia</i> . . . . .	192
Р. А. Родова. Развитие <i>Cricotopus silvestris</i> ( <i>Diptera, Chironomidae</i> ) . . . . .	199
А. И. Шилова. К систематике « <i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> Kieff». ( <i>Diptera, Chironomidae</i> ) . . . . .	214
А. И. Шилова. Личинка <i>Odontomesa fulva</i> Kieff. ( <i>Diptera, Chironomidae—Orthoclaadiinae</i> ) . . . . .	239
В. П. Луферов. Подъем личинок <i>Chironomidae</i> к поверхности воды в зависимости от освещенности . . . . .	251
В. П. Луферов. Роль света в распределении личинок <i>Chironomidae</i> в озерах Карелии . . . . .	255
В. П. Луферов. Влияние освещенности и температуры на фотореакцию личинок <i>Cricotopus ex gr. silvestris</i> , <i>Corynoneura</i> sp. и <i>Endochironomus albipennis</i> . . . . .	273
Т. Н. Куражковская. Строение кишечника и слюнных желез личинок <i>Chironomidae</i> ( <i>Diptera</i> ) . . . . .	286

С. Н. З а р е ч н а я. Железы личинок ручейников. Сообщение III. Пряжиль- ные железы . . . . .	297
М. Г. Е р ш о в а и К. К. Э д е л ь ш т е й н. О методике измерения элек- тропроводности водных масс волжских водохранилищ . . . . .	304
Н. В. Б у т о р и н. Сезонное изменение характеристик водных масс и рас- пределение их в Рыбинском водохранилище . . . . .	311
Н. В. Б у т о р и н. О вертикальной неоднородности водных масс Рыбин- ского водохранилища . . . . .	320
Ю. И. С о р о к и н. Взаимосвязь микробиологических процессов кругово- рота серы и углерода в меромиктическом озере Беловодь . . . . .	332

---

	Page
B. S. Kuzin. On some next problems of hydrobiology . . . . .	3
V. I. Mitropolskij and V. P. Luferov. Benthos distribution in the Volga Bay of the Rybinsk Reservoir . . . . .	10
V. P. Luferov. Brief comparative review of epifauna of submersed trees in the Volga Water Reservoirs . . . . .	16
T. L. Poddubnaja. On benthic fauna of the Cherepovets Reservoir in the first two years of its existence . . . . .	21
A. V. Monakov. Zooplankton of the White Nile and of the waters of its flood—plain in Sudan . . . . .	34
L. A. Luferova and A. V. Monakov. Zooplankton of the Rybinsk—reservoir in 1956—1963 . . . . .	40
A. V. Monakov and L. Semanova. Horizontal distribution of zooplankton in the Rybinsk reservoir studied by synchronous surveys . . . . .	56
L. A. Luferova. Zooplankton formation in the Cherepovets reservoir . . . . .	68
J. I. Sorokin. On application of radioactive carbon for study of nutrition and food interrelations of aquatic animals . . . . .	75
T. L. Poddubnaja. On morphology of <i>Chaetogaster diaphanus</i> (Naididae, Oligochaeta) . . . . .	120
V. I. Mitropolskij. Notes on life-cycle and nutrition of <i>Sphaerium corneum</i> L. (Mollusca, Lamellibranchia) . . . . .	125
V. I. Mitropolskij. On mechanism of filtration and nutrition of sphaeriidae (Mollusca, Lamellibranchia) . . . . .	129
V. P. Mikhnev. On rate of water filtration by <i>Dreissena</i> . . . . .	134
E. A. Tsikhon-Lukanina and J. I. Sorokin. Metabolic intensity of fresh-water Mollusca . . . . .	139
N. N. Smirnov. Inshore <i>Cladocera</i> of Cherepovets reservoir . . . . .	145
I. K. Rivier. On variability of <i>Evadne anonyx</i> . . . . .	151
I. K. Rivier and Ph. D. Mordukhai-Boltovskoj. Materials to biology of Caspian <i>Polyphemidae</i> . . . . .	159
L. G. Butorina and J. I. Sorokin. On nutrition of <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) . . . . .	170
A. B. Makrushin. On the ovogenesis of some <i>Cladocera</i> . . . . .	175
B. A. Wainstein. Hydrachna sp. n. ( <i>Hydrachnellae</i> ), its taxonomic position and biology . . . . .	183
B. A. Wainstein. Materials to biology and taxonomy of <i>Hydrachnellae</i> . VI. Larvae of, <i>Limnesia</i> , and <i>Hydrovolzia</i> . . . . .	192
R. A. Rodova. Development of <i>Cricotopus silvestris</i> F. (Diptera, Chironomidae) . . . . .	199
A. I. Shilova. On taxonomy of « <i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> Kieff.» (Diptera, Chironomidae) . . . . .	214
A. O. Shilova. The larvae of <i>Odontomesa fulva</i> Kieff. (Diptera, Chironomidae— <i>Orthoclaadiinae</i> ) . . . . .	239
V. P. Luferov. Migration of <i>Chironomidae</i> larvae towards water surface depending on illumination . . . . .	251
V. P. Luferov. Role of light in distribution of <i>Chironomidae</i> larvae in Karelian lakes . . . . .	255
V. P. Luferov. Influence of light intensity and t° on photoreaction of <i>Cricotopus ex gr. silvestris</i> larvae . . . . .	273
T. N. Kurazhkovskaja. On morphology of intastine and salivary glands of <i>Chironomidae</i> larvae . . . . .	286
S. N. Zarechnaja. Glands of <i>Trichoptera</i> larvae. Contribution III. Silk glands . . . . .	297

M. G. E r s h o v a and K. K. E d e l s t e i n. On the methods of electrocon-	
ductivity measurments in the water masses of Volga—reservoirs . . . . .	304
N. V. B u t o r i n. Seasonal changes in characteristics of water masses and	
their distribution in the Rybinsk reservoir . . . . .	311
N. V. B u t o r i n. On the vertical heterogenity of water masses in the Ry-	
binsk reservoir . . . . .	320
J. I. S o r o k i n. Relations of microbiological processes in the circulation of	
sulphur and carbon in the meromyctic lake Belovod . . . . .	332

---





ПЛАНКТОН И БЕНТОС ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства А. А. Стрелков  
Художник Д. С. Данилов  
Технический редактор Л. А. Любимова  
Корректоры Э. В. Гришина и Н. П. Яковлева

Сдано в набор 25/VIII 1966 г. Подписано к печати 21/XII 1966 г.  
РИСО АН СССР № 33-94В. Формат бумаги  $70 \times 108^{2/3}_{16}$ . Бум. л.  $11^{11}_{16}$ .  
Печ. л.  $22^{1/2}_2 + 5$  вкл. ( $7/8$  печ. л.) = 32,73 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 29,72.  
Изд. № 2880. Тип. зак. № 1175. М-15017. Тираж 1250  
Бумага типографская № 2. Цена 1 р. 99 к.

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

---

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

