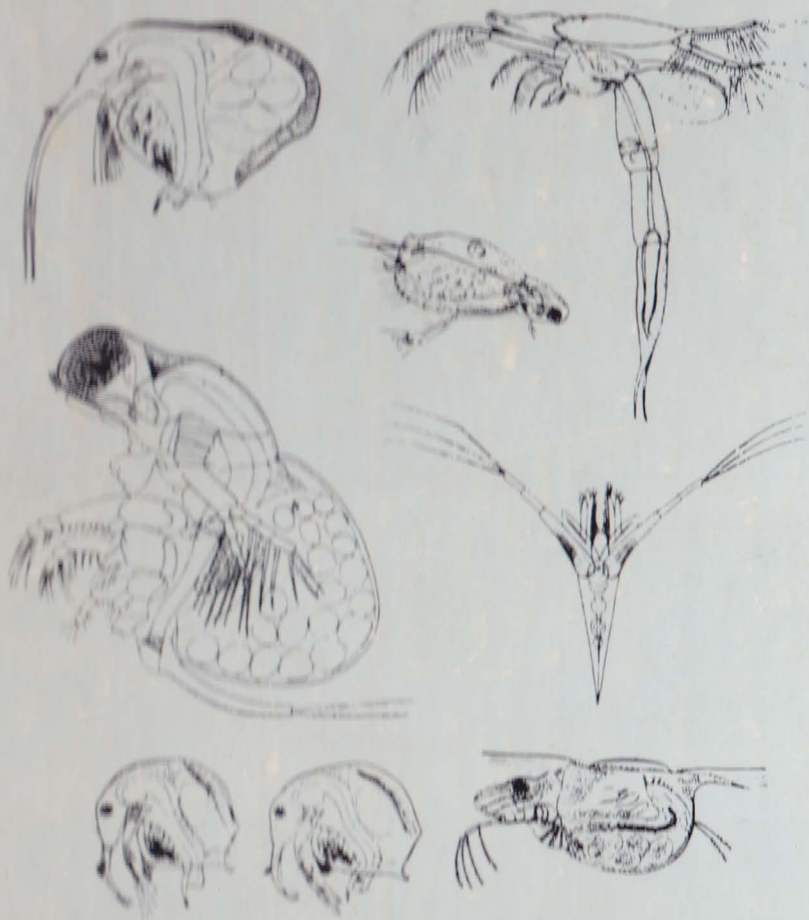


52(55) Водные сообщества и биология гидробионтов

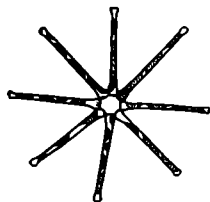


АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

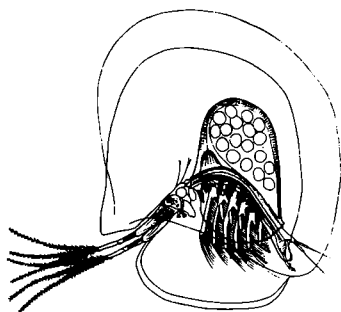
ВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА И БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ТРУДЫ (52) 55



ВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА И БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ



ЛЕНИНГРАД
ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1985

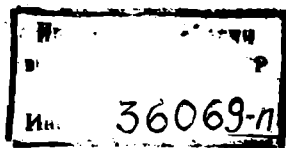
Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. — 241 с.

В книге приводятся новые данные по зарастанию водоемов-охладителей, развитию обрастателей-индикаторов на искусственных субстратах в зависимости от загрязнения водоемов. Прослежено влияние минеральной взвеси на зоопланктон и его отдельные виды. Представлены материалы по зимним гидрологическому и гидробиологическому режимам Верхней Волги. Рассматриваются вопросы, связанные с потреблением кислорода зоопланктоном на различных биотопах и в экспериментальных условиях. Содержатся новые данные по систематике и биологии грибов, жгутиконосцев, нематод, тендипедид, остракод.

Сборник рассчитан на гидробиологов, работающих на водохранилищах и интересующихся указанными выше группами гидробионтов.

Ответственный редактор *В. Н. ЯКОВЛЕВ*

Рецензенты: *Б. Я. ВИЛЕНКИН, А. Г. ПОДДУБНЫЙ*



ДЕЙСТВИЕ ПОДОГРЕТЫХ ВОД ГРЭС НА ВЫШУЮ ВОДНУЮ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

В настоящее время преобладает мнение, что термальные воды стимулируют быстрое и чрезмерное зарастание водоемов-охладителей, если для развития растительности в них имеются все необходимые условия. Такое представление сформировалось на основе многочисленных работ, в которых сообщается об увеличении площадей, занятых растительностью, о проникновении погруженных растений на более глубоководные участки, о возрастании продукции растительности и удлинении вегетационного периода в водоемах-охладителях [1, 6, 8, 9, 14, 16—19, 22, 23].

Наряду с этим имеются исследования, в которых авторы не наблюдали какого-либо увеличения границ зарастания в подогретых водах ГРЭС [2, 20, 25] или не связывали буйное развитие растительности с действием повышенной температуры воды [2].

В. М. Катанская, указывая на неизученность разных сторон жизнедеятельности макрофитов в термальных водах, пришла к выводу, что по распределению растительности водохранилища-охладители не отличаются от естественных водоемов, однако площади зарослей погруженных растений в подогретых водах, „вероятно, несколько увеличиваются” [7].

Разнообразие мнений по этому вопросу показывает, насколько трудно в природных условиях из всей совокупности факторов выделить один и точно оценить его влияние на биологические процессы.

В настоящей работе предпринимается попытка показать, что повышенная температура воды препятствует естественному зарастанию, ограничивая предельно возможную глубину распространения погруженных растений.

Слабая освещенность придонных участков водоемов лимитирует развитие укореняющихся погруженных растений. Из литературных данных следует, что отдельные растения могут произрастать на глубинах, где интенсивность света составляет всего 1—4% от исходной у поверхности воды [24, 28]. Однако на практике определение глубины, ограничивающей развитие макрофитов, часто оказывается трудным из-за неравномерности зарастания нормально освещенных участков дна, флористической бедности отдельных водоемов, неоднородности грунтов и многих других факторов, сдерживающих интенсивность расселения растительности независимо от прозрачности воды.

О влиянии повышенной температуры на пределы глубинного распространения растений наряду с многочисленными косвенными данными имеются и прямые наблюдения. Так, например, отмечено, что за 6 лет (1968—1973 гг.) в водохранилище-охладителе Литовской ГРЭС предельная глубина

распространения растений увеличилась с 4 до 10 м [1]. Авторы этих наблюдений считают повышенную температуру воды одной из основных причин, способствующих проникновению растительности в более глубоководную зону водоемов, но, к сожалению, нигде не упоминают о прозрачности воды и процессах естественного зарастания, что, на наш взгляд, затрудняет возможность объективной оценки этого явления.

Наши же многолетние наблюдения за развитием растительности в подогретых водах Конаковской, Костромской и Ставропольской ГРЭС говорят об обратном. В местах, подверженных постоянному и наиболее сильному подогреву, предел глубинного распространения растений часто оказывался меньшим, чем на контрольных пунктах с естественным температурным режимом.

Подобная картина зарастания различных по температуре участков была описана и в одном из водоемов-охладителей США [25].

Авторы этого исследования, основываясь на экспериментах Стэнли и Нейлора [29], предполагают, что нахождение *Myriophyllum spicatum* на меньшей глубине в районе сброса подогретых вод может быть связано как с уменьшением прозрачности воды после прохождения ее через агрегаты станции, так и с изменениями в соотношении фотосинтеза и дыхания при высоких температурах. К сожалению, интенсивность фотосинтеза и дыхания в полевых условиях авторами не измерялась, а сравниваемые участки различались не только по температуре, но и по составу грунтов, что мешает сделать безусловный вывод о преобладающем влиянии температуры на распределение растительности. Кроме этого, найденные Стэнли и Нейлором [29] в лабораторных экспериментах высокий температурный оптимум у *Myriophyllum spicatum* ($>35^{\circ}\text{C}$), а вместе с ним и положение компенсационной точки не совпадают с данными более ранних наблюдений Стэнли о том, что температура около 35°C подавляет рост этого же вида [25], и, следовательно, вряд ли могут считаться оптимальными. Несмотря на перечисленные недостатки названных работ, наблюдения авторов и затронутые ими вопросы заслуживают должного внимания в обсуждаемой проблеме.

Границы распространения погруженных растений, несомненно, тесно связаны с глубиной, на которой процессы фотосинтеза и дыхания по интенсивности уравниваются друг друга. В дальнейшем мы будем называть эту глубину термином „компенсационная глубина” [27]. Компенсационная глубина, как известно, зависит прежде всего от общей интенсивности солнечной радиации и прозрачности воды. При отсутствии факторов, лимитирующих фотосинтез и дыхание, на смещение компенсационной глубины при одинаковой освещенности должна влиять температура воды, так как интенсивность дыхания растений зависит от температуры в большей степени, чем интенсивность фотосинтеза.

Судя по литературе, вопросам смещения компенсационной глубины у погруженных растений при изменении температуры большого значения не придавалось и специальных работ в этом направлении, по-видимому, не проводилось. В полевых исследованиях основное внимание традиционно уделялось нахождению глубинного максимума фотосинтеза и изменению его в дневные часы [28]. Влияние освещенности на расположение и сдвиги компенсационных глубин у погруженных растений исследовалось А. А. Потаповым [12, 13] и Т. Н. Покровской [11]. Их данные показали, что среднее

значение компенсационной глубины прежде всего связано с прозрачностью воды, а колебания вокруг нее зависят от колебаний суммарной радиации, приходящей к поверхности водоема. Смещение компенсационной глубины в зависимости от температуры в этих работах тоже не рассматривалось.

Важно, что в детально исследованных 37 водохранилищах-охладителях СССР глубинная граница зарастания сильно варьирует, во многих случаях превышая величину прозрачности более чем в 2 раза [7]. Однако известно, что растения не могут произрастать на глубине, где величина прозрачности по диску Секки меньше более чем в 1.3 раза. Получается, что в подогретых водах глубинное распространение растений выходит за рамки установленной закономерности. Это явление В. М. Катанская [7] никак не объясняет. Автор лишь указывает, что приводимые по прозрачности данные в некоторых случаях могли быть несколько занижены по разным причинам. И все же имеющийся в монографии В. М. Катанской [7] обширный материал по этому вопросу ставит под сомнение реальное значение наших доводов о сокращающем действии подогретых вод на границы зарастания и может, напротив, служить косвенным подтверждением широко известной точки зрения о максимальном распространении растительности в теплых водах (вплоть до глубин, превышающих предельно возможные).

Как видно из вышеизложенного, в вопросах зарастания водоемов-охладителей обнаружилось противоречие, разрешению которых посвящено данное исследование. В нем рассматриваются только те факторы, которые определяют проникновение растений в глубину водоемов, и не затрагиваются вопросы расселения их на хорошо освещенных горизонтальных участках дна.

Мы провели ряд лабораторных и полевых исследований зависимости интенсивности фотосинтеза и дыхания отдельных погруженных растений от освещенности и температуры. Полученные результаты сравнивались с полевыми наблюдениями пределов распространения растений в подогреваемых и непотребляемых зонах Ивановского и Новотроицкого водохранилищ, а также в водоемах с естественно повышенным температурным режимом на Кубе. Для окончательных выводов привлекался имеющийся литературный материал о зарастании естественных водоемов различных географических зон и водохранилищ-охладителей СССР, для которых имелись данные о прозрачности воды и максимальной глубине зарастания. К сожалению, при исследовании зарастания водоемов подводная освещенность, как правило, не измеряется. В лучшем случае имеются данные о прозрачности по диску Секки, поэтому мы вынуждены были в настоящей работе соотносить предельную глубину зарастания с данными о прозрачности воды, принимая во внимание несовершенство метода измерения прозрачности по диску Секки [26]. Литературные данные подвергались статистической обработке.

Лабораторные исследования зависимости фотосинтеза от освещенности и положений компенсационной точки при разных значениях температуры производились методом автоматической записи изменений pH при кратковременной экспозиции растений. Особенности этой методики, порядок проведения экспериментов и конструкция установки описаны нами ранее [3].

Полевые исследования зависимости компенсационной глубины растений от температуры и освещенности проводились на Ивановском водохранилище в зоне действия повышенных температур (Мошковичский

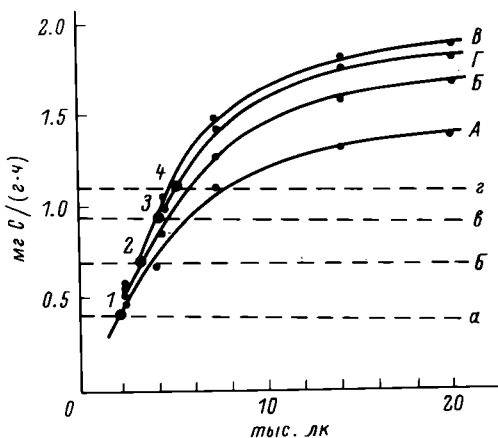


Рис. 1. Фотосинтез, дыхание и положение компенсационных точек у *Potamogeton lucens* при разной температуре и освещенности.

1-4 — компенсационные точки. А, Б, В, Г — фотосинтез при температурах 20°, 25°, 30°, 35° С соответственно. а, б, в, г — дыхание при тех же температурах. По оси ординат — потребление и выделение углерода; по оси абсцисс — освещенность.

зовались различные виды погруженных сосудистых растений *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. heterophyllum*.

Так как интересные для нас закономерности в принципе оставались одинаковыми для разных видов макрофитов, в данной работе для целенаправленности изложения они рассматриваются только на примере *P. lucens*, доминирующего в обоих заливах и занимающего здесь наиболее глубокие участки в зарослях. Фотосинтез и дыхание определялись кислородным методом путем 2-часового экспонирования светлых и темных колб с растениями и без них на разных глубинах (от поверхности до 3 м при прозрачности около 1.2 по диску Секки). Выделением кислорода в составе пузырьков (при интенсивном фотосинтезе) мы пренебрегали, учитывая сравнительный характер исследований. Кроме того, на интересовавших нас глубинах (близких к компенсационной) образования пузырьков, как правило, вообще не наблюдалось. В зависимости от применявшейся методики результаты по фотосинтезу и дыханию выражались в миллиграммах углерода или кислорода на грамм сухой массы растений в час.

По характеру кривых зависимости фотосинтеза от освещенности (рис. 1) видно, что *P. lucens*, как и другие погруженные растения, имеет сравнительно низкий уровень светового насыщения (>10 000 лк), что свойственно теневым растениям, эффективно использующим небольшие интенсивности света. Влияние тем-

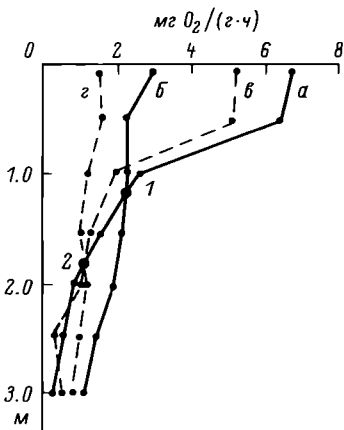


Рис. 2. Положения компенсационной глубины у *Potamogeton lucens* в подогреваемой и неподогреваемой зонах Иваньковского водохранилища.

1 — компенсационная точка фотосинтеза (а) и дыхания (б) в Мошковичском заливе при температуре 28°С; 2 — то же в Бабнинском заливе при температуре 23°С. По оси ординат — глубина; по оси абсцисс — потребление и выделение кислорода.

температуры на интенсивность фотосинтеза в полной мере проявляется только после того, как интенсивность света перестает быть лимитирующим фактором. Поэтому при низких значениях освещенности повышенная температура в основном способствует увеличению интенсивности дыхания и смещению точки компенсации в сторону большей освещенности. В наших опытах повышение температуры на 5°C приводило к сдвигу компенсационной точки в среднем на 1000 лк. Очевидно, что величина смещения в каждом случае будет зависеть от 2 основных параметров: величины температурного коэффициента (Q_{10}) для данного вида растения и крутизны характеристики изменения интенсивности фотосинтеза при изменении освещенности.

Как показали результаты полевых измерений фотосинтеза и дыхания растений на различных глубинах в подогреваемой и не подогреваемой зонах Иваньковского водохранилища, основные закономерности смещения компенсационной точки сохраняются и приводят в водоеме к смещению компенсационной глубины (рис. 2). Приведенные кривые фотосинтеза позволяют дифференцировать неоднородность влияния повышенной температуры на разных глубинах. В поверхностных — достаточно освещенных — слоях воды повышенная температура способствует одновременному увеличению интенсивности фотосинтеза и дыхания, в результате чего увеличивается общий уровень метаболизма. В нижних горизонтах, при слабой общей освещенности, влияние температуры на интенсивность фотосинтеза становится минимальным, а на дыхание — достаточно высоким, что и приводит к постоянному сдвигу среднего значения компенсационной глубины в сторону уменьшения. Это, на наш взгляд, не может не отразиться на сокращении пределов глубинного распространения растений в подогретых водах.

В водоемах с естественным температурным режимом часто недооценивается большое значение вертикального градиента температуры в расположении компенсационной глубины, а вместе с ней и максимальной глубины зарастания. Анализ вертикального распределения интенсивности фотосинтеза, дыхания и температуры в Валдайском озере [11] показывает, что компенсационная глубина и глубоководная граница зарослей в этом озере (5.5 м) зависят не только от прозрачности воды (3.9 м), но и в значительной мере от температуры на нижних горизонтах (рис. 3). В результате снижения температуры в термоклине интенсивность дыхания тоже снижается, а расположение компенсационной глубины соответственно увеличивается.

На примере этого озера удобно продемонстрировать простоту прогнозирования пределов его зарастания при изменении температурного режима. Способом положения компенсационных точек можно легко показать, что постоянная летняя гомотермия (25°C) до глубины 6 м привела бы к смещению компенсационной глубины растений с 5.5 м на уровень 3—4 м. Это, в свою очередь, сократило бы предельную глубину зарастания озера на 1.5—2 м. В то же время очевидно, что подогрев верхнего 1.5—2-метрового слоя воды в озере не повлиял бы на изменение границ зарастания, поскольку результативность действия температуры на смещение компенсационной глубины проявляется только при малой освещенности на нижних горизонтах. Отсюда следует важный вывод, что гарантированное сокращение пределов зарастания будет проявляться только в том случае, если теплые воды будут распространяться до глубины, несколько превышающей глубину прозрачности по диску Секки.

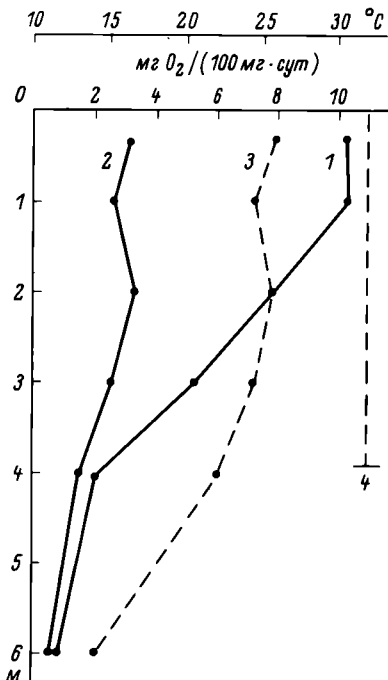


Рис. 3. Вертикальное распределение фотосинтеза и дыхания *Potamogeton lucens* в Валдайском озере (по: [11]).

1 — фотосинтез; 2 — дыхание; 3 — температура; 4 — прозрачность по Секки, м. По оси ординат — глубина; по оси абсцисс: сверху — температура, снизу — потребление и выделение кислорода.

Изложенные выше факты температурной зависимости смещения компенсационной глубины погруженных растений позволяют считать, что зарастание водоемов-охладителей по глубине не достигает тех пределов, которых оно достигло бы при естественном температурном режиме. Степень уменьшения зарастания в каждом отдельном случае определяется тепловой нагрузкой, прозрачностью воды и характером вертикального распределения повышенной температуры.

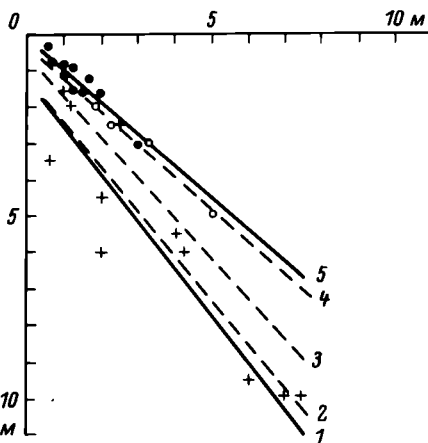
Для проверки этого положения было проведено сравнение границ распространения макрофитов в водоемах с естественным температурным режимом и в водохранилищах-охладителях ТЭС по материалам собственных наблюдений (Иваньковское, Новотроицкое водохранилища и водоемы Кубы) и по имеющимся литературным данным.

Все водоемы по температурному режиму разделены на несколько групп (см. таблицу). В отдельную группу выделены водоемы Кубы, имеющие естественно-высокий температурный режим. Водохранилища-охладители СССР разделены на 3 типа в полном соответствии с предложенным В. М. Катанской делением их на эти типы по тепловой нагрузке [7]. В таблицу не вошли водохранилища, для которых не было данных по прозрачности или в них по каким-либо причинам отсутствовала растительность, а также водоемы Кубы, сплошь заросшие водным гиацинтом (*Eichhornia crassipes*) и другими плавающими на поверхности воды растениями.

Все водоемы по температурному режиму разделены на несколько групп (см. таблицу). В отдельную группу выделены водоемы Кубы, имеющие естественно-высокий температурный режим. Водохранилища-охладители СССР разделены на 3 типа в полном соответствии с предложенным В. М. Катанской делением их на эти типы по тепловой нагрузке [7]. В таблицу не вошли водохранилища, для которых не было данных по прозрачности или в них по каким-либо причинам отсутствовала растительность, а также водоемы Кубы, сплошь заросшие водным гиацинтом (*Eichhornia crassipes*) и другими плавающими на поверхности воды растениями.

Рис. 4. Зависимость предельной глубины распространения макрофитов от прозрачности воды в водоемах с разной тепловой нагрузкой.

В водоемах: 1 — с естественным температурным режимом, 2 — слабоподогретых, 3 — умеренно подогретых, 4 — на Кубе, 5 — сильноподогретых. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — прозрачность по Секки, м.



ми, развитие которых не связано с прозрачностью воды, но значительно их влияющее действие на погруженные растения.

Для каждой группы водоемов способом наименьших квадратов произведено выравнивание эмпирических рядов регрессий [10], показывающих, как зависит предельная глубина произрастания (y) от глубины прозрачности по диску Секки (x) (см. таблицу). Для наглядности эти уравнения приведены графически (рис. 4).

Уже с первого взгляда на эти данные видно, что закономерность сокращения глубоководных границ зарастания с повышением температуры воды пробивается через ряд случайностей, неизбежно связанных с использованием литературных данных. Между крайними по тепловому режиму типами водоемов различие становится достоверным с вероятностью $\beta > 0.99$. Несложный подсчет показывает, что действие повышенной температуры воды в водоемах с сильной тепловой нагрузкой выражается в „недоиспользовании” погруженными растениями около 30 % глубоководной зоны водохранилищ, если принять за 100 % всю зону зарослей от берега до предельных глубин зарастания при естественном температурном режиме.

Вполне понятно, почему водохранилища-охладители со слабой тепловой нагрузкой по пределам зарастания мало отличаются от водоемов с естественной температурой. Эти охладители, как правило, глубоки и имеют сравнительно высокую прозрачность, что является основным препятствием к сокращению численности зарослей при данной мощности станций (причины рассматривались выше на примере Валдайского озера).

В целом материалы полевых наблюдений подтверждают правильность выводов о том, что температурные нагрузки сдвигают зависимость предельной глубины зарастания от прозрачности водоемов. Однако нахождение в некоторых случаях границы зарастания на глубине, превышающей величину прозрачности в 1.3 раза, требует специального обсуждения. Предел распространения погруженных растений, действительно, зависит от прозрачности воды, но цифровое выражение этой зависимости не может быть однозначным. На эту зависимость, как уже видно из настоящей работы, влияет температура, еще больше на нее влияет точность определения количества света на глубине, где диск Секки исчезает из виду.

По данным разных авторов, эта величина, выраженная в процентах от интенсивности падающего света, колеблется от 5 до 15 % [26, 31]. Если эти цифры принять за основу, то расчеты показывают, что глубины с освещенностью в 1 % (минимальный предел для растений) превысят величину прозрачности в 1.5 и 2.4 раза соответственно. На практике вариации этого коэффициента зависят еще и от других причин, но среднее его значение для естественных водоемов с естественным температурным режимом оказалось действительно близким к 1.3 (см. таблицу).

В целом вопрос определения световой границы зарастания водоемов требует дальнейшей разработки, так как кроме несовершенства метода определения предельной глубины зарастания по диску Секки реальная глубоководная граница зарослей подвержена и естественным изменениям. Положение ее определяется сложными взаимодействиями физических факторов и биологических процессов (сезонных изменений прозрачности, освещенности, спектрального состава света, температуры, биологических особенностей отдельных видов, конкурентной борьбы в фитоценозах и т. д.).

Предельная глубина распространения макрофитов (у)

Водоем с естественным температурным режимом	Литературный источник	х	у	Водохранилища		
				I	х	у
Иваньковское водохранилище	Наши данные	1.2	2.0	Белое Петропавловское	0.7	1.7
Оз. Нарочь	[4]	6.0	9.5	Нижнетуринское	1.7	1.6
Оз. Мястро	[4]	2.0	6.0	Курганское	0.8	3.0
Оз. Баторин	[4]	0.6	3.5	Улагачское	1.2	3.5
Оз. Валдайское	[15]	4.0	5.5	Кенон	2.0	5.0
Оз. Шакша	[5]	2.0	4.5			
Оз. Арахлей	[5]	7.0	10.0			
Оз. Иван	[5]	2.0	4.5			
Parsteiner See	[30]	4.2	6.0			
Eutiner See	[24]	1.0	1.5			
Ukleisee	[24]	2.5	2.5			
Shaalsee	[24]	7.4	10.0			
Hallstätter See	[24]	8.8	15.0			
St. Moritzer See	[24]	11.0	15.0			

Уравнения зависимости максимальной

$$y = 1.2 + 1.31x$$

$$y = 1.3 + 1.23x$$

Примечание. I – водохранилища со слабой тепловой нагрузкой, II – то же

Тем не менее из результатов данной работы следует, что при достаточном количестве материалов полевых наблюдений и использовании предельно простых инструментов можно обнаружить статистически достоверные различия в зарастании водоемов, имеющих хорошо выраженную разницу в тепловой нагрузке.

Исследования показали, что повышенная температура воды ограничивает предельно возможную глубину распространения погруженных укореняющихся растений за счет смещения компенсационных точек фотосинтеза и дыхания.

Степень ограничивающего действия зависит от силы тепловой нагрузки и прозрачности воды. Максимальный эффект проявляется при распространении подогретых вод до глубины, превышающей величину прозрачности по диску Секки.

Метод определения компенсационных глубин растений в сочетании с данными о прозрачности и температуре воды удобен для прогнозирования изменения нижней границы зарастания водоемов при изменении температурного режима.

и прозрачность воды (х) в водоемах разного типа, м

охладители СССР (по: [7])						Водоемы Кубы	х	у
II	х	у	III	х	у			
Южноуральское	0.5	1.0	Белое Бере- зовское	2.0	1.6	Хильберт	2.3	2.5
Исетское	0.6	2.5	Тагильское	1.7	1.2	Карлос-Ману- эл-де-Сеспедес	3.2	3.0
Зинское	1.5	2.7	Шекинское	1.2	1.6	Санта-Барбара	2.2	2.5
Кураховское	0.8	1.5	Миловское	0.7	0.8	Пескерио	1.8	2.0
Троицкое	1.1	1.0	Лукомльское	3.0	3.0	Анабанилья	5.0	5.0
Электренское	3.5	4.5	Любовское	1.2	1.0			
			Черепетское	1.5	1.6			
			Бурштынское	1.0	0.9			
			Иваньковское	1.0	1.2			
			Новотроицкое	0.5	0.3			

глубины зарастания от прозрачности воды

$$y = 0.6 + 1.19x$$

$$y = 0.1 + 0.88x$$

$$y = 0.3 + 0.90x$$

с умеренной, III – то же с сильной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астрадаускас А., Мислявичус М., Шаркинене И. Распределение макрофлоры водохранилища-охладителя Литовской ГРЭС и его изменение. – В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 8–10.
2. Биочино А. А. Высшая водная растительность в зоне подогретых вод Конаковской ГРЭС в 1972 г. – В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 13–16.
3. Биочино А. А. Экспериментальные исследования действия повышенной температуры воды на высшие водные растения. – В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 3–14.
4. Винберг Г. Г., Бабицкий В. А., Гаврилов С. И., Гладкий Г. В., Захаренков И. С., Коналевская Р. З., Михеева Т. М., Невядомская П. С., Остапеня А. П., Петрович П. Г., Потаенко Ю. С., Якушко О. Ф. Биологическая продуктивность озер разного типа. – В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5–33.
5. Илютарева Л. Н. Сообщества макрофитов некоторых озер Ивано-Арахангельской группы и их продуктивность. – В кн.: Первая Всесоюз. конф. по высш. водн. и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1977, с. 61–63.
6. Тубирева Э. Л. Высшая водная растительность и процессы зарастания в Егоршенском водохранилище-охладителе. – В кн.: Симпозиум по влиянию подогретых вод ГЭС на гидрологию и биологию водоемов: Тез. докл. Борок, 1971, с. 25–26.
7. Каганская В. М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л., 1979. 278 с.
8. Лукина Е. В. Водная и прибрежно-водная растительность водохранилища-охладителя ГолГРЭС им. А. В. Винтера. – В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972, № 15, с. 17–21.

9. Пискунов Л. И., Любимова С. А., Трейгер С. И., Казакова В. М. Некоторые результаты радиоэкологических и гидрохимических исследований Белоярского водохранилища в связи со сбросом теплой воды атомной электростанции. — В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 128–131.
10. Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 367 с.
11. Покровская Т. Н. Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов. — В кн.: Антропогенное евтрофирование озер. Л., 1976, с. 17–43.
12. Потапов А. А. К вопросу о зарастании водохранилищ погруженными гидрофитами. — В кн.: Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва. М., 1955, т. 6, с. 205–210.
13. Потапов А. А. Фотосинтез погруженных растений в связи с зарастанием верховьев Цимлянского водохранилища. — В кн.: Труды Всесоюз. гидробиол. о-ва. М., 1956, т. 7, с. 52–66.
14. Федорова Е. И. Некоторые черты гидрохимического и биологического режима водоемов-охладителей. — В кн.: Симпозиум по влиянию подогретых вод ТЭС на гидрологию и биологию водоемов: Тез. докл. Борок, 1971, с. 58–59.
15. Федорова Е. И. Динамика литоральных фитоценозов. — В кн.: Антропогенное евтрофирование озер. Л., 1976, с. 45–81.
16. Шаларь В. М., Яловицкая Н. И. Развитие фитопланктона в Кучурганском лимане-охладителе Молдавской ГРЭС. — В кн.: Гидрохимия и гидрология водоемов-охладителей тепловых электростанций СССР. Киев, 1971, с. 117–135.
17. Шиманский Б. А. Активные меры борьбы с зарастанием водохранилищ-охладителей. — В кн.: Природа биологических помех в водоснабжении. М., 1963, с. 74–114.
18. Шиманский Б. А. Высшая водная растительность Кучурганского лимана до и после использования его в качестве водохранилища-охладителя Молдавской ГРЭС. — В кн.: Гидротермические и химико-гидробиологические исследования охладителей циркуляционной воды тепловых электростанций. Л., 1971, с. 214–242.
19. Шиманский Б. А. Техника-гидробиологические исследования водохранилищ-охладителей и разработка профилактических и активных мер борьбы с гидробиологическими и гидрохимическими помехами ТЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1971. 22 с.
20. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И. Растительность Иваньковского водохранилища и влияние на нее подогретых вод Конаковской ГРЭС. — В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 198–210.
21. Ярошенко М. Ф. Макрофиты. — В кн.: Кучурганский лиман-охладитель Молдавской ГРЭС. Кишинев, 1973, с. 40–45.
22. Biesiadka E., Kasprzak K. Wybrane problemy z badan nad biologicznym; skutkami podwyzszenia temperatury w jeziorach koninskiach. — Kosmos (PRL), 1976, A 25, N 5, s. 429–434.
23. Gallup D. N., Hickman M., Rasmussen J. Effects of thermal effluent and macrophyte harvesting on the benthos of on Alberta lake. — Verh. Intern. Ver. theor., angew. Limnol., 1975, Bd 19, P. 1, S. 560–561.
24. Gessner F. Hydrobotanik: die physiologischen Grundlagen der Pflanzenferbraitung im Wasser. Energiehaushalt. Berlin, 1955, S. 1–517.
25. Grace J. B., Tilly L. J. Distribution and abundance of submerged macrophytes, including *Myriophyllum spicatum* L. (Angiospermae), in a reactor cooling reservoir. — Arch. Hydrobiol., 1976, vol. 77, N 4, p. 475–487.
26. (Hutchinson J.) Хатчинсон Д. Лимнология: (Географические, физические и химические характеристики озер). М., 1969. 592 с.
27. (Larcher W.) Ларчер В. Экология растений. М., 1978. 382 с.
28. Sculthorpe C. D. The Biology of Aquatic Vascular Plants. London, 1967, p. 1–610.
29. Stanley R. A., Naylor A. W. Photosynthesis in Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.). — Plant Physiol., 1972, N 50, p. 149–151.
30. Succow M., Reinhold A. Des Vegetationsgefüge eines Jungpleistozänen Klarwassersees und seine Belastbarkeit — eine Studie mit Hilfe von Farbluftbildern. — Limnologica, 1979, vol. 11, N 2, p. 355–377.
31. Vollenweider R. A. A Manual on Methods for Measuring Primary Production in Aquatic Environments. London, 1969, p. 1–171.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ НЕКОТОРЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ КУБЫ

Число водохранилищ, сооружаемых на Кубе, возрастает с каждым годом, и все насущнее встает вопрос о всестороннем использовании этих искусственных водоемов. Задачу такого рода можно решать только после детального и всестороннего изучения водоемов. Лимнологические исследования в различных аспектах успешно проводятся учеными Кубы в сотрудничестве со специалистами из Чехословакии и СССР. Однако ряд вопросов и исследовательских работ еще не рассматривался. В частности, оставался неизученным вопрос о распространении во вновь создаваемых водоемах высшей водной растительности, бурное развитие которой в условиях тропического климата может играть решающее значение для жизни всего водоема.

Единственное краткое упоминание о растительности водохранилищ Кубы содержится в работе Страскраба с соавторами [11], где перечислены названия отдельных видов растений для некоторых водохранилищ.

Растительность природных водоемов Кубы изучена несколько лучше. Описана растительность лагуны Аригуанабо [5]. Достаточно подробно охарактеризованы некоторые растительные сообщества для целой группы мелких и средних лагун в провинции Пинар-дель-Рио [3, 9, 10]. Кроме того, различными исследователями проводилось изучение кубинских болот, для которых давались характеристики фауны и растительности [1, 2, 12].

Известия по динамике накопления органических веществ как в природных, так и в искусственных водоемах Кубы за счет развития высшей водной растительности, а также по размерам ее общей годовой продукции в литературе отсутствуют.

В настоящей работе представлены результаты ботанических исследований на водохранилищах Кубы по материалам комплексной экспедиции Института биологии внутренних вод АН СССР и Отдела экологии леса АН Республики Куба (март—июль 1973 г.).

Обследовались водохранилища горного (Хильберт, Карлос-Мануэльдес-Кеспедес, Анабанилья), предгорного (Рио-Москито, Какоюгин, Понте-сулла) и равнинного типов (Куягуатехе, Химагуаю).

Исследования проводились по стандартной методике. Описание растительности осуществлялось на площадках 100 м² с использованием глазомерных величин проективного покрытия (в процентах) и обилия растений (по шкале Друде). Определение продуктивности сообществ проводилось путем срезания и взвешивания растений с определенной площади от 0.1 до 1 м² (в зависимости от типа зарослей) в трехкратных повторностях

для каждой ассоциации на каждом водоеме. Продукция условно выражалась в виде урожая абсолютно сухого вещества с площади в 1 м². Для определения абсолютно сухой массы пробы высушивались в сушильном шкафу при температуре 105 °С.

При определении видового состава использовали определители растений Кубы [4, 6].¹

Водохранилища горного типа

Хильберт. Расположено в поросших лесом горах Сьерра-Маэстра. Образовано в 1967 г. на базе горной речки. Имеет вытянутую форму с более широкой приплотинной частью. Берега крутые и скалистые. Нарастание глубины от берега повсюду очень быстрое, и только в нескольких участках имеются небольшие по площади мелководья (прозрачность воды 1.8--2.8 м по диску Секки).

Растительность представлена тянущейся вдоль побережья 2-метровой полосой зарослей погруженных растений с общим проективным покрытием 80–90%. В зарослях доминируют *Potamogeton foliosus* и *Chara* sp., которые образуют как моноценозы, так и смешанные сообщества на границах соприкосновения чистых зарослей этих 2 видов. Очень редко в заросли включают единичные экземпляры *Najas marina* и *Potamogeton nodosus*.

Обсохшие вследствие пониженного уровня воды участки побережья водохранилища часто полностью лишены растительности. Реже на них поселяются *Cynodon dactylon*, *Phyla strigulosa* и *Ipomoea* sp., образуя отдельные разных размеров пятна. У кромки воды иногда попадаются одиночные представители *Cyperus alternifolius* и *Jussiaea repens*.

Питающая водохранилище река зарастает по тому же принципу, что и само водохранилище, и только в верховье, где глубина не превышает 2–3 м, все ее ложе устилает плотный ковер *Chara* sp. с пятнами *Potamogeton foliosus* у берега. Изредка по берегам встречаются отдельно стоящие экземпляры *Bambusa vulgaris*.

Карлос-Мануэль-де-Сеснедес. Расположено среди округлых низких гор системы Сьерра-Маэстра. Известняковые склоны гор покрыты редколесьем с большим числом пальм. Образовано в 1967 г. путем подпора 3 рек — Биакхака, Могота и Контрамаэстре, которые до создания водохранилища сливались в одну. Берега круто спускаются к воде и так же круто уходят под воду.

Вследствие того что мелководная зона почти отсутствует, растительность располагается главным образом узкой полосой вдоль побережья. Ширина полосы составляет в среднем 2.5–3 м. В зарослях доминируют такие виды погруженных растений, как *Elodea canadensis*, *Potamogeton foliosus* и *Chara* sp. Монодоминантные чистые заросли *Elodea canadensis* (проективное покрытие 80–90%) приурочены к берегам нижней приплотинной части водохранилища.

В реках безраздельно господствует *Chara* sp., образуя моноценозы с проективным покрытием до 100%. По мере продвижения хары в верховья рек

¹ В работе большую помощь нам оказала Моника Феррера Милатрос, за что автор выражает ей глубокую благодарность.

площади ее зарослей увеличиваются, и на глубинах в 2–3 м она уже выстилает все ложе рек ровным плотным слоем.

Potamogeton foliosus наиболее распространен в местах впадения рек в водохранилище и образует как чистые заросли, так и ассоциации с харой и элодеей на границах соприкосновения чистых зарослей. Общее проективное покрытие в ассоциациях *P. foliosus* колеблется от 70 до 90%.

Перечисленные выше фитоценозы погруженных растений в водохранилище в целом занимают все доступные по глубине участки. Предел распространения растений по глубине составляет 2–3 м и лимитируется прозрачностью воды (2.8–3.8 м по диску Секки).

Из-за относительно большого содержания кальция в прибрежных водах на листьях растений откладывается осадок CaCO_3 , который образуется при фотосинтетической деятельности растений.

Во время сухого сезона уровень воды в водохранилище держится на 1–2 м ниже нормального, а на обсохших территориях временно поселяются различные растения, среди которых доминирует *Cynodon dactylon*. Встречаются *Ichnanthus nemorosus*, *Commelina* sp., *Heliotropium indicum* и другие, имеющие, как правило, низкие величины обилия и проективного покрытия. Нередко обнаженные участки побережья бывают лишены всякой растительности или же на них остаются высохшие скопления погруженных растений (*Chara*, *Potamogeton*, *Elodea*), оказавшихся на суше после понижения уровня водохранилища. В отрогах рек Биахака и Контрамаэстре попадают немногочисленные экземпляры *Eichhornia crassipes*.

Анабанилья. Расположено в горах Сьерра-Эскомбрэй (провинция Лис-Вильяс). Образовано в 1960 г. По морфометрии и своему расположению это водохранилище в общих чертах сходно с предыдущими водоемами. Имеет очень высокую прозрачность воды (более 5 м по диску Секки).

Наиболее широко распространена в водоеме ассоциация *Potamogeton malainus* (subpurum). Заросли этого вида опоясывают почти все побережье водохранилища и распространяются по направлению от берега до глубины 5 м. Так как в водохранилище почти везде происходит очень быстрое нарастание глубины от берега, то ширина пояса зарослей колеблется всего от 3 до 10 м. В составе ассоциации на всем ее протяжении спорадически встречаются *Chara* sp., *Potamogeton nodosus*, *P. foliosus*, *Ceratophyllum demersum*, *Najas microdon*. Проективное покрытие *Potamogeton malainus* варьирует от 40% на более глубоких участках до 90% на более мелких.

В отдельных мелководных заливах приплотинной части водохранилища встречаются небольшие пятна чистых сплавин *Eichhornia azurea*. Однако за пределы заливов сплавина не распространяется, так как им создают препятствие плотные, хорошо развитые заросли *Potamogeton portoricense*.

Среди погруженных растений всюду попадают колючие, отмершие ветви крупного кустарника *Mimosa pigra*, затопленного при заполнении водохранилища. В настоящее время этот кустарник широко распространен по берегам рек и особенно в приплотинной части водохранилища.

В обсохшей зоне при низком уровне воды на берегах водохранилища поселяется и господствует *Phila strigulosa* в сообществе с *Setaria* sp., *Hymenachne amplexicaulis*, *Cyperis alternifolius*, *Cyperus* sp., *Fleusine indica*, *Selepta alba*, *Lantana trifolia*, *Tromocia* sp., которые встречаются небольшими группа-

ми или отдельными экземплярами. Общее проективное покрытие травостоя 60–70 %.

Реки и притоки по составу и распространению в них зарослей высших водных растений не отличаются от водохранилища. Лишь в верховьях рек, где глубина 3–4 м, значительно расширяется акватория, занимаемая сообществом *Potamogeton malainus* (subpurum) с общим проективным покрытием до 100 %.

Водохранилища предгорного типа

Рио-Москито. Расположено в провинции Гавана среди холмов, на которых в изобилии встречается королевская пальма (*Roystonea regia*). Образовано в 1965 г.

Невысокая прозрачность воды (0.6 м по диску Секки) и резкие колебания уровня, при которых обнажается 15–30-метровая полоса мелководий, приводят к тому, что настоящая водная растительность в водохранилище почти отсутствует. В воде имеется только несколько куртин *Najas microdon* и *Potamogeton foliosus* у плотины да единичные мелкие экземпляры *Sagittaria lancifolia* в некоторых верхних заливах водоема.

На обнаженных во время сухого сезона мелководьях образуются отдельные пятна или сплошные ковры *Phyla strigulosa* и *Cynodon dactylon*. Это преимущественно чистые фитоценозы с хорошо развитым травостоем (средняя высота растений 10–20 см). На левом (более пологом) берегу водохранилища встречаются оставшиеся на суше небольшие по площади заросли *Typha domingensis*, *Eleocharis interstincta*, *Polygonum* sp., *Panicum geminatus*, в которые успевают внедриться доминирующие по соседству *Phyla strigulosa* и *Cynodon dactylon*. Кроме того, здесь попадает небольшое число отдельных куртин *Eleocharis nigrescens*, *Blechnum brownii*, *Hymenachne amplexicaulis* и *Jussiaea repens*.

Выше НПГ вокруг водохранилища широко распространена разнотравно-злаковая ассоциация. В ее составе доминирует *Andropogon caricosus* и участвуют *Merremia umbellata*, *Desmodium scorpiurus*, *Waltheria americana*, *Biecnium brownii*, *Heliotropium* sp., *Melochia pyramidata*, *Cynodon dactylon*, *Mimosa pudica*, *Jpomoea* sp., *Pseudelephantopus spicatum* и др. (см. табл. 1).

Какоюгин. Расположено в районе г. Ольгин (провинция Орьенте). Окружено покатыми склонами невысоких холмов. Образовано в 1953 г. Имеет низкую прозрачность воды (0.6 м по диску Секки). Служит для водоснабжения г. Ольгин.

Около 30 % его площади занимает высшая водная растительность. Зарастают практически все мелководья глубиной до 2.5 м. Растительность представлена всего 2 видами воздушно-водных растений — *Paspalum* sp. и *Potamogeton portoricense*, образующих только монодоминантные фитоценозы.

Заросли *Paspalum* sp. более обширны и занимают около 80 % площади в растительном покрове. Они распространяются от берега до глубины 2 м, а при понижениях уровня воды остаются на берегу, продолжая нормально вегетировать (проективное покрытие 80 %). На глубине выше 2 м располагаются фитоценозы *Polygonum portoricense* (проективное покрытие 60 %).

Понтесуэла. Расположено в провинции Камагую на каменистом участке возвышенности. Сооружено в 1932 г. и является самым старым из числа

обследованных. Ориентировочная площадь — 5 км², форма овальная, берега пологие, вода буроватого цвета с прозрачностью 1.5 м.

Зарастающие участки в водоеме составляют около 5% от общей его площади. Распространены сообщества воздушно-водных растений, в которых доминируют *Panicum lacustre* и *P. tenerum*. Погруженная растительность отсутствует. Простые по структуре моноценозы *P. lacustre* встречаются в верхней части водохранилища на мелководьях до глубины 0.8 м, а также на очень пологих и сырых берегах. Проективное покрытие *P. lacustre* составляет в среднем 80%. *P. tenerum* распространен вдоль всего побережья водохранилища, образуя чистые заросли в воде до глубины 0.4 м и ассоциацию с разнотравьем на берегу выше НПУ. При нормальном уровне воды ширина полосы чистых зарослей колеблется от 3 до 5 м. Окружающее водоем сообщество (*P. tenerum* + разнотравье) характеризуется равномерным распределением растений по площади, высоким проективным покрытием (80–90%) и наличием кустарникового яруса (*Coccoloba cowellii*, *Tabebuia* sp. и др.) с преобладанием в нем колючего микрофильного кустарника *Burconima crassifolia* из сем. *Malpighiaceae*. В травостое по убывающим степеням обилия встречаются *Cassythafiliformis*, *Rinchospora ciperodes*, *Fibriostylis* sp., *Panicum maximum*, *Eragrostis* sp., *Scophria* sp. и др.

Водохранилища равнинного типа

Куягуатехе. Расположено в песчаных саваннах провинции Пинар-дель-Рио. Образовано в 1968 г. Состоит из 5 лагун, соединенных каналами. Общая площадь 18.5 км². Часть лагуны Санта-Барбара, канал в Пескерио и участок Пескерио обвалованы для создания подпора. Дамба земляная и только у водослива бетонирована. Вода сливается в низину, ведущую в пойму р. Куягуатехе. Прозрачность воды по диску Секки в лагунах Алькатрас-Грандэ и Алькатрас-Чико составляет 1.1 м, в Пескерио — 1.8, в Санта-Барбаре — 2.2 м.

В лагунах Алькатрас-Грандэ и Алькатрас-Чико распространены растительные ассоциации, где доминируют *Typha domingensis*, *Eleocharis interstincta* и *Chara* sp. Распределение растительности по береговому профилю в большинстве случаев простое. Лагуны окружают сухопутные сообщества с господством луговых злаков и осок. Здесь часто встречаются *Panicum maximum*, *Panicum* sp., *Eragrostis elliottii*, *Xyris bicarinata*, *Echinospora globosa*, *Cyperus flavus*, *Cyperus eggersii*, *Fuirena scirpoidea*, *Centella erecta*.

От уреза воды до глубины 0.6 м берега лагун опоясывает сплошной пояс воздушно-водных растений, состоящий из чистых или почти чистых зарослей *Typha domingensis* и *Eleocharis interstincta*. Заросли *Typha domingensis* хорошо сформированы, травостой сомкнутый, высота рогоза достигает 220 см, проективное покрытие — 100%. Под его пологом изредка встречаются отдельные экземпляры *Chara* sp., *Isoetes* sp., *Eleocharis interstincta* и *E. obtusa*. Моноценозы *E. interstincta* имеют проективное покрытие 80% при средней высоте травостоя 90 см. Заросли развиты хорошо, но распространены в меньшей степени, чем *Typha domingensis*.

Почти везде в лагунах Алькатрас-Грандэ и Алькатрас-Чико имеется пояс придонной растительности. Он приурочен к глубинам 0.6–3 м и представляет собой сообщества 2 видов придонных растений: *Chara* sp. и *Isoetes*

сп. Второй вид в ассоциации менее обилен и встречается рассеянными группами. В этой зоне до глубины 1.5 м часто сохраняются высохшие ветви кустарников или остатки пальмы (*Acoelorrhaphe wrightii*).

Кроме всех перечисленных зон в лагунах Алькатрас-Грандэ и Алькатрас-Чико встречаются небольшие участки мелководий (0–1.5 м глубиной) с очень неравномерно распределенной растительностью. Несформированные разрозненные пятна *Eleocharis interstincta* перемежаются с куртинами *Panicum tenerum* и такими же пятнами *Rinchospora* sp. Повсюду отдельными экземплярами здесь встречаются *Typha domingensis*, *Fuirena* sp., *Eleocharis obtusa*, *Pinguicula* sp., *Sagittaria lancifolia*, *Isoetes* sp., *Chara* sp. и др. Однако участки с таким составом растительности встречаются редко и имеют площадь, не превышающую 100 м².

Лагуна Санта-Барбара отличается тем, что помимо развитых прибрежных зарослей *Typha domingensis* и *Eleocharis interstincta* значительную площадь занимают ассоциации *Potamogeton malainus* (subpurum) и *Panicum paludivagum* (purum).

Заросли *Potamogeton malainus* распространяются по глубине 0.6–3 м. Проективное покрытие и обилие достигают максимальных величин. Изредка в придонном слое попадает *Chara* sp. Среди зарослей *Potamogeton malainus* возвышаются высохшие стволы и кроны пальмы (*Acoelorrhaphe wrightii*), которая в большом количестве оказалась здесь затопленной при поднятии уровня воды в водохранилище.

Panicum paludivagum образует монодоминантные фитоценозы, которые приурочены к глубине 1.5–2.5 м. Заросли тянутся полосой на некотором расстоянии от берега. Проективное покрытие – 40–70 %.

Смешанные сообщества из *P. paludivagum*, *Eleocharis interstincta* и *Potamogeton malainus* встречаются в местах контактирования чистых зарослей каждого вида.

Пескеры является самым большим по площади водоемом системы Куягуатехе. Береговая линия его сильно изрезана. Для водохранилища характерны обширные сплавины *Eichhornia crassipes*, в составе которых выделяются 3 яруса. В первом доминирует *Typha domingensis* (высота 1.5–2 м, проективное покрытие 50–60 %). Во втором ярусе встречаются самые разнообразные виды травянистых растений: *Habenaria* sp., *Cyperus giganteus*, *Scirpus validus*, *Fuirena simplex*, *Cladium jamaicensa*, *Abrus precatorius*, *Salvinia rotundifolia*, *Commelina elegans*, *Centella erecta*, *Sarcostema clausum*, *Jussiaea peduncularis*, *Hydrocotyle umbellata*, *Vigna vexillata*, *Hibiscus vitifolius*, *Merremia cissoides*, *Sagittaria lancifolia*, *Thelipteris* sp., *Scirpus cubensis* и др. Высота травостоя колеблется от 30 до 100 см, проективное покрытие яруса 40 %, распределение видов неравномерное, встречаемость нестабильная. Третий ярус представляет собой фундамент сплавины из сплетенных многочисленных экземпляров *Eichhornia*. Растение имеет вздутые черешки листьев и ви-сящую в воде сильно расчлененную корневую систему. Листья с черешками выступают над водой на 20–30 см, а пышная корневая система имеет общую длину 30–50 см. В срединных очень плотных участках сплавины *Eichhornia* мельче. Развитие их подавляется поселившимися растениями верхних ярусов.

Несколько реже встречаются сплавины, в образовании которых принимают участие преимущественно 2 вида растений: *E. crassipes* и *Scirpus cuben-*

Таблица 1

Наиболее распространенные виды водной и прибрежной растительности
в водохранилищах Кубы

Вид	Водохранилище							
	горное			предгорное			равнинное	
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Abrus precatorius</i> L.	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Acoelorrhaphe wrightii</i> Wendl.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Andropogon caricosus</i> L.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Andropogon</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Angadenia lindeniana</i> (Muell. Arg.) Miers.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Bambusa vulgaris</i> Schrab.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Blechnum brownei</i> Juss.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) H. B. K.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cabomba piauiensis</i> Gardn.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Cassytha filiformis</i> L.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Centella erecta</i> (L. f.) Fern.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Chara</i> sp.	+	+	+	—	—	—	+	—
<i>Cladium jamaicense</i> Crantz.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Coccoloba cowellii</i> Britton.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Commelina elegans</i> H. B. K.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Commelina</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cuphea</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Cyperus alternifolius</i> L.	+	+	+	—	+	—	—	—
<i>C. eggersii</i> Boeckl.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. flavus</i> (Vahl.) Nees.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. giganteus</i> Vahl.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Cyperus</i> sp.	+	+	+	—	—	—	+	—
<i>Desmodium scorpiurus</i> (Sw.) Desv.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Eichhornia azurea</i> (Sw.) Kunth.	—	—	+	—	—	—	—	+
<i>E. crassipes</i> (Mart.) Solms.	—	+	—	—	—	—	+	—
<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl.) R. ets.	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>E. nigrescens</i> (Nees.) Steud.	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>E. geniculata</i> (L.) R. ets.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Eleusine indica</i> (L.) Gaertn.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Eleocharis canadensis</i> Michx.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Eragrostis elliottii</i> S. Wats.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Eragrostis</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Eupatorium capillifolium</i> (Lam.) Small.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Imbristylis</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Huirena simplex</i> Vahl.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>H. scirpoidea</i> Michx.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ilabenaria</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Heliotropium indicum</i> L.	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Heliotropium</i> sp.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Hibiscus vitifolius</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Hydrocotyle umbellata</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Hymenachne amplexicaulis</i> (Rudge) Nees.	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Hyptis ericaloides</i> A. Rich.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Ichnanthus nemorosus</i> (Sw.) Doell.	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Ipomoea</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Jussiaea peduncularis</i> Wr. ex Griseb.	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>J. repens</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>J. suffruticosa</i> L.	+	—	—	+	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Водохранилище							
	горное			предгорное			равнинное	
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Lantana trifolia</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Melochia pyramidata</i> L.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Melothria guadalupensis</i> (Streng.) Gogn.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Merremia cissoides</i> (Lam.) Hall. f.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>M. umbellata</i> (L.) Hall. f.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Mikania</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Mimosa pigra</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>M. pudica</i> L.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Najas marina</i> L.	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. microdon</i> A. Br.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Nymphaea ampla</i> (Salisd.) DC.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Nymphoides grayanum</i> (Griseb.) Arthur.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Nuphar advena</i> Ait. var. <i>cubana</i> P. de Leon	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Panicum geminatum</i> Forsk.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>P. lacustre</i> Hitchc. y Ekman	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>P. maximum</i> Jack.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>P. paludivagum</i> Hitchc. et Chase	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>P. tenerum</i> Beyr.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Panicum</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Paspalum millegrana</i> Schrat.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Paspalum</i> sp.	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Phyla strigulosa</i> (Mart. et Gal.) Mold.	+	—	+	+	—	—	—	—
<i>Pictetia spinifolia</i> (Desv.) Urban.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Pinguicula</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Plumeria</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Polygonum portoricense</i> Bert.	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>Polygonum</i> sp.	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Potamogeton foliosus</i> Raf.	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>P. malinus</i> Miq.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>P. nodosus</i> Poir.	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Pseudelephantopus spicatum</i> (Juss.) Rohr.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Rynchospora cyperoides</i> (Sw.) Mart.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>R. globosa</i> (H. B. K.) R. et S.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Rynchospora</i> sp.	—	—	—	—	—	+	+	—
<i>Sagittaria lancifolia</i> L.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Salvinia rotundifolia</i>	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Roem. et Schult	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Scirpus cubensis</i> Poepp. et Kunth.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>S. validus</i> Wahl.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Scoparia dulcis</i> L.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Setaria</i> sp.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Sorghastrum setosum</i> (Griseb.) Hitchc	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Tabebuia</i> sp.	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Thelipteris</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Tridax procumbens</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Typha domingensis</i> (Pers.) Kunth.	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Utricularia</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Vigna vexillata</i> (L.) A. Rich.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Waltheria americana</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Xyris bicarinata</i> Griseb.	—	—	—	—	—	—	+	—

Примечание. Здесь и в табл. 2 водохранилища: 1 — Хильберг, 2 — Карлос-Мануэль-де-Сеспедес, 3 — Анабанилья, 4 — Рио-Москито, 5 — Какоюгин, 6 — Понте-суэла, 7 — Куягуатехе, 8 — Химагуау.

sis. Травостой первого яруса такой сплавины состоит целиком из *S. cubensis* (высота около 50 м, проективное покрытие 60–70%, распределение равномерное). Сплавины окаймляют все побережье водоема, образуя широкий, до 100 м, пояс непроходимых зарослей. Наряду с этими стационарными зарослями в водоеме встречается большое количество дрейфующих чистых сплавин *Eichhornia*, площадью до 200 м². Они скапливаются в подветренных частях водоема, образуя обширные плавучие ковры.

В мелководных отрогах водоема, на свободных от *E. crassipes* участках часто встречаются ассоциации *Nimphaea ampla* с погруженными растениями + *Utricularia* sp. + *Sabomba piauiensis*. Вместе с *Nimphaea ampla* sporadически встречаются *Nuphar advena* и *Nymphoides grayanum*. Сообщество приурочено к глубинам до 2 м. Проективное покрытие яруса растений с плавающими листьями 20%, яруса погруженных растений — до 100%. Чистые заросли перечисленных видов встречаются редко.

Вдоль побережья водоема по кромке воды и до глубины 0.5 м попадают узкие полосы зарослей *Typha domingensis* (subpurum) и *Eleocharis interstincta* (subpurum), однако их доля в растительном покрове водоема незначительна.

Химагуаю. Расположено на равнине в провинции Камагую. Построено в 1970 г. Используется для орошения рисовых полей. Имеет площадь 35 км². Прозрачность воды около 2 м по диску Секки. При строительстве водохранилища не проводилось соответствующей подготовки его ложа, и вследствие этого оказались затопленными многочисленные кустарники, деревья и мощный ковер луговой растительности.

В настоящее время над водой возвышаются высохшие участки древесных крон, преимущественно *Samanea saman*, которые являются прекрасными уловителями передвигающихся сплавин *Eichhornia azurea*. Каждую крону опоясывает широкое кольцо зарослей *Eichhornia*. Местами соседние кольца соединяются и образуют мощные сплавинные поля. В изобилии встречаются отдельные дрейфующие островки *Eichhornia*, которые в массе скапливаются в отдельных частях водоема, образуя плотные плавучие ковры, занимающие несколько гектаров. Обсыхающие территории (при пониженном уровне воды) также заняты осевшими плотными зарослями *Eichhornia*, которые здесь медленно увядают.

Во всем водоеме никакой другой растительности не было обнаружено, за исключением нескольких экземпляров *Eichhornia*, поселившихся на дрейфующем островке *Paspalum* sp. В целом сплавины *Eichhornia* занимают в водоеме около 20% его площади (табл. 1).

Основные результаты исследований

По степени зарастания и по той роли, которую играют макрофиты в общем продуцировании органического вещества, обследованные водохранилища Кубы делятся на три группы.

С л а б о з а р а с т а ю щ и е: все водохранилища горного типа — Хильберт, Карлос-Мануэль-де-Сеспедес, Анабанилья; водохранилища предгорного типа возрастом до 20 лет — Рио-Москито.

У м е р е н н о з а р а с т а ю щ и е: водохранилища предгорного типа, существующие более 20 лет, — Какоюгин, Понтесуэла; равнинные водо-

Таблица 2

Продукция основных растительных видов на различных водохранилищах
(абсолютно сухая масса, г/м²)

Вид	Водохранилище							
	горное			предгорное				
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Cynodon dactylon</i>	—	—	—	316	—	—	—	—
<i>Phyla strigulosa</i>	—	—	—	764	—	—	—	—
<i>Typha domingensis</i>	—	—	—	—	—	—	1727	—
<i>Paspalum</i> sp.	—	—	—	1216	1108	—	—	—
<i>Panicum tenerum</i>	—	—	—	—	—	1099	—	—
<i>P. lacustre</i>	—	—	—	—	—	380	—	—
<i>P. paludivagum</i>	—	—	—	—	—	—	1307	—
<i>Eleocharis interstincta</i>	—	—	—	1043	—	—	805	—
<i>Polygonum portoricense</i>	—	—	772	—	697	—	—	—
<i>Eichhornia crassipes</i>	—	—	—	—	—	—	1448	—
<i>E. azurea</i>	—	—	—	—	—	—	—	940
<i>Nimphaea ampla</i>	—	—	—	—	—	—	491	—
<i>Potamogeton malainus</i>	—	—	977	—	—	—	1190	—
<i>P. foliosus</i>	310	516	—	—	—	—	—	—
<i>Elodea canadensis</i>	—	478	—	—	—	—	—	—
<i>Cabomba piauhiensis</i>	—	—	—	—	—	—	407	—
<i>Chara</i> sp.	840	1502	—	—	—	—	140	—

хранилища, сооруженные на базе естественных лагун, — Алькатрас-Грандэ, Алькатрас-Чино, Санта-Барбара.

Сильнозрелые: водохранилища равнинного типа, сооруженные путем затопления участков поймы рек, — Пескери, Химагуаю.

Процессы зарастания водохранилищ имеют общие характерные черты. После наполнения водоемов в них происходит быстрое формирование растительности. Даже при неблагоприятных условиях среды (каменистые склоны берегов горных водохранилищ, низкая прозрачность воды и т. д.) растения уже через несколько лет занимают все доступные по глубине участки побережья, а распространение их в глубь водоема в этом случае лимитируется лишь прозрачностью воды.

Характерным примером может служить водохранилище Анабаниля, где вместе с самой высокой прозрачностью воды (5 м по диску Секки) наблюдается самое глубоководное распространение растительности (5 м). Исключение составляют свободно плавающие растения *Eichhornia*, распространение которых не зависит от прозрачности воды. Упрощение структуры и общей организованности сообществ, имеющее место уже на ранних стадиях существования водохранилищ, тоже является следствием быстропротекающих процессов формирования растительности, когда за 1–2 года полное господство получают виды, наиболее приспособившиеся к условиям внешней среды.

Мощное развитие доминантов и благоприятные климатические условия способствуют накоплению в зарастающей зоне водохранилища большого количества органических веществ (табл. 2). Несмотря на то что продуктивность фитоценозов относительно высокая, растительность большинства

горных и предгорных водоемов не играет существенной роли в общем продуцировании органического вещества, так как площади зарослей в этих водохранилищах незначительны.

Иначе обстоит дело с водохранилищами, сооружаемыми на равнинной местности, перед заполнением которых не производятся необходимые работы по расчистке и углублению ложа. В этих случаях большое количество биогенных элементов, появляющихся в воде при разложении наземной растительности (деревья, кустарники, травостой), способствует усиленному развитию плотных сплавин *Eichhornia*, плавающих на поверхности воды (водохранилище Химагуау).

На первых этапах формирования растительности в таких водохранилищах наблюдается быстрый захват акватории вегетативно размножающимися *Eichhornia*. Дальнейшая судьба таких водоемов во многом будет зависеть от их глубины, общего объема воды и изрезанности береговой линии.

Если изрезанность береговой линии слабая, а преобладающие глубины большие, то на последующих этапах развития растительности вместе с естественным уменьшением количества биогенов в воде развитие *Eichhornia*, видимо, ухудшается, а наличие больших открытых участков, на которых под действием ветра возможен достаточно сильный разгон волн, приводит к тому, что целостность сплавин нарушается и плавающие куртины *Eichhornia* волнами выбрасываются на берег, где постепенно отмирают. В результате увеличивается прозрачность воды и формируется нормальный состав растительности в прибрежьях за счет развития погруженных и воздушно-водных растений. Примером такого самоочищения водоема от *Eichhornia* служит водохранилище Анабанилья, в котором (по свидетельству местных жителей) наблюдалось первоначальное бурное развитие этого вида, а затем постепенное его исчезновение.

Если же изрезанность береговой линии сильная, преобладающие глубины небольшие, а над водой торчат высохшие стволы или кроны деревьев (водохранилища Пескери и Химагуау), то сплавины *Eichhornia* заполняют защищенные от ветра бухты, концентрируются и закрепляются между деревьями, образуя обширные плавучие поля. Большая адсорбционная способность корневой системы, а также общая плотность и неподвижность сплавин способствуют накоплению у поверхности различных взвесей из воды и частичек пыли, приносимых ветром с окружающих территорий. Начинаясь почвообразовательный процесс сопровождается поселением и развитием на этих сплавинах различных растений, семена которых находят здесь благоприятные для себя условия (Пескери). Поселившиеся растения (от папоротников до злаков и от трав до лиан и кустарников) ведут упорную конкурентную борьбу за среду обитания. Развитие растительности на сплавинах характеризуется усложнением структуры сообществ и повышением их производительности, что ведет к изменению внешней среды. В конечном счете такие водоемы постепенно заболачиваются и по классификации Ю. А. Львова [1] относятся к группе болот, залегающих на затопляемых террасах рек. Нежелательные последствия развития *Eichhornia* заключаются еще и в том, что сплавинные поля, затеняя значительную акваторию водоема, подавляют развитие как фитопланктона, так и погруженной растительности, что в значительной степени снижает общую полезную продукцию водоемов. В то же время огромное количество органических веществ растений на самих сплавинах недоступно для обитателей водоема (включая рас-

нительноядных рыб), так как вся зеленая масса растений находится над поверхностью воды. Подтверждением этому служит тот факт, что общая биомасса фитофильной фауны, обитающей под сплавинами *Eichhornia*, оказалась самой низкой по сравнению с другими обследованными водоемами Кубы. В обоих водохранилищах, где процветают ценозы *Eichhornia* (водохранилища Куягуатехе, Химагуау), эта величина была одинаковой и составляла всего лишь 0.2 г беспозвоночных в 1 м³ воды.

В целях улучшения качества воды и прекращения процессов заболачивания водохранилищ необходимо принять меры борьбы с *Eichhornia* из числа существующих механических или биологических способов (химические способы борьбы следует применять осмотрительно).

При строительстве водохранилищ в равнинной местности нужно производить очистку ложа от деревьев и кустарников, а также предусматривать по возможности максимальную глубоководность будущего водоема, для того чтобы исключить (или уменьшить) возможность чрезмерного зарастания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Львов Ю. А. О типологии тропических болот. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1965, № 4, с. 144–148.
2. Acuna J. Flora de las cienagas de Cuba. La Habana, 1964, p. 1–42.
3. Hadac E., Hadacova V. The association *Blechna serrulata*-*Acoelora phetum wrightii* in the Remates de Guane, W-Cuba and its ecology. — *Folia geobot., phytotaxon. Bohemosl.*, 1971, vol. 6, N 4, p. 29.
4. Leon H. Flora de Cuba. La Habana, 1946, vol. 1, p. 1–250.
5. Leon P. La vegetacion de la laguna de Ariguanado. — *Rev. Soc. Cubana Bot.*, 1955, N 12(3), p. 24–38.
6. Leon H., Alain H. Flora de Cuba. La Habana, 1951, vol. 2, p. 1–200.
7. Leon H., Alain H. Flora de Cuba. La Habana, 1953, vol. 3, p. 1–243.
8. Leon H., Alain H. Flora de Cuba. La Habana, 1957, vol. 4, p. 1–200.
9. Moncada M. La vegetacion acuatica de las lagunas accidentales. La Habana, 1968, p. 1–40.
10. Samek V., Moncada M. Comunidades vegetales de las lagunas blancas de Pinar del Rio. La Habana, 1971, p. 1–129.
11. Straskraba M. et al. Primera contribucion al conocimiento limnologico de las lagunas y embalses de Cuba. — *Acad. cienc. Cuba. Ser. Biol.*, 1969, N 4, p. 20–41.
12. Uphof J. C. Ecological observations on plants of the marches and swamps of Central Cuba. — *Ecology*, 1924, vol. 5, p. 18–24.

ПРОДУКТИВНОСТЬ НИТЧАТЫХ ЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ
В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Нитчатые зеленые водоросли (виды родов *Cladophora* Kütz., *Oedogonium* Link., *Zygnema* Agardh., *Spirogyra* Link.) встречаются в прибрежье водоемов различного типа, как в стоячих, так и в проточных, нередко достигая массового развития. Судя по литературным данным, распространены нитчатки почти повсеместно. В последнее время интерес к этой группе организмов повысился, особенно в связи с выявившейся тенденцией к увеличению обилия зеленых нитчаток при антропогенном эвтрофировании водоемов [3, 4, 6–8, 10, 12, 13].

В первые годы после заполнения Рыбинского водохранилища наблюдалось массовое развитие нитчатых водорослей [1]. Сведения о них на более поздних этапах существования водохранилища отсутствуют. В 1975–1978 гг. нами определялись биомасса и фотосинтетическая активность нитчаток в прибрежье Волжского плеса водохранилища в районе пос. Борок.

Наблюдения проводили в открытом прибрежье о-ва Хохотка. Ширина полосы зарослей нитчатых водорослей в благоприятные для их развития годы составляет здесь 60–80 м. Скопления этих водорослей наблюдаются на протяжении почти всего побережья острова. Основную массу их создает *Cladophora* sp. ster. (по-видимому, *C. glomerata* Kütz.) с небольшой примесью *Oedogonium* sp. ster.

Оценку биомассы нитчатых зеленых водорослей проводили следующим образом. На участке побережья длиной 50 м в зоне расселения нитчаток отбирали обычно около 30 проб с помощью металлической рамки площадью 0.25 м² методом случайного отбора.

Оказавшиеся внутри рамки водоросли отжимали, очищали от песка, из них удаляли инородные включения, а также заметных невооруженным глазом животных. Затем нитчатки высушивали фильтровальной бумагой до исчезновения на ней влажных пятен и взвешивали на технических весах. Величину биомассы рассчитывали путем нахождения средней из общего числа проб и расчета ошибки.

Скорость образования и деструкции органического вещества зелеными нитчатыми водорослями определяли методом „темных” и „светлых” склянок в его кислородной модификации [2]. Опытные сосуды экспонировали непосредственно в прибрежье на глубине 10–20 см.

В 1975 г. использовали сосуды объемом 300 мл. Уже в первых опытах было установлено, что при условии достаточно высокой освещенности и навеске порядка 300–500 мг сырой массы фотосинтез в сосудах такого объема практически прекращался к концу первого часа экспонирования.

Таблица 1

Валовая продукция нитчатых водорослей в опытных сосудах разного объема, % от продукции в сосудах объемом 0.3 л (данные 1976 г.)

Дата	1.2-литровые склянки	20-литровые бутылки
22–23 VI	174	756
24–25 VI	140	383
21–22 VII	115	223
17–18 VIII	—	112
Среднее	143	369

Для оценки суточной продукции нитчаток существовали 2 возможности: расчет путем интегрирования данных, полученных при кратковременных экспозициях в течение всего светового дня, или уменьшение соотношения между величиной навески водорослей и объемом опытного сосуда. При навеске менее 50 мг сырой массы возникают трудности при определении точной массы водорослей, а применение ряда коротких экспозиций очень трудоемко и сопряжено со значительными ошибками при определении содержания кислорода. Наиболее реальным путем преодоления методических затруднений нам показалось использование сосудов достаточно большого объема. Попытка применения с этой целью полиэтиленовых мешков объемом 5–7 л была неудачной. Полученные таким образом данные оказались заниженными, так как часть кислорода диффундировала через полиэтиленовую пленку.

В 1976 г. водоросли экспонировались в сосудах разного объема: 0.3, 1.2 и 20 л. С увеличением объема от 0.3 до 1.2 л интенсивность фотосинтеза при примерно одинаковой навеске водорослей повысилась в 1.5 раза, а с увеличением объема до 20 л — в 3.5 раза (табл. 1).

В 1977–1978 гг. использовались изготовленные в экспериментальной мастерской института герметичные сосуды кубической формы из оргстекла объемом около 8 л. По окончании опыта пробы воды для определения содержания O_2 отбирались из них с помощью сифона. В работе применялись навески водорослей от 0.3 до нескольких граммов. При использовании сосудов такого объема величина навески водорослей в интервале от 0.5 до 2.5 г при суточной экспозиции относительно слабо влияет на результаты исследований.

Распределение и биомасса

Заметное развитие нитчаток в Волжском плесе наблюдается как в закрытых, так и открытых участках побережья. В закрытом побережье (против между о-вом Хохотка и берегом, мелководья по р. Сутке) нитчатки распределяются крайне неравномерно, образуя отдельные сплавины в зарослях макрофитов и между ними. Наряду со сплавинами, образуемыми *Cladophora*, здесь весьма обычны скопления *Oedogonium*, *Zygnema*, реже *Spirogyra*.

В открытом побережье в районе пос. Борок массовые скопления нитчаток наблюдаются главным образом вдоль более отлогого восточного берега

Таблица 2

Биомасса и продукция нитчатых водорослей в открытом прибрежье

Дата	Биомасса, г/м ²	Валовая продукция		
		мг О ₂ /(г • сут)	г О ₂ /(м ² • сут)	г О ₂ /(м ² • мес)
1975 г.:				
июнь	54	58	3	93
июль	178	42	8	232
1976 г.:				
июль	1380	164	226	7015
август	468	37	17	536
1977 г.:				
июнь	140	43	6	180
июль	330	36	12	369
август	220	41	9	279
1978 г.:				
июль	530	74	39	1222
август	290	21	6	188

Волжского плеса. Как правило, наиболее мощные сплавины нитчаток образуются в верхнем горизонте прибрежья среди зарослей ивняка (*Salix* sp.), площадь которых в прибрежье Рыбинского водохранилища увеличивается [5]. Это было особенно заметно после ряда лет с низким уровнем водохранилища (1972–1975 гг.). В многоводные годы обливственные побеги ивняка оказываются не только удобным субстратом для закрепления сплавин и отдельных пучков нитчаток, но и достаточно надежной защитой от весьма обычного в открытом прибрежье интенсивного волнения.

В 1975 г. уровень водохранилища был сравнительно низким. Ко времени массового появления нитчатых водорослей в открытом прибрежье (начало июня) сильно отмеляя литораль о-ва Хохотка была практически лишена высшей водной растительности. Основная масса нитчаток сосредоточивалась вдоль границы вода—берег, образуя свободно плавающие скопления, особенно мощные в излуцинах берега, мелководных заливах и лужах. На удалении от уреза воды до глубины 0.5–0.7 м нитчатки образовывали отдельные пятна, обволакивая подводные предметы. Их биомасса колебалась в июне—начале июля вдоль линии уреза воды в пределах 50–200 г/м² сырой массы, составляя в среднем 136 г/м² сырой массы (табл. 2), при сухой — около 20% сырой.

В 1976 г. уровень водохранилища был значительно выше. Впервые за ряд лет, начиная с 1971 г., он почти достиг в конце июня максимальной отметки. Верхний горизонт прибрежья был затоплен с середины июня до конца августа. Заросли ивняка были залиты водой в обливственном состоянии, что благоприятствовало развитию нитчаток. Последнее было очень интенсивным как в открытых, так и в закрытых участках прибрежья. Этому, вероятно, способствовало поступление дополнительного количества биогенных соединений из затопленного после ряда засушливых лет дна, а также в результате разложения остатков развившейся в годы с низким уровнем наземной растительности. Другим фактором, благоприятно воздействующим на интенсивность развития нитчаток летом 1976 г., видимо, оказалась

сравнительно низкая температура воды, так как многими авторами отмечается снижение интенсивности развития *Cladophora* в период летнего прогрева водоема [9, 11, 13].

Начало массового развития *Cladophora* в открытом побережье наблюдалось сравнительно поздно: в конце июня—начале июля. В закрытом побережье они появились на 1–2 нед раньше. Однако уже во второй декаде июля биомасса нитчаток достигла максимальных значений (табл. 2). В это время в литорали открытого побережья практически все предметы, включая побеги ивняка, были окружены чехлом из нитчатых водорослей. В его густых зарослях образовывались сплошные сплавины кладофоры площадью до нескольких десятков квадратных метров. Несмотря на то что оценка ее биомассы была проведена лишь в конце месяца после нескольких дней с сильным волнением, биомасса нитчаток (в сырой массе) равнялась 1400 г/м^2 . К моменту следующего определения (конец августа) биомасса нитчаток заметно понизилась (табл. 2).

К концу августа уровень водохранилища понизился, и уже в начале сентября большая часть зарослей ивняка и находившиеся в зоне их распространения нитчатки оказались обсохшими. В это время можно было наблюдать лишь отдельные пряди *Cladophora* на подводных предметах.

В 1977 г. уровень воды в Рыбинском водохранилище был относительно высоким. Ивовые кусты оказались почти полностью затопленными. Большая часть их после залития водой в 1976 г. погибла. Вследствие этого условия произрастания нитчаток по сравнению с 1976 г. ухудшились: при сильном волнении скопления водорослей выбрасывало на берег. Поэтому в вегетационный период 1977 г. крупных свободно плавающих скоплений нитчатых водорослей не наблюдалось.

Нитчатые зеленые водоросли в виде пучков и прядей на живых и засохших ивовых побегах появились в начале июня (табл. 2). К началу сентября уровень водохранилища понизился настолько, что нитчатки остались лишь в лужах осушенной зоны.

Вегетационный период 1978 г. характеризовался очень высоким уровнем и низкой температурой воды. Это обусловило интенсивное развитие нитчаток в прибрежной зоне, которые в этом году в массе появились в третьей декаде июня на побегах ивняка, но свободно плавающих скоплений не образовывали. К концу августа в результате штормов большая часть нитчаток была выброшена волнами на берег. Биомасса их составляла всего около $1.5 \text{ г сырой массы/м}^2$ (табл. 2).

Интенсивность фотосинтеза нитчатых водорослей

Сопоставление размеров продукции нитчаток с продукцией других экологических группировок водорослей в верхнем горизонте исследовавшегося участка литорали представляет определенный интерес. Так, в 1975 г. продукция нитчатых водорослей за время интенсивной вегетации (июнь—июль) составила около $325 \text{ г O}_2/\text{м}^2$ (табл. 2), а продукция фитопланктона — $97 \text{ г O}_2/\text{м}^2$ (табл. 3).

В 1976 г. валовая суточная продукция нитчаток достигала $160 \text{ мг O}_2/\text{г сырой массы}$ в июле и 40 мг в августе (в каждом случае в среднем из 3 определений) (табл. 2).

Т а б л и ц а 3

**Продукция фитопланктона и нитчатых водорослей
в открытом прибрежье**

Дата	Валовая продукция	
	г O_2 /м ²	%
1975 (июнь—июль)	<u>97</u>	<u>23</u>
	325	77
1976 (июль—август)	<u>96</u>	<u>1</u>
	7551	99
1977 (июнь—август)	<u>182</u>	<u>18</u>
	828	82
1978 (июнь—июль)	<u>30</u>	<u>2</u>
	1406	98

П р и м е ч а н и е. Над чертой — фитопланктон, под чертой — нитчатые водоросли.

Т а б л и ц а 4

**Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в открытом прибрежье
мг O_2 /(л · сут)**

Дата	Чистая продукция	Деструкция	Валовая продукция
1975 г.:			
июнь	3.42	0.35	3.77
июль	1.31	1.25	2.56
1976 г.:			
июнь	1.46	1.16	2.62
июль	2.75	1.32	4.07
август	0.62	1.16	1.78
1977 г.:			
июнь	2.52	1.00	3.52
июль	3.45	2.41	5.86
август	1.66	0.74	2.43
сентябрь	0.44	0.29	0.72
1978 г.:			
июль	-0.34	0.86	0.50
август	0.88	0.56	1.44

На основании полученных данных можно весьма ориентировочно считать продукцию нитчаток за период наблюдений (табл. 3).

Данные по интенсивности фотосинтеза фитопланктона представлены в табл. 4.

В закрытом прибрежье по данным наблюдений 1977 г. наблюдалась такая же сезонная динамика фотосинтетической активности, как и в открытом (табл. 5).

В 1978 г. интенсивность фотосинтеза нитчатых зеленых водорослей определялась с начала июля до начала сентября. В среднем за июль валовая суточная продукция фотосинтеза равнялась 74 мг O_2 /г сырой массы.

Таблица 5

Интенсивность фотосинтеза нитчатых водорослей (1) и фитопланктона (2) на разных участках побережья, мг O_2 /(г · сут) (данные 1977 г.)

Месяц	Число определений		Чистая продукция		Деструкция		Валовая продукция	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Открытое побережье								
Июнь	2	1	16	2.52	27	1.00	43	3.52
Июль	5	4	28	3.45	8	2.41	36	5.86
Август	5	3	34	1.66	7	0.74	41	2.43
Сентябрь	—	6	—	0.44	—	0.29	—	0.72
Закрытое побережье								
Июнь	3	3	16	1.54	9	0.64	26	2.18
Июль	5	5	14	1.06	6	2.74	21	3.80
Август	3	3	38	1.80	7	1.07	45	2.87
Сентябрь	2	2	20	1.65	5	0.68	25	2.32

В августе фотосинтетическая активность нитчаток снизилась до 21 мг O_2 /г сырой массы (табл. 2).

Валовая суточная продукция фитопланктона в июле была 0.5, а в августе — 1.4 мг O_2 /л (табл. 4).

На основании этих данных рассчитана продукция нитчатых зеленых водорослей и фитопланктона за вегетационный период для открытого побережья. Продукция нитчаток за месяц достигала в июле 1220 г O_2 /м², в августе — 190 г O_2 /м², а за весь период интенсивной вегетации — около 1400 г O_2 /м², т. е. значительно выше, чем продукция фитопланктона.

Выживаемость нитчатых зеленых водорослей

Уровень воды в Рыбинском водохранилище в течение вегетационного периода обычно постепенно понижается. Скопления нитчатых водорослей, обитающих в верхнем горизонте побережья, в августе—сентябре оказываются на влажном песке местами сплошным слоем. Так, в сентябре 1977 г. сплошной „ковер” кладофоры с небольшой примесью эдогониума занимал обсохшую литораль о-ва Хохотка. Водоросли, находящиеся выше линии уреза воды в течение 2—3 нед, имели ярко-зеленую окраску и, по-видимому, оставались живыми. Величина их биомассы в сентябре составила около 60 г сырой массы/м², в то время как в воде водоросли практически отсутствовали.

Сравнение физиологической активности нитчаток, оказавшихся на обсохшей литорали и оставшихся в воде, свидетельствует о том, что интенсивность фотосинтеза первых в 3—4 раза ниже (табл. 6). Величина деструкции нитчатых зеленых водорослей, собранных с влажного песка, составила 26 % от валовой продукции, что, по-видимому, свидетельствует не об отмирании нитчаток, а, скорее, о заторможенности процессов фотосинтеза и дыхания. Следовательно, нитчатые водоросли в течение длительного времени после обсыхания могут сохранять жизнеспособность. После помещения в воду

Таблица 6

Интенсивность фотосинтеза нитчатых водорослей в открытом прибрежье
в сентябре 1977 г., мг O₂/(г сырой массы • сут)

Дата	Чистая продукция	Деструкция	Валовая продукция
Нитчатки с грунта			
19–20	3.99	0.61	4.60
21–22	4.71	1.44	6.15
28–29	3.16	2.12	5.28
Среднее	3.95	1.39	5.34
Нитчатки из воды			
12–13	24.45	15.28	39.73
26–27	4.52	1.28	5.73
28–29	13.62	2.43	16.05
Среднее	14.20	6.31	20.50

они не утрачивают способности к фотосинтезу. Можно предположить, что водоросли и на суше продуцируют какое-то количество органического вещества, находясь в увлажненном состоянии. Для режима Рыбинского водохранилища обычные годы с некоторым подъемом уровня в результате осеннего паводка, как это наблюдалось, например, в том же 1977 г. В этом случае некоторая часть нитчатых водорослей вновь включается на непродолжительное время в процессы продуцирования.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что интенсивность развития нитчатых водорослей сильно различается по годам. Высокая продуктивность нитчаток отмечена в годы со сравнительно высоким уровнем и низкой температурой. Особенно высокий уровень продукции наблюдался в 1976 г. в результате затопления верхнего горизонта литорали после ряда маловодных лет. Отмирающая в годы с высоким уровнем растительность осушной зоны, прежде всего кусты *Salix* sp., служит для нитчатых водорослей открытого прибрежья удобным субстратом и дополнительным источником биогенных веществ.

В периоды массового развития нитчатые водоросли вносят существенный вклад в общую продукцию литорали водохранилища. Достаточно точная оценка величины этого вклада при применении традиционных методов определения биомассы и продукции затруднительна из-за неравномерного распределения нитчаток, очень больших колебаний биомассы и продуктивности как в течение одного сезона, так и в разные годы. Однако в годы массового развития нитчатых водорослей достаточно полное представление об энергетическом балансе прибрежных биоценозов Рыбинского водохранилища невозможно без учета их продукции, что свидетельствует о необходимости усовершенствования методов ее определения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богачев В. К. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. — Тр. биол. ст. „Борок“ АН СССР. М.; Л., 1950, вып. 1, с. 302–316.
2. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960, с. 1–329.
3. Покровская Т. Н. Роль экологических групп автотрофов в эвтрофировании озер. — Изв. АН СССР. Сер. геогр., 1975, № 4, с. 45–50.

4. Покровская Т. Н. Экологические условия фотосинтеза литоральных гидрофитов. — В кн.: Антропогенное евтрофирование озер. М., 1976, с. 17–44.
5. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 1–364.
6. Adams M. S., Stone W. Field studies on photosynthesis of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in Green Bay Lake Michigan. — Ecology, 1973, vol. 54, N 4, p. 853–862.
7. Bellis V. J., Larty Mc. Ecology of *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. in Southern Ontario. — J. Phicol., 1967, N 3, p. 57–63.
8. Bolas P. M., Lund Y. W. G. Some factors affecting the growth of *Cladophora glomerata* in the Kentish Stour. — Water Treat. Exam., 1974, vol. 23, N 1, p. 25–51.
9. Herbst P. R. Ecological factors and the distribution of *Cladophora glomerata* in the Great Lakes. — Amer. Midland Natur., 1969, N 82, p. 90–98.
10. Neil Y. H., Owen G. E. Distribution, environmental requirements and significance of *Cladophora* in the Great Lakes. — In: Great Lakes research division. Proc. seventh conference on Great Lakes research. Toronto, Canada, April 6–7, 1964. Michigan; 1964, p. 113–121.
11. Sonderström Y. Studies of *Cladophora*. — Bot. gothoburg., 1963, N 1, p. 1–147.
12. Wezernak C. F., Lyzenda D. R. Analysis of *Cladophora* distribution in Lake Ontario, using remote sensing. — Remote Sens. Environ., 1975, N 4, p. 47–48.
13. Whitton B. A. Biology of *Cladophora* in freshwaters. — Water Res., 1970, vol. 4, p. 457–476.

О ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ПЕРИФИТОНА ПРИ ОРГАНИЗАЦИИ МОНИТОРИНГА НА РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Экологический мониторинг предполагает разработку биологических методов контроля за состоянием природной среды, а также методов прогнозирования возможных изменений в экосистемах при дальнейших антропогенных нагрузках. Для этого необходимо углубленное изучение состава, биологии и экологии гидробионтов, закономерностей функционирования экосистем в целом. Уже относительно полные знания о населении водоемов дадут возможность правильного выбора наиболее доступных и надежных методов контроля за состоянием экосистем и дальнейшей их трансформацией.

Среди различных методов контроля за качеством воды заслуживает внимания использование обрастаний на искусственных субстратах как показателя сапробности водоемов, хотя вопрос этот дискуссионен. Многие специалисты [13, 15, 19, 22] считают, что истинные перифитоны являются хорошим индикатором степени загрязнения воды. Особая роль в этом смысле отводится простейшим, поскольку они быстро образуют колонии на искусственном субстрате, тем самым обеспечивая преимущество перед высшими организмами [11].

Некоторые исследователи [8, 18] считают, что перифитон не всегда может служить критерием качества воды, поскольку его биомасса в чистых родниковых водах и на загрязненных участках может быть одинаково большой.

Другие авторы [25] высказывали сомнения в пригодности использования перифитона на искусственных субстратах, так как уровень его развития в большей мере может быть связан с ориентацией субстратов, а не с качеством воды. На практике для характеристики качества воды использовали биомассу обрастаний [12, 21], оценивая ее различными методами. Наилучшие результаты были получены при АТФ-анализе. Сделав обзор различных методов оценки перифитонных сообществ, авторы считают, что основой для их исследования должно быть изучение структурных и функциональных взаимосвязей.

Серьезные трудности в использовании обрастаний как индикатора качества воды заключаются в вычлениении из всей суммы факторов, оказывающих влияние на перифитон, именно эффекта загрязнения при отсутствии достаточно надежных методик, позволяющих учесть все особенности и многообразие биоценологических отношений. К примеру, в оз. Элк, где обрастания состояли в основном из диатомей, статистически достоверная связь между индексом Шеннона—Винера и физико-химическими факторами

отсутствовала [10]. Все изменения в перифитоне сводились в основном к конкурентным взаимоотношениям.

Несмотря на разного рода сложности применения перифитона для контроля за качеством воды Агентство защиты среды США для получения и анализа образцов при организации мониторинга все же рекомендовало использовать 6-недельную экспозицию субстратов. В последнее время в одной из работ [20] было высказано мнение о том, что 6-недельная экспозиция не всегда достаточна для того, чтобы судить о качестве воды по перифитону.

Имеющиеся сложности при использовании обрастателей для оценки и прогноза изменения качества воды в водоемах не умаляют значения этого метода, и мы рекомендуем его использовать не только для оценки качества воды, но и для решения различных проблем, связанных с антропогенными нагрузками на водоемы. Применение этого метода возможно в водоемах разного типа при условии наличия в них достаточно развитого собственного перифитона на естественных субстратах, который служит источником форм, поселяющихся на новых субстратах.

В зависимости от целей существует довольно много различных вариантов метода количественного учета обрастателей на искусственных субстратах. В ряде современных работ по перифитону [1, 6, 7, 9, 16, 17, 23, 24] дается описание разнообразных приборов и приспособлений для его сбора. Очень часто исследователи в качестве субстратов применяют предметные стекла. Использование их в качестве обрастающих поверхностей, пожалуй, наиболее удачный вариант метода количественного учета перифитона на искусственных субстратах.

При организации мониторинга на Рыбинском водохранилище следует опираться на материалы по обрастаниям, собранные в 1977–1982 гг. За это время в разной мере были изучены перифитонные водоросли, инфузории, мейо- и макробеспозвоночные животные.

В качестве субстратов применялись предметные стекла и деревянные брусья. При обработке материалов одновременно при одной и той же экспозиции использовалось 2–5 стекол. Для проверки, существуют ли достоверные различия в численности мейо- и макробеспозвоночных на отдельных стеклах с одинаковой экспозицией и ориентацией в пространстве и сколько нужно стекол, чтобы иметь достоверные количественные данные, был рассчитан критерий Стьюдента для малых выборок [4]. При расчетах использовались материалы по зооперифитону, полученные в 1977 г. при разной ориентации стекол в пространстве и разной длительности экспозиции (2–3 нед, 1 мес и весь полевой сезон) (табл. 1).

При уровне значимости $P = 0.05$ во всех случаях величина критерия достоверности оказалась значительно меньше его критического значения. Следовательно, нулевая гипотеза не отвергается. Это позволило сделать вывод о том, что независимо от сезона наблюдений при одинаковых вариантах ориентации стекол в пространстве разница в численности обрастателей на отдельных стеклах с одной и той же экспозицией статистически недостоверна. Поэтому для получения достоверных количественных данных по перифитону достаточно использовать 2–3 стекла с одинаковой экспозицией и ориентацией в пространстве.

Учитывая, что зооперифитон Рыбинского водохранилища в конце вегетационного периода состоял в основном из дрейссены (см. настоящую

Таблица 1

Значение критерия Стьюдента (по материалам 1977 г.)

При- брежье	Длительность (дата) экспозиции, сут	Количество стекол (их ориентация)	Критерий Стьюдента при P = 0.05	
			фактическое значение	стандартное значение
Откры- тое	17 (13–30 V)	4 (вертикальная)	0.737–0.906	2.26–2.78
	14 (1–15 VI)	4 "	0.246–0.414	2.26
	28 (1–29 VI)	5 (горизонтальная)	0.229–1.358	2.12–2.13
	28 (1–29 VI)	4 (вертикальная)	0.200–0.769	2.14–2.16
	18 (1–19 VII)	3 (горизонтальная)	0.008–0.086	2.14
	18 (1–19 VII)	4 (вертикальная)	0.378–0.731	2.23–2.26
	21 (2–23 VIII)	4 "	0.298–0.432	2.13–2.14
	27 (2–29 VIII)	4 "	0.416–0.707	2.14–2.18
	31 (29 VII–29 VIII)	4 (горизонтальная)	0.077–0.265	2.20
	21 (5–26 IX)	4 (вертикальная)	0.196–1.660	2.31–2.36
	21 (5–26 IX)	4 (горизонтальная)	0.264–1.140	2.26–2.57
Закры- тое	13 (1–14 VI)	4 "	0.762–0.852	2.14–2.20
	29 (1–30 VI)	4 (вертикальная)	0.159–0.592	2.13
	29 (1–30 VI)	4 (горизонтальная)	0.172–0.250	2.08–2.09
	24 (29 VII–22 VIII)	4 "	0.101–0.359	2.07–2.09
	161 (V–X)	3 (вертикальная)	0.261–0.379	2.05–2.06

Таблица 2

Количественная и размерная характеристика сеголетков дрейссены из обростаний в Рыбинском водохранилище (ст. 3, Шумовка, экспозиция 125 сут, с 26 V по 28 IX 1982 г.)

Количество стекол	Численность, тыс. экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Средний размер, мм
2	43.1	834.3	5.44
3	39.3	700.5	5.61
4	38.9	665.8	5.77
5	38.0	657.9	5.67
29	43.2	862.2	5.57

книгу, с. 40–49), был проведен расчет численности, биомассы и средних размеров сеголетков дрейссены в одновременных пробах (табл. 2). Средний размер дрейссены вычислялся с помощью условной средней, классовый промежуток составил 0.5 мм. Наиболее стабильной величиной оказался средний размер сеголетков. Численность моллюсков колебалась незначительно. Наибольшие колебания биомассы, очевидно, были связаны с тем, что первые немногочисленные оседающие велигеры распределялись с меньшей равномерностью, чем в периоды массового заселения ими субстратов. Особи, осевшие раньше всех, хотя и не оказывали большого влияния на общую численность и средний размер моллюсков, но за счет большой индивидуальной массы вносили ощутимый вклад в общую биомассу.

Можно, очевидно, признать, что характер обростаний в пресных водах, так же как и в морях [2], в большинстве случаев не зависел от размеров

экспериментальной поверхности, а прежде всего определялся обилием перифитонных форм в толще воды и типом последующих биоценологических связей.

Перифитон Рыбинского водохранилища — чрезвычайно богатое по составу сообщество. В нем обнаружено 402 вида, много разновидностей и форм водорослей, из которых $\frac{2}{3}$ составляют диатомовые [3]. Изучена сезонная динамика развития фитоперифитона начиная с самых ранних ее этапов. В начальный период формирования сообщества преобладали эврибионты, встречающиеся как в планктоне, так и в бентосе, и лишь спустя 10–20 сут от начала опыта основной фон обрастаний стали составлять типичные перифитонные виды. Установлено, что средневегетационная биомасса водорослей в перифитоне открытого побережья заметно выше, чем закрытого (на предметных стеклах в 2.6 раза). Эти различия связаны как со многими абиотическими факторами, так и отчасти с более интенсивным развитием зооперифитона в закрытом побережье.

В составе перифитонных инфузорий Рыбинского водохранилища насчитывалось около 70 видов, которые относятся в основном к отрядам Holotricha, Spiotricha, Peritricha. Первыми поселенцами на чистом субстрате были инфузории, имевшие органеллы прикрепления, свободноплавающие же виды появлялись в перифитоне гораздо позже [5]. В ходе исследования выделены сезонные группировки перифитонных инфузорий. В период максимального их развития (июль, август), как правило, доминировали 2–3 вида. В открытом побережье по сравнению с закрытым видовой состав и численность инфузорий меньше. Отмечено, что ориентация субстратов в пространстве не оказывала существенного влияния на видовой состав и численность инфузорий, гораздо важнее было состояние поверхности субстратов, степень их заиления.

Среди мейо- и макробеспозвоночных перифитона прибрежных участков Рыбинского водохранилища зарегистрировано свыше 50 видов. Из них обнаружено 8 видов мшанок, причем некоторые из них развивались в массе как на водных растениях, так и на искусственных субстратах. Мшанки могут служить хорошими индикаторами качества воды, так как они живут только в чистой и малозагрязненной воде.

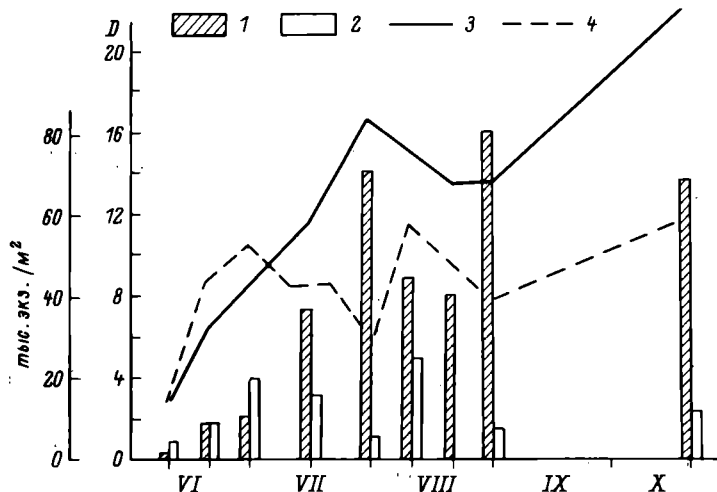
Изучена сезонная и многолетняя динамика зооперифитона, вскрыты основные факторы, обуславливающие ее изменение (см. настоящую книгу, с. 40–49).

Изменение структуры сообществ можно оценивать с помощью индексов разнообразия, опыт применения которого дал неплохие результаты при оценке сукцессии зооперифитона на разных участках побережья Рыбинского водохранилища [6]. Ценную информацию может дать применение нового индекса разнообразия Кабэ [14]. Формула индекса имеет вид

$$D = S + X; \quad X = 1 - \left(\sum_{i=1}^S |N/S - n_i| / 2N \right),$$

$$S < D \leq S + 1,$$

где D — индекс видового разнообразия, S — число видов, X — степень отклонения численности каждого вида сообщества от равномерного распределения.



Динамика численности (1, 2) зооперифитона и индекс разнообразия Кабэ (3, 4) в 1977 и 1978 гг. в закрытом прибрежье (ст. 1).

По оси ординат: слева направо – численность и индекс D; по оси абсцисс – экспозиция, месяцы.

Для примера с помощью указанного индекса проиллюстрируем изменение структуры зооперифитона на одной из прибрежных станций при благоприятных (1977 г.) и неблагоприятных (1978 г.) условиях для развития зооперифитона (см. рисунок). В 1977 г. зооперифитон был значительно богаче как по числу видов, так и по их обилию, что нашло соответствующее отражение и в величине индекса разнообразия Кабэ. Следует иметь в виду, что этот индекс весьма чувствителен к объему проб.

Таким образом, контроль за состоянием экосистемы водоемов по перифитону связан с рядом трудностей методического и аналитического плана. Таксономический анализ перифитонных водорослей, по-видимому, представляет значительную сложность и требует участия в нем специалистов высокой квалификации. Наиболее удобны и просты в работе перифитонные инфузории. Длительность экспозиции субстратов не должна превышать 1 месяца, так как заиление и зарастание их поверхности угнетает развитие обрастателей. Новые субстраты следует устанавливать 1 раз в месяц, отбор проб желательно производить через 2–3 сут.

Среди перифитонных мейо- и макробеспозвоночных можно выделить мшанок, которые обычно поселяются на поверхности листьев, на стеблях макрофитов, на искусственных субстратах.

Объектом пристального внимания при контроле качества воды в водохранилище должна быть и дрейссена, как главный компонент зооперифитона. Из наиболее доступных показателей ее физиологического состояния можно назвать темп роста сеголетков и их средний размер в конце вегетационного периода с учетом особенностей размножения на разных участках водохранилища. При обработке полученных данных необходимо использо-

вать статистический анализ и различные индексы разнообразия, в том числе и новый индекс Кабэ [14].

Использовать искусственные субстраты с целью получения экспериментальных интегральных сообществ (перифитона) в естественных условиях водоема целесообразно и при решении других гидробиологических проблем.

ЛИТЕРАТУРА

1. Антипчук А. Ф. Устройство для экспонирования стекол обрастания. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 3, с. 120–123.
2. Брайко В. Д., Кучерова З. С. О роли размеров экспериментальной поверхности в формировании ценоза обрастания. — Тез. докл. III съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва, Рига, 1976, т. 2, с. 111–112.
3. Девяткин В. Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Волги. Л., 1979, с. 78–108.
4. Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1973, с. 1–343.
5. Мельникова З. М. К изучению перифитонных инфузорий прибрежья Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981, № 52, с. 23–26.
6. Скальская И. А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 23–48.
7. Austin A., Lang S., Pomeroy M. Simple methods for sampling periphyton with observations on sampler design criteria. — Hydrobiologia, 1981, vol. 85, N 1, p. 33–47.
8. Backhaus D. Ökologische Untersuchungen an den Aufwuchsalgen der obersten Donau und ihrer Quellflüsse. V. Biomassenbestimmung und Driftmessungen. — Arch. Hydrobiol., 1969, suppl. 36, Bd 4, H. 1, S. 1–26.
9. Brown S. D., Austin A. P. A method of collecting periphyton in benthic habitats with procedures for subsequent sample preparation and quantitative assessment. — Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1971, vol. 56, N 4, p. 557–580.
10. Brown S. D. Species diversity of periphyton communities in the littoral of a temperature lake. — Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol., 1973, vol. 58, N 6, p. 787–800.
11. Cairns J. Zooperiphyton (especially Protozoa) as indicators of water quality. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1978, vol. 97, N 1, p. 44–49.
12. Clark I. R., Dickson K. L., Cairns J. Estimating Aufwuchs biomass. — Meth. and Measur. Periphyton Commun. Philadelphia, 1979, p. 116–141.
13. Collins G. B., Weber C. I. Phycoperiphyton (algae) as indicators of water quality. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1978, vol. 97, N 1, p. 36–43.
14. Cuba T. R. Diversity: a two-level approach. — Ecology, 1981, vol. 62, N 1, p. 278–279.
15. Dickson K. L., Cairns J. J. The relationship of fresh-water macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the Mac Arthur-Wilson equilibrium model. — Amer. Midland Natur., 1972, vol. 88, N 1, p. 68–75.
16. Dumont H. J. A quantitative method for the study of periphyton. — Limnol., Oceanogr., 1969, vol. 14, N 2, p. 303–307.
17. Ertl M. A quantitative method of sampling periphyton from rough substrats. — Limnol., Oceanogr., 1971, vol. 16, N 3, p. 576–577.
18. Golowin S. Indicator value of bioseston and periphyton for evaluation of pollution degree of flowing waters. — Pol. arch. hydrobiol., 1971, vol. 18, N 4, p. 367–379.
19. Kralik U. Untersuchungen über den Bewuchs von peritrichen Ciliaten in einigen Fließgewässern bei Leipzig. — Math-naturwiss. Reihe, 1957–1958, Bd 7, H. 2–3, S. 309–328.
20. Meier P. G., Penrose D. L., Polak L. The rate of colonization by macro-invertebrates on artificial substrate samplers. — Freshwater Biol., 1979, vol. 9, N 4, p. 381–392.

21. *Rodgers I. H., Dickson K. L., Cairns J.* A review and analysis of some methods used to measure functional aspects of periphyton. – In: *Meth. and Measur. Periphyton Commun.* Philadelphia, 1979, p. 142–167.
22. *Sládeček V.* Indicator value of fresh-water Bryozoa. – *Acta hydrochim., hydrobiol.*, 1980, vol. 8, N 3, p. 273–276.
23. *Smith M. E., Kaster J. E.* Improved stream sampler for periphyton. – *Progr. Fish-Cult.*, 1981, vol. 43, N 3, p. 124–125.
24. *Suckow R.* Zur Methodik der Untersuchung von Aufwuchsliegengemeinschaften. – *Monatsber. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin*, 1968, Bd 10, H. 8, S. 617–620.
25. *Weitzel R. L., Sanocki S. L., Holecek H.* Sample replication of periphyton collected from artificial substrates. – In: *Meth. and Measur. Periphyton Commun.* Philadelphia, 1979, p. 90–115.

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ЗООПЕРИФИТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
ПО МАТЕРИАЛАМ 1977–1982 гг.**

Цель наших исследований, проведенных в прибрежье Рыбинского водохранилища в 1977–1982 гг., заключалась в изучении экологии, структуры и многолетней динамики сообществ обростателей на предметных стеклах. Полученные материалы, в которых подробно изложена методика проведения исследований, дан список видов зооперифитона, проанализирована сукцессия и стабильность сообществ обростателей, частично опубликованы [4]. В настоящей статье рассматриваются основные факторы, обуславливающие характер развития процесса обрастания и особенности многолетней динамики зооперифитона.

Основные биотопы, которые занимают перифитонные сообщества, — это разного рода субстраты (древесина, макрофиты, камни, крупные беспозвоночные и т. д.), находящиеся в толще воды или у дна. Уровень развития перифитона в целом для каждого водоема зависит в первую очередь от наличия субстратов, служащих местом прикрепления компонентов сообщества. Рыбинское водохранилище — мелководный водоем длиной свыше 10 км. В него впадает более 60 рек. Сильная расчлененность береговой линии водохранилища, множество островов и защищенных мелководий способствовали образованию больших участков с зарослями макрофитов. Богатый состав и обилие погруженных растений, большое количество камней на восточном побережье, а также местами сохранившаяся затопленная древесина дают основание полагать, что в Рыбинском водохранилище имеется довольно много биотопов, пригодных для прикрепленных сообществ.

Однако из года в год площадь прибрежных мелководий в водохранилище сильно меняется в соответствии с колебаниями уровня воды в нем. Кроме ежегодных изменений площадей биотопов, занимаемых сообществами обростателей, в зависимости от водности года меняются гидрохимические показатели воды. По данным Н. В. Буторина и Н. П. Смирнова [1], в Рыбинском водохранилище в период его наполнения в зависимости от уровня содержание солей в воде может различаться более чем в 2 раза, причем скорость изменения гидрохимических показателей может быть высокой, так как суточная величина повышения уровня иногда достигает 20–30 см. Зимой, во время падения уровня воды, обнажаются, высыхают и промерзают большие прибрежные участки вместе с оставшейся на них фауной. Многие беспозвоночные хорошо переносят суровые условия зимовки, а такие, как дрейссена и унииониды, полностью погибают.

Таким образом, степень развития зооперифитона на мелководьях водохранилища зависит от у р о в н я в о д ы в нем. Чем выше уровень воды

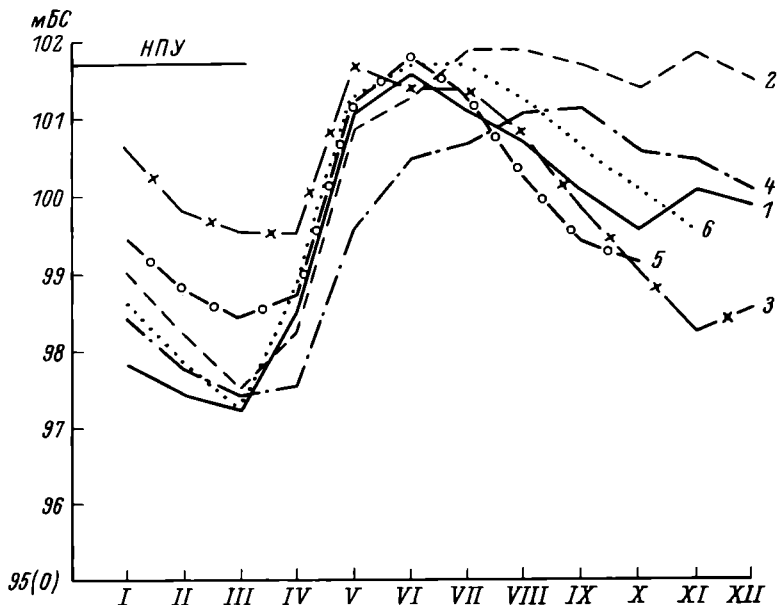


Рис. 1. Уровень воды в водохранилище в 1977–1982 гг.

По оси ординат – уровень воды, м БС; по оси абсцисс – месяцы. 1–6 – соответственно: 1977, 1978, 1979, 1980, 1981 и 1982 гг.

в зимний период, тем успешнее проходит зимовка беспозвоночных. В летний период помимо изменения гидрохимических показателей от уровня воды также зависят размер площадей, занятых макрофитами, служащими субстратом для перифитонных животных, а также концентрация перифитонных форм в толще воды (дрейссена, личинки хирономид и другие обрастатели).

Другим не менее важным фактором, оказывающим большое влияние на развитие перифитона, является температура воды, с которой связаны биологические циклы гидробионтов. В соответствии с вышеизложенным анализ многолетней динамики зооперифитона в прибрежной зоне водохранилища дан с учетом изменений уровня воды и ее температуры.

Межгодовые колебания уровня воды наиболее выражены зимой и осенью. Летом, в период максимального наполнения водохранилища, они менее значительны (рис. 1). Принимая во внимание уровень воды в зимнее время, 1977, 1980 и 1982 гг. условно можно рассматривать как маловодные, а 1978, 1979 и 1981 гг. – как многоводные. По температурному режиму вегетационные периоды 1977, 1980, 1981 гг. характеризовались сравнительно теплой сухой погодой и довольно высокими температурами воды в летнее время, а 1978, 1979, 1982 гг., напротив, прохладной дождливой погодой и низкими температурами воды в летнее время (рис. 2). На основании этих данных целесообразно выделить следующие сочетания уровня и температурного режимов: низкий уровень + высокая температура воды (1977, 1980 гг.); низкий уровень + низкая температура воды (1982 г.); высокий уровень + высокая температура воды (1981 г.); высо-

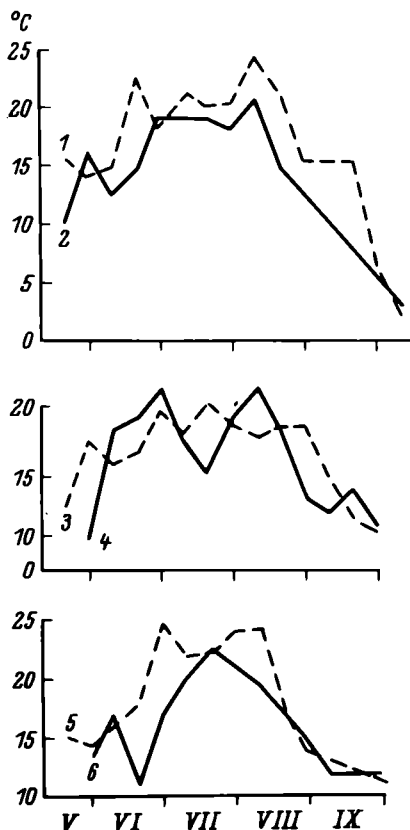


Рис. 2. Температура воды в прибрежье водохранилища в 1977–1982 гг.

По оси ординат – температура; по оси абсцисс – месяцы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

кий уровень + низкая температура воды (1978, 1979 гг.). Следует иметь в виду, что такое деление условно, так как каждый год имел свои особенности в ходе изменения уровня воды и ее температуры. Например, 1978 и 1979 гг. по температурному режиму весьма близки, но по водному режиму они существенно различаются, хотя и отнесены к одной и той же категории „многоводных”. 1978 г. характеризовался весьма высоким уровнем воды в водохранилище во втором полугодии, а 1979 г. – высоким уровнем в зимнее время.

В зооперифитоне мелководий Рыбинского водохранилища на протяжении ряда лет состав доминирующих видов оставался постоянным. В сообществе преобладали личинки хирономид (*Glyptotendipes glaucus* Mg., *Cricotopus* sp. *silvestris* (F.), *Endochironomus albipennis* Mg.), наидиды (*Nais barbata* Müll., *Ripistia parasita* O. Schm., *Stylaria lacustris* L.) и моллюск *Dreissena polymorpha* Pall. Из года в год изменялось лишь соотношение численности отдельных видов внутри указанных групп. В зооперифитоне отмечались эпизодические всплески численности некоторых беспозвоночных (гидры, мшанки), относящихся к разряду второстепенных, или редких. Интенсивность процессов обростания в разных зонах прибрежья неодинакова. Вследствие сильного перемешивания вод, смывающих животных с субстратов, в открытом прибрежье зооперифитон беднее, чем в защищенных участках. В закрытом прибрежье, особенно в приустьевых участках р. Шуморовки, зооперифитон характеризуется богатством видового состава, высокими численностью и биомассой.

Ход сезонной динамики и смена состава зооперифитона проходили в типичной для всех участков прибрежья форме: в первую половину вегетационного периода в сообществе преобладали личинки хирономид и наидиды, отмечалось увеличение показателей обилия фауны с некоторыми колебаниями численности и биомассы, частично связанными с вылетом имаго хирономид и поселением на субстратах личинок новых поколений. Резкие изменения в структуре зооперифитона происходили, как правило, во второй–третьей декадах июля в связи с массовым вторжением в сообщество молоди дрейссены. В результате быстрого роста дрейссена вскоре занимала лидирующее положение. В конце вегетационного периода зооперифитон

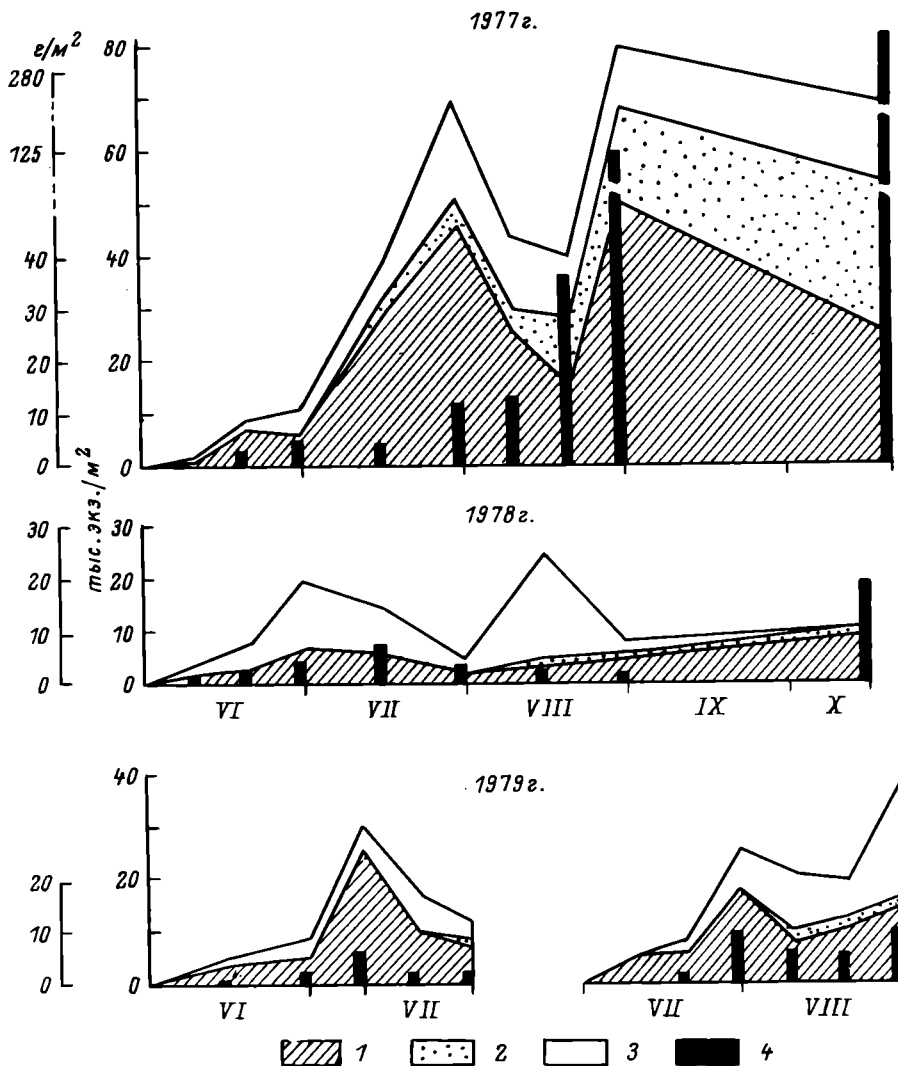


Рис. 3. Биомасса и численность обрастателей в закрытом побережье на ст. 1 в разные годы.

1 — личинки хирономид; 2 — дрейссена; 3 — наибиды + прочие, тыс. экз./см²; 4 — биомасса, г/м². По оси ординат: слева направо — биомасса и численность. По оси абсцисс — длительность экспозиции, месяцы.

становится монодоминантным сообществом, в котором дрейссена дает 90% и более всей биомассы.

Ход сезонной динамики и величина накопления биомассы зооперифитона на разных участках побережья при различных сочетаниях водного и температурного режимов имели ряд особенностей.

В закрытом побережье на непроточных участках (ст. 1) при низком уровне в сочетании с высокой температурой в 1977 г. основную часть зоопе-

рифитона в первую половину лета составляли личинки хирономид (рис. 3). В июле и августе происходило заселение субстратов молодью дрейссены, и хотя численность личинок хирономид оставалась довольно высокой, их относительная роль в обрастаниях снизилась. Осенью, после непрерывного экспонирования субстратов с конца мая до конца октября, численность обрастателей составила 68.6 тыс. экз./м², биомасса — 287.3 г/м². На долю дрейссены приходилось 42% от общей численности и 95% от общей биомассы.

В 1978 и 1979 гг., характеризующихся высоким уровнем при низкой температуре воды в течение всего вегетационного периода, ход процессов обрастания резко изменился. По сравнению с 1977 г. значительно уменьшилась численность личинок хирономид и дрейссены из-за неблагоприятных температурных условий. В 1978 г. в Рыбинском водохранилище величины продукции органического вещества, продукции бактериальной биомассы, деструкции были в 1.5–2 раза ниже, чем в 1977 г. [3]. Осенью 1978 г. численность зооперифитона составила 10.8 тыс. экз./м² при биомассе 20.9 г/м², т. е. соответственно в 6 и 10 раз меньше, чем в 1977 г.

Следует более подробно рассмотреть ход процессов обрастания в приустьевых участках р. Шуморовки (ст. 3), где зооперифитон характеризуется богатством состава и количественным обилием. При неблагоприятном сочетании уровня и температурного режимов в 1978 г. в первую половину вегетационного периода формирование фауны субстратов шло в основном за счет наидид (рис. 4). В конце августа отмечалась вспышка численности *Hydra vulgaris* (Pall.). Общая численность зооперифитона в это время составила 196.4 тыс. экз./м² при биомассе 105.7 г/м², причем на долю гидр приходилось около 60% от этих величин. Поселение дрейссены на субстратах началось в конце июля. Осенью количество гидр сильно уменьшилось, и общая численность зооперифитона оказалась равной 55.2 тыс. экз./м² при биомассе 248.6 г/м², причем на долю дрейссены приходилось 35.7% от общей численности и 96.5% от общей биомассы.

Высокий уровень воды зимой 1979 г. способствовал сохранению фауны мелководий от вымерзания, но сравнительно низкая температура воды в весенне-летний период сдерживала ее развитие. На протяжении июня–июля численность и биомасса зооперифитона были невысокими, и лишь в конце августа отмечалось довольно резкое увеличение этих показателей в связи с массовым поселением на субстратах молоди дрейссены. В это же время возросла численность наидид. На протяжении сентября изменения в сообществе были связаны в основном с увеличением биомассы обрастаний за счет роста моллюсков. Численность фауны составила 105 тыс. экз./м², биомасса — 63.5 г/м². В связи с тем что массовое размножение дрейссены началось поздно, сократился и период роста для моллюсков. В результате этого, несмотря на высокую численность, биомасса зооперифитона оказалась невысокой.

В монодоминантных (дрейсеновых) сообществах темп и величина накопления биомассы к концу вегетационного периода определялись главным образом сроками размножения дрейссены: чем раньше поствелигеры дрейссены оседали на субстратах и чем дольше сохранялась температура воды более 10–11 °С, при которой не прекращается рост моллюсков, тем больше был прирост биомассы.

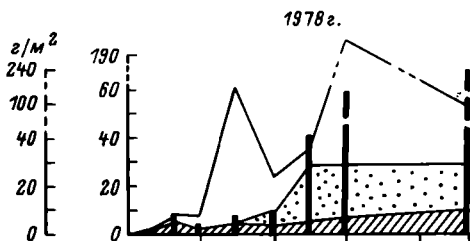
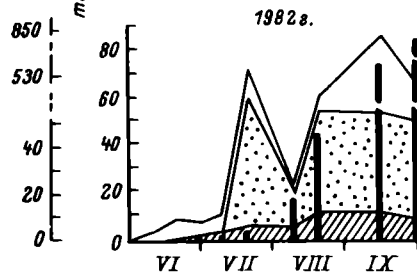
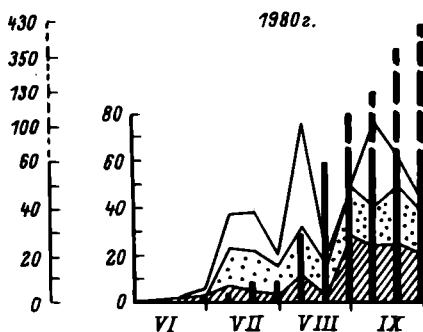
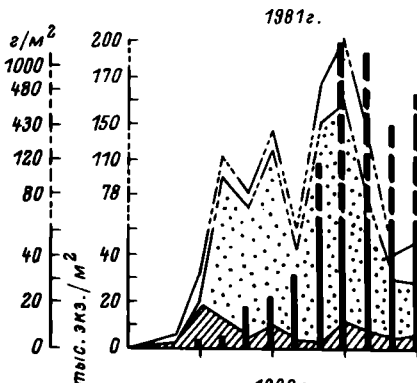
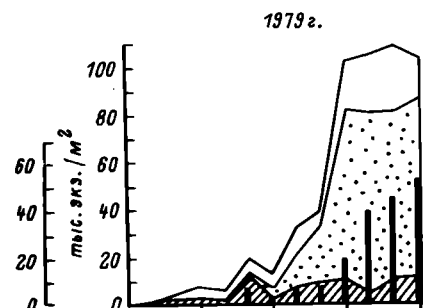


Рис. 4. Биомасса и численность обрастателей в устье р. Шуморовки на ст. 3 в разные годы.

Обозначения те же, что и на рис. 3.



При значительных колебаниях уровня воды в защищенном побережье

При значительных колебаниях уровня воды в защищенном побережье многолетние популяции дрейссены, вероятно, малочисленны. Поступление велигеров из открытых участков водохранилища маловероятно, так как в период размножения дрейссены (июль, август) уровень воды колеблется незначительно. В воспроизводстве ее численности большую роль играла часть сеголетков, которая перезимовывала и летом следующего года участвовала в размножении. Весной размерный состав перезимовавших сеголетков служил мерой их готовности к размножению. В годы с благоприятными условиями для размножения и роста дрейссены уже в конце вегетационного периода около 35–50% численности сеголетков достигали размеров, при которых начиналось их половое созревание. При поздних сроках размножения дрейссены, как это отмечалось в 1979 г., все сеголетки осенью оказывались неполовозрелыми, что отрицательно сказывалось на величине воспроизводства ее численности в следующем году.

В 1980 г. отмечалось чередование теплых и холодных периодов (рис. 2). Уровень воды был низкий. В мае водоем прогревался очень медленно, в конце месяца температура воды не превышала 10 °С. Однако в течение июня температура воды резко увеличилась. Интенсивный прогрев воды активизировал процессы жизнедеятельности гидробионтов. По сравнению с предыдущим годом размножение дрейссены началось очень рано. Массовое оседание поствелигеров дрейссены происходило в начале июля и в начале августа, но их численность была невысокой. Вследствие низкого уровня воды зимой часть моллюсков погибла, и в размножении, очевидно, участвовали многолетние особи из постоянно затопленных русловых участков.

В результате раннего размножения дрейссены в конце вегетационного периода при сравнительно небольшой численности зооперифитона (40.3 тыс. экз./м²) биомасса оказалась весьма высокой — 432.9 г/м², причем дрейссена составляла 43.4% от общей численности и 92% от общей биомассы обрастателей. Нетипичным для сообществ обрастателей было массовое развитие на них мшанок (*Cristatella mucedo* Cuvier). Первые колонии мшанок появились в середине июля, спустя месяц была зарегистрирована их максимальная численность (15.4 тыс. кол./м² при биомассе 842.7 г/м²).¹ Колонии мшанок в массе обнаружались и на макрофитах. В обрастаниях они жили до конца вегетационного периода.

В 1981 г., характеризующемся устойчиво жаркой и сухой погодой в летнее время, а также сравнительно высоким уровнем воды зимой, сложились весьма благоприятные условия для размножения дрейссены.

Обычно для водохранилищ средней полосы характерен рост численности личинок дрейссены в планктоне в июле и августе, а затем, спустя 7–10 сут, наступает их массовое оседание на различные субстраты. В более южных водоемах, например в Цимлянском водохранилище, массовое появление личинок дрейссены в планктоне происходит трижды — в июле, августе и сентябре. Частые и нерастянутые пики численности указывают на значительную скорость развития и превращения велигеров в поствелигеров [2].

В Рыбинском водохранилище в соответствии с особенностями температурного и уровня режима темпы размножения, сроки появления осевших на субстратах моллюсков ежегодно менялись. Так, в 1977, 1980 гг. заселение новых субстратов молодью дрейссены происходило в июле и августе, т. е. в типичные для водоемов нашей широты сроки. В 1979 г. отмечался один сильно растянутый поздний (августовский) пик численности поствелигеров дрейссены, а в 1981 г. наблюдалось 3 пика численности осевших велигеров — в начале и конце июля и в августе. Подобный ритм размножения дрейссены с 3 пиками численности молоди свойствен водоемам южных широт.

В конце вегетационного периода 1981 г. численность зооперифитона составляла 45.4 тыс. экз./м², а биомасса 479.2 г/м². Дрейссена составила 50.5% от общей численности и 98.3% от общей биомассы. Средний размер моллюсков был равен 6 мм. Сеголетки, достигшие размеров более 6 мм, при которых начинается половое созревание, составили 50% всей численности мол-

¹ Данные по составу фауны на рис. 4 представлены без учета мшанок.

люсков. При позднем размножении моллюсков, как это отмечалось в 1979 г., средний размер сеголетков был всего лишь 1.3 мм, а максимальный 4.9 мм.

В течение вегетационного периода 1982 г. температура воды была невысокой, особенно в первой его половине (см. рис. 2). Уровень воды зимой по сравнению с предыдущим годом оказался низким, а во втором полугодии, наоборот, выше. До появления молоди дрейссены на субстратах процессы обрастания шли очень слабо. Оседание моллюсков началось в середине июля. В дальнейшем установки с обросшими стеклами из верхнего 0.5-метрового горизонта на этой же станции были погружены в придонный слой на глубину 4.5 м от поверхности. В придонных слоях, вследствие лучшей обеспеченности пищей, моллюски росли чрезвычайно быстро. Осенью численность зооперифитона достигла 66.7 тыс. экз./м² при биомассе 845.9 г/м². Из них на долю дрейссены приходилось 64.6% от общей численности и 98.6% от общей биомассы.

В открытом прибрежье в отличие от защищенных участков степень развития зооперифитона в гораздо меньшей мере связана с уровнем воды. В период размножения одного из главных компонентов обрастаний — дрейссены прибрежные участки не изолированы от зоны постоянного затопления и поэтому молодь моллюсков беспрепятственно может расселяться по всей открытой акватории. На этом участке сильное ветровое перемещение воды смывало перифитонных животных с поверхности стекол, в том числе осевших постелигеров дрейссены, которые еще недостаточно прочно прикреплялись к субстрату. Макрофиты как естественные субстраты для перифитонных личинок хирономид развивались здесь слабо. Ежегодно численность личинок хирономид в перифитоне открытого прибрежья была меньше, чем в закрытом прибрежье. Очень часто в обрастаниях по численности преобладали мелкие наидиды, а по биомассе — крупные, но немногочисленные личинки хирономид. В 1978—1980 гг. процессы обрастания шли довольно слабо, накоплений биомассы из дрейссены в конце вегетационного периода не отмечалось (рис. 5). Наиболее интенсивно зооперифитон развивался в 1981 г. при необычайно сильном прогреве водоема и высоком уровне воды. Процессы обрастания шли настолько бурно, что уже в конце августа численность обрастателей достигала 101.9 тыс. экз./м², а биомасса — 224.3 г/м². В сообществе на долю дрейссены приходилось 84.3% от общей численности и 99.1% от общей биомассы.

Проведенные исследования позволяют сделать следующее заключение: основными факторами, определяющими характер межсезонных изменений динамики зооперифитона в закрытом прибрежье, были температура и уровень воды. В открытом прибрежье наряду с упомянутыми факторами степень развития зооперифитона в значительной мере зависела от ветровых перемешиваний воды. С водностью года связаны гидрохимические показатели, условия зимовки для беспозвоночных на мелководьях, концентрация перифитонных форм в толще воды и на субстратах. От температуры воды зависели биологические циклы гидробионтов.

При различных сочетаниях водного и температурного режимов на всех участках закрытого прибрежья наиболее интенсивно процессы обрастания шли при высоком и низком уровнях воды, сопровождавшихся сравнительно высокой температурой воды в течение всего вегетационного периода (1977, 1980, 1981 гг.), и наименее интенсивно — при высоком уровне и низ-

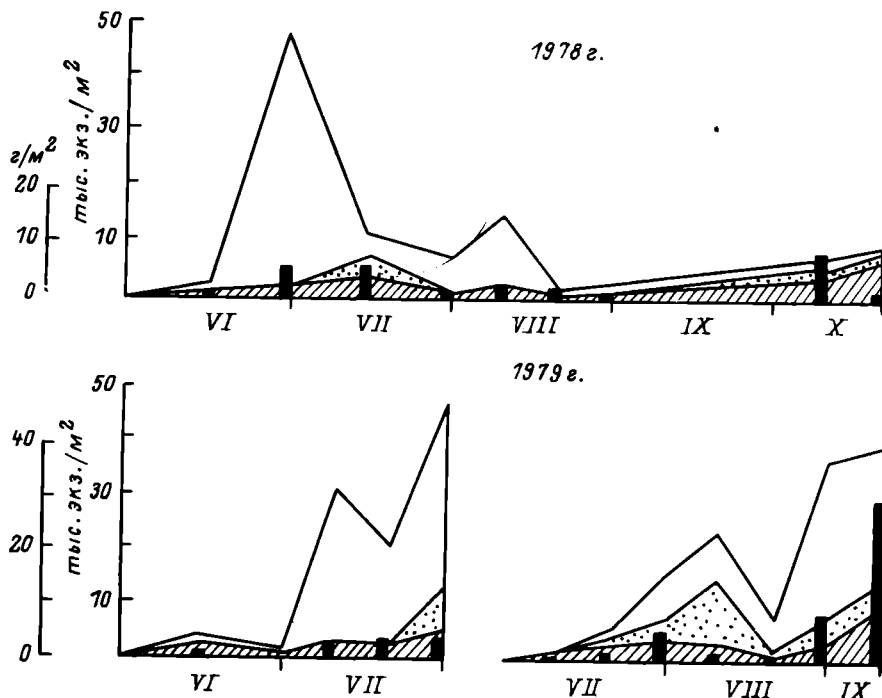


Рис. 5. Биомасса и численность обрастателей в открытом побережье на ст. 2 в разные годы.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

кой температуре воды (1978, 1979 гг.). В первом случае осенью размах колебаний численности и биомассы зооперифитона составлял соответственно 68.6–45.4 тыс. экз./м² и 287.3–479.2 г/м², а во втором случае – соответственно 10.8–55.2 тыс. экз./м² и 20.9–240.0 г/м².

Сроки размножения и численность дрейссены (одного из главных компонентов обрастаний) ежегодно менялись. В зависимости преимущественно от температуры отмечалось от 1 до 3 пиков роста численности поствелигеров на субстратах. В годы с одним поздним пиком численности поствелигеров средний размер сеголетков и биомасса зооперифитона в несколько раз были меньше, чем в годы с 2–3 пиками численности молоди моллюсков. При благоприятных условиях для размножения и роста дрейссены в конце вегетационного периода около 35–50% численности сеголетков достигали размеров, при которых начиналось их половое созревание. При поздних сроках размножения дрейссены все сеголетки осенью оказывались неполовозрелыми, что отрицательно сказывалось на величине воспроизводства ее численности на защищенных мелководьях в следующем году.

Зооперифитон приустьевых участков р. Шуморовки значительно богаче, чем на других участках побережья. Особенностью состава обрастаний были нерегулярные всплески численности отдельных компонентов (гидры, мшанки), не являющихся постоянными обитателями твердых субстратов. Приустьевые участки рек, впадающих в водохранилище, по-видимому,

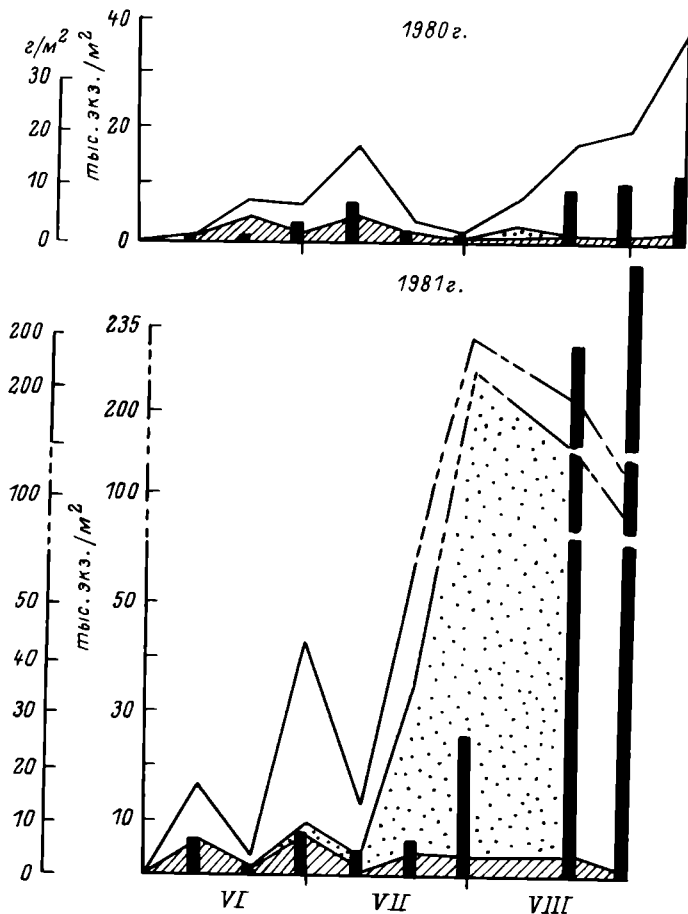


Рис. 5 (продолжение).

остаются своеобразными естественными заповедниками гидробионтов. В период падения уровня воды беспозвоночные вместе с биостоком выносятся в открытые участки, что способствует обогащению фауны водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторин Н. В., Смирнов Н. П. Основные закономерности изменений физических и химических характеристик водных масс Рыбинского водохранилища. — В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 107–127.
2. Курпиченко М. Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цимлянском водохранилище. — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 142–154.
3. Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. — В кн.: Гидробиологические характеристики. Л., 1982, с. 3–32.
4. Скальская И. А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 23–48.

**МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

К настоящему времени в литературе накоплено много сведений о зоопланктоне Иваньковского водохранилища [3, 7–10, 14–17]. Наиболее систематические и регулярные исследования, охватившие все водохранилище, были начаты с 1973 г. на строго фиксированных станциях по единой методике.

Данная работа представляет собой попытку на материалах 1973–1978 и 1982 гг. проследить зависимость состава и обилия зоопланктона открытых плесов от температуры воды и выявить также влияние на эти показатели повышенной мутности в связи с проведением в последние годы работ по выборке гравийно-песчаной смеси.

Материалом послужили сборы проб на стандартных станциях в открытых частях водохранилища [16] и на участках добычи песка вблизи устья р. Созь. Сборы зоопланктона на 4 стандартных станциях в районе ст. „Устье” производились 10-литровым планктобатометром системы Дьяченко-Кожевникова от поверхности воды до дна через каждые 2 м. Кроме этого, по обычной методике изучалось вертикальное распределение всего зоопланктона и отдельных видов. Для получения более надежных результатов о воздействии минеральной взвеси на каждой станции собрано по 10 интегральных проб.

Наблюдения в 1976, 1977 и 1982 гг. проводились в мае–июле и октябре, в остальные годы — с мая по октябрь ежемесячно. Одновременно измерялись прозрачность и температура воды, а на остальных станциях в районе „Устье” — кислород и взвешенное вещество. Состав последнего определялся на горизонтах: поверхность, середина, дно. Все определения велись по общепринятым методикам [5].

Всего обработано 245 проб зоопланктона. Произведено 33 определения состава взвешенного вещества и столько же измерений содержания кислорода в воде.

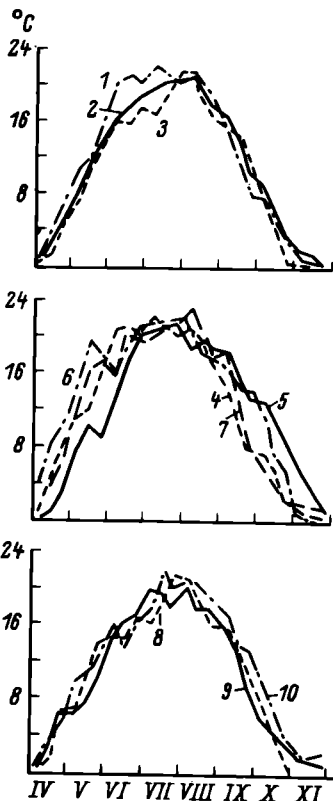
Иваньковское водохранилище — водоем речного типа. Изменение температурных условий в нем под влиянием дополнительного тепла Конаковской ГРЭС наблюдается на сравнительно небольшом участке, примыкающем к месту выпуска подогретых вод. Поэтому на большей части акватории водохранилища сохраняется естественный температурный режим [3]. Сезонный ход температуры воды определяется метеорологическими условиями. За исследованный период более высокая температура воды наблюдалась в 1973–1975 и 1977 гг. Наиболее жарким был 1973 г., когда температура воды в начале июня поднялась до 20 °С, а в первой декаде июля она была уже 22 °С. С конца августа температура воды понизилась на 4.5 °С.

Рис. 1. Температура воды в открытых плесах водохранилища (по: [1]).

1 — 1973 г.; 2 — среднееголетняя за 1973–1978 и 1982 гг.; 3 — 1976 г.; 4–7 — за теплые 1973, 1974, 1975, 1977 гг.; 8–10 — за холодные 1976, 1978, 1982 гг. По оси ординат — температура; по оси абсцисс — время, месяцы.

1976, 1978 и 1982 гг. были дождливыми и холодными, с поздней весной. Прогрев водохранилища до 20–21 °С в июле сменился быстрым понижением температуры в августе. Температурная кривая наиболее холодного 1976 г. располагалась ниже среднееголетней, проходящей под температурной кривой жаркого 1973 г. (рис. 1).

Наиболее важны для развития зоопланктона месяцы с мая по август. При сравнении средней температуры воды за май–август и июнь–август в холодные и теплые годы оказывается, что 1973–1975 и 1977 гг. имели температуру на 1.5–2.0 °С выше, чем 1976, 1978 и 1982 гг., и на 0.8–0.7 °С выше, чем среднееголетняя за весь период исследований.



Средняя температура, °С

за май–август за июнь–август

1973–1975, 1977 гг.	17.9	19.5
1976, 1978, 1982 гг.	16.0	17.9
1973–1978, 1982 гг.	17.1	18.8

Как и ранее, зоопланктон Волжского плеса (речной участок водохранилища) сохранял реофильный характер. Планктон во все годы на протяжении сезона был чрезвычайно беден, его биомасса составляла 0.03–0.002 г/м³. Зависимость от характера года здесь почти не прослеживалась.

В Иваньковском плесе сезонная динамика массовых видов теплого 1973 г. значительно отличалась от таковой холодного 1978 г. В теплый период 1973 г. размножение коловраток начиналось значительно раньше и шло интенсивнее. Уже в середине мая виды родов *Conochilus* и *Synchaeta* и вид *Keratella quadrata* достигли максимума (первый пик) в своем развитии, к концу мая их догнала *Asplanchna priodonta*, достигнув плотности 580 тыс. экз./м³ (рис. 2). Второй пик развития коловраток, менее значительный, наблюдался в середине августа. Коловратки сохранялись в планктоне в течение всего сезона. В холодный 1978 г. в их развитии наблюдался лишь один пик (середина июня). Начиная с июля и дальше количество коловраток резко сократилось (рис. 3).

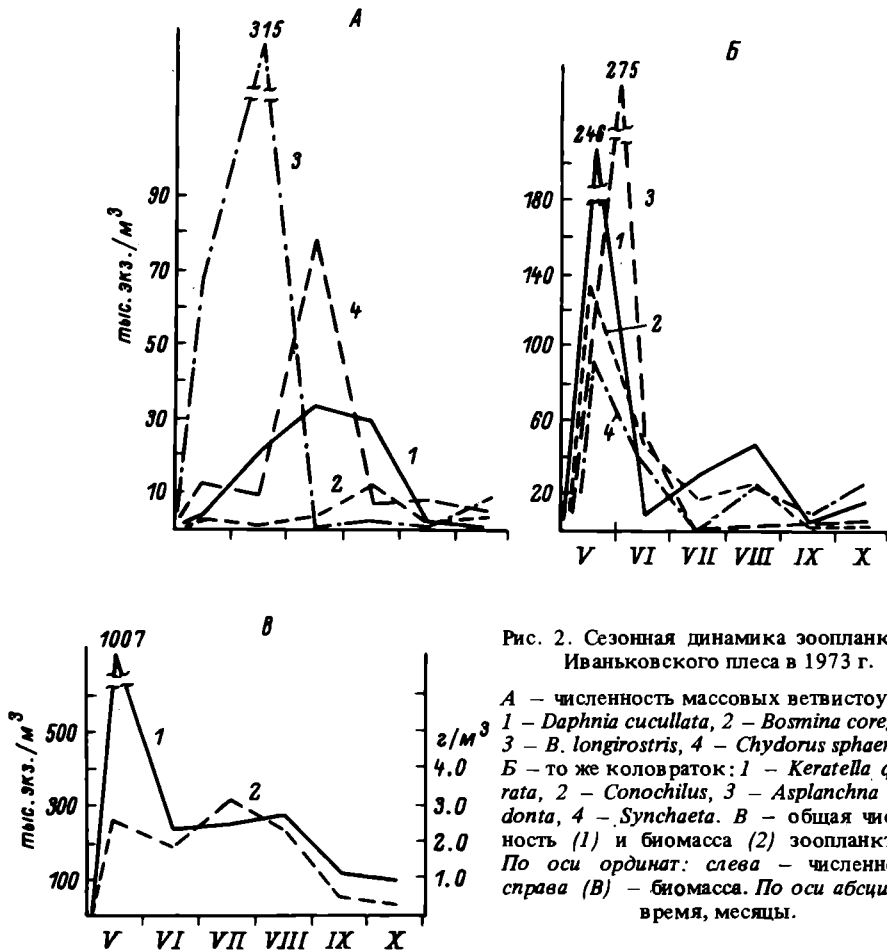


Рис. 2. Сезонная динамика зоопланктона Иваньковского плеса в 1973 г.

А — численность массовых ветвистоусых: 1 — *Daphnia cucullata*, 2 — *Bosmina coregoni*, 3 — *B. longirostris*, 4 — *Chydorus sphaericus*. Б — то же коловраток: 1 — *Keratella quadrata*, 2 — *Conochilus*, 3 — *Asplanchna priodonta*, 4 — *Synchaeta*. В — общая численность (1) и биомасса (2) зоопланктона. По оси ординат: слева — численность, справа (В) — биомасса. По оси абсцисс — время, месяцы.

Из ракообразных в мае—начале июня теплого 1973 г. *Bosmina longirostris* достигла (рис. 2) максимальной численности (350 тыс. экз./м³), т. е. в 2 раза больше, чем в холодный 1978 г.

Обычно в течение всего летнего периода в планктоне Иваньковского водохранилища преобладают *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni* и *Chydorus sphaericus* с максимумом развития в июле—августе (рис. 4).

Среди копепоид исследована сезонная динамика теплолюбивого *Mesocyclops leuckarti* (рис. 5). В теплые годы наблюдается 2 пика — небольшой в мае и максимальный в июле. В холодный 1978 г. численность циклопа была пониженной, наибольшее количество рачка отмечалось в сентябре.

При сравнении средних величин численности основных групп зоопланктона за сезон в целом и за май, июль и октябрь (табл. 1) оказалось, что в теплые годы по сравнению с холодными коловраток в 5–25 раз больше, ракообразных — в 2–9 раз, а общего зоопланктона — в 2–12 раз. Численность клadoцер и копепоид изменялась меньше, чем численность коловраток. По многолетним данным, основу суммарной биомассы зоопланктона

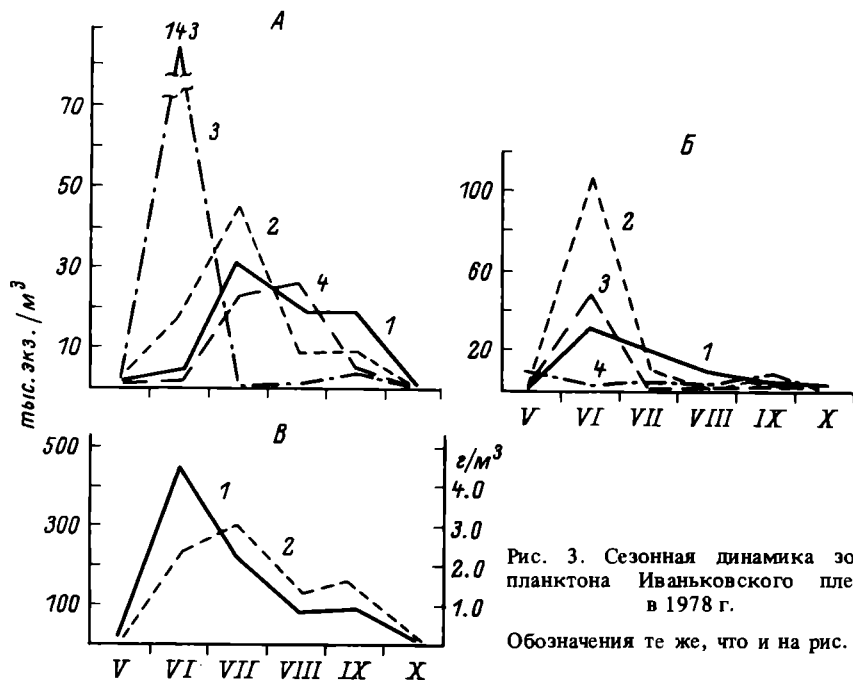


Рис. 3. Сезонная динамика зоопланктона Иваньковского плеса в 1978 г.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

Таблица 1

Численность (над чертой, тыс. экз./м³) и биомасса (под чертой, г/м³) различных групп зоопланктона

Год	Среднесезонная				Средняя за май, июль, октябрь			
	<i>Rotatoria</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>	общий зоопланктон	<i>Rotatoria</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Cladocera</i>	общий зоопланктон
1973	$\frac{200}{0.34}$	$\frac{59}{0.59}$	$\frac{72}{0.87}$	$\frac{331}{1.80}$	$\frac{378}{0.60}$	$\frac{62}{0.71}$	$\frac{77}{0.73}$	$\frac{517}{2.04}$
1974	$\frac{185}{0.24}$	$\frac{45}{0.52}$	$\frac{49}{0.94}$	$\frac{279}{1.70}$	$\frac{148}{0.26}$	$\frac{51}{0.41}$	$\frac{58}{1.09}$	$\frac{257}{1.76}$
1975	$\frac{184}{0.30}$	$\frac{72}{0.73}$	$\frac{42}{0.87}$	$\frac{298}{1.90}$	$\frac{191}{0.32}$	$\frac{59}{0.68}$	$\frac{32}{0.83}$	$\frac{282}{1.83}$
1976	—	—	—	—	$\frac{28}{0.01}$	$\frac{18}{0.13}$	$\frac{32}{0.67}$	$\frac{78}{0.81}$
1977	—	—	—	—	$\frac{123}{0.19}$	$\frac{54}{0.44}$	$\frac{93}{1.97}$	$\frac{270}{2.60}$
1978	$\frac{42}{0.06}$	$\frac{40}{0.25}$	$\frac{66}{1.11}$	$\frac{148}{1.42}$	$\frac{15}{0.01}$	$\frac{22}{0.15}$	$\frac{46}{0.90}$	$\frac{83}{1.06}$
1982	—	—	—	—	$\frac{24}{0.10}$	$\frac{7}{0.13}$	$\frac{12}{0.40}$	$\frac{43}{0.63}$

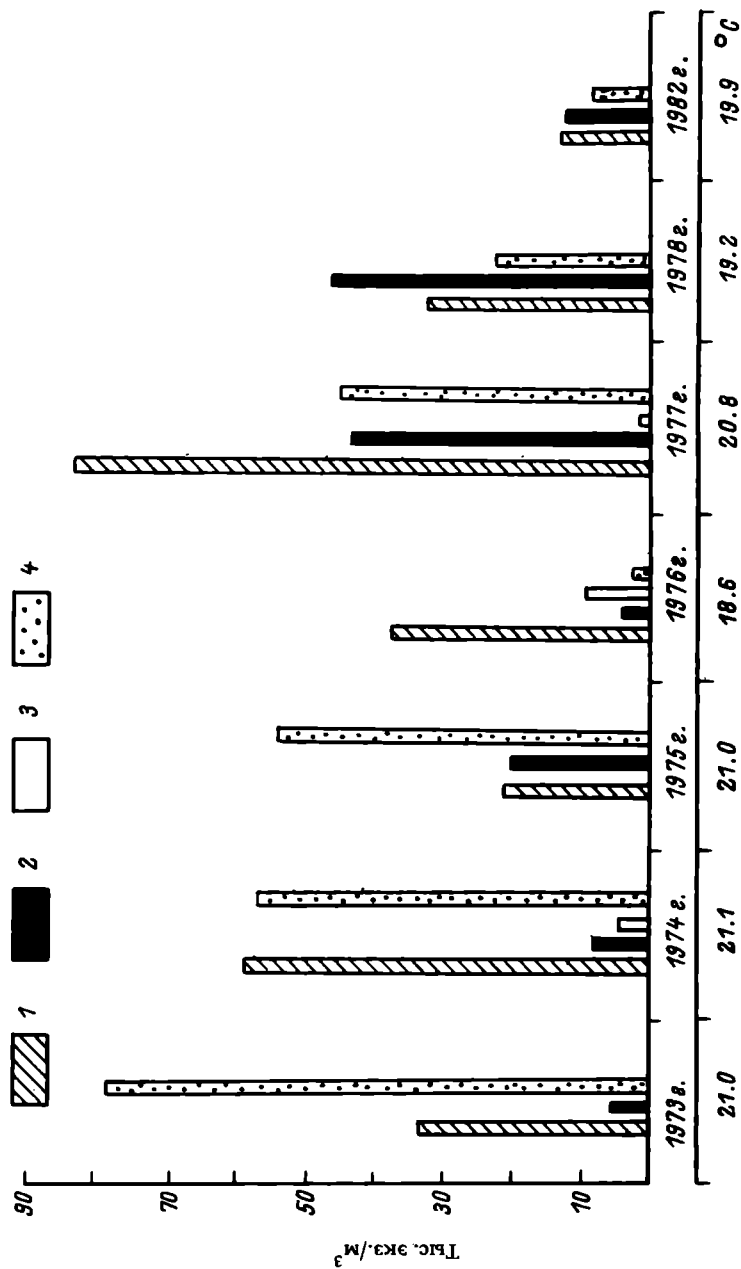
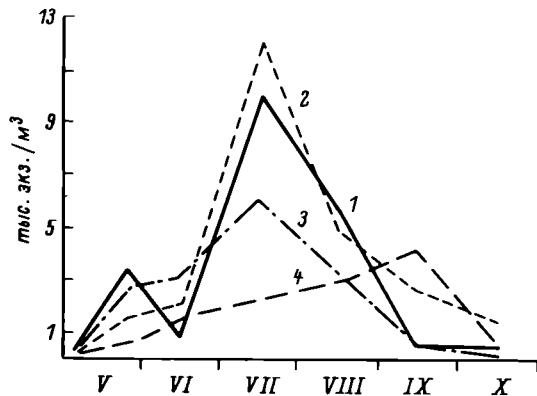


Рис. 4. Численность массовых ракообразных в период наибольшего прогрева водохранилища в июле.

1 — *Daphnia cucullata*; 2 — *Bosmina coregoni*; 3 — *B. longirostris*; 4 — *Scudotus sphaericus*. По оси ординат — численность, по оси абсцисс — среднемесячная температура и годы.

Рис. 5. Сезонная динамика численности *Mesocyclops leuckarti*.

1 — 1973 г.; 2 — 1974 г.; 3 — 1975 г.; 4 — 1978 г. По оси ординат — численность; по оси абсцисс — время, месяцы.



составляют ракообразные, поэтому колебания их численности, по годам мало влияют на величину биомассы.

В настоящее время в больших масштабах для хозяйственно-строительных нужд на многих реках и водохранилищах проводятся работы по выборке гравийно-песчаной смеси. На Ивановском водохранилище в районе „Устье” ведется промышленная разработка по добыче и промывке песка. В связи с этим возникла необходимость в проведении исследований по влиянию этих разработок на качество воды. Месторождение „Устье” находится в верхнем участке Ивановского плеса, в 6 км к северу от г. Конаково, в излучине на затопленном правом берегу р. Волги против устья р. Созь.

Сведений о влиянии повышенной мутности на зоопланктон мало [2, 13].

С 25 июня по 10 августа 1981 г. в районе „Устье” Институтом водных проблем АН СССР проводились исследования по влиянию добычи нерудных материалов на экологию водохранилища. В результате определены размеры зон с повышенным содержанием взвешенных веществ в воде (максимум 12 г/л) в 200–300 м от работающих земснарядов. Установлено, что за пределами этой зоны влияние разработок на гидрологические, гидрохимические и гидробиологические характеристики водохранилища не прослеживается.

Наши исследования по влиянию разработок на зоопланктон производились 25 мая, 30 июля, 22 октября 1982 г. в период работы 2 земснарядов типа „Прага-4” и МП-5. Образование взвесей обуславливалось работой всасывающего устройства и сносом мелких частиц водой, сливаемой через борта баржи, принимающей песок. Вода сливалась неравномерно по всей длине баржи, в основном с ее кормовой части.

Наблюдения и сборы производились на 4 станциях: ст. 1 — непосредственно с баржи, пришвартованной к борту земснаряда; ст. 2 и 3 — в 200 м и 1 км соответственно вниз по течению от загружаемой баржи; ст. 4 — контрольная, в 1 км вверх по течению от разработок. Глубина на станциях колебалась от 6 до 10 м.

В период наблюдений 25 мая в зоопланктоне на всех станциях, как и по водохранилищу в целом, преобладали коловратки (до 94%). Численность *Conochilus*, не переносящего даже естественной мутности от ветрового перемешивания [11], на ст. 1 и 2 сократилась в 3 раза по сравнению с контролем.

Наиболее яркая картина влияния повышенной мутности на зоопланктон наблюдалась в июле. В это время преобладали ветвистоусые (тонкие

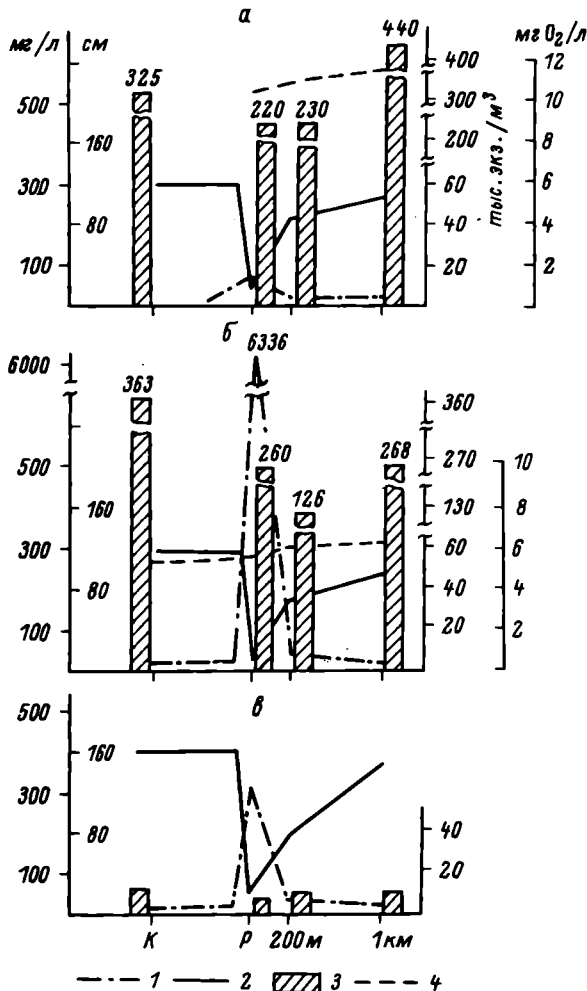


Рис. 6. Зависимость численности зоопланктона от мутности воды на станциях в районе ст. „Устье”.

а – 25 мая; б – 30 июля; в – 22 октября. По оси ординат: слева – взвешенное вещество (1) и прозрачность (2), справа – численность зоопланктона (3) и кислород (4). По оси абсцисс: К – контроль (ст. 4), Р – ст. 1, 200 м – ст. 2, 1 км – ст. 3.

фильтраторы): *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. longispina*, *Bosmina coregoni*. В зоне работ их процентное содержание было почти в 2 раза меньше, чем на остальных станциях (40% против 72–78%). В октябре зоопланктон был беден, воздействие мутности проявлялось менее отчетливо.

При работе земснаряда на ст. 1 в течение всего периода наблюдалась минимальная прозрачность (10–20 см), количество взвешенных веществ в воде было максимальным (рис. 6). Наибольшее число взвешенных веществ (до 16 г/л) было в поверхностном слое (табл. 2). Увеличение количества взвеси вблизи земснаряда носило локальный характер.

Т а б л и ц а 2

Распределение взвешенного и минерального веществ в районе ст. „Устье” водохранилища в 1982 г. (мг/л)

№ станции	Горизонт	25 мая				30 июля				22 октября			
		Вещество				Вещество				Вещество			
		взвешен- ное	минераль- ное	% мине- рального	взвешен- ное	минераль- ное	% мине- рального	взвешен- ное	% мине- рального	взвешен- ное	минераль- ное	% мине- рального	взвешен- ное
Ст. 4 (1 км до разра- боток)	Поверхность	—	—	—	8.4	5.8	69.0	4.4	4.2	4.4	4.2	95.5	—
	Середина	—	—	—	10.5	8.2	78.8	10.8	2.6	10.8	2.6	24.0	—
	Дно	—	—	—	48.3	4.6	9.5	2.0	0.8	2.0	0.8	40.0	—
	Среднее	—	—	—	22.4	6.2	52.4	5.7	2.5	5.7	2.5	53.0	—
Ст. 1 (место разрабо- ток)	Поверхность	161.6	134.6	83.3	16088.5	15863.4	98.6	738.4	646.4	738.4	646.4	87.5	—
	Середина	9.0	4.6	51.1	2047.8	1982.8	96.8	102.4	69.6	102.4	69.6	68.0	—
	Дно	21.6	16.4	75.9	872.3	822.6	94.3	119.0	108.0	119.0	108.0	90.8	—
	Среднее	64.1	51.8	70.1	6336.2	6222.9	96.6	319.9	274.6	319.9	274.6	82.0	—
Ст. 2 (200 м от разра- боток)	Поверхность	—	—	—	26.2	20.0	76.3	12.4	7.0	12.4	7.0	56.5	—
	Середина	—	—	—	117.2	113.0	96.4	8.6	6.6	8.6	6.6	76.7	—
	Дно	—	—	—	32.7	29.6	90.8	58.4	38.8	58.4	38.8	66.4	—
	Среднее	11.0	6.8	61.8	58.7	54.2	87.8	26.5	17.5	26.5	17.5	66.5	—
Ст. 3 (1 км от разра- боток)	Поверхность	—	—	—	18.0	13.4	74.4	9.6	9.0	9.6	9.0	93.7	—
	Середина	—	—	—	17.0	16.0	94.1	0.8	0.2	0.8	0.2	25.0	—
	Дно	—	—	—	18.6	13.4	72.0	13.2	8.2	13.2	8.2	62.1	—
	Среднее	22.4	5.6	25.0	17.9	14.3	80.2	7.9	5.8	7.9	5.8	60.3	—

Примечание. Для ст. 4 прочерки означают отсутствие данных, для ст. 2 и 3 — обмывавшаяся весь столб воды.

Таблица 3

Численность зоопланктона по вертикали, тыс. экз./м³

Дата	Горизонт, м	Ст. 4 (контроль)	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3
25 мая	0	325	383	253	369
	2-3	387	135	232	420
	5-6	194	133	173	180
30 июля	0	302	288	140	148
	2-3	205	266	110	54
	5-6	63	331	128	89
22 октября	0	10	5	12	12
	2-3	10	6	5	12
	5-6	16	7	14	10

Повышенное содержание взвешенных минеральных веществ нарушает естественное вертикальное распределение зоопланктона (табл. 3). Особенно ярко это проявляется в июле, когда в зоопланктоне много *Cladocera*. Частицы взвеси заполняют кишечники и фильтрационные аппараты рачков, их удельная масса возрастает, что приводит к оседанию рачков и увеличению их численности у дна (ст. 1, 2, 3).

Нет сомнений, что увеличение мутности отрицательно сказывается на гидробионтах, но до настоящего времени нет четких обоснований ПДК для сброса взвесей в водоемы. Так, считается, что содержание взвешенных веществ в водоемах рыбохозяйственного значения не должно превышать 25 мг/л [4]. Не существует общего критерия по мутности для различных видов гидробионтов, хотя они по-разному реагируют на присутствие взвеси.

Имеющиеся в нашем распоряжении материалы показывают, что при мутности выше 60 мг/л даже при условиях хорошей проточности происходит заметные изменения численности кормового зоопланктона и его вертикального распределения.

Зоопланктон Иваньковского водохранилища чрезвычайно богат. Летняя биомасса его с 1970 г. за последние 12 лет в среднем равняется 280 г/м³. Основу зоопланктона весной составляют коловратки (до 95%), летом ракообразные-фильтраторы (до 85% от общей биомассы).

В теплые маловодные годы количество зоопланктона возрастает в среднем в 2 раза, колебания численности отдельных видов (*Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*) более значительны (в 2-6 раз).

Повышение мутности в районе добычи песка снижает количество коловраток и ракообразных-фильтраторов, хотя при современной интенсивности разработок это влияние локально.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гидрологический ежегодник, 1973-1978. Горький, 1975-1980, т. 4, вып. 1-3.
2. Журавлев А. Б., Залозная В. В., Коновалюк Е. Ф., Тевс А. Б., Файзова Л. В., Шмырина Т. В., Юракова Т. В. Влияние промышленных разработок гравия в русле р. Томи на гидрофауну. — В кн.: Тез. докл. IV съезда Всесоюз. гидробиол. о-ва. Киев, 1981, ч. 4, с. 120-122.

3. *Иваньковское водохранилище и его жизнь*. Л., 1978, с. 1–304.
4. *Лесников Л. А.* Биологические аспекты проведения дноуглубительных работ. — В кн.: Сборник докл. и сообщ. науч.-техн. конф. по изуч. влияния дноуглубления и отвалов грунта на окружающую среду. Л., 1975, с. 3–10.
5. *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. М., 1975, с. 1–240.
6. *Монаков А. В.* Основные черты биологии циклопов *Mesocyclops leuckarti* (Jur.) и *Acanthocyclops viridis* Claus (Copepoda, Cyclopoida): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1959, с. 1–15.
7. *Мордухай-Болтовская Э. Д.* Зоопланктон Иваньковского и Угличского водохранилищ в 1955–1956 гг. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. Л., 1959, вып. 1 (4), с. 161–175.
8. *Неизвестнова-Жакина Е. С.* Планктон Иваньковского водохранилища в 1937–1938 гг. — Тр. Зоол. ин-та. АН СССР. Л., 1941, т. 7, № 1, с. 170–192.
9. *Ривьер И. К.* Зоопланктон в районе сброса теплых вод Конаковской ГРЭС в 1967–1968 гг. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 117–125.
10. *Ривьер И. К.* Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. — В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. М.; Л., 1975, с. 220–244.
11. *Ривьер И. К.* Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. — В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 90–103. (Труды; Вып. 43 (46)).
12. *Ривьер И. К., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К.* Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982, с. 69–87. (Труды; Вып. 45 (48)).
13. *Савина Л. М.* Состояние зоопланктона р. Мулянка в зоне добычи гравийно-песчаной смеси. — В кн.: Тез. докл. II совещ. гидробиологов Урала. Пермь, 1983, с. 59–60.
14. *Себенцов Б. М., Биск Д. И., Мейснер Е. В.* Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые два года его существования. — Тр. Воронеж. отд-ния Всесоюз. н.-и. ин-та пруд. рыб. хоз-ва, 1940, т. 3, вып. 2, с. 9–95.
15. *Столбунова В. Н.* Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971–1974 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 170–212.
16. *Столбунова В. Н.* О зоопланктоне открытых плесов Угличского и Иваньковского водохранилищ в 1977–1978 гг. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981, № 52, с. 10–16.
17. *Столбунова В. Н., Ривьер И. К., Пидгайко М. Л.* Новые для Иваньковского водохранилища виды планктонных Cladocera. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975, № 28, с. 33–36.

ЭКОЛОГИЯ ЗИМНИХ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Изучение зимнего режима Рыбинского водохранилища в течение 1977–1982 гг. показало, что наиболее активные микробиологические процессы, размножение простейших, коловраток и ракообразных происходят над впадинами водохранилища, лишенными проточности и заполненными иловыми отложениями. Здесь наблюдается интенсивное образование метана и его окисление, развивается дефицит кислорода, формируются плотные слои бактерий. Зоопланктон, потребитель бактерий, образует 2 скопления — у нижней кромки льда и в металимнионе. На мелководных участках водоема с малым количеством органических веществ в грунтах зоопланктон зимой беднее, небольшие скопления простейших и коловраток размещаются только в подледном слое. Наибольшего расцвета зимние биоценозы достигают в период стагнации, в феврале–марте. В это время, задолго до поступления талых вод под лед, активизируется деятельность микрофлоры [4, 7–9].

Для выяснения влияния внешней среды на интенсивность развития зимних биоценозов в водоемах самого различного типа в феврале–марте 1982–1983 гг. были обследованы Верхневолжское (озера Пено, Вселуг), Ивановское и Угличское водохранилища, а также Весецкий плес оз. Селигер. Исследования проводились на участках с разными режимами: на мелководных (русло Волги со значительной проточностью близ городов Калужин, Конаково, Городня), в глубоких впадинах со стабильным режимом (озера Пено, Вселуг, Выдогош), на мелководьях с илистым, богатым органическими остатками грунтом (полювы у оз. Выдогош, Весецкий плес оз. Селигер).

Изучались также ледовый режим, прозрачность воды, ее температура, содержание в ней кислорода, цветность, а также распределение бактерий, простейших, коловраток и ракообразных по горизонтам. Наблюдения и обработка материала велись по общепринятым методикам, модернизированным для зимних условий [8].

Зимние периоды 1982 и 1983 гг. различались по срокам ледостава, его общей продолжительности, а также толщине льда и характеру снежного покрова. Зима 1983 г. отличалась от зимы 1982 г. чрезвычайно неустойчивой погодой, сильными ветрами, ломающими ледяной покров, значительным выхолаживанием толщи воды и грунтов. Период ледообразования в зиму 1982 г. составлял 13 сут, тогда как в зиму 1983 г. он был необычайно продолжительным — 27 сут. Это отразилось на температуре воды, цветности, кислородном режиме, толщине ледяного покрова. Зима 1982 г.

Т а б л и ц а 1

Абиотические параметры и численность бактерий в различных участках Углинского и Иваньковского водохранилищ в феврале 1983 г.

Район обследования	Глуби- на, м	Толщи- на льда, см	Темпе- ратура, °С	Цветность, °			Кислород, мг/л			Бактерии, млн. кл./мл		
				поверх- ность	средний слой	дно	поверх- ность	средний слой	дно	поверх- ность	средний слой	дно
Верхний бьеф Углинской ГЭС:	9	15	0	55	55	55	9.3	9.3	9.8	1.02	1.1	0.97
	3	29	0	50	—	45	—	—	9.6	—	1.03	—
	15	12	0	40	—	45	—	—	6.9	1.48	—	1.2
Г. Калязин, русло												
Г. Конаково, русло	11	20	0.15	45	—	40	10.4	—	9.6	1.87	—	1.63
Заполненное оз. Выдогощ: котловина мелководье у озера	10.5	25	2.3	35	35	40	2.4	5.5	4.8	1.58	0.7	1.22
	4		1.8	25	—	35	4.32	—	7.04	—	1.34	—
	8	18	0	30	—	30	—	—	10.7	—	1.74	—
с. Городня, русло												

благодаря непродолжительному периоду ледообразования характеризовалась хорошо развитым ледяным покровом, подледным прогревом воды, пониженным содержанием кислорода. В зимний период 1983 г. температура воды на большинстве участков была очень низкой, лед необычно тонким, а содержание кислорода и цветность значительно выше среднемноголетних величин (табл. 1).

Русловые участки р. Волги в пределах Ивановского и Угличского водохранилищ характеризовались отсутствием подледного прогрева (температура от дна до поверхности составляла 0–0.15 °C), прозрачностью около 150 см, хорошим кислородным режимом, повышенной цветностью (до 45°). Высокое содержание кислорода и высокая цветность — особенности зимнего периода 1983 г. Количество кислорода на русловых участках практически не изменялось по вертикали и колебалось в пределах 9.6–10.7 мг/л.

Обычно кислородный режим Ивановского водохранилища зимой неблагоприятен [2, 6, 11]. Для Волжского плеса среднезимнее содержание кислорода составляет обычно около 3 мг/л, для Ивановского плеса — несколько больше: 5.2 мг/л [5]. Наиболее низкое содержание кислорода наблюдается в феврале—марте, в период максимальной сработки уровня, когда обескислороженные богатые гумусом воды скатываются с мелководий в русло. В Угличском водохранилище количество кислорода зимой 1983 г. было также велико на всех станциях по всей толще воды (6.3–9.8 мг/л).

В Ивановском и Угличском водохранилищах в феврале 1983 г. количество бактерий уменьшалось от верховьев вниз по течению (табл. 1). Наивысшие показатели (1.74–1.87) наблюдались у Городни и Конакова, наименьшие (0.97) — в приплотинном участке Угличской ГЭС. Несомненно, большое количество бактерий подо льдом у Городни и Конакова связано с влиянием сточных вод, которое наиболее отчетливо проявляется именно в зимнее время [5].

На русловых участках при значительной проточности количество бактерий по вертикали изменялось незначительно.

Низкие температуры, проточность и однородность условий по вертикали определяют бедность зоопланктона русловых участков. Максимальное количество всего 2.4 тыс. экз./м³. *Sphaeroeca volvox* в небольшом количестве (20 колоний/л) обнаружены только в верхнем бьефе Угличской ГЭС, на остальных станциях в обоих водохранилищах жгутиконосец отсутствовал из-за низкой температуры (около 0 °C), значительной турбулентности и загрязнения. Среди коловраток встречены обычные зимние виды. По численности *Synchaeta oblonga* несколько выделялась (табл. 2).

В слабопроточных озерах Пено, Вселуг и затопленном оз. Выдогощ отмечалось интенсивное развитие зимних биоценозов. Здесь из-за отсутствия проточности наблюдается более толстый ледяной покров (50–65 см в марте 1982 г. на озерах Пено и Вселуг и 25 см на оз. Выдогощ в феврале 1983 г.), т. е. в 2 раза толще, чем на русловых участках. Толщина ледяного и снежного покровов в значительной степени снижает интенсивность отдачи тепла водоемом в атмосферу.

Зимний температурный режим озер Пено и Вселуг определяется слабым водообменом и хорошим прогревом иловых отложений летом. В марте 1982 г. в этих озерах прогрев уже отступил от нижней кромки льда. На глубине 1 м было 0.4–0.5 °C, а у дна (глубина 3–6 м) 1.7–1.8 °C. Слой

Таблица 2

Состав, численность (I, тыс. экз./м³) и биомасса (II, г/м³)
зимнего зоопланктона в водоемах Верхней Волги

Вид	Верхневолжские озера		Иваньковское, Угличское водохранилища		Оз. Выдогощ	
	I	II	I	II	I	II
<i>Synchaeta oblonga</i>	0.4	0.001*	0.5	—	1.9	0.002
<i>S. pectinata</i>	0.3	0.003	0.15	0.001	1.95	0.012
<i>S. verrucosa</i>	0.6	0.003	0.11	—	—	—
<i>Kellicottia longispina</i>	0.52	0.002	0.1	—	0.17	—
<i>Keratella quadrata</i>	0.3	0.001	0.23	—	0.85	0.001
<i>K. hiemalis</i>	0.35	0.001	0.21	—	1.18	0.001
<i>K. cochlearis</i>	1.05	—	0.14	—	0.1	—
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	4.46	0.002	0.16	—	0.56	—
<i>Conochiloides natans</i>	0.25	0.005	0.12	0.003	0.1	0.002
<i>Filinia longiseta</i>	0.1	—	0.1	—	0.55	—
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.1	0.002	—	—	—	—
<i>Notholca squamula squamula</i>	—	—	—	—	0.1	—
<i>Cyclops kolensis</i>	4.8	0.162	0.1	0.003	0.1	0.003
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	2.04	0.173	—	—	0.35	0.027
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.2	0.002	—	—	—	—
<i>Diacyclops</i> sp.	0.1	0.001	—	—	—	—
<i>Nauplius</i> (<i>Cyclops kolensis</i> + <i>Eudiaptomus</i>)	0.34	0.001	0.26	0.001	0.98	0.002
<i>Acanthocyclops</i> sp.	—	—	—	—	0.3	0.003
<i>Cyclops vicinus</i>	—	—	—	—	0.12	0.006
<i>Daphnia cristata</i>	0.23	0.011	—	—	1.15	0.036
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.1	0.006	—	—	—	—
<i>Bosmina longirostris</i>	—	—	—	—	0.88	0.035

Примечание. Прочерки означают, что биомасса менее 0.001 г/м³ не приводится.

температурного скачка в оз. Вселуг у с. Горки (глубина 6 м) был расположен высоко, в 2 м от нижней кромки льда (рис. 1).

Количество кислорода в период исследований в этих озерах колебалось от 6.5 до 3.9 мг/л. На мелководных станциях оно почти не изменялось по вертикали, на центральных станциях у дна содержание кислорода было меньше.

Численность бактерий по всему водохранилищу была невелика (в среднем 0.67 млн. кл./мл) и мало изменялась в толще воды. Лишь на глубоководных станциях в озерах Пено и Вселуг в средних слоях и у дна она несколько возрастала. Отсутствие проточности и небольшая численность бактерий определили высокую прозрачность воды, которая в оз. Вселуг на глубине 6 м достигала 175 см. *Sphaeroeca volvox* оказалась более многочисленной на прибрежных станциях, а в центре оз. Вселуг она вообще не обнаружена. Среди коловраток в этом водоеме в большом количестве представлена крупная *Synchaeta verrucosa*. Соотношение видов коловраток в верховьях озера и в его средней глубокой части различалось. В верховьях, у с. Ширково (глубина 2–3 м), в подледном слое преобладали *Keratella*

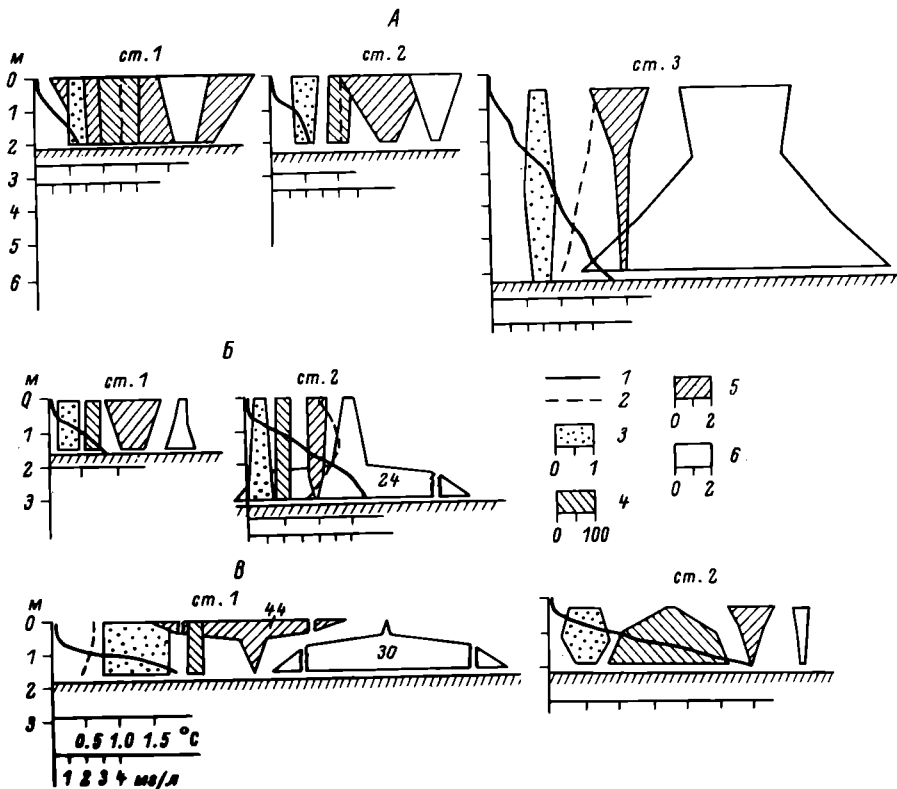


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры, кислорода, бактерий и зоопланктона в озерах Пено (А), Веселуг (Б) и Селигер (Веселкий плес (В)).

1 — температура; 2 — кислород; 3 — бактерии, млн. кл./мл; 4 — жгутиконосцы, колонии/л; 5 — коловратки, тыс. экз./м³; 6 — ракообразные, тыс. экз./м³. По оси ординат — глубина. По оси абсцисс: верхняя строка — температура, нижняя — кислород.

cochlearis и *Polvarthra dolichoptera* (общая численность 12 тыс. экз./м³). В средней части, у с. Горки (ст. 3, глубина 6–7 м), коловраток было меньше, чаще других видов встречалась *Synchaeta verrucosa* (до 2 тыс. экз./м³). Скопления копепоидов (*Cyclops kolensis*) до 10 тыс. экз./м³ обнаружены на глубине 4–6 м. Биомассы зоопланктона с глубиной возрастали (0.26, 0.27, 0.57, 0.96 г/м³) (рис. 1).

В оз. Пено обнаружено 8 видов коловраток, но численность каждого вида невелика. Циклопы в центральной части озера у дна (ст. 2, глубина 3–4 м) образовали плотное скопление численностью 24 тыс. экз./м³. Общая биомасса зоопланктона составляла 0.65 г/м³ (рис. 1).

Котловина затопленного оз. Выдогощ благодаря большой глубине, мощным иловым отложениям и отсутствию водообмена с волжским потоком характеризуется интенсивным развитием зимних биоценозов.

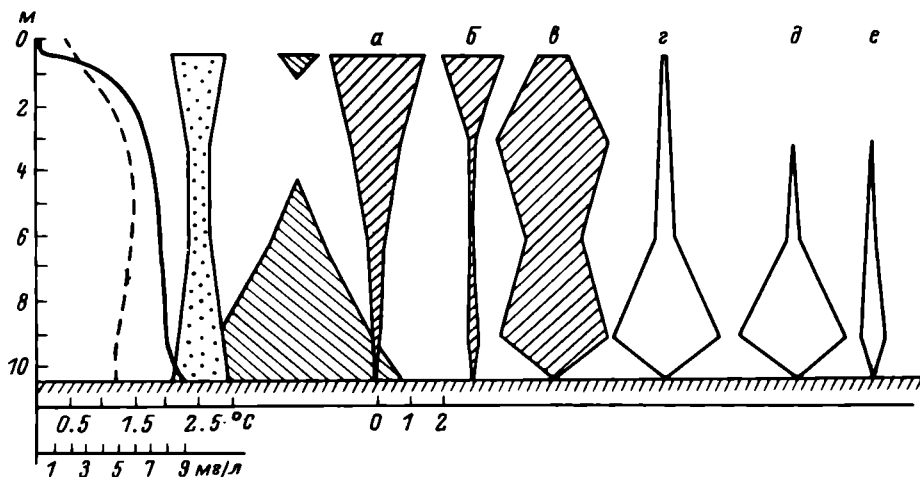


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры, кислорода, бактерий и зоопланктона в оз. Выдогощ.

a – *Synchaeta*; *б* – *Polyarthra*; *в* – *Keratella*; *г* – *Daphnia*; *д* – *Bosmina*; *е* – *Eudiaptomus*. По оси абсцисс: слева верхняя строчка – температура, нижняя – кислород, справа – численность зоопланктонов, тыс. экз./м³. Остальные обозначения и масштаб те же, что и на рис. 1.

В оз. Выдогощ и окружающей пойме, отгороженных от русла, наблюдался значительный прогрев. Этому способствовало меньшее осеннее перемешивание и большие иловые отложения (до 83 см), состоящие из остатков макрофитов [5]. В котловине (глубина 10.5 м) уже с 2 м и до дна температура поднималась от 1.5 до 2.3 °C, а на близлежащей пойме (глубина 4 м) – от 1.3 до 1.8 °C (рис. 2). По распределению кислорода наблюдалась картина „перевернутого дна”. Наименьшее количество его было под нижней кромкой льда в связи с интенсивным выделением метана.

Несмотря на отсутствие проточности диск Секки исчезал на глубине 90 см, что связано с высокой численностью бактерий в самом поверхностном слое. Их количество было максимальным (1.6 млн. кл./мл) в верхнем 2-метровом слое, несколько меньшим в придонном и минимальным (0.7 млн. кл./мл) в горизонте 3–6 м. Эти величины хорошо коррелировали с распределением кислорода и фильтраторов – потребителей микроорганизмов (табл. 1; рис. 2).

Интенсивное размножение ветвистоусых в зимнее время обычно связано с высокой численностью метаноокисляющих бактерий [8, 10]. Жгутиконосцы образовывали 2 скопления – небольшое подледное и плотное в придонном горизонте. В последнем численность их достигала 500 колоний/л. Численность коловраток повышалась в подледном (6 тыс. экз./м³) и придонном (3.5 тыс. экз./м³) слоях. *Synchaeta oblonga* и *Polyarthra dolichoptera* были сосредоточены в поверхностном слое. *Keratella hiemalis* и *K. cochlearis* по вертикали распределялись более равномерно и были многочисленны у дна (рис. 2).

На окружающем мелководье (глубина 3–5 м) обнаружено только подледное, но более плотное (10 тыс. экз./м³) скопление коловраток. Состав

рачкового планктона оказался характерным для участков с активным размножением бактерий. Доминирующими видами были дафнии и босмины. Низкое содержание кислорода (2.4–4.4 мг/л) не препятствовало их интенсивному размножению. Многочисленная популяция *Daphnia cristata* (7 тыс. экз./м³) на 30% состояла из молодых самок. Плодовитость яйценосных самок, размер которых был 1.0–1.2 мм, составляла 4 яйца. Численность *Bosmina longirostris* была несколько ниже — 3 тыс. экз./м³. Половину популяции составляли молодые особи, половозрелые размером 0.5–0.52 мм имели по 2–3 яйца. Биомасса зоопланктона в придонном скоплении составляла 0.25 г/м³.

Весецкий плес оз. Селигер — лишенный проточности мелководный водоем с мощными иловыми отложениями. Его максимальная глубина в зимний период не превышает 2 м.

В марте 1982 г. положительные изотермы достигали нижней кромки льда, на глубине 1 м температура составляла уже 0.9–1.0 °С, а в придонном слое достигала 2.8–3.0 °С. В плесе отмечался значительный дефицит кислорода (2.4–1.9 мг/л). Заморные явления в зимний период здесь нередки и содержание кислорода снижается до 1.65 мг/л. Это связано с особенно сильной заиленностью зарастающего макрофитами плеса и составом его илов, содержащих 58–62% органического вещества [1]. Прозрачность воды в период исследований значительно ниже (110–120 см), чем в оз. Пено. Среди всех обследованных участков плес значительно выделялся по обилию бактерий и жгутиконосцев. Количество бактерий в это время (2.1–2.8 млн. кл./мл) значительно выше, чем в водохранилищах Верхней Волги летом. Численность жгутиконосцев достигала 340 колоний/л. Зоопланктон был представлен обычными для зимнего периода видами. Состав *Rotatoria* оказался бедным — всего 5 видов, 4 из которых встречаются единично. Однако *Polyarthra dolichoptera* образовала плотный тонкий (менее 20 см) слой у нижней кромки льда (рис. 1). Здесь численность ее составляла 44.5 тыс. экз./м³. На глубине 0.5 м количество полиартр снижалось до 2.1–1.2 тыс. экз./м³, а на глубине 1.5 м — до 0.7 тыс. экз./м³. Дефицит кислорода у дна способствовал перемещению коловраток в самый верхний слой. Период наших наблюдений (середина марта) совпал с массовым размножением этого вида в поверхностном слое [3, 7].

Скопления циклопов были обнаружены вблизи берега на мелководье на глубине 1.5 м. Популяция *Cyclops kolensis* оказалась очень зрелой, в ее составе было значительно больше крупных половозрелых особей, чем обычно наблюдалось в других водоемах в это время. Общая биомасса зоопланктона составляла 1.2 г/м³.

Таким образом, обследованные водоемы Верхней Волги в зимний период значительно различались по абиотическим характеристикам, развитию бактерий, простейших, коловраток и ракообразных (табл. 3).

Проточные русловые участки р. Волги, где условия зимой приближаются к речным, не имели прогрева, отличались высоким содержанием кислорода, были бедны зоопланктоном.

Слабопроточные озера Вселуг и Пено прогревались до 2–2.5 °С, имели хорошо выраженную обратную температурную стратификацию, падение

Таблица 3

Температура, кислород и зоопланктон в зимний период в водоемах
Верхней Волги

Тип водоема	Температура, °С*	Кислород, мг/л	Бактерии, млн. кл./мл	<i>Sphaerocystis</i> колонии/л	<i>Rotatoria</i> , тыс. экз./м ³	<i>Copepoda + Cladocera</i> , тыс. экз./м ³	Биомасса зоопланктона, г/м ³
Проточные русловые участки р. Волги (Иваньковское, Угличское водохранилища)	0	9.2	1.52	Менее 8	1.2	0.2	0.001
Слабопроточные верхневолжские озера (Вселуг, Пено)	0.6	4.7	0.63	54	3.4	8.5	0.33
Непроточные участки: котловина оз. Выдогош	1.6	4.5	1.05	170	4.25	3.9	0.1
мелководье у оз. Выдогош	1.2	5.6	1.34	40	9.6	0.4	0.01
Весецкий плес оз. Селигер	0.6	2.15	2.2	170	10.2	6.5	0.26

* Все показатели средние по вертикали.

содержания кислорода в придонных слоях, большую численность жгутиконосцев, коловраток и ракообразных.

Изолированная от русла р. Волги котловина оз. Выдогош еще более отличалась вертикальной неоднородностью условий. Благодаря интенсивной теплоотдаче богатых органикой грунтов прогрев достигал нижней кромки льда, придонные температуры составляли 2.3 °С, наблюдалось снижение содержания кислорода, большое количество бактерий и их потребителей (простейшие, коловратки, ветвистоусые).

Мелководный Весецкий плес оз. Селигер с мощными иловыми отложениями из макрофитов характеризовался интенсивным прогревом всей толщи (до 3 °С), дефицитом кислорода, высокой численностью бактерий, жгутиконосцев, коловраток и ракообразных.

Интенсивное развитие зимних зоопланктонных сообществ определяется высокой численностью бактерий и положительными температурами. Такие условия складываются в слабопроточных участках с илами, богатыми органическими остатками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бурмистров И. Ф. Морфологическая и гидрохимическая характеристика оз. Селигер. — В кн.: Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин, 1963, с. 15–36.
2. Волга и ее жизнь. Л., 1978, с. 1–350.

3. *Ефимова Т. А.* Зоопланктон озера Селигер. — В кн.: Озеро Селигер и его рыбные ресурсы. Калинин, 1963, с. 37–69.
4. *Жгарев Н. А.* Планктонные колониальные Choanoflagellida Рыбинского водохранилища. — В кн.: Современные проблемы протозоологии. Вильнюс, 1982, с. 125.
5. *Иваньковское водохранилище и его жизнь.* Л., 1978, с. 1–304.
6. *Мейснер Е. В.* Зимний кислородный режим Иваньковского водохранилища и канала имени Москвы в связи с годовыми различиями в их эксплуатации. — В кн.: Волга-1. Куйбышев, 1971, с. 42–46.
7. *Ривьер И. К.* Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 191–210. (Труды; Вып. 43 (46)).
8. *Ривьер И. К., Бакастов С. С., Саралов А. И.* Вертикальное распределение зоопланктона в р. Мологе зимой. — Гидробиол. журн., 1981, т. 17, вып. 3, с. 20–25.
9. *Романенко В. И.* Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой. — Докл. АН СССР, 1979, т. 249, № 6, с. 1505–1507.
10. *Сорокин Ю. И.* Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах: I. Подледный хемосинтез в водной толще Рыбинского водохранилища. — Микробиология, 1957, т. 26, № 6, с. 736–744.
11. *Трифорова Н. А.* О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского и Угличского водохранилищ. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 307–313.

РОЛЬ ЗООПЛАНКТОНА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
В ПРОЦЕССАХ САМООЧИЩЕНИЯ

Как известно, самоочищение водоемов осуществляется в результате биотического круговорота веществ, включающего процессы создания органического вещества, его трансформации и разрушения. Зоопланктон является одним из звеньев трансформации вещества и энергии в водоеме. Он представляет собой важный фактор формирования качества воды. Велика роль фильтраторов в улавливании и осаждении взвесей. В санитарно-биологических исследованиях наиболее часто используются гидробионты в качестве индикаторов степени загрязнения водоемов. Перспективным направлением подобных исследований является изучение динамики процессов самоочищения, роли отдельных организмов в этих процессах.

По данным М. Б. Ивановой [7], деструкция органического вещества (ОВ) за счет зоопланктона составляет 13–24% от общей деструкции планктона. И. Н. Андроникова [2] для оз. Красного приводит более высокие показатели минерализационной деятельности зоопланктона (25–54% в летние месяцы). В водах Днепра планктон в самоочищении играет незначительную роль — всего 1% от общей деструкции, на Добротворовском водохранилище до 29% от БПК₅, а в очистных прудах может достигать максимальных величин (90%) [13].

Фильтраторы влияют на процессы самоочищения, потребляя от 56 до 80% кислорода, необходимого всему планктону для дыхания [13], тем самым стимулируя развитие бактерий, а также изменяют видовой состав фитопланктона путем выедания. По данным Г. А. Галковской [4], с увеличением численности коловраток в окислительных прудах полей фильтрации численность мелких водорослей резко снизилась, а численность крупных водорослей возросла. Н. М. Крючкова с соавторами [14] приводит данные о том, что *Cladocera* способны усиливать фотосинтетическую активность фитопланктона. По данным Боттерфилда и Порду (Butterfield, Purdy, 1931), число бактерий за счет выедания зоопланктоном может снижаться до 99.5% в поверхностных водах биологических очистных прудов [20]. Описана способность зоопланктона стимулировать развитие бактерий. Ульман (Uhlman, 1961) выдвинул гипотезу о том, что выедание бактерий фильтраторами создает благоприятные условия для развития бактерий, следовательно, и для процессов самоочищения [19].

Интенсивно фильтруя воду, планктеры способствуют очищению водоемов от взвесей, осветлению воды. В июле–августе в оз. Красном верхний 2-метровый слой профильтровывается за 1–1.5 сут [2]. В процессе фильтрации планктон изымает 10% взвешенного ОВ, что составляет около

Скорость потребления кислорода зоопланктоном водохранилища

Вид	Формула расчета или потребление кислорода, мл O ₂ / (экз • ч)
Rotatoria (кроме <i>Asplanchna</i> sp.)	$0.00712 \cdot 10^{-3}$
<i>Asplanchna</i> sp.**	$0.01855 \cdot 10^{-3}$
Cladocera	
<i>Daphnia longispina</i> (O. F. Muller),* <i>D. cucullata</i> Sars., <i>D. cristata</i> Sars., <i>Diaphanosoma brachyurum</i> Levin, <i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars.	$R = 0.113W^{0.850 \pm 0.035}$
<i>Chydorus sphaericus</i> *	$0.00914 \cdot 10^{-3}$
<i>Bosmina longirostris</i> (O. F. Muller),* <i>B. coregoni</i> Baird., <i>B. longispina</i> (Leidig), <i>B. kessleri</i> Uljannin., <i>Alona quadran-</i> <i>gularis</i> (O. F. Muller), <i>A. rectangula</i> Sars., <i>Rynchotalona</i> <i>rostrata</i> (Koch), <i>Leidigia leidigii</i> (Leidig)	$0.003605 \cdot 10^{-3}$
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)*	$R = 0.016W^{0.633 \pm 0.042}$
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leidig*	$(0.198 - 1.021) \cdot 10^{-3}$
Copepoda	
<i>Cyclops vicinus</i> Uljan.,* <i>C. kolensis</i> (Lill),* <i>C. strenuus</i> Fisch., <i>C. insignis</i> Claus., <i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisch), <i>Acanthocyclops viridis</i> (Jur)	$R = 0.094W^{1.007 \pm 0.065}$
<i>Mesocyclops (Thermocyclops) leuckarti</i> Claus,* <i>M. (Th.)</i> <i>oithonoides</i> Sars., <i>M. (Th.) crassus</i> (Fisch), <i>Acanthocyclops</i> <i>vernalis</i> (Fisch), <i>A. bicuspidatus</i> (Claus)	$(0.00637 - 0.02572) \cdot 10^{-3}$
Calanida	$R = 0.0896W^{0.781 \pm 0.072}$
Copepoda* nauplii	$0.00603 \cdot 10^{-3}$
Mollusca	
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas) veliger	$0.00712 \cdot 10^{-3}$

* — Организмы, для которых потребление кислорода определено нами экспериментально.

** — Величина скорости дыхания (цит. по: [15]).

1 тыс. т за вегетационный период. Дафнии за сутки способны профильтровать очистной пруд [12].

Цель нашей работы состояла в выяснении участия зоопланктона в самоочищении Куйбышевского водохранилища.

Для расчетов использовались величины скорости дыхания, полученные нами для массовых зоопланктеров (табл. 1).

Для 6 видов рассчитаны формулы, которые отражают зависимость скорости потребления кислорода (мл O₂/ (экз • ч)) от массы (мг). Более подробно вопросы, связанные с методикой постановки опытов, с расчетами зависимости скорости потребления кислорода от массы, рассматриваются в работах Е. П. Копиевской [8, 9]. Полученные величины потребления кислорода экстраполированы на все организмы в водоеме (табл. 1). Интенсивность дыхания велигеров (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) приравнена к интенсивности дыхания коловраток, так как массы этих организмов близки.

На основании экспериментальных данных вычислено потребление кислорода зоопланктоном Куйбышевского водохранилища при температуре 20 °С. Для расчета обмена в естественных условиях использовали температурные поправки, рассчитанные Л. М. Сущеней [17] для ракообразных. Массу планктеров вычисляли по формулам, приведенным А. Ф. Тимохиной [18] для ракообразных Куйбышевского водохранилища, затем определяли потребление кислорода особями данной массы и эти величины суммировали. При переходе от потребления кислорода к деструкции использовали коэффициент 0.67 [1]. Отдельно рассчитывали потребление кислорода хищниками и фильтраторами. Половину кислорода, потребленного особями со смешанным питанием, относили к деструкции за счет хищников, половину за счет фильтраторов.

Пробы отбирали ежемесячно с мая по октябрь на 16 постоянных станциях (рис. 1). Суммарная биомасса организмов¹ рассчитана по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского [16] и А. А. Косовой [10]. Значения БПК₅, полученные по стандартной методике, любезно предоставлены нам сотрудниками химической лаборатории Тольяттинской гидрометеобсерватории.

Летом 1975 г. для Куйбышевского водохранилища были характерны малая водность и ранний прогрев воды [5]. В течение сезона по численности преобладали коловратки. Они составили в среднем 66% от всего зоопланктона (весной 76%, осенью до 96%). В мае их численность по плесам колебалась от 32 до 383 тыс. экз./м³. Биомасса доминирующих видов на отдельных станциях достигала 3.4–3.8 г/м³. Вторыми по значимости среди фильтраторов были кладоцеры. Их наибольшая численность отмечена в июне (22.4 тыс. экз./м³) при биомассе 1 г/м³ (рис. 2). В мае отмечалось также значительное развитие молоди циклопид – *Cyclops vicinus*, *C. kolensis* (55 тыс. экз./м³, при биомассе 0.6 г/м³). Кладоцеры в это время в массе представлены босминами, в основном *Bosmina longirostris*. В июне–июле формирующими планктон видами являются фильтраторы (*Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *Bosmina longispina*), хищные кладоцеры (*Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*), виды летнего комплекса циклопов (*Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops vernalis*). В июне отмечалась максимальная численность велигеров. Многие коловратки в летние месяцы выпадают из планктона. В августе–сентябре возрастает роль калянид, особенно *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*. Для сентября характерно обеднение видового состава планктона, снижение количественных показателей.

Для вегетационного сезона было рассчитано соотношение численности (Ч), биомассы (В) и скорости потребления кислорода (R) для хищного (х) и мирного (ф) планктона (табл. 2). В среднем за лето эти показатели равны 0.26, 0.57, 0.42 соответственно. В мае в связи с массовым развитием *Cyclops vicinus* и *C. kolensis* хищники вдвое преобладали по биомассе (табл. 3). По всему водохранилищу, за исключением Ульяновского и Тетюшского плесов (табл. 2), мирный планктон доминировал над хищным по всем указанным параметрам.

Максимальная минерализационная деятельность зоопланктона наблюдалась в мае–августе. В течение этого времени траты на дыхание составили

¹ Материал по численности и биомассе зоопланктона Куйбышевского водохранилища в 1975 г. обработан Е. М. Налетовой.

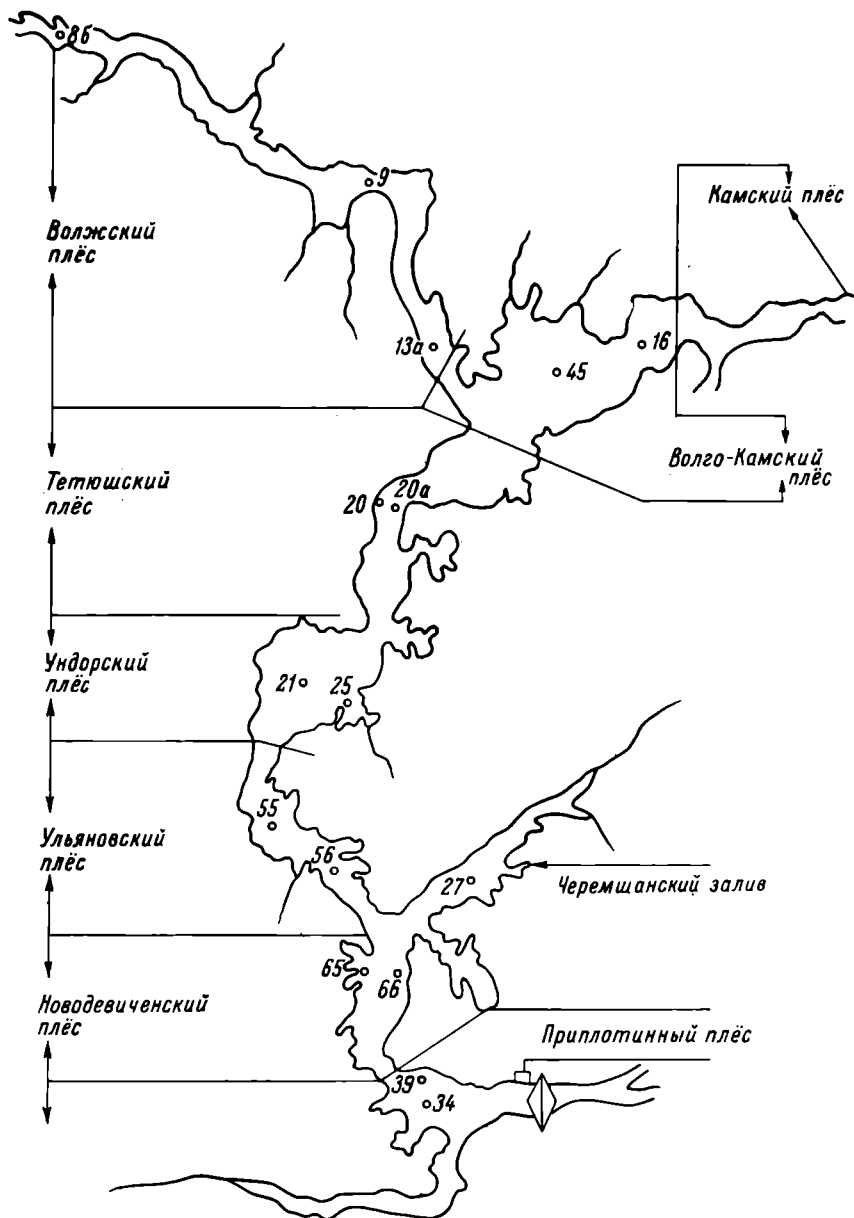


Рис. 1. Карта-схема Куйбышевского водохранилища.

Цифры на карте-схеме – номера станций.

в среднем $36.3 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, что эквивалентно разложению 24.3 мг ОВ . Вследствие сравнительно невысокой численности хищники оказали меньшее влияние на деструкцию, за сезон на их долю приходилось потребление $17.2 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$. Несмотря на то что наибольшие численность и биомасса планктонов зарегистрированы в мае, значительное потребление кисло-

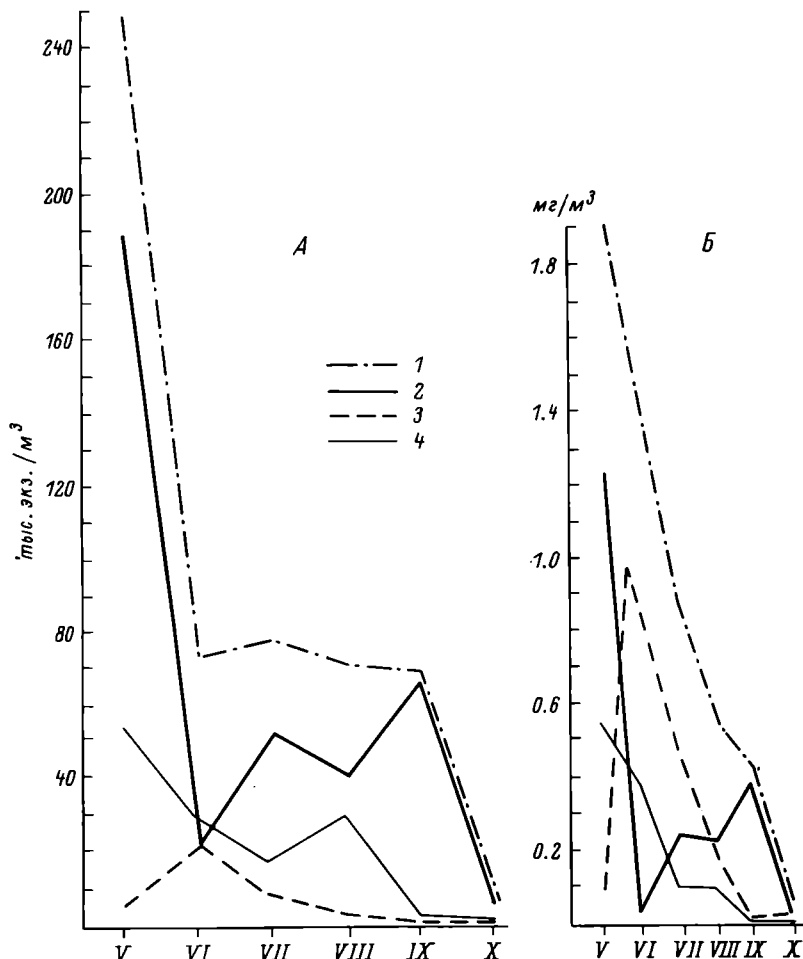


Рис. 2. Численность (А) и биомасса (Б) зоопланктона Куйбышевского водохранилища в 1975 г.

1 – весь зоопланктон; 2 – коловратки; 3 – клadoцеры; 4 – циклопиды.

рода отмечено и в июне – $46.6 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ (табл. 3). Связано это с тем, что в июне с повышением температуры более интенсивно протекали физиологические процессы. В июле–августе самоочищение за счет планктона также значительно – $25\text{--}30 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ потребляли фильтраторы. В октябре их роль в деструкции уменьшилась в $25\text{--}30$ раз и составила $1 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, для хищников – $0.3 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$. Очищение воды в результате деятельности планктонных фильтраторов наиболее интенсивно происходило в Черемшанском заливе – $44 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, в Волжском плесе – $27\text{--}37 \text{ мг O}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ (табл. 2). Зная объем водохранилища [5], можно рассчитать минерализационную деятельность планктона на все лето по всему водоему. В течение вегетационного сезона она составила 149 тыс. т O_2 за счет мирного планктона и 68 тыс. т за счет хищного планктона (табл. 3).

Таблица 2

Минерализация зоопланктоном органического вещества
и соотношение хищников и фильтраторов в водохранилище

№ стан-ции	Плес	Трофи-ческий уровень	В, г/м ³	C _х /C _ф	V _х /V _ф	R _х /R _ф	Деструк-ция ОВ	Потреб-ление O ₂
							мг/ (м ³ · сут)	
8б	Волжский	ф	1.15	} 0.09	0.17	0.16	37.3	55.6
		х	0.24				6.5	9.8
9	"	ф	0.81	} 0.09	0.21	0.18	31.8	47.5
		х	0.31				11.3	12.2
13а	"	ф	0.85	} 0.23	0.36	0.32	27.2	40.6
		х	0.39				13.4	20.0
16	Волго-Камский	ф	0.28	} 0.20	0.42	0.38	10.6	15.8
		х	0.12				4.6	6.1
45	"	ф	0.52	} 0.41	0.76	0.65	16.0	23.8
		х	0.40				10.6	15.8
20	Тетюшский	ф	0.97	} 0.53	0.84	0.69	23.3	34.8
		х	0.81				16.5	24.7
20а	"	ф	0.29	} 0.37	1.51	0.70	10.1	15.0
		х	0.45				7.0	10.5
21	Ундорский	ф	0.84	} 0.30	0.33	0.26	27.1	40.5
		х	0.28				6.5	9.7
25	"	ф	0.42	} 0.29	0.55	0.38	10.7	16.0
		х	0.24				4.1	6.1
55	Ульяновский	ф	0.86	} 0.64	1.23	0.96	20.8	31.0
		х	0.85				19.4	28.9
56	"	ф	0.96	} 0.38	1.13	0.54	35.6	53.9
		х	1.09				20.2	30.1
27	Черемшанский	ф	1.03	} 0.19	0.70	0.38	44.4	66.3
		х	0.72				16.5	24.6
65	Новодевичен-ский	ф	0.65	} 0.50	0.81	0.81	24.8	37.0
		х	0.53				19.2	28.6
66	То же	ф	0.38	} 0.27	0.69	0.47	16.8	25.1
		х	0.27				7.6	11.3
39	Приплотинный	ф	0.48	} 0.33	0.79	0.58	18.8	28.1
		х	0.38				10.3	15.4
34	"	ф	0.96	} 0.36	0.40	0.58	30.4	45.4
		х	0.39				11.3	16.9

С наибольшей скоростью процесс самоочищения протекал в мае—июне, в это время фильтраторы способны минерализовать 43—46 тыс. т ОВ, хищники — 18—31 тыс. т. В октябре планктоном минерализовалось сравнительно небольшое количество ОВ — 787 и 183 т утилизировали организмы каждого трофического уровня.

Таблица 3

Участие зоопланктона в деструкции органического вещества водохранилища

Месяц	Трофи- ческий уровень	В, г/м ³	Объем водо- хранилища, км ³	Ч _X /Ч _Ф	В _X /В _Ф	R _X /R _Ф	Потребление кислорода, мг O ₂ /(м ³ · сут)	Деструкция ОВ, мг/(м ³ · сут)	Деструкция ОВ за месяц, тыс. г	Время филтра- ций, сут
Май	Ф	0.89	51.7	0.36	1.14	0.63	42.7	28.6	45.9	6.8
	Х	1.01					28.5	19.1	30.6	
Июнь	Ф	0.97	45.9	0.31	0.50	0.43	46.6	31.2	43.0	5.4
	Х	0.49					19.4	13.0	17.9	
Июль	Ф	0.65	43.5	0.17	0.30	0.29	30.3	20.3	27.4	7.3
	Х	0.20					9.0	6.0	8.1	
Август	Ф	0.37	39.4	0.28	0.49	0.46	25.5	17.1	20.9	11.2
	Х	0.18					12.1	8.1	9.9	
Сентябрь	Ф	0.40	38.7	0.05	0.07	0.08	14.5	9.7	11.3	15.4
	Х	0.03					1.7	1.1	1.3	
Октябрь	Ф	0.03	37.5	0.17	0.22	0.23	1.0	0.7	0.8	308
	Х	0.01					0.3	0.2	0.2	
Май – октябрь	Ф	0.55	42.8	0.26	0.57	0.42	26.8	17.9	149.3	
	Х	0.32					11.8	7.9	68.0	

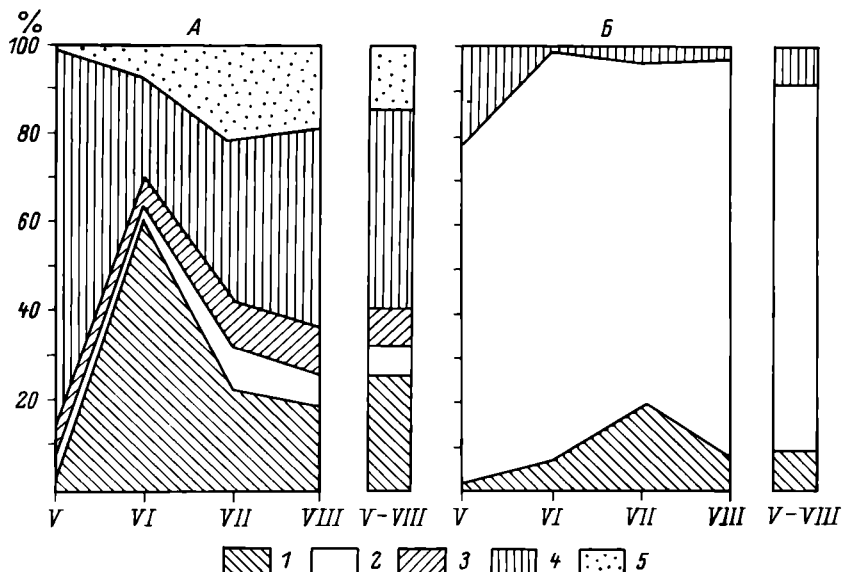


Рис. 3. Потребление кислорода различными группами зоопланктона в течение лета. А — фильтраторы; Б — хищники. 1 — кладоцеры; 2 — циклопиды; 3 — каляниды; 4 — коловратки; 5 — велигеры.

Доля зоопланктона в общем биологическом потреблении кислорода была не очень велика, но достаточно стабильна в течение лета. В мае—июне планктеры потребляли 9.2–9.7% от БПК₅, в июле и августе — 5.1%, а в среднем за лето — 7.3%. Колебания по отдельным станциям были больше, особенно это заметно для Ульяновского и Ундорского плесов.

Участие зоопланктона в деструкции ОВ Куйбышевского водохранилища менее значительно, чем в других водоемах [7, 12]. Как считает Т. Д. Кривенцова [11], решающую роль в деструкции в чистых водах играют зоо- и фитопланктон, а при органическом загрязнении преимущественное значение имеет бактериопланктон. Из данных, любезно представленных сотрудником лаборатории микробиологии А. В. Иватиным, следует, что значительное содержание сапрофитов в Куйбышевском водохранилище наблюдается в местах загрязнений и, вероятно, разложение ОВ идет в первую очередь за счет бактерий, планктеры же играют менее заметную роль.

Из литературных источников известно, что в мезотрофном водоеме зоопланктон за сутки фильтрует 150–250 мл воды на миллиграмм сырой массы [6]. Зная биомассу планктона в разные месяцы, мы попытались рассчитать, за сколько суток планктон способен пропустить весь объем воды Куйбышевского водохранилища.

Наиболее интенсивно процесс осаждения ОВ протекал в мае—июле, когда в планктоне в значительных количествах присутствовали фильтраторы. В этот период за 5–7 сут планктон способен пропустить объем воды, равный объему водохранилища (табл. 3). В августе и сентябре в связи с понижением температуры и уменьшением биомассы скорость фильтрации понизилась; для того чтобы профильтровать такой объем, планктерам

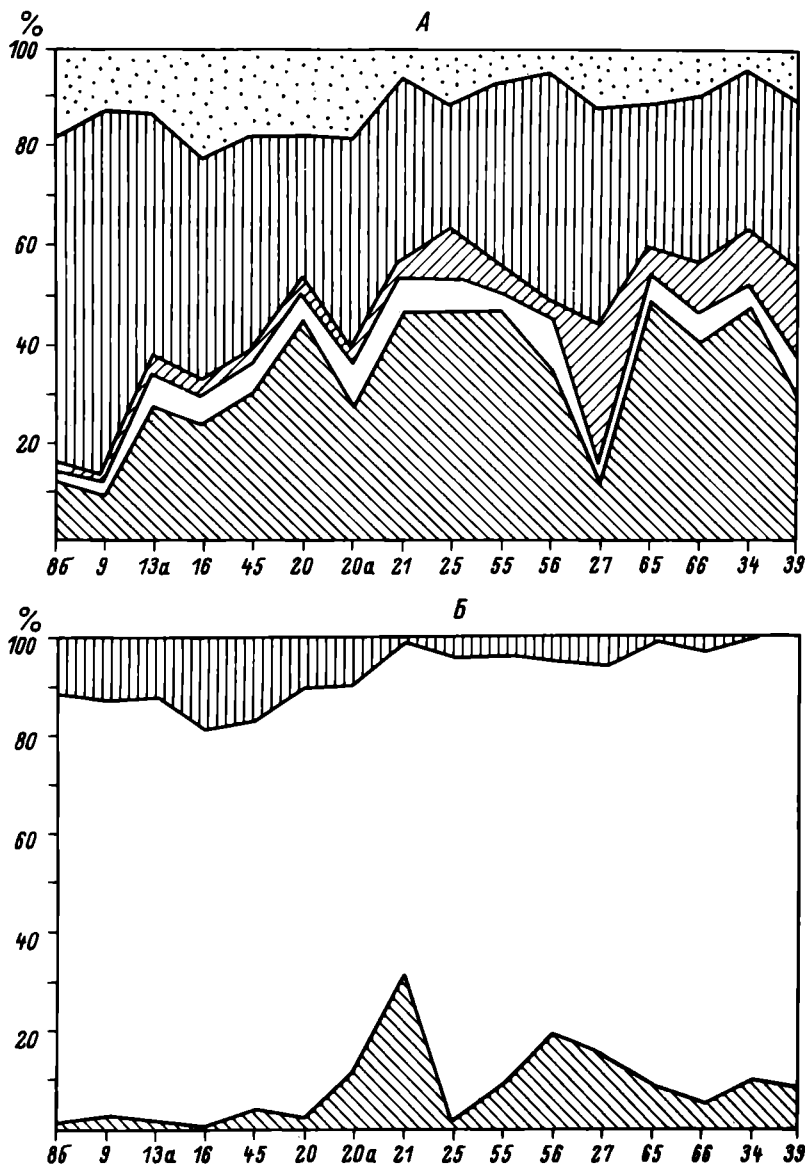


Рис. 4. Потребление кислорода различными группами зоопланктона на различных станциях.

По оси абсцисс – номера станций. Обозначения те же, что и на рис. 3.

требуется уже 11–15 сут. В октябре в результате крайнего обеднения планктона этот процесс минимален.

Траты на дыхание у животных различных систематических групп в течение лета неравнозначны. Потребности в кислороде у коловраток составили в мае 89% от всего кислорода, потребленного мирным зоопланктоном,

в июле—августе 44—45%, в среднем за сезон 47% (рис. 3). В июне, когда количество дафний и босмин было значительным, а численность коловраток уменьшилась, скорость окисления ОВ у ветвистоусых рачков была максимальной (67.5% потребления кислорода). Доля велигеров в течение лета составила 8—18% (рис. 3). Менее активно в процессах самоочищения участвовали науплиусы. Траты на дыхание у них составили 3—6% кислорода, потребленного фильтраторами, на отдельных станциях до 18%.

Среди хищников в течение лета основное значение в минерализации ОВ имели циклопы. Из остальных групп в мае 22% кислорода использовала хищная коловратка (*Asplanchna* sp.), в июле 20% — *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*. В июне и августе они не играли большой роли (менее 10% поглощенного кислорода приходилось на хищников).

По мере продвижения к Приплотинному плесу возрастает роль кладоцер и копепод в деструкции и снижается значение коловраток (рис. 4). Это свойственно как фильтраторам, так и хищникам, что объясняется сменой коловраточного планктона на рачковый по мере продвижения вниз, к плотине.

Таким образом, весомый вклад в деструкцию ОВ зоопланктон Куйбышевского водохранилища внес в летние месяцы с максимумом в мае. Минерализация ОВ за счет фильтраторов составила 28.6 мг/(м³·сут), за счет хищников — 19.1 мг/(м³·сут). Наибольшей величины минерализационная деятельность зоопланктона достигла в Черемшанском заливе. Потребление кислорода у фильтраторов составило 66.2 мг О₂/(м³·сут), у хищников — 24.6 мг О₂/(м³·сут), что эквивалентно окислению соответственно 44.4 и 16.5 мг ОВ.

Летом 1975 г. зоопланктон поглощал 5—10% от общего биологического потребления кислорода в водоеме.

С мая по октябрь фильтраторы минерализовали в Куйбышевском водохранилище 149 тыс. т ОВ, хищники — 68 тыс. т. В мае—июле зоопланктеры фильтруют объем воды, равный объему Куйбышевского водохранилища, за 5—7 сут, в августе—сентябре — за 11—15 сут. В очищении водоема в планктоне доминирующая роль принадлежит фильтраторам и среди них в первую очередь коловраткам, затем кладоцерам. По мере продвижения к Приплотинному плесу картина меняется: увеличивается значение ветвистоусых рачков. В процессе самоочищения также ощутим вклад велигеров. Затем идут хищники, среди которых по потреблению кислорода резко выделяются циклопы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алимов А. Ф., Бульон В. В., Гутельмахер Б. Л., Иванова М. Б. Методы изучения участия гидробионтов в процессах самоочищения водоемов. — В кн.: Роль гидробионтов в очистке сточных вод. Фрунзе, 1977, с. 3—42.
2. Андроникова И. Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения (на примере оз. Красного). — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 30—35.
3. Андроникова И. Н. Роль зоопланктона в общей величине деструкции (на примере оз. Красного). — В кн.: Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Сыктывкар, 1977, с. 34—38.
4. Галковская Г. А. Видовой состав, количественное развитие и участие коловраток в самоочищении воды в биологических прудах. — В кн.: Очистка сточных вод в биологических прудах. Минск, 1966. с. 113—118.

5. *Гидрометеорологический бюллетень по Волжско-Камскому каскаду водохранилищ. Куйбышев, 1975, с. 1–19.*
6. *Гутельмахер Б. А. Скорость фильтрации и рацион планктонных ракообразных в водоемах разной биологической продуктивности. — В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 365–368.*
7. *Иванова М. Б. Роль планктонных ракообразных в трансформации органического вещества в естественных водоемах. — В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 68–72.*
8. *Копиевская Е. П. Интенсивность обмена у некоторых хищных зоопланктеров. — В кн.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Тез. докл. Казань, 1977, с. 83–85.*
9. *Копиевская Е. П. Интенсивность дыхания *Daphnia longispina* (O. F. Müller) (Cladocera). — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 41, с. 47–51.*
10. *Косова А. А. Вычисленные веса некоторых форм зоопланктона низовьев дельты Волги. — Тр. Астрахан. заповедника, 1961, вып. 5, с. 151–158.*
11. *Кривенцова Т. Д. Бактериальная деструкция органического вещества при различных уровнях загрязненности водной среды. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, № 6, с. 54–59.*
12. *Крючкова Н. М. Зоопланктон как агент самоочищения водоемов. — В кн.: Теория и практика самоочищения загрязненных вод. М., 1972, с. 58–61.*
13. *Крючкова Н. М. Роль зоопланктона в процессах самоочищения. — В кн.: Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 127–135.*
14. *Крючкова Н. М., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Инкина Г. А. Экспериментальное изучение взаимосвязи фито-, зоо- и бактериопланктона в загрязненных водах. — В кн.: Биологическое самоочищение и формирование качества воды. М., 1975, с. 38–40.*
15. *Крылова А. Г. О газообмене коловраток. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 1, с. 109–114.*
16. *Мордухай-Болтовской Ф. Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. — Тр. проблемных и тематических совещаний Зоол. ин-та АН СССР. М.; Л., 1954, вып. 2, с. 224–241.*
17. *Сущенко Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972, с. 1–196.*
18. *Тимохина А. Ф. Размерно-весовая характеристика живых планктонных ракообразных Саратовского водохранилища. — В кн.: Тр. комплексной экспедиции Саратов. ун-та по изуч. Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Саратов, 1983.*
19. *Butterfield C. T., Purdy W. C. Some interrelationships of plankton and bacteria in natural purification of polluted water. — Industr., Engin. Chem., 1931, vol. 23, N 2, p. 37–42.*
20. *Uhlman D. Beitrag zur Limnologie extrem nährstoffreichen Flachgewässer. I. Sauerstoffe Nahrstoffe. Leipzig, 1961, Bd 14, N 2, S. 79–85.*

К ФАУНЕ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД МЕЛКИХ ВОДОЕМОВ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Изучение жизни мелких водоемов представляет интерес в общем аспекте становления фауны пресных вод, поскольку в ее состав входят редкие виды и специфические элементы.

Материал по нематодам собирался в весенние периоды 1978–1980 гг. в лужах, придорожных канавах, прудах, мелких пойменных водоемах, в центральных, южных и северных районах европейской части СССР — Московской, Владимирской, Ярославской, Костромской, Ивановской, Вологодской, Архангельской, Липецкой, Орловской и Курской областях. Кроме того, нам для обработки было передано 10 проб нематод из прудов Ставропольского края. В общей сложности отобрано и обработано 103 пробы из 72 водоемов.

Определен 61 вид из 7 отрядов нематод (см. таблицу). Основная масса относится к 2 отрядам: Dorylaimida — 25 видов и Enoplida — 14 видов. Почти во всех обследованных водоемах присутствовали *Dorylaimus stagnalis* и *Tobrilus gracilis* — самые распространённые виды пресноводных нематод. Наиболее разнообразна фауна водоемов северных областей, наименее разнообразна — прудов Ставропольского края. В Архангельской обл. богата фауна пойменных водоемов р. Сев. Двины и ее притоков, причем здесь многочисленны Monhysterida и Chromadorida, в то время как в тундровых мелких водоемах доминировали виды родов *Plectus* и *Tobrilus* (см. таблицу). В водоемах южных областей обширно представлены виды из отряда Dorylaimida. Обычны здесь *Mesodorylaimus bastiani* и *Eudorylaimus carteri* — виды, встречающиеся и в почве. В лужах и придорожных канавах довольно часто регистрировались другие почвенные виды: *Diplogaster rivalis* и *Panagrolaimus rigidus*. В прудах Ставропольского края фауна нематод обеднена в результате выпадения из ее состава видов отрядов Monhysterida, Chromadorida и Araeolaimida (см. таблицу).

Ниже приводим описание редких и новых для науки видов, найденных в обследованных водоемах.

1. *Trischistoma monohystera* (de Man, 1880) Micoletzky, 1925 (рис. 1, 1–2).

Материал. 1 ♀ найдена в одном из прудов Ставропольского края.
♀ L = 1.49 мм, a = 62.0, b = 5.1, c = 12.4, V = 78.2%.

Описание. Кутикула гладкая, соматические щетинки мелкие и редкие. Головные щетинки расположены в два круга. Длина передних, более крупных щетинок 8 мкм, ширина области губ 16.7 мкм. Яичник один,

Видовой состав нематод

Группа, вид	Область						Ставро- польский край
	северная		центрально- ная		южная		
	1	2	1	2	1	2	1
Enoplida							
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	—	+	—	—	—	—	—
<i>Tripyla affinis</i> de Man	—	—	—	—	—	+	—
<i>T. glomerans</i> Bastian	+	—	+	+	—	—	+
<i>Trischistoma monohystera</i> (de Man)	—	—	—	—	—	—	+
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. longicaudatus</i> (Schneider)	—	—	+	—	—	—	—
<i>T. longus</i> (Leidy)	+	+	—	—	—	+	—
<i>T. medius</i> (Schneider)	+	+	—	—	—	—	—
<i>T. pellucidus</i> (Bastian)	—	—	—	+	—	—	—
<i>T. stefanskii</i> (Micoletzky)	+	+	+	+	—	—	+
<i>Ironus americanus</i> Cobb.	—	+	+	—	—	—	—
<i>I. longicaudatus</i> de Man	—	+	+	—	—	—	—
<i>I. tenuicaudatus</i> de Man	+	—	+	—	—	+	—
Dorylaimida							
<i>Mononchus aquaticus</i> Coetzee	—	—	—	—	—	+	+
<i>M. truncatus</i> Bastian	+	+	+	+	+	—	+
<i>M. tunbridgensis</i> Bastian	—	+	—	—	—	—	—
<i>Prionchulus muscorum</i> (Dujardin)	+	—	—	—	—	—	—
<i>Dorylaimus crassus</i> de Man	—	+	—	—	+	—	—
<i>D. helveticus</i> Steiner	—	—	—	+	—	—	—
<i>D. stagnalis</i> Dujardin	+	+	+	+	+	+	+
<i>Idiodorylaimus robustus</i> sp. n.	—	—	+	—	—	—	—
<i>Laimydorus dadayi</i> (Thorne et Swanger)	+	+	—	+	—	—	—
<i>L. flavomaculatus</i> (Linstow)	—	—	—	+	—	+	—
<i>L. pseudostagnalis</i> (Micoletzky)	—	—	—	—	—	+	—
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> (Bütschli)	—	+	+	+	+	+	+
<i>M. dorni</i> Loof	—	+	—	—	—	—	—
<i>M. mesonyctius</i> Kreis	—	—	—	—	+	+	+
<i>M. pseudobastiani</i> Loof	—	—	—	—	—	+	+
<i>Eudorylaimus acuticauda</i> (de Man)	—	—	—	—	+	—	—
<i>Eu. carteri</i> (Bastian)	+	+	—	—	+	+	+
<i>Eu. consobrinus</i> (de Man)	+	—	—	—	—	—	—
<i>Aporcelaimellus krygeri</i> (Ditlevsen)	—	—	+	—	+	+	+
<i>A. obscurus</i> (Thorne et Schwanger)	—	—	—	—	—	+	+
<i>Pungentus parapungens</i> sp. n.	—	—	—	—	+	—	—
<i>Rhyssocolpus fluviatilis</i> sp. n.	—	—	—	—	+	—	—
<i>Discolaimus major</i> Thorne	—	—	—	—	—	+	—
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i> (de Man)	—	+	—	—	—	—	—
<i>Neoactinolaimus duplicidentatus</i> (Andrássy)	—	—	—	+	—	—	—
Monhysterida							
<i>Monhystera macramphs</i> Filipjev	—	+	—	—	—	+	—
<i>M. paludicola</i> de Man	+	+	+	+	—	—	—
<i>M. stagnalis</i> Bastian	+	+	+	+	+	+	—
<i>Eumonhystera dispar</i> (Bastian)	—	+	+	+	—	—	—
<i>Eu. filiformis</i> (Bastian)	+	+	+	+	+	+	—

Таблица (продолжение)

Группа, вид	Область						Ставро- польский край
	северная		центрально- ная		южная		
	1	2	1	2	1	2	
<i>Eumonhystra vulgaris</i> (de Man)	+	+	-	-	-	-	-
<i>Cylindrotheristus vicinus</i> Riemann	-	+	-	-	-	-	-
Chromadorida							
<i>Achromadora terricola</i> (de Man)	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	-	+	-	-	-	+	-
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	-	+	-	-	-	-	-
<i>Prodesmodora circulata</i> (Micoletzky)	-	+	-	+	-	-	-
Araeolaimida							
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i> (Daday)	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plectus parainquirendus</i> Gagarin	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. parvus</i> Bastian	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. parietinus</i> Bastian	+	-	-	+	+	-	-
<i>P. cirratus</i> Bastian	+	+	+	+	+	+	-
<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian)	-	-	-	+	+	-	-
<i>A. submersus</i> (Hirschmann)	+	+	-	-	-	-	-
Rhabditida							
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig)	+	+	+	+	+	-	-
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider)	-	-	-	-	+	+	+
<i>Heterocephalobus elongatus</i> (de Man)	-	-	-	-	-	+	-
Tylenchida							
<i>Aphelenchoides parietinus</i> (de Man)	+	-	-	-	+	-	+
Всего	23	32	19	22	20	23	16

П р и м е ч а н и е. 1 — пруды, лужи, каналы; 2 — мелкие пойменные водоемы.

превульварный. Расстояние от проксимального конца пищевода до вульвы в 2.5 раза больше длины пищевода. Вульва постэкваториальная. Расстояние от вульвы до ануса в 1.7 раза превышает длину хвоста. Хвост постепенно суживающийся, вентрально загнут, длиной 120 мкм, в 6 раз больше анального диаметра тела.

Встречаемость. Вид встречается очень редко. На территории СССР зарегистрирован только в дельте Волги [1].

2. *Tobrilus longicaudatus* (W. Schneider, 1923) Andrassy, 1959 (рис. 1, 3-4).

М а т е р и а л. 1 ♀ найдена в придорожной канаве на территории Ярославской обл.

♀ L = 1.57 мм, a = 21.8, b = 5.2, c = 5.0, V = 48.1 %.

О п и с а н и е. Кутикула тонкая и гладкая. Головной конец вооружен 10 щетинками, расположенными в два круга. Длина щетинок первого круга 8 мкм, второго — 5 мкм. Передняя камера стомы, длиной 11.5 мкм, сильно кутикулизована. Расстояние от проксимального конца пищевода

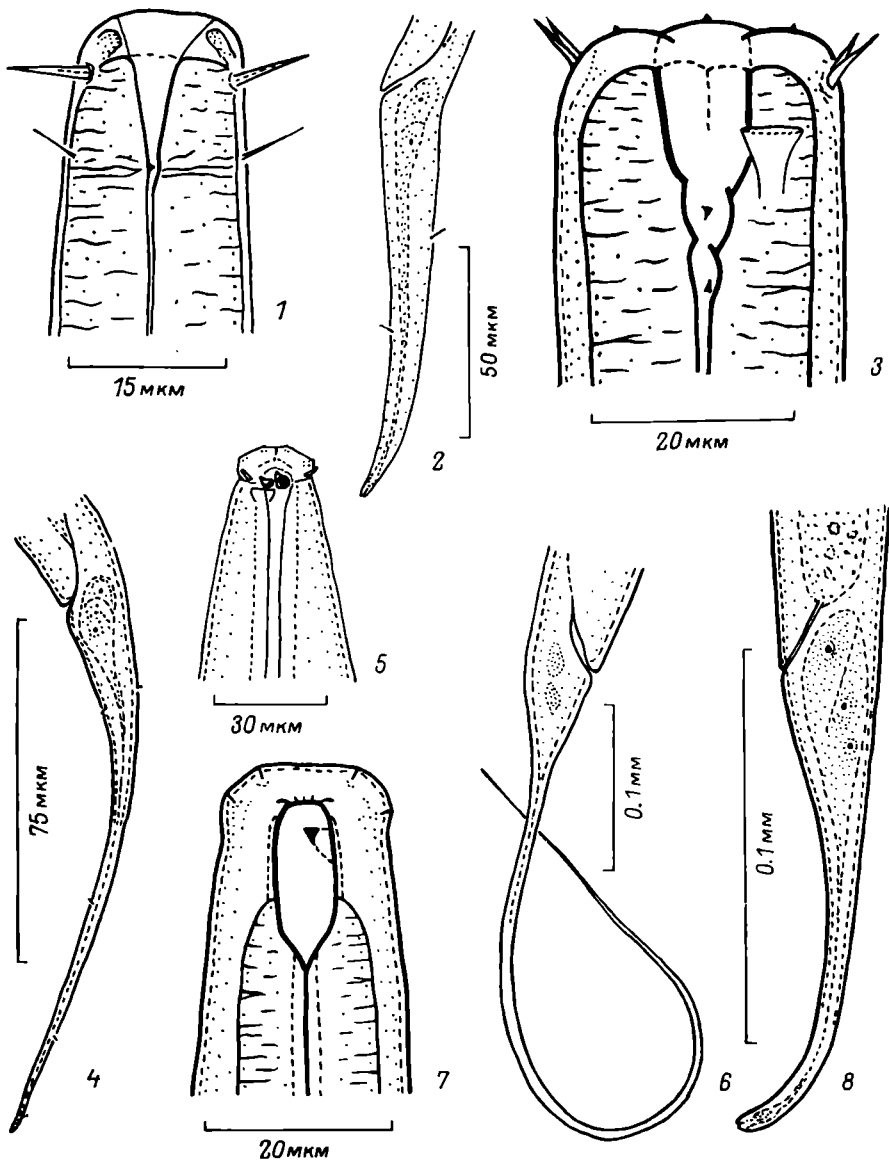


Рис. 1. Детали строения *Trischistoma monohystera* (de Man, 1880) (1-2), *Tobrilus longicaudatus* (W. Schneider, 1923) (3-4), *Ironus longicaudatus* de Man, 1884 (5-6), *Mononchus tunbridgensis* Bastian, 1865 (7-8).

1, 3, 5, 7 – головной конец самки; 2, 4, 6, 8 – хвост самки.

до вульвы в 1.5 раза больше длины пищевода. Расстояние от вульвы до ануса в 1.6 раза превышает длину хвоста. Длина хвоста 275 мкм, в 7 раз больше диаметра тела в области ануса. В полости тела многочисленные мелкие кристаллы.

Дифференциальный диагноз. По размерам она несколько меньше типовых экземпляров.

Встречаемость. Вид редок. На территории СССР обнаружен только в Учинском и Ивановском водохранилищах [2].

3. *Ironus longicaudatus* de Man, 1884 (рис. 1, 5—6).

Материал. 1 ♀ найдена в пойменном водоеме на территории Архангельской обл.

♀ L = 2.81 мм, a = 37.4, b = 5.7, c = 5.2, V = 44.4%.

Описание. Кутикула очень тонкая и гладкая. Голова обособлена, шириной 19 мкм, вооружена 4 маленькими щетинками, длиной 5.5 мкм. Длина стомы 114 мкм, что составляет 57% длины пищевода. Зубы когтевидные, хорошо развиты. Расстояние от конца пищевода до вульвы в 1.5 раза больше длины пищевода. Вульва не кутикулизована, преэваториальная. Расстояние от вульвы до ануса в 1.9 раза превышает длину хвоста. Хвост длинный, тонкий, 240 мкм длиной, в 6.3 раза больше анального диаметра тела: терминус его заострен.

Распространение. Первая находка данного вида в водоемах СССР.

4. *Mononchus tunbridgensis* Bastian, 1865 (рис. 1, 7—8).

Материал. 1 ♀ найдена в маленьком пойменном водоеме р. Сев. Двина (Архангельская обл.).

♀ L = 1.19 мм, a = 20, b = 9.1, c = 8.3, V = 52.5%.

Описание. Кутикула гладкая, без щетинок. Стома размером 18 × 7.2 мкм, т. е. ее длина в 2.5 раза больше ширины. Дорсальный зуб среднего размера, расположен в передней трети длины стомы. Диаметр губной области 29.5 мкм. Хвост 250 мкм длиной, в 4 раза превышает анальный диаметр тела.

Дифференциальный диагноз. Слегка отличается от типовых экземпляров. Она несколько меньше по общей длине тела и имеет более длинный хвост.

Распространение. Вид на территории СССР найден только в р. Оке [4] и в р. Клязьме [3].

5. *Idiodorylaimus robustus* Gagarin sp. n. (рис. 2, 1—3).

Материал. 1 ♂, 2 ♀♀, 3 juv найдены в пойменном водоеме р. Москвы (Московская обл.).

Голотип, ♂ L = 4.37 мм, a = 30.3, b = 4.3, c = 90.

Паратипы — 2 ♀♀ L = 4.70, 5.11 мм, a = 26.1, 28.4, b = 5.4, 4.9, c = 15.7, 16.4, V = 40.1, 43.4%.

Описание. Кутикула в среднем отделе тела 9.6—10 мкм толщиной, в основании копыа она тоньше диаметра копыа. Внутренний слой кутикулы поперечно-кольчатый. Ширина колец кутикулы 2.5—3 мкм. На переднем конце тела кольчатость кутикулы начинается на уровне начала приставки копыа; задний конец лишен кольчатости. У самок она кончается на уровне начала преректума. В области копыа как самки, так и самцы имеют 3—5 кутикулярных пор. Область губ не обособлена, ее ширина 27—28 мкм. Диаметр отверстия амфидов 12—13 мкм. Длина копыа 50—53 мкм, ширина 7—8 мкм, отверстие копыа 23—25 мкм. Приставка 74—76 мкм, т. е. в 1.5 раза больше длины копыа. Пищевод постепенно расширяется, мускулистый.

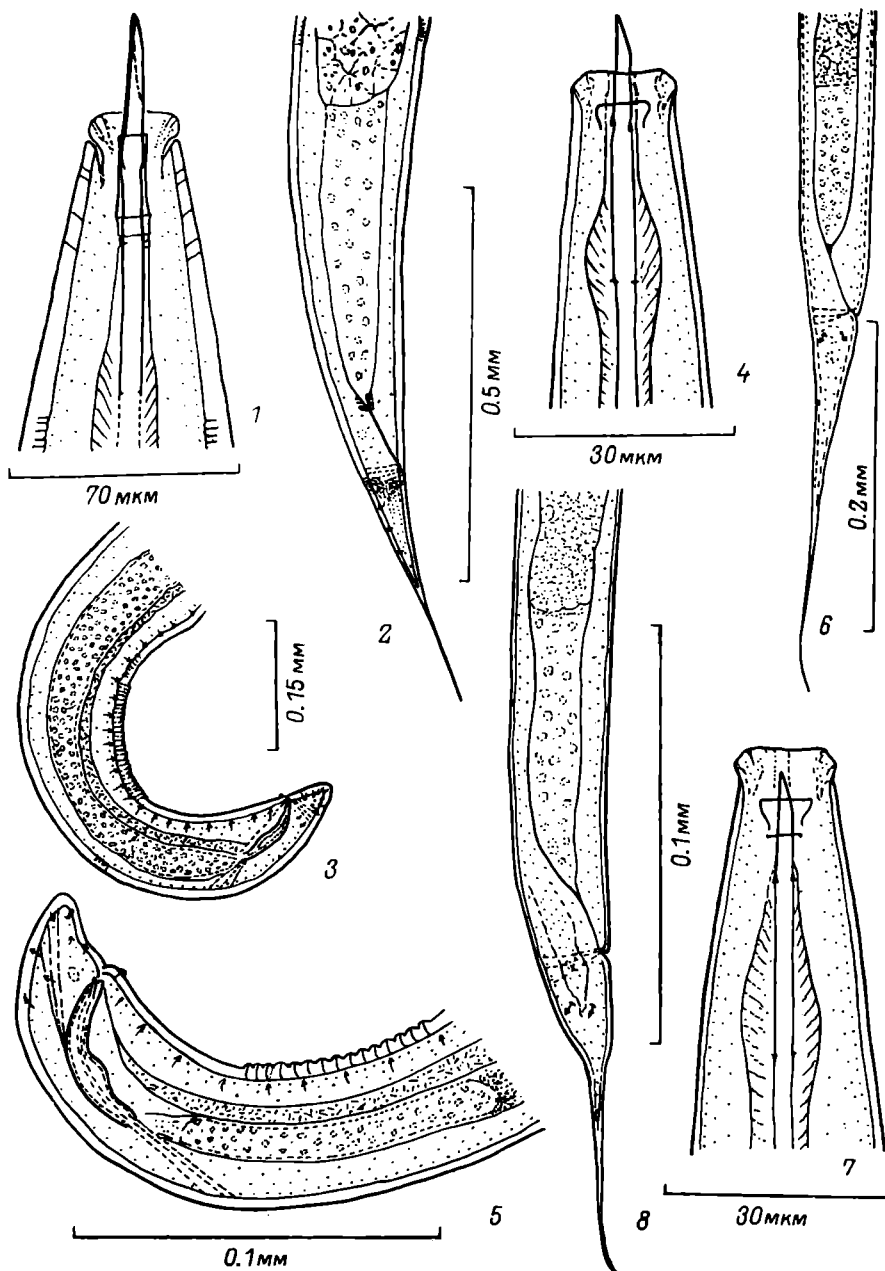


Рис. 2. Детали строения *Idiodorylaimus robustus* Gagarin sp. n. (1-3), *Mesodorylaimus der-ni* Loof, 1969 (4-6), *Mesodorylaimus pseudobastiani* Loff, 1969 (7-8).

1. 4. 7 — головной конец самки; 2. 6. 8 — хвост самки; 3. 5 — хвост самца.

Самка дидельфная, амфидельфная, гонады не загнуты. Длина переднего яичника 90–96 мкм, что в 5–5.3 раза больше диаметра тела; заднего – 114–122, что в 6.3–6.9 раз больше диаметра тела. В матках 5–6 яиц размером 100–110×41–43 мкм. Преректум 34–41 мкм длиной, примерно в 6 раз превышает анальный диаметр тела. Ректум равен анальному диаметру тела. Вульва кутикулизована. Расстояние от вульвы до ануса в 8.2–8.4 раза больше длины хвоста. Длина хвоста 30–33 мкм, в 5–6 раз превышает диаметр тела в области ануса, терминус заострен. Хвост вооружен 3 парами папилл.

Самец несет 32 соприкасающихся друг с другом супплементарных органа. Между анусом и последним супплементарным органом лежат 8 пар папилл. В области супплементарных органов имеются также 8 пар папилл. Преректум начинается далеко перед серией супплементарных органов. Спиккулы 94 мкм длиной, боковые придаточные отростки 14.5 мкм длиной. Спермии округло-продолговатые, 8.5 мкм длиной. Хвост самца в длину меньше анального диаметра тела, вооружен 12 парами каудальных папилл.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *Idiodorylaimus annulatus* (Daday, 1905) Andrassy, 1969. Отличается отсутствием поперечной кольчатости переднего конца и хвоста, наличием кутикулярных пор в области копыя и меньшими размерами копыя и спиккулы.

6. *Mesodorylaimus dorni* Loof, 1969 (рис. 2, 4–6).

Материал. 2 ♀♀, 1 ♂ найдены в мелком пойменном водоеме р. Чадога (Вологодская обл.).

2 ♀♀ L = 2.30, 2.44 мм, a = 40, 44.2, b = 6.4, 6.2, c = 9.6, 11.3, V = 41.6, 45.4%.

♂ L = 2.10 мм, a = 35, b = 5.5, c = 83.8.

Описание. Губы обособлены, губные папиллы хорошо заметны. Длина копыя 15–15.5 мкм, что равно или слегка больше диаметра губ. Отверстие копыя равно $\frac{1}{3}$ его длины. Длина приставки копыя 22–24 мкм. Вульва в форме продольной щели. Размеры яйца 84×32 мкм. Преректум самок равен 3.5–3.6 анальных диаметров тела. Хвост самок в 8–10 раз превышает диаметр тела в области ануса. Длина спиккул у самца 43.2 мкм. Серия из 16 соприкасающихся друг с другом супплементарных органов. Преректум самца начинается немного выше серии супплементарных органов.

Дифференциальный диагноз. От типовых экземпляров найденные особи отличаются большей величиной тела.

Распространение. Данный вид впервые зарегистрирован на территории СССР. До этого был известен только из почвы в ФРГ.

7. *Mesodorylaimus pseudobastiani* Loof, 1969 (рис. 2, 7–8).

Материал. 3 ♀♀ найдены в мелком пойменном водоеме р. Усмань (Курская обл.).

3 ♀♀ L = 1.82–2.07 мм, a = 38.2–42.1, b = 4.7–5.4, c = 23.5–29.9, V = 52.8–53.3%.

Описание. Губы обособлены, губные папиллы выступают. Копье 12–14.5 мкм длиной, что только немного больше диаметра губ. Отверстие копыя составляет $\frac{1}{3}$ его длины. Приставка копыя 20 мкм длиной. Вульва

в форме поперечной щели. Размеры яйца 84×32 мкм. Преректум в 2.7–2.8 раза превышает анальный диаметр тела. Хвост в 2.5–3 раза больше анального диаметра тела.

Распространение. Данный вид впервые найден на территории СССР. Был известен только из почвы в США.

8. *Pungentus parapungens* Gagarin sp. n. (рис. 3, 1–2).

Материал. 8 ♀♀, 1 juv найдены в пруду (Липецкая обл.).

Голотип, ♀ $L = 1.57$ мм, $a = 23$, $b = 4.5$, $c = 35.5$, $V = 44.9\%$.

Паратипы — 7 ♀♀ $= 1.46–1.77$ мм, $a = 18.5–22.3$, $b = 4.6–5.2$, $c = 35–38.2$, $V = 44.8–48.5\%$.

Описание. Кутикула гладкая, многослойная и толстая. Толщина ее в среднем отделе тела 3.6–4.2 мкм. Боковые поля занимают $\frac{1}{3}$ диаметра тела; кожные железы в боковых полях не замечены. Губы угловатые, обособлены от тела. Губные папиллы резко выделяются. Диаметр области губ 15.4–16 мкм. Тело в области проксимального конца пищевода примерно в 4 раза шире диаметра области губ. Отверстия амфидов расположены в основании губ, очень широкие.

Длина копыя 21–23 мкм, т. е. в 1.4–1.5 раза больше ширины губ; диаметр копыя 2.1–2.3 мкм. Отверстие копыя составляет примерно $\frac{1}{6}–\frac{1}{7}$ его длины. Направляющее кольцо простое одинарное. Приставка 29.5–31.0 мкм длиной, палочковидная, окружена уплотненной тканью. Пищевод расширяется примерно в середине своей длины. Ректум самок равен или немного меньше диаметра тела в области ануса. Преректум в 4–5 раз превышает анальный диаметр тела.

Вульва презкваториальная. Гонады самок парные, с загибом. Губы вульвы кутикулизованы. G_1 в 2–4 раза, G_2 в 2.5–4.7 раза превышают диаметр тела в области вульвы. Загибы почти равны половине длины гонад. Спермии в матках не найдены. Расстояние от конца пищевода до вульвы в 1.1–1.4 раза больше длины пищевода. Расстояние от вульвы до ануса в 17.6–19.1 раза превышает длину хвоста. Хвост вытянуто-округлый, дорсально слегка вздут, его длина равна или слегка превышает анальный диаметр тела. На вентральной стороне хвоста перед анусом расположены папиллы. В основании хвоста лежат 2 щетинки.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *Pungentus pungens* Thorne et Swanger, 1936 и *P. maretani* Altherr, 1950. От первого отличается более толстым телом; формой хвоста, формой губ, прямым копьем, более длинной приставкой копыя и презкваториальной вульвой, а от второго — более толстым телом, формой хвоста, прямым копьем, отсутствием кожных желез в боковых полях и наличием на хвосте вентральных папилл.

9. *Rhyssocolpus fluviatilis* Gagarin sp. n. (рис. 3, 3–5).

Материал. 3 ♀♀ обнаружены в пруду (Липецкая обл.).

Голотип, ♀ $L = 1.49$ мм, $a = 23.8$, $b = 4.9$, $c = 32.6$, $V = 50.8\%$.

Паратипы — 2 ♀♀ $L = 1.51, 1.62$ мм, $a = 23.7, 22.5$, $b = 5.0, 6.7$, $c = 31.4, 28.7$, $V = 50.0, 50.5\%$

Описание. Вид среднего размера. Кутикула гладкая, тонкая; толщина ее в среднем отделе тела 2.7–3 мкм. В основании губ она примерно в 3 раза толще копыя. Губы угловатые, обособлены от тела. Губные папиллы

Самка дидельфная, амфидельфная, гонады не загнуты. Длина переднего яичника 90–96 мкм, что в 5–5.3 раза больше диаметра тела; заднего – 114–122, что в 6.3–6.9 раз больше диаметра тела. В матках 5–6 яиц размером 100–110×41–43 мкм. Преректум 34–41 мкм длиной, примерно в 6 раз превышает анальный диаметр тела. Ректум равен анальному диаметру тела. Вульва кутикулизована. Расстояние от вульвы до ануса в 8.2–8.4 раза больше длины хвоста. Длина хвоста 30–33 мкм, в 5–6 раз превышает диаметр тела в области ануса, терминус заострен. Хвост вооружен 3 парами папилл.

Самец несет 32 соприкасающихся друг с другом супплементарных органа. Между анусом и последним супплементарным органом лежат 8 пар папилл. В области супплементарных органов имеются также 8 пар папилл. Преректум начинается далеко перед серией супплементарных органов. Спиккулы 94 мкм длиной, боковые придаточные отростки 14.5 мкм длиной. Спермии округло-продолговатые, 8.5 мкм длиной. Хвост самца в длину меньше анального диаметра тела, вооружен 12 парами каудальных папилл.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *Idiodorylaimus annulatus* (Daday, 1905) Andrassy, 1969. Отличается отсутствием поперечной кольчатости переднего конца и хвоста, наличием кутикулярных пор в области копыя и меньшими размерами копыя и спиккулы.

6. *Mesodorylaimus dernii* Loof, 1969 (рис. 2, 4–6).

Материал. 2 ♀♀, 1 ♂ найдены в мелком пойменном водоеме р. Чадога (Вологодская обл.).

2 ♀♀ L = 2.30, 2.44 мм, a = 40, 44.2, b = 6.4, 6.2, c = 9.6, 11.3, V = 41.6, 45.4%.

♂ L = 2.10 мм, a = 35, b = 5.5, c = 83.8.

Описание. Губы обособлены, губные папиллы хорошо заметны. Длина копыя 15–15.5 мкм, что равно или слегка больше диаметра губ. Отверстие копыя равно $\frac{1}{3}$ его длины. Длина приставки копыя 22–24 мкм. Вульва в форме продольной щели. Размеры яйца 84×32 мкм. Преректум самок равен 3.5–3.6 анальных диаметров тела. Хвост самок в 8–10 раз превышает диаметр тела в области ануса. Длина спиккул у самца 43.2 мкм. Серия из 16 соприкасающихся друг с другом супплементарных органов. Преректум самца начинается немного выше серии супплементарных органов.

Дифференциальный диагноз. От типовых экземпляров найденные особи отличаются большей величиной тела.

Распространение. Данный вид впервые зарегистрирован на территории СССР. До этого был известен только из почвы в ФРГ.

7. *Mesodorylaimus pseudobastiani* Loof, 1969 (рис. 2, 7–8).

Материал. 3 ♀♀ найдены в мелком пойменном водоеме р. Усмань (Курская обл.).

3 ♀♀ L = 1.82–2.07 мм, a = 38.2–42.1, b = 4.7–5.4, c = 23.5–29.9, V = 52.8–53.3%.

Описание. Губы обособлены, губные папиллы выступают. Копье 12–14.5 мкм длиной, что только немного больше диаметра губ. Отверстие копыя составляет $\frac{1}{3}$ его длины. Приставка копыя 20 мкм длиной. Вульва

в форме поперечной щели. Размеры яйца 84×32 мкм. Преректум в 2.7–2.8 раза превышает анальный диаметр тела. Хвост в 2.5–3 раза больше анального диаметра тела.

Распространение. Данный вид впервые найден на территории СССР. Был известен только из почвы в США.

8. *Pungentus parapungens* Gagarin sp. n. (рис. 3, 1–2).

Материал. 8 ♀♀, 1 juv найдены в пруду (Липецкая обл.).

Голотип, ♀ $L = 1.57$ мм, $a = 23$, $b = 4.5$, $c = 35.5$, $V = 44.9\%$.

Паратипы — 7 ♀♀ $= 1.46–1.77$ мм, $a = 18.5–22.3$, $b = 4.6–5.2$, $c = 35–38.2$, $V = 44.8–48.5\%$.

Описание. Кутикула гладкая, многослойная и толстая. Толщина ее в среднем отделе тела 3.6–4.2 мкм. Боковые поля занимают $\frac{1}{3}$ диаметра тела; кожные железы в боковых полях не замечены. Губы угловатые, обособлены от тела. Губные папиллы резко выделяются. Диаметр области губ 15.4–16 мкм. Тело в области проксимального конца пищевода примерно в 4 раза шире диаметра области губ. Отверстия амфидов расположены в основании губ, очень широкие.

Длина копыя 21–23 мкм, т. е. в 1.4–1.5 раза больше ширины губ; диаметр копыя 2.1–2.3 мкм. Отверстие копыя составляет примерно $\frac{1}{6}–\frac{1}{7}$ его длины. Направляющее кольцо простое одинарное. Приставка 29.5–31.0 мкм длиной, палочковидная, окружена уплотненной тканью. Пищевод расширяется примерно в середине своей длины. Ректум самок равен или немного меньше диаметра тела в области ануса. Преректум в 4–5 раз превышает анальный диаметр тела.

Вульва презкваториальная. Гонады самок парные, с загибом. Губы вульвы кутикулизованы. G_1 в 2–4 раза, G_2 в 2.5–4.7 раза превышают диаметр тела в области вульвы. Загибы почти равны половине длины гонад. Спермии в матках не найдены. Расстояние от конца пищевода до вульвы в 1.1–1.4 раза больше длины пищевода. Расстояние от вульвы до ануса в 17.6–19.1 раза превышает длину хвоста. Хвост вытянуто-округлый, дорсально слегка вздут, его длина равна или слегка превышает анальный диаметр тела. На вентральной стороне хвоста перед анусом расположены папиллы. В основании хвоста лежат 2 щетинки.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *Pungentus pungens* Thorne et Swanger, 1936 и *P. maretani* Altherr, 1950. От первого отличается более толстым телом, формой хвоста, формой губ, прямым копьем, более длинной приставкой копыя и презкваториальной вульвой, а от второго — более толстым телом, формой хвоста, прямым копьем, отсутствием кожных желез в боковых полях и наличием на хвосте вентральных папилл.

9. *Rhyssocolpus fluviatilis* Gagarin sp. n. (рис. 3, 3–5).

Материал. 3 ♀♀ обнаружены в пруду (Липецкая обл.).

Голотип, ♀ $L = 1.49$ мм, $a = 23.8$, $b = 4.9$, $c = 32.6$, $V = 50.8\%$.

Паратипы — 2 ♀♀ $L = 1.51, 1.62$ мм, $a = 23.7, 22.5$, $b = 5.0, 6.7$, $c = 31.4, 28.7$, $V = 50.0, 50.5\%$

Описание. Вид среднего размера. Кутикула гладкая, тонкая; толщина ее в среднем отделе тела 2.7–3 мкм. В основании губ она примерно в 3 раза толще копыя. Губы угловатые, обособлены от тела. Губные папиллы

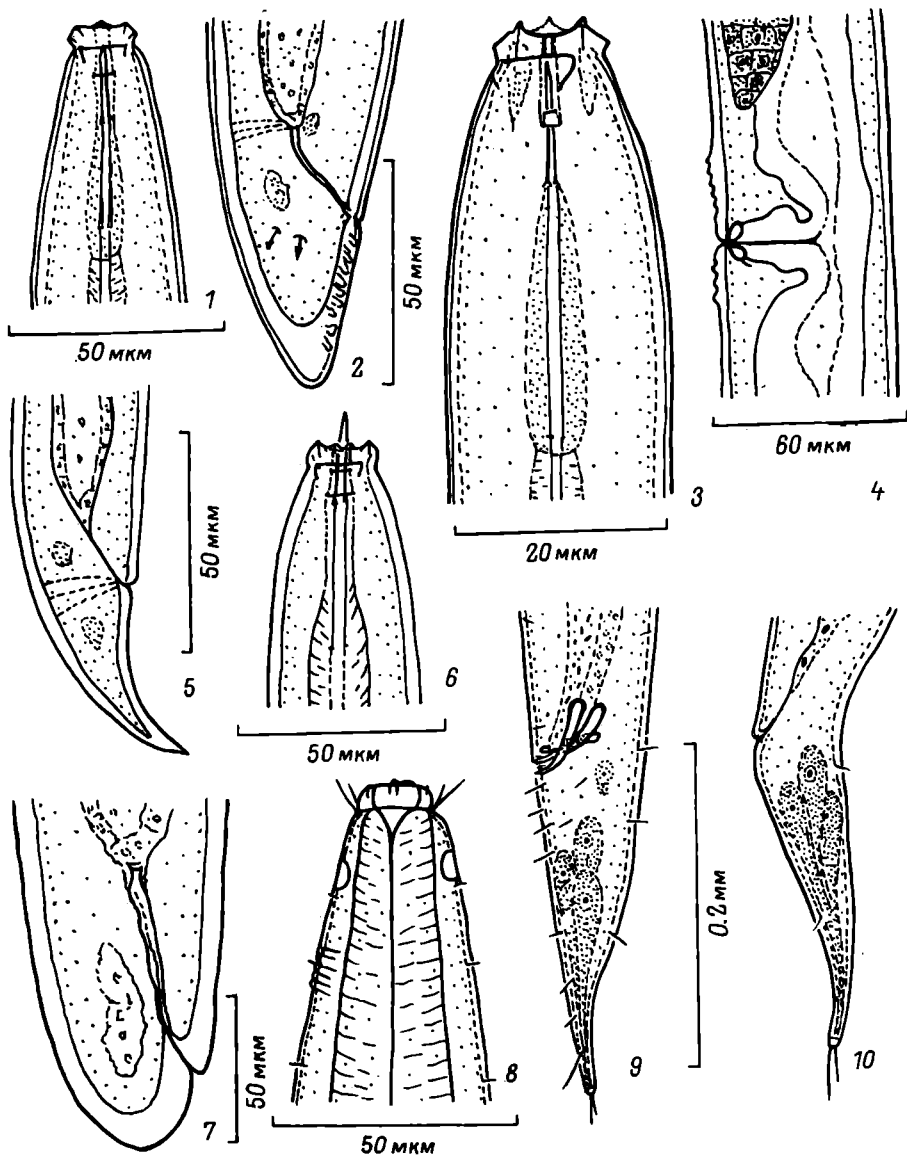


Рис. 3. Детали строения *Pungentus parapungens* Gagarin sp. n. (1-2), *Physocolpus fluvialis* Gagarin sp. n. (3-5), *Discolaimus major* Thorne, 1939 (6-7), *Cylindrotheristus vicinus* Riemann, 1966 (8-10).

1, 3, 6 – головной конец самки; 2, 5, 7, 10 – хвост самки; 4 – область вульвы самки; 8 – головной конец самца; 9 – хвост самца.

сильно выступают. Диаметр области губ 11–13 мкм. Тело в области проксимального конца пищевода в 4.7–5 раз шире области губ. Отверстия амфидов расположены в основании губ.

Длина копы 11–13 мкм, т. е. равна диаметру губ. Копье очень тонкое, его диаметр равен 1.2–1.3 мкм. Отверстие копы составляет $\frac{1}{4}$ его длины.

Направляющее кольцо двойное. Приставка копыа длиной 28–30 мкм окружена уплотненной тканью. Пищевод резко расширяется на 60–65 % своей длины. Ректум равен или слегка превышает анальный диаметр тела. По обе стороны вульвы наблюдается легкая кольчатость кутикулы. Зона кольчатости 30–35 мкм. У одной самки была хорошо заметна вульварная пора. Вульва кутикулизована. Вагина простирается в тело на половину его ширины. Женские гонады длинные, загибы их доходят почти до вульвы. G_1 в 6–7.5 раза, G_2 в 5–7.7 раза превышают диаметр тела в области вульвы. В матке у одной особи находились 2 яйца размером 96–99 X 44–41 мкм. Спермии не найдены. Расстояние от проксимального конца пищевода до вульвы в 1.5–2.4 раза больше длины пищевода. Расстояние от вульвы до ануса в 14–15 раз превышает длину хвоста. Хвост в 1.4–1.5 раза больше анального диаметра тела, вентрально загнут; терминус его заострен.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. По размерам наиболее близок к *Rh. inventutis* Andrassy, но губы угловатые, с хорошо развитыми губными папиллами, и хвост длиннее.

10. *Discolaimus major* Thorne, 1939 (рис. 3, 6–7).

М а т е р и а л. 1 ♀ и 1 juv найдены в пойменном водоеме р. Хохлы (Курская обл.).

♀ $L = 2.6$ мм, $a = 33.2$, $b = 4.5$, $c = 86.4$, $V = 51.6\%$.

О п и с а н и е. Кутикула гладкая, толщина ее в переднем отделе тела 4.5 мкм. Ширина области губ 18 мкм. Губы хорошо развиты, образуют круг в форме воронки. Длина копыа 22 мкм, отверстие составляет половину его длины. Продолжение копыа 37 мкм. Направляющее кольцо двойное. Пищевод расширяется примерно в своей средней части. Ректум длиннее анального диаметра тела. Преректум в 3.7 раза превышает диаметр тела в области ануса. Гонады самки парные, с загибами. Загибы почти достигают вульвы. Вульва экваториальная, ее губы кутикулизованы. По бокам вульвы лежат вульварные поры. В сперматеке многочисленные продолговатые спермии 17 мкм длиной. Расстояние от конца пищевода до вульвы в 1.3 раза больше длины пищевода. Расстояние от вульвы до ануса в 41 раз превышает длину хвоста. Хвост 28 мкм длиной, в 1.4 раза меньше диаметра тела в области ануса.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид редкий, почвенный. Описан из почвы в США, но встречается и на территории Европы. В пресноводных водоемах до сих пор зарегистрирован не был.

11. *Cylindrotheristus vicinus* Riemann, 1966 (рис. 3, 8–10).

М а т е р и а л. 1 ♀ и 1 ♂ найдены в пойменном водоеме р. Сев. Двина, вблизи г. Архангельска.

♂ $L = 1.22$ мм, $a = 15.6$, $b = 4.2$, $c = 6.2$.

♀ $L = 1.24$ мм, $a = 14.8$, $b = 5.5$, $c = 6.5$, $V = 62.1\%$.

О п и с а н и е. Тело среднего размера, толстое. Кутикула толстая. Ширина области губ 24 мкм; 12 головных щетинок. У самца длина более длинных щетинок 12 мкм, коротких 7 мкм. У самки более длинные 8 мкм длиной, короткие 6 мкм. Диаметр отверстия амфидов самца 9.5 мкм, самки 7 мкм. Отверстия амфидов расположены на расстоянии 20–23 мкм от переднего конца тела. У самца по всему телу разбросаны соматические

щетинок 4–5 мкм длиной. Диаметр тела в области проксимального конца пищевода в 2.5–3 раза превышает диаметр области губ. Длина пищевода 220–280 мкм. У самки расстояние от проксимального конца пищевода до вульвы в 3 раза больше длины пищевода. Спиккулы самца 50 мкм длиной, изогнутые, с головками, дистальные концы их раздвоены. Рулек 33 мкм длиной, сложный. Дистальный конец его свободный, крючковидно загнут; средняя часть в форме манжеты охватывает обе спиккулы; проксимальный конец свободный, образует слегка изогнутый дорсальный апофизис. Длина хвоста самки 192 мкм, в 4 раза превышает анальный диаметр тела; терминус его вооружен 2 щетинками 20 мкм длиной. Хвост самца 200 мкм длиной, только в 3.3 раза больше анального диаметра тела; терминальные щетинки 16 мкм длиной. Хвост самцов вооружен каудальными щетинками.

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы й д и а г н о з. Найденные особи отличаются от типовых экземпляров более толстым телом и более длинными спиккулами самца.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Вид описан из эстуарии р. Эльбы. На территории СССР зарегистрирован не был.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гагарин В. Г. К вопросу о нематодах корневой системы пресноводных макрофитов. — В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 33–46.
2. Гагарин В. Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981, с. 1–249.
3. Жадин В. И. Фауна рек и водохранилищ. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1940, т. 5, № 4, с. 510–991.
4. Филиппов И. Н. Свободные нематоды из реки Оки. — В кн.: Работы Окской биол. станции. Муром, 1928, т. 5, вып. 2–3, с. 81–112.

К СИСТЕМАТИКЕ *CHIRONOMUS OBTUSIDENS* GOETGH.
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

Chironomus obtusidens — обычный в Западной Европе вид [11], в СССР известен в реках Каме, Волге и в оз. Байкал [1, 5, 7]. Он был описан по самцу Геттебюром [9, 10]. Штрэнцке [16], самый авторитетный знаток рода *Chironomus*, занимался воспитанием личинок из водоемов района г. Плёна до имаго. В его распоряжении было десять выведенных самцов и потомство трех самок. Автор дал исчерпывающий диагноз самца [16], а по его материалам Кейл [12] впервые описал кариотип.

Основной признак вида для самца — это форма анального отростка и верхних придатков гениталий. По первоописанию анальный отросток шире нижних придатков, посередине темный, по бокам просвечивает, верхние придатки в виде бивней слона. В работе Штрэнцке [16] анальный отросток изображен очень широким, треугольной формы, заостренным на вершине. Руководствуясь данным описанием, трудно было диагностировать комаров из района Рыбинского водохранилища, так как ширина и строение вершины анального отростка гениталий самцов отличались от таковых плёнской популяции. Лишь после выхода в 1978 г. определителя хирономид Британии [14] стало возможным определение комаров из популяции Рыбинского водохранилища. К этому времени уже был собран и продолжал собираться большой материал по выведению, что позволило отнести личинок определенного габитуса к данному виду. Подтверждение тому, что плёнская и изученная нами популяции принадлежат к одному виду, мы получили, также применив цитологический метод. Поскольку Кейл [12] описал кариотип личинки *Ch. obtusidens* по материалам Штрэнцке [16], необходимо было сопоставить кариотипы 2 популяций. По нашей просьбе Н. А. Петрова, изучив кариотипы личинок из р. Латки, малого притока Рыбинского водохранилища, установила их соответствие кариотипам *Ch. obtusidens*, описанным Кейлом [12].

В 1979 г. Линдеберг и Видерхольм [15] опубликовали ценнейшую работу по таксономии европейских видов рода *Chironomus*. Авторы дали определительную таблицу видов для самцов, собрали воедино новейшие сведения по систематике рода, учли фенотипические, кариотипические и биохимические данные. Но в таблице указано, что преимагинальные стадии *Ch. obtusidens* неизвестны, описаны лишь самец, самка и кариотип. Из этого следует, что диагнозы преимагинальных стадий, опубликованные отечественными специалистами [5, 7], вероятно, считаются недостоверными. В связи с этим мы были вынуждены вновь вернуться к изучению таксономии *Ch. obtusidens*, поскольку необходимо было свести воедино данные по

всем стадиям развития *Ch. obtusidens* и устранить существующие неясности в таксономии этого вида.

С 1979 по 1981 г. мы изучали видовой состав, распределение и сезонную динамику бентофауны в зоне р. Латки, куда сбрасывает отходы сырзавод. Качественный состав донной фауны на этом сильноэвтрофированном участке реки крайне беден, преобладают хириномиды родов *Chironomus*, *Psectrotanypus* и олигохеты *Tubifex tubifex*. Но плотность хириномид здесь крайне высокая (до 98.4 тыс. экз./м²) и в десятки раз превышает таковую на сходных грунтах русла р. Волги [8]. Максимальная численность *Chironomus obtusidens* почти равна максимальной численности всех хириномид серых илов бывшего русла р. Волги. В мае 1979 г. половина численности хириномид приходилась на долю личинок *Ch. obtusidens*.

Для изучения сезонной динамики *Ch. obtusidens*, сроков вылета комаров, числа генераций обработано 56 количественных проб из р. Латки. Выведено свыше 100 самцов из личинок IV возраста. Для того чтобы выяснить возрастную изменчивость, проследили за развитием от яйца до половозрелых стадий 3 семей, просмотрели 50 личинок IV возраста.

Личинка IV возраста (рис. 1–5)

Длина тела 14.5–16.8 мм, длина головной капсулы 600–750 мкм, ширина 550–650 мкм. Гулярный склерит черный, фронтальный светлый. Антенны (185–193 мкм) в 3.2–3.8 раз короче головной капсулы. Кольцевой орган расположен в первой трети базального членика. AR = 1.7–2.0. Вооружение верхней губы характерное для рода. Верхнегубной гребень разделен приблизительно на 70 длинных волосовидных выростов. Количество зубцов в эпифарингеальном гребне варьирует от 12 до 15. Премандибула с 2 зубцами — более широким внутренним и более узким, с острой вершиной, наружным. Мандибула — со светлым нижним четвертым зубцом. Щупик максиллы (33.6–39.2 мкм) обычный для рода. Внутренний край максиллы с 2 хетоидами, один из которых бахромчатый, и 1 щетинкой.

Очень характерен ментум личинки: срединный зубец относительно узкий, по размеру почти равен ширине 2 первых боковых зубцов, четвертый боковой зубец короче и уже соседних, шестой четкий, хорошо обособленный.

Продольная штриховка вентроментальных пластинок занимает $\frac{1}{2}$ их высоты. По внутренней поверхности пластинок проходит ряд продольных бороздок.

VIII брюшной сегмент с прямыми, саблевидными, заостренными на конце вентральными отростками, превышающими длину задних подталкивателей.

Возрастная изменчивость. Нами впервые изучено строение личинок I–III возрастов. У личинок II возраста имеется более короткий и узкий, чем соседние, четвертый зубец ментума. У личинок III возраста появляются разветвленные гулярные щетинки и длинные заостренные вентральные отростки VIII сегмента. У личинок I возраста они не развиты, у личинок II возраста достигают половины длины подталкивателей, причем вершины их тупые. Ширина головной капсулы, ментум и индекс антенны у личинок

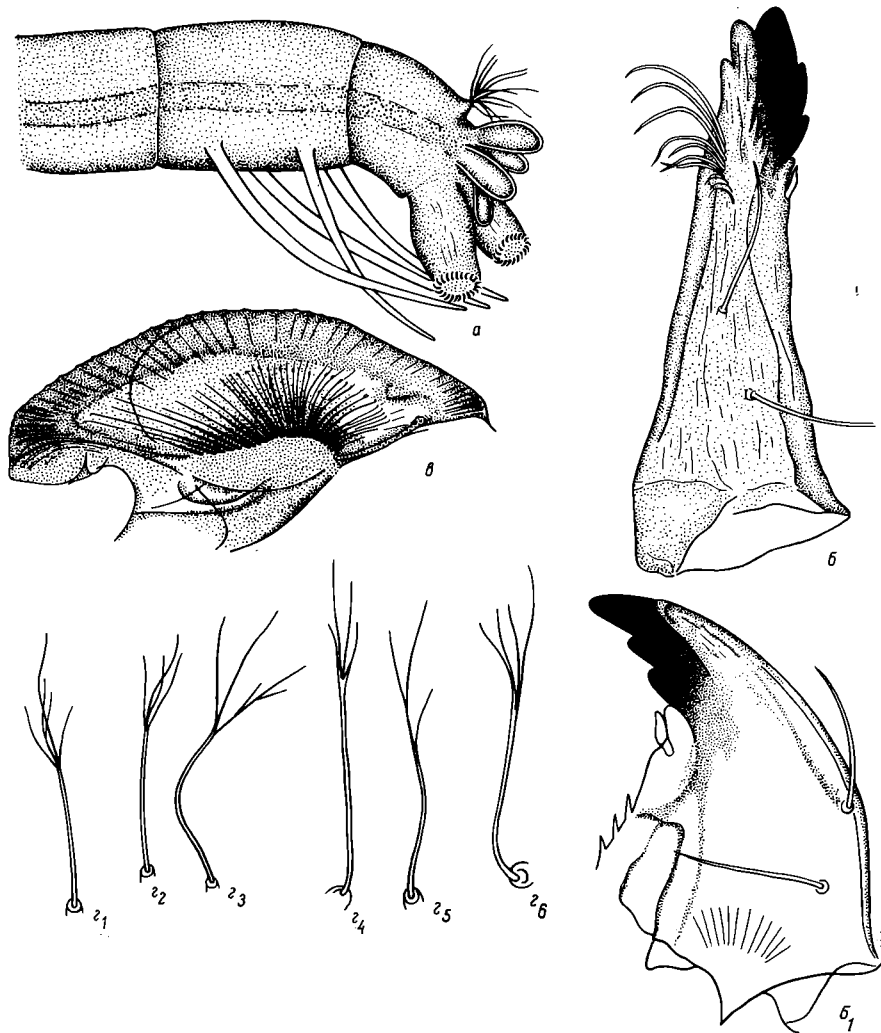


Рис. 1. Детали строения личинки *Chironomus obtusidens*.

а — задний конец тела; *б* — мандибула, вид спереди; *б₁* — то же, вид сбоку (внутренняя поверхность); *в* — вентроментальная пластинка; *з₁-з₆* — генальные щетинки.

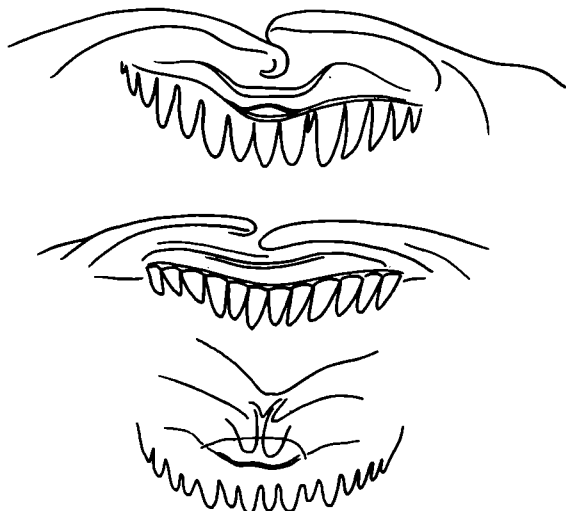


Рис. 2. Изменчивость количества зубов эпифарингеального гребня.

разного возраста изменяются по правилам, установленным ранее Н. С. Калугиной [2] для хирономид.

	Возраст личинки			
	I	II	III	IV
Ширина, мкм:				
головной капсулы	102	198	323	493
ментума	34	56	96	190
AR	0.4	0.7	1	1.7

З а м е ч а н и я. Диагноз личинки в основном соответствует установленному ранее [5; 7]. Кроме того, нами найдены новые признаки, характерные для этого вида: разветвленные в разной степени гулярные щетинки, относительно узкий срединный зубец ментума и бахромчатый хетоид максиллы.

Личинки *Ch. obtusidens* имеют характерные длинные заостренные отростки на VIII брюшном сегменте, благодаря чему они легко опознаются по общему габитусу под бинокулярном. Личинки с такими отростками обозначены Ленцем [13] как группа *fluviatilis*. По мнению Линдеберга и Видерхольма [15], для личинок с вентральными отростками типа *fluviatilis* половозрелые стадии неизвестны, а *Ch. obtusidens* имеет вентральные отростки типа *thummi*, в понимании Ленца. При этом они ссылаются на А. С. Константинова [3, 4], описавшего на самом деле метаморфоз какого-то другого вида. А. А. Линевиц и Э. А. Ербаева [5] также называют этот тип личинок по А. А. Черновскому [6] — *f.l. thummi*, но рисунок свидетельствует о принадлежности этих личинок к типу *fluviatilis*, в понимании Ленца [13].

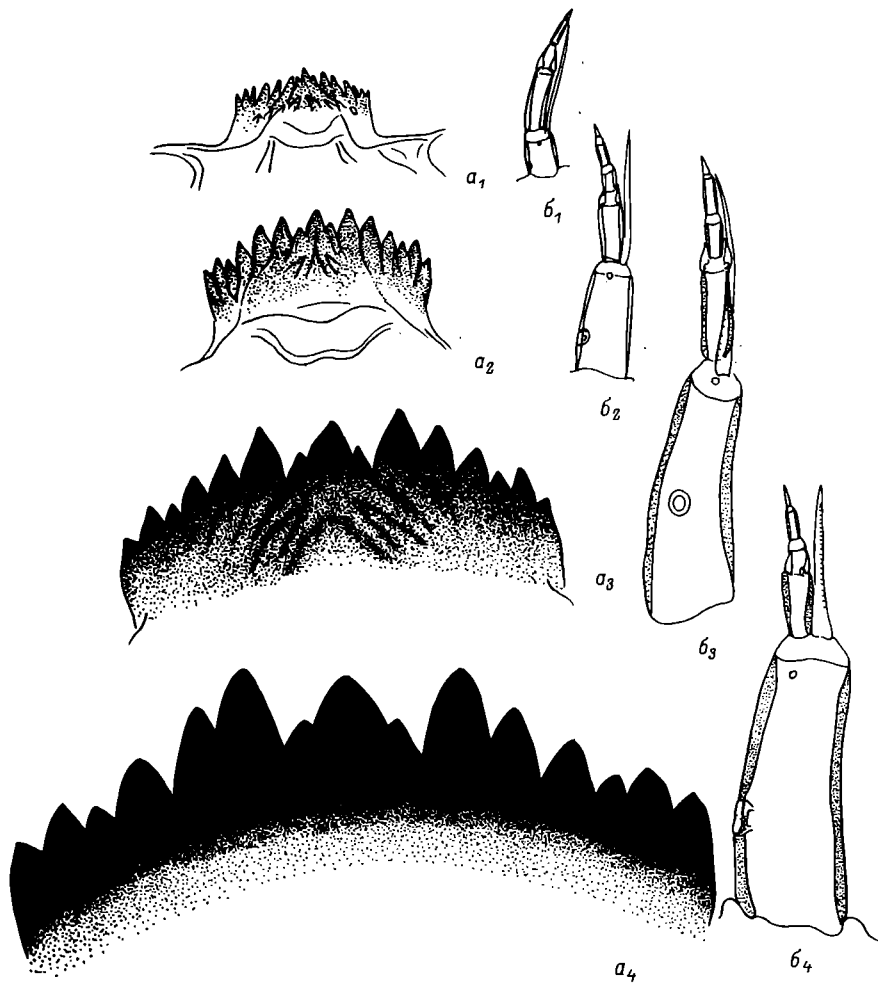


Рис. 3. Ментум (a_1 – a_4) и антенна (b_1 – b_4) личинок I–IV возрастов.
 a_1 , b_1 – I возраст; a_2 , b_2 – II возраст; a_3 , b_3 – III возраст; a_4 , b_4 – IV возраст.

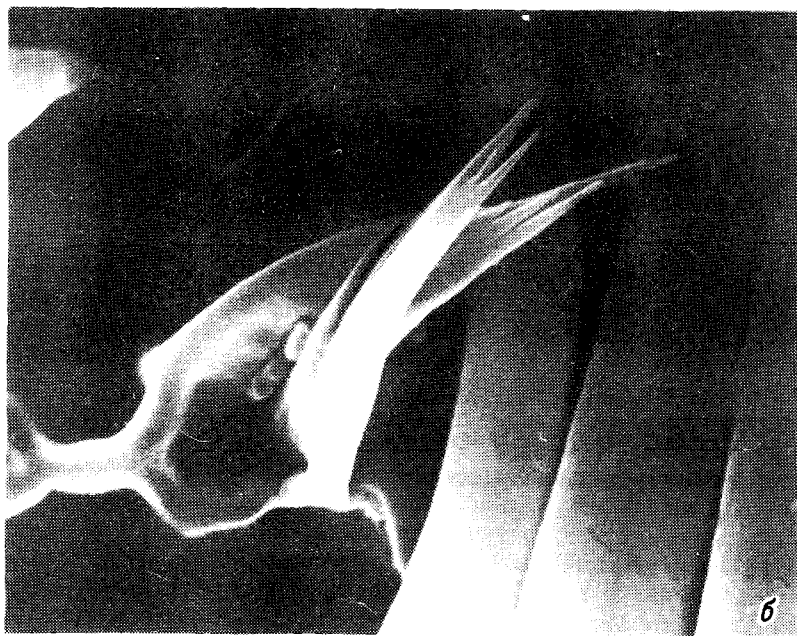
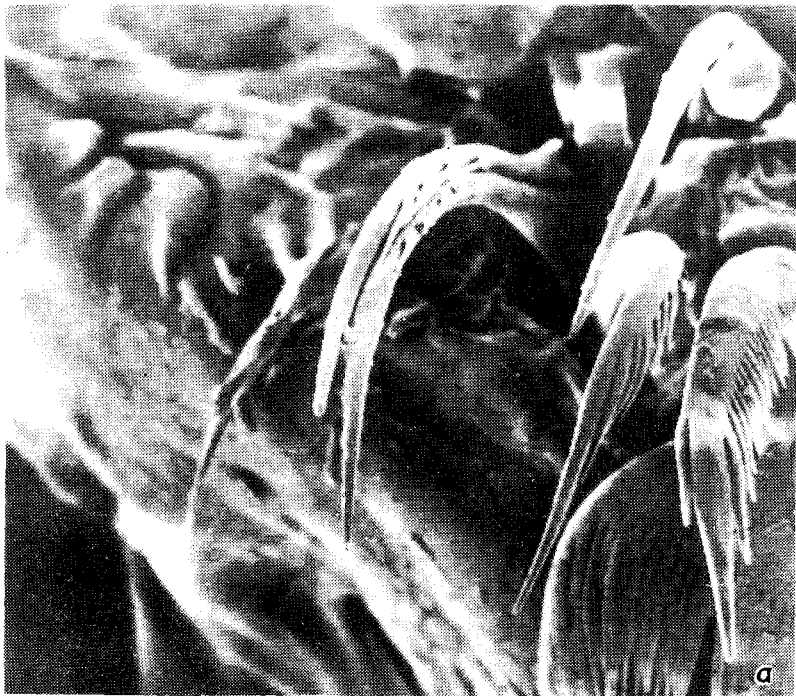


Рис. 4. Детали строения верхней губы.

a — участок верхней губы с щетинкой S_1 и хетоидами; *б* — малые бахромчатые хетоиды верхней губы; *в* — эпифарингеальный и верхнегубной гребни, хетоиды эпифаринкса.

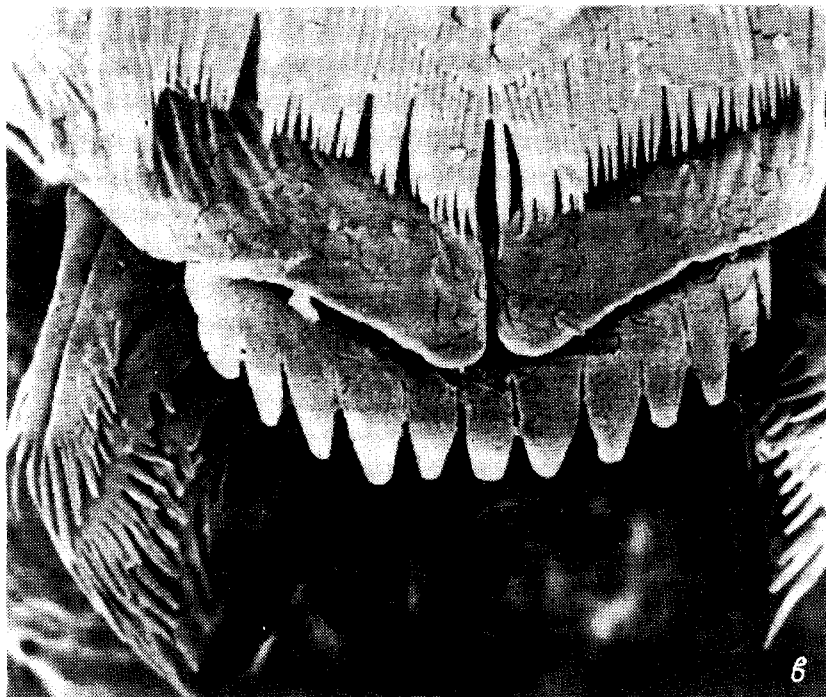


Рис. 4 (продолжение).

Куколка (рис. 6, 7)

Длина экзувия 9–9.6 мм. Задний край II тергита вооружен рядом изогнутых заостренных крючков. На II–VIII тергитах поля шипиков разной конфигурации. Боковые края V и VI тергитов усажены мелкими шипиками. Задние углы V–VII тергитов несут группы острых прямых шипиков разной длины. На V–VIII сегментах 4–4–4–5 полых латеральных щетинок. Шипы задних углов VIII сегмента заостренные, темные, состоят из 1–5 лопастей, обычно из 3. Длина анального плавника 552–600 мкм, ширина 600–612 мкм.

Самец (рис. 8, 9, e)

Голова и грудь темные. Мезонотальные полосы выделяются на общем фоне. Скутеллум коричневатый, $dc = 32–50$, $ac = 21–30$. Крыло светлое, г–м более темная, коричневая, брахиолум с 3–4 щетинками. Длина крыла 4.2–4.7 мм. Антенны светло-коричневого цвета, $AR = 3.6–4.7$. Размеры членников максиллярного щупика соответственно 70, 84, 263, 294, 364 мкм. Ноги желтовато-коричневые, за исключением более темно окрашенных членников лапки. Ta_{3-5} иногда темно-коричневые, t_1 близ сочленения с t_1

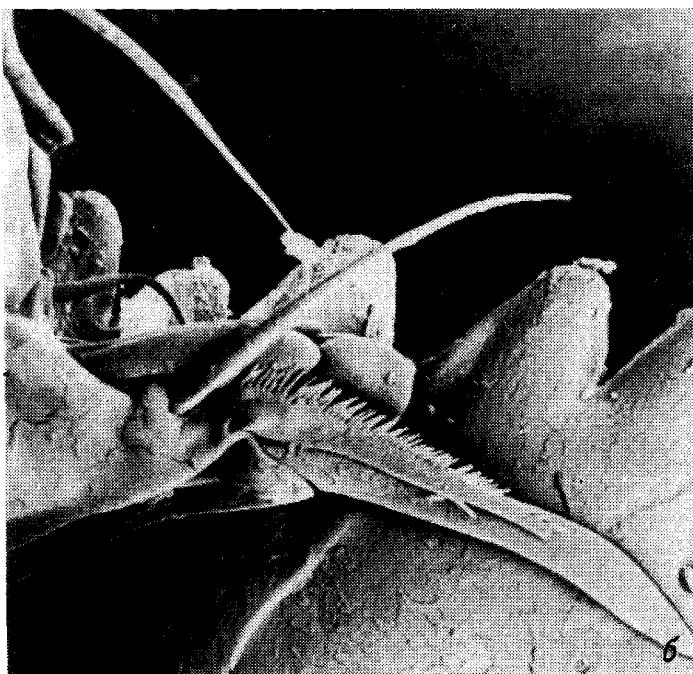
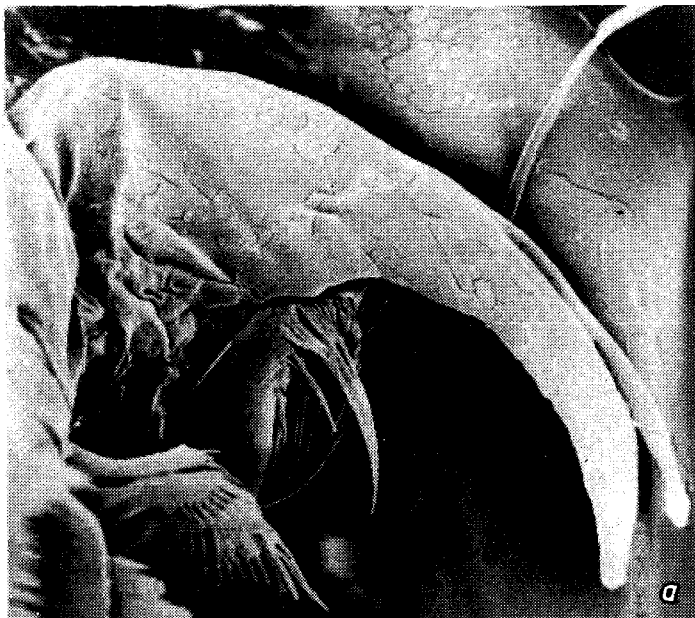


Рис. 5. Ротовой аппарат личинки.

а — премандибула; *б* — внутренний угол максиллы; *в* — участок ментума; *г* — вентроментальная пластинка изнутри.

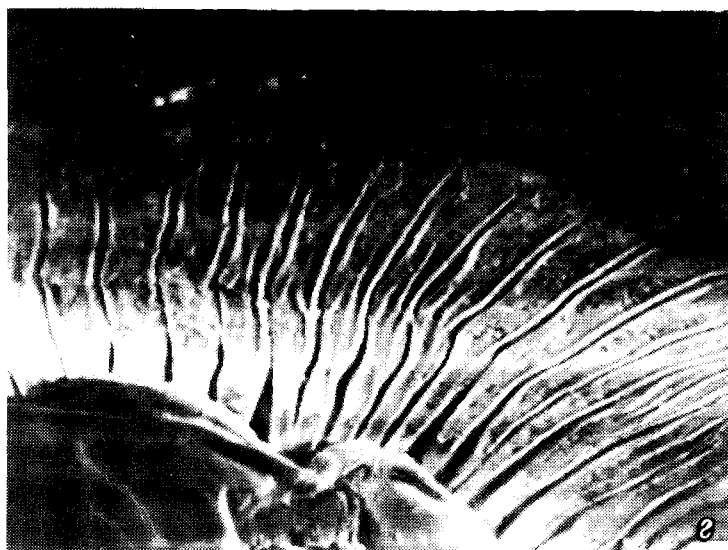
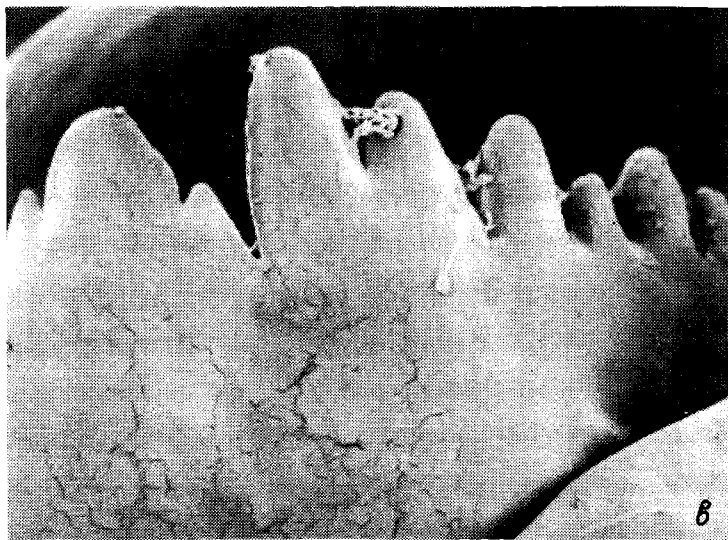


Рис. 5 (продолжение)

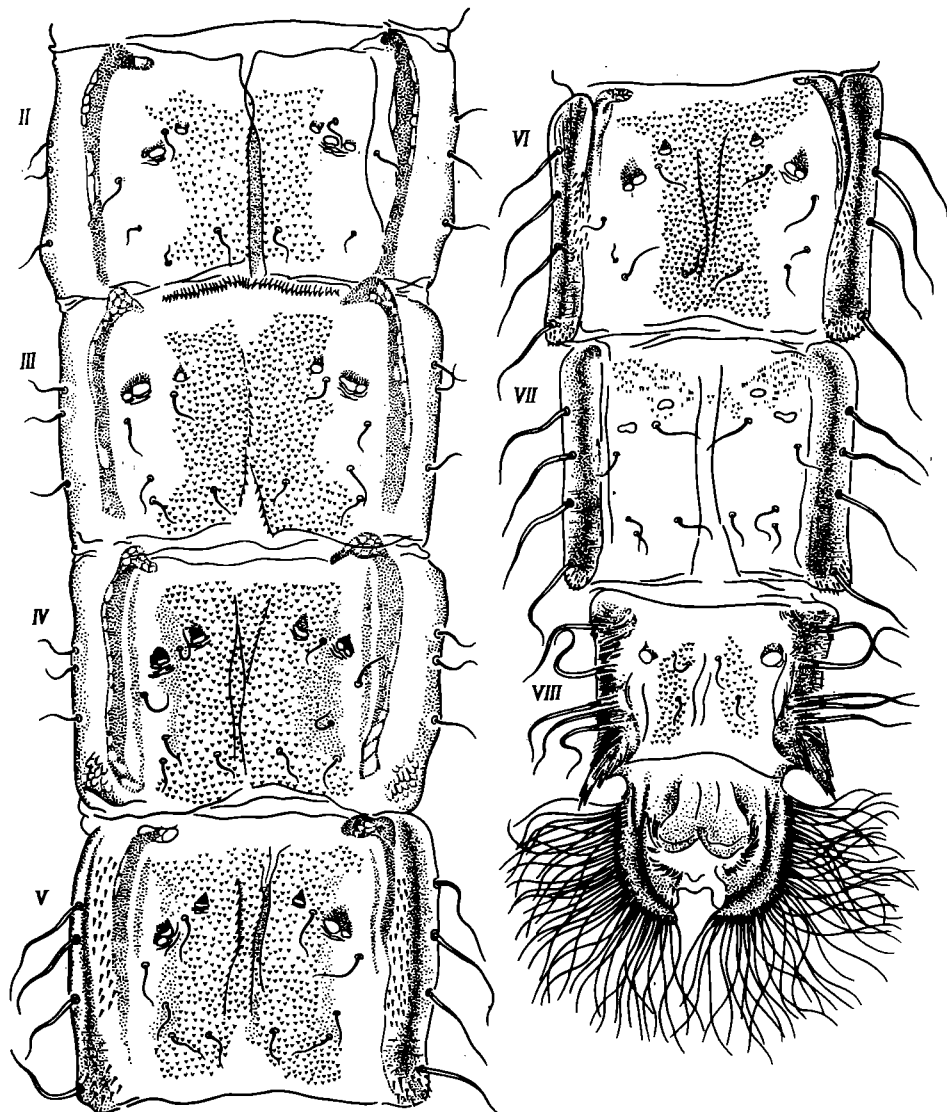


Рис. 6. Экзвий куколки, общий вид брюшка сверху.

Римские цифры – номера сегментов.

коричневого цвета. $LR = 1.3-1.5$, $BR = 3.3-4.0$. Чередующиеся темные и светлые участки на тергитах брюшка создают определенный рисунок. Тергиты коричневатые, вдоль средней линии тергита окраска интенсивнее, по дистальному краю его расположена более светлая полоса. Средние части стернитов по сравнению с краевыми участками окрашены темнее, причем интенсивность окрашивания возрастает дистально и седьмой стернит почти весь коричневый.

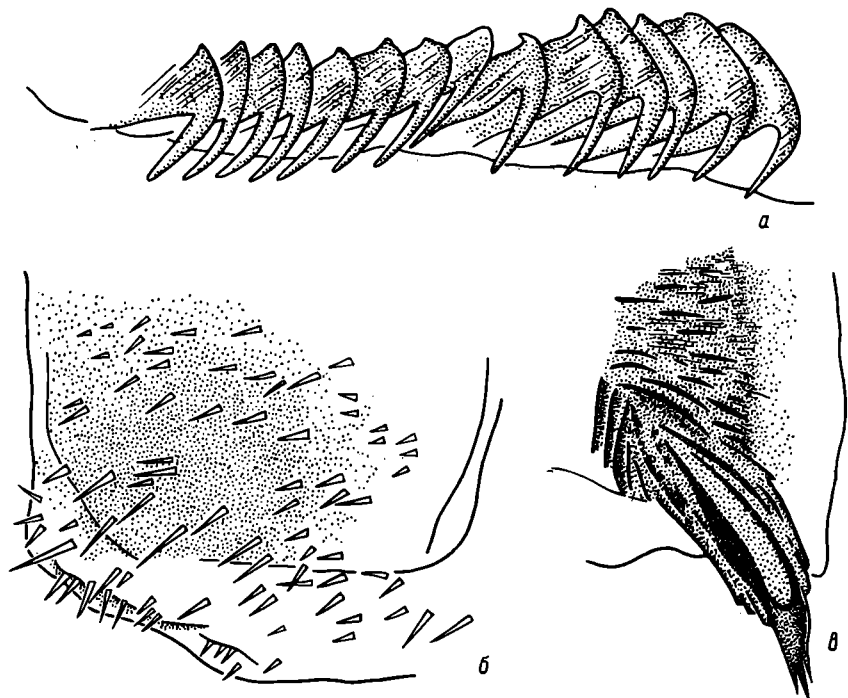


Рис. 7. Детали строения экзuvia куколки.

a — крючки заднего края II тергита; *б* — шипики задних углов V сегмента; *в* — задний угол VIII сегмента.

Анальный отросток довольно широкий и плоский. Длина его 140–162 мкм, ширина 67.2–95.2 мкм. Он равен или чуть шире нижних придатков (67.2–70.0 мкм). Верхние придатки бивнеобразные, обычно темнее других частей гениталий. Гоностиль по своему внутреннему краю слегка изогнут или почти прямой, по наружному краю он заметно выпуклый в проксимальной половине и довольно сильно сужен дистально. Число внутренних щетинок гоностилия варьирует от 5 до 7, чаще 5.

Замечания. На имеющемся большом материале мы проследили изменчивость деталей строения гениталий самцов. Оказалось, что ширина анального отростка, форма и окраска верхних придатков, число внутренних щетинок гоностилей варьируют в пределах популяции. Но вершина анального отростка никогда не бывает острой, она всегда закруглена. И если анальный отросток бывает шире нижних придатков, то не настолько, как это изображено у Штренице [16]. Можно предположить, что значительная ширина и заостренность анального отростка гениталий по Штренице — результат методики изготовления препарата: вываривание и сильное расплющивание. При изготовлении препаратов гениталий мы старались сохранить их естественное положение, накрывая их покровным стеклом через 2–3 ч после помещения в каплю жидкости Фора.

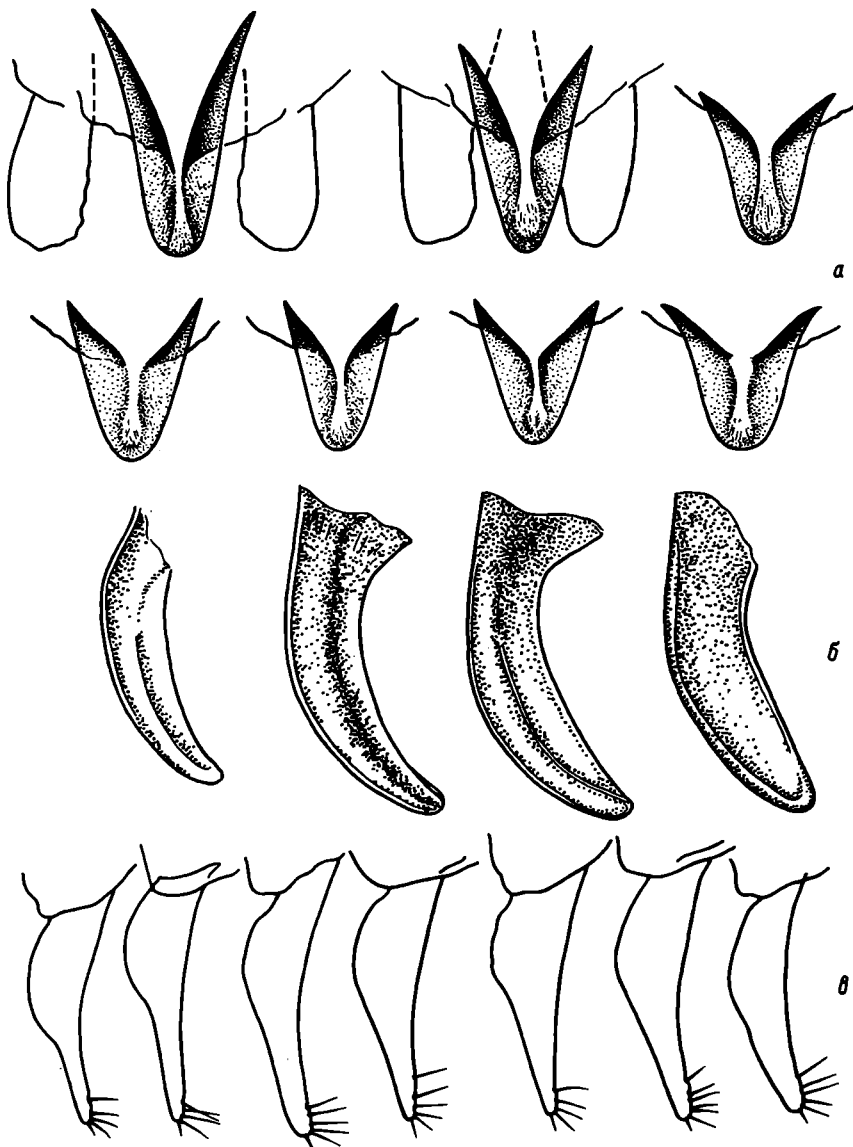


Рис. 8. Изменчивость анального отростка (а), верхних придатков (б) и гоностиля (в) самца.

Чтобы показать, насколько различались гениталии самцов, описанные различными авторами, считаем целесообразным привести ряд рисунков из соответствующих работ (рис. 9).

Биология

Генетически вид полициклический. Продолжительность развития одной генерации 30—45 сут. В р. Латке и Рыбинском водохранилище вид дициклический. Нами в лабораторных и природных условиях были исследованы сроки

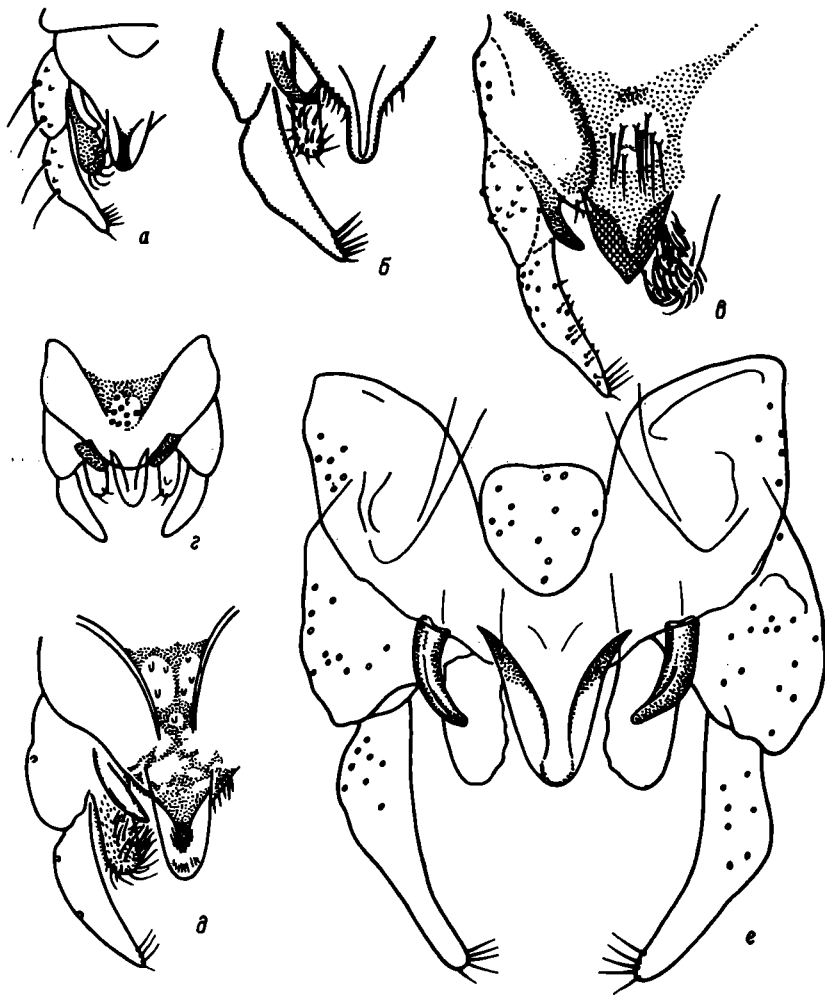


Рис. 9. Гениталии самцов.

а — по: [10]; б — по: [7]; в — по: [16]; г — по: [5]; д — по: [14]; е — гениталии самца из популяции Рыбинского водохранилища.

вылета и число генераций. Обычно вылет первой генерации, более обильный, происходит в мае; второй, менее многочисленный, происходит в июле. Иногда вылет комаров в природе почти полностью совпадает с наблюдаемым в лаборатории. Но сроки вылета могут задерживаться на 2–3 нед, что связано с низкими для вегетационного сезона температурами. Личинки — обитатели стоячих водоемов: озер, прудов, луж, болот [11].

По Ленцу [13], личинки с отростками типа *fluviatilis* найдены в Нижней Волге, Оке, Оби, Оudere, нами — в реках Латке, Мологе, в экспериментальных прудах и в прибрежье Рыбинского водохранилища.

Зимуют зрелые, готовые к окукливанию личинки, завершающие свое развитие вскоре после вскрытия реки.

1. Громов В. В. Список некоторых Tendipedidae р. Камы по трем фазам развития. — Изв. естеств.-науч. ин-та при Перм. гос. ун-те, 1951, т. 13, вып. 2–3, с. 119–136.
2. Калугина Н. С. О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae). — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1959, т. 9, с. 85–107.
3. Константинов А. С. К систематике рода *Chironomus* Meig. — Тр. Саратов. отд-ния Всесоюз. н.-и. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1956, т. 4, с. 155–191.
4. Константинов А. С. К систематике личинок комаров рода *Chironomus* Meig. — Зоол. журн., 1957, т. 36, с. 885–893.
5. Линевиц А. А., Ербаева Э. А. К систематике рода *Chironomus* Meig. из водоемов Прибайкалья и Западного Забайкалья. — Изв. Биол.-геогр. ин-та, 1971, вып. 25, с. 127–190.
6. Черновский А. А. Определитель личинок комаров сем. Tendipedidae (Chironomidae). Л., 1949, с. 1–185. (Определители по фауне СССР; Т. 31).
7. Шилова А. И. К систематике рода *Tendipes* (Diptera, Tendipedidae). — Энтомол. обозрение, 1958, т. 37, вып. 2, с. 434–451.
8. Шилова А. И. О сезонных изменениях численности и биомассы тендипедид в Рыбинском водохранилище. — Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. Л., 1960, № 6, с. 30–32.
9. Goetghebuer M. Chironomides de Belgique et specialement de la zone de Flandres. — Mem. Mus. hist. natur., 1921, vol. 8, N 4, p. 1–211.
10. Goetghebuer M. Tendipedidae (Chironomidae): Subfamilie Tendipedinae (Chironominae). — In: Lindner: Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 1937, Lief. 13 c (107), p. 1–49.
11. Fittkau E. J., Reiss F. Chironomidae. — In: Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1978, N 2, p. 404–440.
12. Keyl H.-G. Die cytologische Diagnostik der Chironomiden: II. Diagnosen der Geschwisterarten *Chironomus acidophilus* n. sp. und *Ch. uliginosus* n. sp. — Arch. Hydrobiol., 1960, Bd 57, S. 187–195.
13. Lenz F. Tendipedidae (Chironomidae). Subfamilie Tendipedinae (Chironominae): B. Die Metamorphose der Tendipedinae. — In: Lindner: Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 1954, Lief. 13 c (176), p. 139–161.
14. Pinder L. C. V. A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera). — Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ., 1978, vol. 1, 2, N 37, p. 1–169.
15. Lindeberg B., Wiederholm T. Notes on the taxonomy of European species of *Chironomus* (Diptera; Chironomidae). — Entomol. scand., 1979, suppl. 10, p. 99–116.
16. Strenzke K. Revision der Gattung *Chironomus* Meig. — Arch. Hydrobiol., 1959, Bd 56, H. 1/2, S. 1–42.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАКУШКОВЫХ РАКООБРАЗНЫХ (*OSTRACODA*) В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Первые сведения об остракодах Верхней Волги относятся к началу XX в. В. Клие [3] находил в районах городов Рыбинск, Углич, Дубна, Калинин *Cypridopsis vidua*, *Ilyocypris decipiens*, *Potamocypris variegata*, *Limnocythere inopinata*, *Cypridopsis parva*.

В 1940–1950 гг. при зарегулировании Верхней Волги были созданы Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища. Фауна остракод Рыбинского водохранилища впервые была исследована Л. А. Луферовой [6, 7]. Составленный ею список включает 30 видов, относящихся к 2 семействам.

Более детальное изучение видового состава и распределения остракод в водохранилищах Верхней Волги проведено нами в 1973–1980 гг.

Материал собирался весной, летом и осенью в обширных мелководьях право- и левобережной поймы, в устьях и руслах впадающих рек, многочисленных протоках и заливах, в открытых участках водохранилищ.

На Рыбинском водохранилище сборы велись на 12 стандартных станциях 1–2 раза в неделю в течение вегетационного периода и 1 раз в месяц зимой. Количественные пробы брали малым коробчатым дночерпателем системы Экмана–Берджа с площадью сечения $1/40 \text{ м}^2$ (при этом снимался 10-сантиметровый слой грунта), штанговым трубчатым дночерпателем с площадью захвата $1/250 \text{ м}^2$ (из колонки грунта также срезали верхнюю часть) и ведром, объемом 10 л.

В настоящем сообщении приводятся сведения о видовом составе и пространственном распределении остракод в 3 указанных водохранилищах. В общей сложности нами зарегистрировано 60 видов остракод, относящихся к 21 роду и 3 семействам (табл. 1). По обилию выделяется род *Candona*, насчитывающий 16 видов, или 25.4% от всех обнаруженных. В Рыбинском водохранилище этот род насчитывает 14 видов, или 26.9%, в Угличском – 13, или 28.5%, в Ивановском – 11, или 21.6%. Четыре рода представлены 7 видами, остальные – 1–3.

В водохранилищах найдено несколько редко встречающихся видов: в Рыбинском – *Scottia* sp., *Candona balatonica*, *C. hyalina*, *C. acuminata*, *Cyprina reptans*, в Ивановском – *C. balatonica*, *C. angulata*, в Угличском – *C. hyalina*, *C. acuminata*.

Видовое разнообразие

Рыбинское водохранилище. Остракоды представлены 52 видами, коэффициент видового сходства между различными плесами довольно высок и составляет 60.4–78% (табл. 1). По обилию видов выделяется наиболее

Т а б л и ц а 1

Видовой состав и распределение остракод в водохранилищах Верхней Волги

Вид	Рыбинское				Угличское			Ивановское		
	плес				участок			плес		
	Волж- ский	Молож- ский	Цент- ральный	Шексин- ский	верхний	средний	нижний	Волж- ский	Шошин- ский	Иваньков ский
<i>Ilyocypris bicipitata</i> (Koch.)	+	+	+	—	+	—	—	+	+	—
<i>I. gibba</i> (Ramd.)	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
<i>I. decipiens</i> Masi	+	+	+	—	+	+	+	+	—	—
<i>I. inermis</i> Kaufm.	—	—	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>I. bradyi</i> G. O. Sars	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Notodromas monacha</i> (O. F. Müller)	+	—	+	—	+	+	—	+	—	—
<i>Cypris marginata</i> (Straus)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cypris pubera</i> O. F. Müller	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+
<i>Eucypris crassa</i> (O. F. Müller)	+	—	+	—	—	+	+	—	+	+
<i>Eu. serrata</i> (G. W. Müller)	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. clavata</i> (Baird)*	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. virens</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eu. fuscata</i> (Jurine)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eu. affinis</i> (Fisch.)	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+
<i>Eu. pigra</i> (Fisch.)	—	—	—	+	—	+	—	+	—	—
<i>Dolerocypris fasciata</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Isocypris priomera</i> G. W. Müller	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+
<i>Heterocypris incongruens</i> (Ramd.)	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Stenocypris fischeri</i> (Lilljeborg)	+	—	+	—	—	+	+	+	+	+
<i>Herpetocypris reptans</i> (Baird)	+	—	+	—	—	+	+	—	+	+
<i>H. chevreuxi</i> (G. O. Sars)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scottia</i> sp.	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cypridopsis newtoni</i> Brady et Roberts.	+	+	+	+	—	+	+	—	+	—
<i>C. hartwigi</i> G. W. Müller	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+
<i>C. vidua</i> (O. F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. obesa</i> Brady et Roberts.	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
<i>C. orientalis</i> Bronst.	+	+	+	+	—	+	+	+	—	+

Т а б л и ц а 2
Встречаемость остракод, %

Вид	Водохранилище		
	Рыбинское	Угличское	Иваньковское
<i>Ilyocypris biplicata</i>	15.6(п)	4.7	5.5(п)
<i>I. gibba</i>	15.6	17.6	9.1
<i>I. decipiens</i>	18.7	13.0	10.3
<i>I. inermis</i>	—	1.2	—
<i>I. bradyi</i>	—	—	1.7
<i>Notodromas monacha</i>	21.8(п)	28.9	29.5(п)
<i>Cyprois marginata</i>	12.5	2.4	11.2(п)
<i>Cypris pubera</i>	43.7(п)	42.3	47.2(+)
<i>Eucypris crassa</i>	23.1(п)	1.2	2.7
<i>Eu. serrata</i>	4.0	1.2	2.7
<i>Eu. clavata</i>	—	—	—
<i>Eu. virens</i>	4.0	—	1.7
<i>Eu. fuscata</i>	28.1	22.3	44.4(+)
<i>Eu. affinis</i>	25.0	11.7	14.0
<i>Eu. pigra</i>	4.0	—	8.3
<i>Dolerocypris fasciata</i>	67.5(+)	57.5(п)	86.3(+)
<i>Isocypris priomera</i>	31.2(п)	14.1	24.1
<i>Heterocypris incongruens</i>	9.3(п)	4.7	3.4
<i>Stenocypris fischeri</i>	12.5	2.4	19.4(п)
<i>Herpetocypris reptans</i>	9.3	2.4	6.8
<i>H. chevreuxi</i>	—	—	4.4
<i>Scottia</i> sp.	4.0	—	—
<i>Cypridopsis newtoni</i>	28.1	7.0	5.1
<i>C. hartwigi</i>	25.0	2.4	5.2
<i>C. vidua</i>	96.0(+)	97.6(+)	96.5(+)
<i>C. obesa</i>	—	1.2	2.2
<i>C. orientalis</i>	31.2	9.4	9.1
<i>Potamocypris smaragdina</i>	31.2	2.4	5.1
<i>P. variegata</i>	31.2	11.7	10.3
<i>Cyclocypris ovum</i>	62.5(+)	64.7(+)	94.1(+)
<i>C. laevis</i>	93.7(+)	78.8(+)	74.1(+)
<i>C. globosa</i>	15.6	1.2	5.5
<i>Cypria exsculpta</i>	34.3	14.1(п)	13.6(п)
<i>C. ophthalmica</i>	36.2	14.1	34.1
<i>C. lacustris</i>	25.0	2.4	22.7
<i>C. curvifurcata</i>	31.2(п)	28.8(п)	19.0(п)
<i>C. reptans</i>	4.0	—	1.7
<i>Physocypris fadeevi</i>	37.5	25.8	53.4
<i>Candona rostrata</i>	40.6(+)	28.9	56.1(+)
<i>C. stagnalis</i>	12.5	—	—
<i>C. candida</i>	40.6(+)	25.8	13.6
<i>C. protzi</i>	12.0	7.0	2.7
<i>C. pratensis</i>	6.2	4.7	—
<i>C. weltneri</i>	8.0	2.4	—
<i>C. parallela</i>	32.0	4.7	5.5
<i>C. crispata</i>	62.5(+)	22.3	53.4(+)
<i>C. fabaeformis</i>	25.0	2.4	44.4

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Водохранилище		
	Рыбинское	Угличское	Иваньковское
<i>Candona holzkampfi</i>	25.0	8.2	36.1
<i>C. caudata</i>	25.0	7.0	14.0
<i>C. compressa</i>	18.5	1.2	9.1
<i>C. balatonica</i>	12.5(п)	—	1.7
<i>C. angulata</i>	—	—	2.7
<i>C. hyalina</i>	6.2	2.4(п)	—
<i>C. acuminata</i>	6.2(п)	2.4(п)	—
<i>Candonopsis kingslei</i>	—	—	8.3(п)
<i>Darwinula stvensoni</i>	23.1	4.8	22.7
<i>Cytherissa lacustris</i>	15.6	—	—
<i>Limnocythere relictа</i>	—	2.4	11.1
<i>L. sancti-patricii</i>	28.1	42.3	38.0
<i>L. inopinata</i>	70.5(+)	53.0(+)	58.6(+)

Примечание. В скобках „+” — повсеместные и многочисленные, „л” — локальные, но многочисленные.

детально обследованный Волжский плес, в котором зарегистрировано 48 видов, или 92.3% от всех обнаруженных.

Повсеместно встречаются и наиболее многочисленны *Dolerocypris fasciata*, *Cypridopsis vidua*, *Cyclocypris laevis*, *Candona rostrata*, *C. crispata*, *C. candida*, *Limnocythere inopinata*. Многочисленны, но приурочены к определенным биотопам *Cypris pubera*, *Heterocypris incongruens*, виды рода *Eucypris*, обитающие в зарастающих мелководьях, и *Isocypris priomena*, распространенные в полузащищенной литорали, лишенной растительности (табл. 2). К редким, с низким процентом встречаемости, относятся 10 видов. Остальные виды малочисленны.

Угличское водохранилище. Сведения о фауне остракод этого водоема приводятся впервые. В настоящее время в нем зарегистрировано 49 видов (табл. 1). Наибольшее число (44 вида, или 89.8%) обнаружено в среднем участке водоема, наименьшее — в узком верхнем участке.

Повсеместно и в массе встречаются *Cypridopsis vidua*, *Cyclocypris laevis*, *Limnocythere inopinata*, *Candona rostrata*. Многочисленны также *Dolerocypris fasciata* (57.5%), *Candona crispata*, *C. candida* (22.3 и 25.8% соответственно). *C. hyalina*, *C. acuminata*, *Cypria exsculpta* обитают в сильно заросших протоках с глубинами до 3 м, богатых отмершей растительностью. К редким относятся 13 видов, остальные обычны, но малочисленны (табл. 2).

Иваньковское водохранилище. Сведения о фауне остракод приводятся впервые. За период исследования обнаружен 51 вид (табл. 1). Наибольшее видовое разнообразие отмечено в Иваньковском плесе — озерном участке водохранилища, характеризующемся обилием заливов, островов и изолированных мелководий, заросших прибрежно-водной растительностью [8]. Здесь зарегистрировано 43 вида, или 84.3% от всего видового состава.

Повсеместно в литорали доминируют *Cypris pubera*, *Eucypris fuscata*, *Dolerocypris fasciata*, *Cypridopsis vidua*, *Cyclocypris ovum*, *Candona crispata*. Частота встречаемости *Notodromas monacha*, *Cypris marginata*, *Stenocypris*

Таблица 3

Коэффициент общности видового состава остракод
между водохранилищами

Водоем	Общие виды	Коэффициент видового сходства, %
Рыбинское—Угличское	45	80.3
Рыбинское—Иваньковское	46	80.7
Угличское—Иваньковское	43	75.4
Средняя величина	45	78.8

fischeri, *Candonopsis kingslei* невелика, но численность их в местах обитания значительна. Многочисленны также *Cyclocypris laevis*, *Candona rostrata*, *Limnocythere inopinata*. К единичным и редким относятся 14 видов, остальные обычные, но малочисленны (табл. 2).

В целом видовой состав остракод в водохранилищах Верхней Волги сходен. Достаточно сказать, что коэффициент видового сходства составляет около 80% (табл. 3). Из 60 видов общими для всех водохранилищ являются 45 видов, а доминирующими только 6 (*Cypris pubera*, *Dolerocypris fasciata*, *Cypridopsis vidua*, *Cyclocypris laevis*, *Candona rostrata*, *Limnocythere inopinata*). Вместе с тем каждому водохранилищу, как указано выше, присущи свои доминирующие формы. Их численное соотношение и характер распределения по водоемам различаются.

Распределение

Существенное влияние на распределение животных оказывают степень зарастания водоемов, глубина и тип грунта (табл. 4). В зависимости от этих факторов выделяются 4 зоны обитания остракод (табл. 5).

Таблица 4

Соотношение грунтов и площадь зарастания, %

Водоем	Грунт						Макро- фиты	Площадь зараста- ния	Литера- турный источ- ник
	почва	ил	песча- ный или серый ил	или- стый песок	песок	торфя- нистый ил			
Рыбинское	5	5	40	—	42	8	—	1.3	[2]
Угличское	19	—	64	—	17	—	—	5.0	[5]
Иваньковское	41	45	—	10	—	—	4	24.0	[4]

I. Сильно зарастающая зона с глубинами 0.1—0.7 м и 0.7—1.5 м и грунтами различного типа. Здесь найдено 57 видов остракод (табл. 5). Весной и в начале лета по численности доминируют фитофилы, питание и размножение которых тесно связаны с высшей водной растительностью. Это большинство видов рода *Eucypris*, *Dolerocypris fasciata* и *Cypris pubera*. Осенью встречаются фитопелофильные *Candoninae* (табл. 6). В течение всего вегетационного периода в зарастающей зоне многочислен эвритермный рачок *Cypris*

dopsis vidua, составляющий в среднем 24–36.5 % (табл. 7). Абсолютная численность остракод в этой зоне значительна — от 30 тыс. до 1 млн. экз./м², биомасса — от 1 до 30 г/м². Сходные величины наблюдаются и в Днепровском водохранилище [1].

II. Полузащищенная, малозарастающая зона с глубинами 0.1–3 м и заиленными или слабозаиленными песками. Здесь обнаружено 36 видов, или 61 % (табл. 5). Более 25 % весенне-летней численности приходится на долю *Dolerocypris fasciata* и столько же на долю *Cypridopsis vidua*. Сопутствуют им *Isocypris priomera*, виды рода *Potamocypris*, *Limnocythere inopinata* (Рыбинское водохранилище); *Notodromas monacha* и различные виды рода *Ilyocypris* (Иваньковское, Угличское водохранилища). Осенью продолжает доминировать широко распространенный *Cypridopsis vidua* и увеличивается плотность *Limnocythere inopinata*. Из табл. 6 видно, что в Иваньковском водохранилище *L. inopinata* во II зоне не играет заметной роли. Общая численность рачков за период исследований колеблется от 10 до 70 тыс. экз./м², биомасса составляет 0.3–2.8 г/м².

В многоводные годы, когда заливаются обширные участки суши, различие в видовом составе зарастающей и слабозарастающей зон невелико; в годы с низким уровнем оно ниже, чем в обычные.

III. Открытая литоральная с глубинами 0.1–4.5 м и преимущественно песчаными грунтами зона. Она подвержена действию ветров. Для прибойных участков характерна погруженная и полупогруженная растительность (преимущественно рдесты), а также редкие куртины камыша озерного. Грунты большей частью песчаные, либо илесто-песчаные, иногда глинистые или каменистые. В открытой литорали обнаружено 19 видов ракушковых, или 32.2%.

В Рыбинском и Угличском водохранилищах доминируют *L. inopinata* и *Cypridopsis vidua*, в Иваньковском — *Candona crispata*, *Limnocythere inopinata* и им сопутствует *Cypridopsis vidua*. Кроме того, в открытой литорали заметную роль играют *Cypria curvifurcata*, *Potamocypris smaragdina*, предпочитающие открытую слабозаиленную песчаную зону. На илистом грунте на глубине 1.5–2.5 м, особенно в Иваньковском водохранилище, доминирующим видом сопутствует *Darwinula stevensoni*. В среднем численность остракод в открытой литорали составляет 2–7 тыс. экз./м², биомасса — 0.1–0.3 г/м².

IV. Открытая литораль и русловые участки с глубинами 5–15 м. Видовой состав остракод на глубинах 3–8 м беден, а плотность в течение всего года невелика. В Рыбинском водохранилище преобладают *Cytherissa lacustris* и *Limnocythere sancti-patricii*; в Угличском кроме *L. sancti-patricii* встречается *Cypria curvifurcata*; в Иваньковском доминируют виды рода *Candona*, *Physocypris fadeevi* и *Darwinula stevensoni*. Численность животных в этой зоне составляет 0.5–4.5 тыс. экз./м².

На тех же глубинах, но в русловых участках рек, впадающих в водохранилища и имеющих мягкие илистые грунты, численность несколько выше. Доминируют здесь *Candoninae*. За пределами литоральной зоны, на глубинах более 8 м, численность остракод в Рыбинском и Угличском водохранилищах не превышает 500 экз./м², в Иваньковском по руслам притоков — до 1500 экз./м².

Таблица 5
Видовой состав остракод в различных типах литорали

Вид	I зона			II зона			III зона			IV зона		
	Водохранилище											
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Ilyocypris gibba</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. buplicata</i>	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. decipiens</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>I. bradyi</i>	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>I. inermis</i>	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notodromas monacha</i>	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cyprois marginata</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Cypris pubera</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eucypris crassa</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. serrata</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. virens</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. fuscata</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. affinis</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. pigra</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eu. clavata</i>	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Dolerocypris fasciata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	—
<i>Isocypris priomera</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>Heterocypris incongruens</i>	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stenocypris fischeri</i>	+	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Herpetocypris reptans</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. chevreuxi</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Scottia</i> sp.	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cypridopsis vidua</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. newtoni</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. hartwigi</i>	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>C. obesa</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. orientalis</i>	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Pharmaceuticals

Примечание. Здесь в табл. 7 водохранилища: 1 —

Таблица 6

Процентное соотношение доминирующих видов в разные сезоны
в водохранилищах Верхней Волги

Таксон	I зона			II зона			III зона		
	VI	VII	IX	VI	VII	IX	VI	VII	IX
Рыбинское водохранилище									
Cyprinae									
<i>Isocypris</i> , <i>Eucypris</i> , <i>Cypris</i> , <i>Dolerocypris</i> , <i>Notodromas</i> , <i>Potamocypris</i> , <i>Pyocypris</i> , <i>Stenocypris</i>	41.3	19.2	5.6	36.0	20.1	11.4	17.2	12.8	11.2
<i>Cypridopsis</i>	25.7	47.1	36.8	31.0	30.1	21.2	28.7	32.8	23.5
Всего	67.0	66.3	42.4	67.0	50.2	32.6	45.9	45.6	34.7
Candoninae									
<i>Cyclocypris</i>	10.0	16.6	36.8	8.3	10.2	16.8	—	—	2.2
<i>Candona</i> , <i>Cypria</i>	15.0	12.2	17.5	13.2	16.3	34.0	16.1	9.8	9.4
Всего	25.0	28.8	54.3	21.5	26.5	50.8	16.1	9.8	11.6
Cytheridae									
<i>Limnocythere</i>	5	1.9	1.3	7.5	21.3	15.6	30.0	40.6	50.7
Прочие	3.0	3.0	2.0	4.0	3.0	2.0	8.0	5.0	4.0
Угличское водохранилище									
Cyprinae									
<i>Notodromas</i> , <i>Cypris</i> , <i>Eucypris</i> , <i>Pyocypris</i> , <i>Dolerocypris</i> , <i>Isocypris</i>	40.2	27.0	2.0	36.5	16.7	2.7	13.9	20.1	2.0
<i>Cypridopsis</i>	16.8	33.6	21.6	23.4	43.7	51.6	24.7	43.8	13.4
Всего	57.0	60.6	23.6	59.9	60.4	54.3	38.6	63.9	15.4
Candoninae									
<i>Cyclocypris</i>	28.0	22.2	23.0	14.0	11.8	15.7	14.7	6.1	15.6
<i>Candona</i> , <i>Cypria</i>	10.0	14.2	40.0	13.1	13.5	7.2	19.9	9.4	19.7
Всего	38.0	36.4	63.0	27.1	25.3	22.9	34.6	15.5	35.3
Cytheridae									
<i>Limnocythere</i>	—	1.0	10.4	9.0	12.3	20.8	20.8	14.6	48.3
Прочие	5.0	2.0	3.0	4.0	2.0	2.0	6.0	6.0	1.0
Иваньковское водохранилище									
Cyprinae									
<i>Notodromas</i> , <i>Eucypris</i> , <i>Cypris</i> , <i>Dolerocypris</i> , <i>Isocypris</i>	50.2	12.4	1.2	30.9	15.6	—	11.6	7.0	—
<i>Cypridopsis</i>	14.5	46.4	29.4	26.0	45.5	32.5	3.0	38.5	20.0
Всего	64.7	58.8	30.6	56.9	61.1	32.5	14.6	45.5	20.0
Candoninae									
<i>Cyclocypris</i>	7.6	14.9	26.4	21.8	14.4	34.4	15.4	5.1	10.0
<i>Candona</i> , <i>Cypria</i>	12.6	11.0	21.4	18.7	17.6	22.8	60.0	30.7	10.0
Всего	20.2	25.9	47.8	40.5	32.0	57.2	75.4	35.8	20.0
Cytheridae									
<i>Limnocythere</i>	10.1	12.3	7.6	0.6	3.9	7.3	4.0	16.7	55.0
Прочие	5.0	3.0	4.0	2.0	3.0	3.0	6.0	2.0	5.0

Таблица 7

Среднегодовые изменения численности доминирующих видов остракод
верхневолжских водохранилищ, %

Род	I зона			II зона			III зона		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Cyprinae									
<i>Hyocypris, Eucypris, Cypris,</i> <i>Dolerocypris, Notodromas,</i> <i>Isocypris, Potamocypris</i>	22.0	23.1	21.3	22.5	18.6	15.5	13.7	12.0	6.2
<i>Cypridopsis</i>	36.5	24.0	30.1	27.4	39.6	34.7	28.3	27.3	20.5
Всего	58.5	47.1	51.4	49.9	58.2	50.2	42.0	39.3	26.7
Candoninae									
<i>Cyclocypris</i>	21.1	24.4	16.3	11.8	13.8	23.5	0.7	12.1	10.2
<i>Cypria, Candona</i>	14.9	21.4	15.0	21.2	11.3	19.7	11.8	16.3	33.6
Всего	36.0	45.8	31.3	33.0	25.1	43.2	12.5	28.4	43.8
Cytheridae									
<i>Limnocythere</i>	2.7	3.8	13.3	14.8	14.0	3.9	40.4	27.9	25.2
Прочие	2.8	3.3	4.0	2.3	2.7	2.7	5.1	4.4	4.3

Таблица 8

Показатели численности (над чертой, тыс. экз./м²) и биомассы (под чертой, г/м²)
остракод в различных зонах Рыбинского водохранилища в 1980 г.

Показатели	I зона	II зона	III зона	IV зона
Среднегодовые	<u>37.0</u>	<u>6.7</u>	<u>7.3</u>	<u>0.5</u>
	0.910	0.200	0.300	0.01
Летние	<u>64.5</u>	<u>12.6</u>	<u>13.0</u>	<u>0.9</u>
	0.910	0.250	0.327	0.016

Таблица 9

Средняя численность и биомасса остракод в водохранилищах
в июне 1977 г.

Тип побережья	Рыбинское	Угличское	Иваньковское
Закрытое	<u>24.2</u>	<u>26.4</u>	<u>47.3</u>
	0.6	0.7	1.1
Открытое	<u>3.5</u>	<u>3.7</u>	<u>4.9</u>
	0.2	0.2	0.3

Таким образом, фауна ракушковых ракообразных в водохранилищах Верхней Волги состоит из комплекса озерно-речных форм, появившихся в водохранилищах после зарегулирования Волги. На примере одного из видов (*Cypridopsis vidua*) показано тяготение остракод к прибрежным участкам водохранилищ и защищенным мелководьям (рис. 1–3).

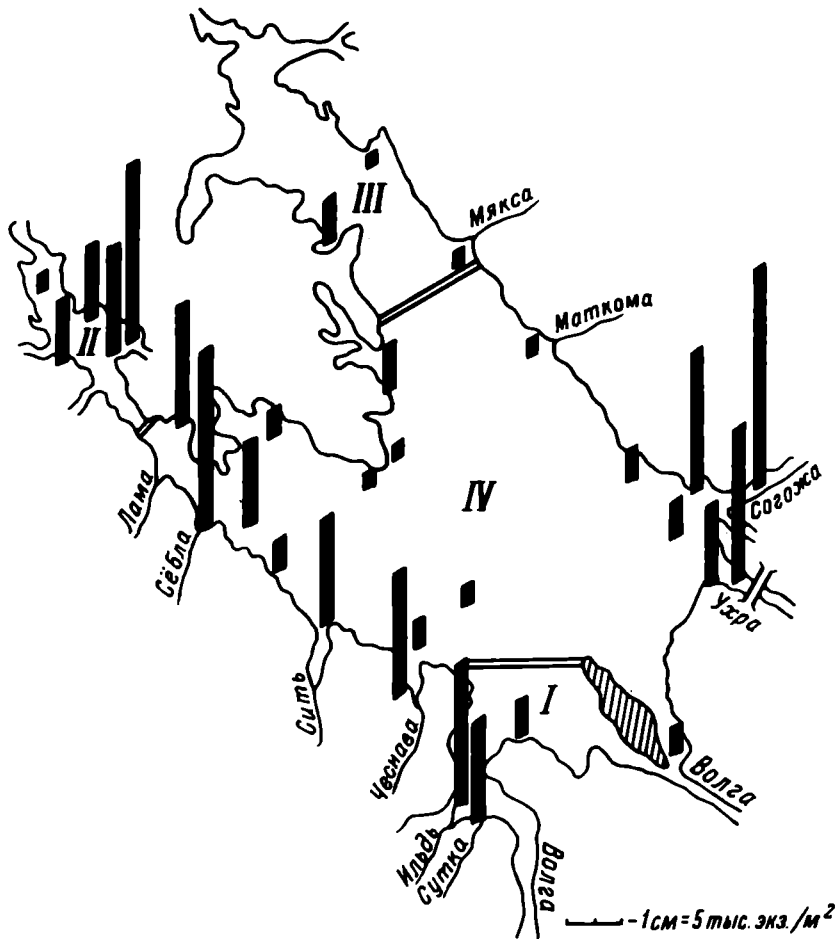


Рис. 1. Распределение *Cypridopsis vidua* в Рыбинском водохранилище (июль, 1977 г.).
Плеса: I – Волжский, II – Моложский, III – Шекснинский, IV – Центральный.

Среднегодовая численность остракод в различных зонах литорали Рыбинского водохранилища заметно колеблется и в среднем составляет около 13 тыс. экз./м², биомасса – 0.35 г/м² (табл. 8).

Основная масса ракушковых ракообразных приурочена к прибрежной зоне, где их численность в 5–10 раз превышает таковую открытых частей водохранилищ (табл. 9).

Общая численность определяется доминирующими видами. Весной и летом преобладает подсем. Cyprinae, осенью – подсем. Candopinae и сем. Cytheridae. Но массовые виды распределены крайне неравномерно. Условно выделены комплексы видов, приуроченных к определенным типам грунтов, – псаммо-, пело-, фитофильные. На песке найдено 9 видов, или 15.2%, преобладают *Limnocythere inopinata*, *L. sancti-patricii*, *Cytherissa lacustris*. К пелофилам относится большинство рачков – 45 видов, или 76.2%, с доминированием родов *Cyclocypris*, *Candona*. Типичными зарослевыми явля-

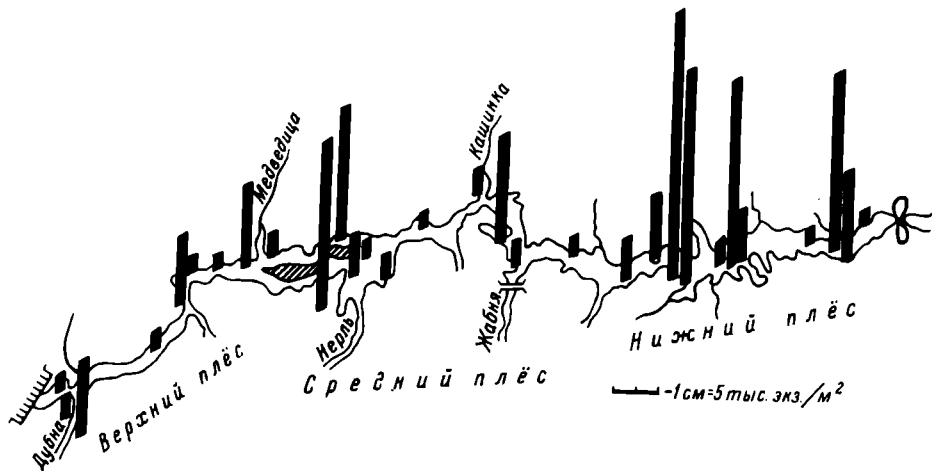


Рис. 2. Распределение *Cypridopsis vidua* в Угличском водохранилище (июль, 1977 г.).

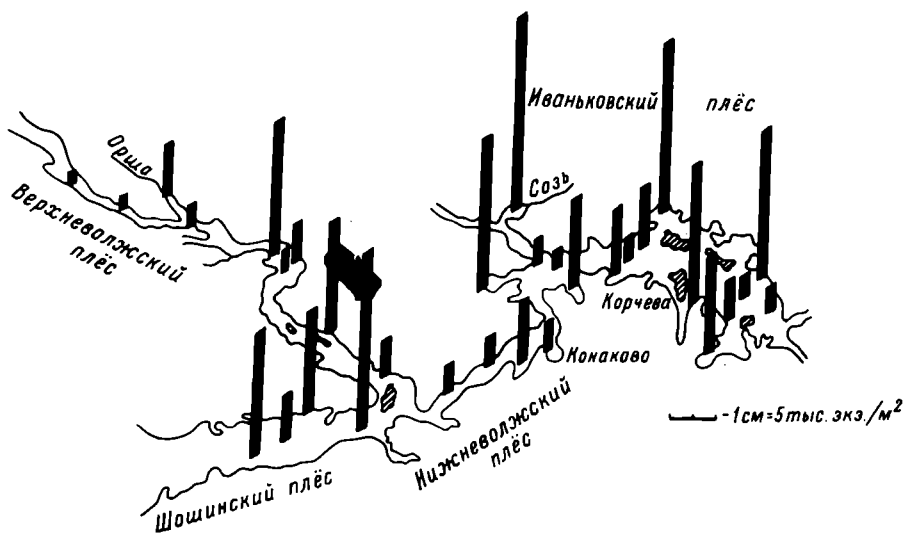


Рис. 3. Распределение *Cypridopsis vidua* в Ивановском водохранилище (июль, 1977 г.).

ются *Cypris pubera*, виды рода *Eucypris*, *Dolerocypris* и другие, в прибрежной зоне преобладающие по численности и биомассе (более 90%) и составляющие 15% от общего числа видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бузакова А. М. Распределение микрозообентоса и придонного зоопланктона по биотопам Днепровского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 2, с. 46—48.
2. Законнов В. В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981, № 51, с. 68—72.

3. *Клие В.* К изучению пресноводных остракод России. — В кн.: Работы волжск. биол. станции. Саратов, 1923, т. 7, № 1–2, с. 58–67.
4. *Курдин В. П.* Грунты Иваньковского водохранилища. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1961, вып. 4 (7), с. 328–346.
5. *Курдин В. П.* Условия формирования грунтового комплекса Угличского водохранилища. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. М.; Л., 1963, вып. 5 (8), с. 322–329.
6. *Луферова Л. А.* К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 76–81.
7. *Луферова Л. А.* Список остракод. — В кн.: Рыбинское водохранилище. Л., 1972, с. 326–327.
8. *Экзерцев В. А.* Зарастание литорали волжских водохранилищ. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963, с. 15–29.

ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ И ВИДОВ РОДА *PSECTROCLADIUS* KIEFF. (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

В фауне хирономид Европы [17] насчитывается 50 видов рода *Psectrocladius* Kieff. Из них 6 (LPI ♂♀) известны для подрода *Allopsectrocladius* Wülker, 1 (PI ♂♀) — *Mesopsectrocladius* Laville, 1 (PI ♂♀) — *Monopsectrocladius* Wülker и 42 вида (для 16 известен метаморфоз, остальные 26 описаны по имаго) — *Psectrocladius* s. str. Wülker. В фауне СССР из 50 европейских видов известны 7 [1, 3–12]. 8 видов в СССР описаны как новые [2, 4, 5, 7] и в лимнофауне Европы не учтены [17].

В существующих сводках по ортокладиниам Палеарктики определительные таблицы видов *Psectrocladius* даны разрозненно, по 1 или 2 стадиям развития [9–11, 13–16, 18–21, 23, 26, 27]. Следует отметить, что в определительных таблицах, составленных для личинок и куколок [9–11, 15, 26, 27], часто под одной тезой указывается группа видов (от 2 до 5). Наши исследования [3–6] показали, что, хотя некоторые виды морфологически очень сходны, все же имеются тонкие отличия, позволяющие диагностировать их. Ключей для подродов *Psectrocladius* в существующих сводках нет, описания имеются у Вюлькера [27] и Лавилля [22].

Ранее нами [3–6] было дано описание всех стадий развития для 11 видов *Psectrocladius* и для 9 видов составлены определительные таблицы личинок IV возраста, куколок и самцов. В 1981–1982 гг. изучено еще 4 вида, 2 из них (*Ps. bisetus* Goetgh. и *Ps. zetterstedti* Brund.) — по коллекционному материалу выведения доктора Мотеса (ГДР) и 2 — по личинкам (*Ps. septentrionalis* Tshern. и *Ps. ischimicus* Tshern.) из коллекций Зоологического института АН СССР.

В настоящей работе на оригинальном материале приводятся определительные таблицы 4 подродов и 15 видов преимущественно для всех стадий развития.

В таблицах использованы общепринятые сокращения [10, 12, 15, 23–25].

Самец (J)

- Ac — акростихальные, или дорсомедиальные, щетинки среднеспинки.
- AR — отношение длины последнего членика антенны к общей длине 2–13-го.
- Dc — дорсоцентральные, или дорсолатеральные, щетинки среднеспинки.
- SC — скутеллярные щетинки.
- BRP₁ — отношение длины щетинок к ширине соответствующего членика лапки на передней ноге.

P_I, P_{II}, P_{III} — передняя, средняя и задняя ноги.
 t_1, t_2, t_3 — голень передней, средней и задней ноги.

Куколка (P)

LS — латеральные щетинки брюшных сегментов.
 PSA — шипы близ заднего края III–VI или IV–VI стернитов.
 PSB — латеральный выступ близ заднего угла II или III сегмента.

Личинка (L)

AR — отношение длины первого членика антенны к общей длине всех остальных.
 SI — передние щетинки лабрума.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДРОДОВ

С а м ц ы

- 1 (4). Щетинки A_c имеются, D_c расположены в 2 ряда (рис. 1, Б)
- 2 (3). $AR = 1.7-2$. A_c — 10–18, D_c более 25. Крыло с мелкой точечной скульптурой, R_{4+5} голая (рис. 1, А). $Ta_5 P_I-P_{III}$ к вершине расширен (рис. 1, Д) *Allopectrocladius* Wülk.¹
- 3 (2). $AR = 2.1-2.3$. A_c — 6, D_c — 22. Крыло покрыто микротрихиями, R_{4+5} от г–m покрыта щетинками, $Ta_5 P_I-P_{III}$ сплюснут с боков *Mesopsectrocladius* Laville
- 4 (1). Щетинки A_c отсутствуют, D_c расположены в 1 ряд, сзади иногда беспорядочно (рис. 1, В)
- 5 (6). Анальный отросток гениталий очень длинный, его вершина значительно заходит за задний край внутренней лопасти гонококситов, внутренний контур между лопастями гонококситов грушевидной формы (по: Wülker [27], fig. 1, p. 11) *Monopsectrocladius* Wülk.
- 6 (5). Анальный отросток гениталий значительно короче, его вершина расположена самое большее на уровне заднего края внутренней лопасти гонококситов, внутренний контур между лопастями гонококситов иной формы (рис. 2, Б–О) *Psectrocladius* s. str. Wülk.

К у к о л к и

- 1 (4). Срединные группы шипов — „щетки” на тергитах отсутствуют. Полоса шипов близ заднего края на III–VIII тергитах имеется, размер шипов в полосе постепенно увеличивается к последнему тергиту, на VII и VIII тергитах шипы самые длинные, их вершины заходят за передний край следующих сегментов. Межсегментальные складки III/IV–VII/VIII тергитов несут группы многорядно расположенных светлых шипиков (рис. 3, А, Б). Торокальный рог покрыт чешуевидными зубренными шипиками (рис. 3, В, Д)

¹ Диагностические признаки даны по *Ps. obvius* (Walk.).

- 2(3). Полые LS имеются на IV–VII сегментах (рис. 3, А, Б). Лопаста анального плавника без вершинных щетинок, краевых более 100 на каждой лопасти, дорсальная поверхность плавника с 2–3 парами темных простых щетинок (рис. 3, Б) *Allopsectrocladius* Wülk.
- 3(2). Полые LS имеются лишь на VII и VIII сегментах. Вершинные щетинки на лопастях анального плавника имеются, краевых менее 50, дорсальная поверхность плавника без темных простых щетинок (рис. 3, Г) *Mesopsectrocladius* Laville
- 4(1). Срединные группы шипов — „щетки” на тергитах имеются (рис. 3, Е; 4, А). Полоса шипов на VIII тергите отсутствует, шипы на III–VI или III–VII тергитах более или менее развиты равномерно, их вершины не заходят за передний край следующих сегментов (рис. 4, А). Межсегментальные складки III/IV–VII/VIII тергитов голые. Торокальный рог покрыт треугольными шипиками (рис. 5, А–Д)
- 5(6). Срединные группы шипов — „щетки” на IV–VII тергитах имеются (рис. 3, Е). Торокальный рог очень маленький (210–230 мкм), покрыт единичными шипиками (рис. 3, З). Задние краевые щетинки на лопастях анального плавника темнее вершинных, остальные светлые (рис. 3, Ж) *Monopsectrocladius* Wülk.
- 6(5). Срединные группы шипов — „щетки” на VII тергите отсутствуют (рис. 4, В, Д). Торокальный рог большой (более 300 мкм), почти вся его поверхность покрыта шипиками (рис. 5, А–Д). Все краевые щетинки на лопастях анального плавника светлые, вершинные щетинки желто-коричневые (рис. 5, Н, О) *Psectrocladius* s. str. Wülk.

Л и ч и н к и

- 1(2). Ментум трапецевидный, с 2 маленькими округлыми зубцами посередине, боковых зубцов 6 с каждой стороны (рис. 7, А). Длина вершинного зубца мандибулы более чем в 2 раза превышает общую ширину основания 3 остальных зубцов, внутренняя щетинка мандибулы не развита (рис. 6, Р) *Allopsectrocladius* Wülk. (=группа *dilatatus* v. d. Wulp.)
- 2(1). Ментум приблизительно треугольный, с 1 или 2 срединными зубцами, боковых зубцов 5 с каждой стороны (рис. 7, Б–Л). Длина вершинного зубца мандибулы в 1.7 раза меньше общей ширины оснований 3 остальных зубцов, внутренняя щетинка мандибулы имеется (рис. 6, С) *Psectrocladius* s. str. Wülk. (=группа *psilopterus* Kieff.)

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

С а м ц ы

- 1(2). Щетинки Ас имеются. Дс — 26–38, расположены в 2 ряда или более. SC — 14–18 (рис. 1, Б). t_2 и t_3 с 2 длинными шпорами, из них наружная немного короче внутренней (рис. 1, Ж). Та₅ Р_I–Р_{III} к вершине расширен (рис. 1, Д) *Ps. (Allopsectrocladius) obivius* (Walk.)

- 2(1). Щетинки Ас отсутствуют. Дс менее 25, расположены в 1 ряд. SC менее 13 (рис. 1, В). t_2 и t_3 с 1 длинной внутренней шпорой, если имеется наружная шпора, то она едва развита (рис. 1, З, И). $Ta_5 P_I-P_{III}$ сплюснут с боков (рис. 1, Е)
- 3(24). Анальный отросток гениталий развит (рис. 2, Б-О)
- 4(5). $Ta_1 P_I$ с 2 шипами (рис. 1, К) Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov
- 5(4). $Ta_1 P_I$ без шипов
- 6(9). Лапка передней ноги с длинными волосками (рис. 1, Н). $BRP_I = 4-7$
- 7(8) $AR = 2.4-2.77$. Брахиолум с 2-3 щетинками (рис. 1, Л) Ps. (Ps.) *barbimanus* (Edw.)
- 8(7). $AR = 1.9-2.3$. Брахиолум с 1 щетинкой (рис. 1, М) Ps. (Ps.) *ventricosus* Kieff.
- 9(6). Лапка передней ноги с короткими волосками $BRP_I = 1.5-3$
- 10(11). Анальный отросток гениталий длинный (54-60 мкм), его вершина расположена на уровне заднего края внутренней лопасти гонококситы или едва заходит за него (рис. 2, Д) Ps. (Ps.) *versatilis* Linevitsh
- 11(10). Анальный отросток гениталий короче 50 мкм, его вершина значительно не доходит до уровня заднего края внутренней лопасти гонококситы (рис. 2, Е-О)
- 12(17). IX тергит гениталий полукруглой формы (рис. 2, Е, Ж, З)
- 13(14). Внутренняя лопасть гонококситы тупоугольная (рис. 2, Е). t_2 и t_3 с 2 шпорами (рис. 1, З), из них наружная очень короткая (6-12 мкм). Дс - 6-9, SC - 2-4 Ps. (Ps.) *delatoris* Zelentsov
- 14(13). Внутренняя лопасть гонококситы округлая (рис. 2, Ж, З). t_2 и t_3 с 1 длинной шпорой (рис. 1, И). Дс более 9, SC более 5
- 15(16). $AR = 1.5-1.8$. Дс - 10-12. Анальный отросток гениталий короткий (18-21 мкм) (рис. 2, Ж) Ps. (Ps.) *bisetus* Goetgh.
- 16(15). $AR = 1.9-2.1$. Дс - 15-18. Анальный отросток гениталий длинный (30-36 мкм) (рис. 2, З) Ps. (Ps.) *simulans* (Joh.)
- 17(12). IX тергит гениталий иной формы (рис. 2, К-О)
- 18(21). Боковые края IX тергита заметно выгнуты, круто сужаются к анальному отростку (рис. 2, К, М)
- 19(20). $AR = 1.7-2$. $Ta_3 P_{II}$ без шипов. Длина анального отростка гениталий 32-36 мкм, гоностиль по нижнему краю близ вершины с тупоугольным выступом (рис. 2, К, Л) Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov
- 20(19). $AR = 1.2-1.68$. $Ta_3 P_{II}$ с 2 шипами. Длина анального отростка более 40 мкм. Гоностиль обычный, его нижний край близ вершины плавно округлен (рис. 2, М) Ps. (Ps.) *fabricus* Zelentsov
- 21(18). Боковые края IX тергита не выгнуты, более равномерно сужаются к анальному отростку (рис. 2, Н, О)
- 22(23). Внутренняя лопасть гонококситы широкая, 50-70 мкм (рис. 2, Н). Средняя длина члеников максиллярного щупика, мкм: 50, 124, 129, 165 Ps. (Ps.) *sordidellus* (Zett.)
- 23(22). Внутренняя лопасть гонококситы узкая, 32-45 мкм (рис. 2, О). Средняя длина члеников максиллярного щупика, мкм: 68, 153, 154, 194 Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov
- 24(3). Анальный отросток гениталий не развит (рис. 1, Г) Ps. (Ps.) *zetterstedti* Brund.

- 1(2). Срединные группы шипов — „щетки” на тергитах отсутствуют (рис. 3, А, Б). VIII тергит с полосой шипов близ заднего края (рис. 3, Б). Полые LS имеются на IV—VIII сегментах (рис. 3, А, Б). Вершинные щетинки на лопастях анального плавника отсутствуют, краевых более 104, на дорсальной стороне плавника 2—3 пары простых щетинок (рис. 3, Б) Ps. (*Allopectrocladius*) *obvius* (Walk.)
- 2(1). Срединные группы шипов — „щетки” на тергитах брюшка имеются (рис. 4, А). VIII тергит без полосы шипов близ заднего края (рис. 5, Н). Полые LS имеются лишь на VI—VIII или на VII и VIII сегментах (рис. 4, Б, В; 5, Н). Вершинные щетинки на лопастях анального плавника имеются, краевых менее 104, на дорсальной стороне плавника простые щетинки отсутствуют (рис. 5, Н, О)
- 3(16). Срединные группы шипов — „щетки” на тергитах парные
- 4(5). Группы шипов — „щетки” имеются на III—VI тергитах (рис. 4, А). PSA на III—VI стернитах (рис. 4, К) Ps. (Ps.) *versatilis* Linevitsh.
- 5(4). Группы шипов — „щетки” на III тергите отсутствуют. PSA на III стерните отсутствуют
- 6(9). Торокальный рог широкий (90—115 мкм), почти одинаковой ширины по всей длине (рис. 5, А). На каждой лопасти анального плавника 5—8 (редко 9—10) вершинных щетинок и большое число (50—103) краевых (рис. 5, О)
- 7(8). VII тергит с полосой шипов близ заднего края, VI сегмент с 4 полыми LS (рис. 5, Е) Ps. (Ps.) *barbimanus* (Edw.)
- 8(7). VII тергит без полосы шипов близ заднего края, VI сегмент с чередующимися 2 короткими волосовидными и 2 полыми длинными LS (рис. 5, Ж) Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov
- 9(6). Торокальный рог узкий (45—80 мкм), постепенно расширяющийся от основания к вершине (рис. 5, Б). На каждой лопасти анального плавника 3 вершинных щетинки и небольшое число (25—57) краевых (рис. 5, Н)
- 10(11). VI сегмент с 4 полыми длинными LS (рис. 4, Б) Ps. (Ps.) *fabricus* Zelenizov
- 11(10). VI сегмент с 2 короткими волосовидными и 2 полыми длинными LS (рис. 4, В, Д)
- 12(15). Головная часть экзuvia с округлыми бугорками (рис. 5, З). II тергит с 2 небольшими полями мелких шипиков, III сегмент с 3 волосовидными LS (рис. 4, В, Д)
- 13(14). Брюшные сегменты экзuvia светлые. Шипы в полосе близ заднего края III—VI тергитов слабо изогнуты, удлинненно треугольной формы (рис. 4, Г). Поля мелких шипиков на III—VIII тергитах маленькие (рис. 4, В) Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov
- 14(13). Брюшные сегменты экзuvia коричневатые или черноватые. Шипы в полосе близ заднего края III—VI тергитов прямые, большинство из них сосковидной формы (рис. 4, Е). Поля мелких шипиков на III—VIII тергитах значительно больше и иной конфигурации (рис. 4, Д) Ps. (Ps.) *litofilus* Achrorov
- 15(12). Головная часть экзuvia без округлых бугорков. II тергит голый, III сегмент с 4 волосовидными LS Ps. (Ps.) *delatoris* Zelenizov

- 16(3). Срединные группы шипов — „щетки” на IV—VI тергитах непарные (рис. 4, Ж—И)
- 17(22). Фронтальные щетинки на головогрудь имеются (рис. 5, И). II—V сегменты с 4 волосовидными LS, VI сегмент с 4 полыми длинными LS (рис. 4, Ж, 3)
- 18(19). Торокальный рог булавовидный (рис. 5, В). Длинные шипы PSA расположены в 2—3 ряда (рис. 5, Л) Ps. (Ps.) zetterstedti Brund.
- 19(18). Торокальный рог постепенно расширяющийся от основания к вершине, как у Ps. (Ps.) fabricus (рис. 5, Б). Длинные шипы PSA расположены в 1 ряд (рис. 5, М)
- 20(21). PSB имеются на II и III сегментах (рис. 4, 3). Поля мелких шипиков на III—VIII тергитах маленькие (рис. 4, 3) Ps. (Ps.) ventricosus Kieff.
- 21(20). PSB на III сегменте отсутствуют (рис. 4, Ж). Поля мелких шипиков на III—VIII тергитах значительно больше, чем у вида Ps. (Ps.) ventricosus Kieff. (рис. 4, Ж) Ps. (Ps.) sordidellus (Zett.)
- 22(17). Фронтальные щетинки на головогрудь отсутствуют (рис. 5, К). II—VI сегменты с 3 волосовидными LS (рис. 4, И)
- 23(24). На каждой лопасти анального плавника 25—40 краевых щетинок. Торокальный рог с заостренной вершиной (рис. 5, Г) Ps. (Ps.) simulans (Joh.)
- 24(23). На каждой лопасти анального плавника 13—23 краевых щетинок. Торокальный рог с тупой вершиной (рис. 5, Д) Ps. (Ps.) bisetus Goetgh.

Личинки IV возраста

- 1(2). Длина базального членика антенны более 200 мкм. AR=3.5—4 (рис. 6, Л). Длина вершинного зубца мандибулы в 2.2—2.4 раза больше общей ширины основания 3 остальных зубцов (рис. 6, Р). На лабруме с каждой стороны по 12—14 разноразмерных хетоидов (рис. 6, А). Ширина головной капсулы 560—650 мкм Ps. (Allopectrocladius) obvius (Walk.)
- 2(1). Длина базального членика антенны менее 170 мкм. AR менее 3.2 (рис. 6, М—П). Длина вершинного зубца мандибулы меньше или в 1.2—1.6 раза больше общей ширины основания 3 остальных зубцов (рис. 6, С—Ф). На лабруме с каждой стороны по 8—11 разноразмерных хетоидов (рис. 6, Б). Ширина головной капсулы 360—550 мкм
- 3(10). Ментум с 1 широким срединным зубцом (рис. 7, Б—Д)
- 4(5). Срединный зубец ментума с пяти- или трехзубчатой вершиной (вторые зубцы часто стираются, и пятизубчатая вершина выглядит трехзубчатой) (рис. 7, Б). AR=1.5 (рис. 6, П) . . . Ps. (Ps.) septentrionalis Tshern.
- 5(4). Срединный зубец ментума простой, с 2 маленькими округлыми выступами посередине (рис. 7, В—Д). AR более 2
- 6(7). AR=2.1—2.3. Длина вершинного зубца мандибулы равна общей ширине основания 3 остальных зубцов (рис. 6, Т). Срединный зубец ментума значительно длиннее первых боковых, его ширина равна общей ширине первых 4 боковых зубцов, вентроментальные пластинки узкие (рис. 7, В) Ps. (Ps.) versatilis Linevitsh

- 7(6). AR = 2.5–3.1. Длина вершинного зубца мандибулы более чем в 1.2 раза больше общей ширины основания 3 остальных зубцов (рис. 6, С). Срединный зубец ментума лишь едва длиннее первых боковых, его ширина равна общей ширине 5 боковых зубцов (рис. 7, Г, Д).
- 8(9). Длина базального членика антенны 108–123 мкм (рис. 6, Н). В бородке вентроментальных пластинок 5–7 волосков (рис. 7, Г) Ps. (Ps.) *bisetus* Goetgh.
- 9(8). Длина базального членика антенны 132–168 мкм (рис. 6, М). В бородке вентроментальных пластинок 15–20 волосков (рис. 7, Д) Ps. (Ps.) *simulans* (Joh.)
- 10(3). Ментум с 2 срединными зубцами (рис. 7, Е–П)
- 11(18). Срединные зубцы ментума узкие, ширина одного срединного зубца равна или едва больше ширины основания первого бокового (рис. 7, Е–И). Длина вершинного зубца мандибулы меньше общей ширины основания 3 остальных зубцов (рис. 6, У).
- 12(13). Головная капсула коричневая. Кисточки подставки с 5 длинными толстыми и 2 более короткими тонкими щетинками (рис. 8, Б) Ps. (Ps.) *pancratovae* Achrorov
- 13(12). Головная капсула желтая или желто-коричневая. Кисточки подставки с 7 длинными толстыми одноразмерными щетинками (рис. 8, В)
- 14(15). Срединные зубцы ментума равны или едва длиннее первых боковых (рис. 7, З) Ps. (Ps.) *barbimanus* (Edw.)
- 15(14). Срединные зубцы ментума короче первых боковых (рис. 7, Е, Ж)
- 16(17). SI лабрума расщеплены на 6–10 лопастей. В бородке вентроментальных пластинок 10–15 волосков (рис. 7, Е). Длина базального членика антенны 102–132 мкм Ps. (Ps.) *nevalis* Achrorov
- 17(16). SI лабрума расщеплены на 4–5 лопастей. В бородке вентроментальных пластинок 5–8 волосков (рис. 7, Ж). Длина базального членика антенны 87–96 мкм Ps. (Ps.) *ishimicus* Tshern.
- 18(11). Срединные зубцы ментума значительно шире, чем у предыдущих видов, ширина 1 срединного зубца более чем в 1.5 раза превышает ширину основания первого бокового (рис. 7, К–П). Длина вершинного зубца мандибулы равна общей ширине основания 3 остальных зубцов (рис. 6, Ф)
- 19(20). Кисточки подставки с 5 длинными толстыми одноразмерными щетинками (рис. 8, А) Ps. (Ps.) *zetterstedti* Brund.
- 20(19). Кисточки подставки с 5 длинными толстыми одноразмерными и 2 более короткими тонкими щетинками, как у Ps. (Ps.) *pancratovae* (рис. 8, Б)
- 21(24). Срединные зубцы ментума с округлой скошенной вершиной (рис. 7, Л, М)
- 22(23). Ширина одного срединного зубца ментума в 1.5–1.8 раза больше ширины основания первого бокового (рис. 7, М). Светлый склерит заднего наружного угла максиллы широкий (рис. 8, Г) Ps. (Ps.) *sordidellus* (Zett.)
- 23(22). Ширина одного срединного зубца ментума в 1.9–2 раза больше ширины основания первого бокового (рис. 7, Л). Светлый склерит заднего наружного угла максиллы узкий (рис. 8, Д) Ps. (Ps.) *ventricosus* Kieff.

- 24(21). Срединные зубцы ментума с небольшим округлым или тупозаостренным выступом на вершине (рис. 7, *Н-П*).
- 25(26). Головная капсула с крупной зернистой скульптурой (рис. 6, *Д*). Ширина одного срединного зубца ментума в 1.8–2 раза больше ширины основания первого бокового (рис. 7, *П*) **Ps. (Ps.) litofilus** Achrorov
- 26(25). Головная капсула с мелкой зернистой скульптурой (рис. 6, *Е*). Ширина одного срединного зубца ментума в 2.1–2.5 раза больше ширины основания первого бокового
- 27(28). В бородке вентроментальных пластинок 9–15 длинных (70–87 мкм) волосков (рис. 7, *Н*). Анальные папиллы длинные (165–210 мкм), они равны или едва короче подталкивателей (рис. 6, *Ж, З*). Щетинки головы (рис. 6, *В*) обычные (60–118 мкм) **Ps. (Ps.) fabricus** Zelentsov
- 28(27). В бородке вентроментальных пластинок 6–9 коротких (35–50 мкм) волосков (рис. 7, *О*). Анальные папиллы короче, чем у *Ps. (Ps.) fabricus* Zelentsov (120–145 мкм), равны $\frac{1}{2}$ длины подталкивателей (рис. 6, *И, К*). Щетинки головы (рис. 6, *Г*) длинные (120–180 мкм) **Ps. (Ps.) delatoris** Zelentsov

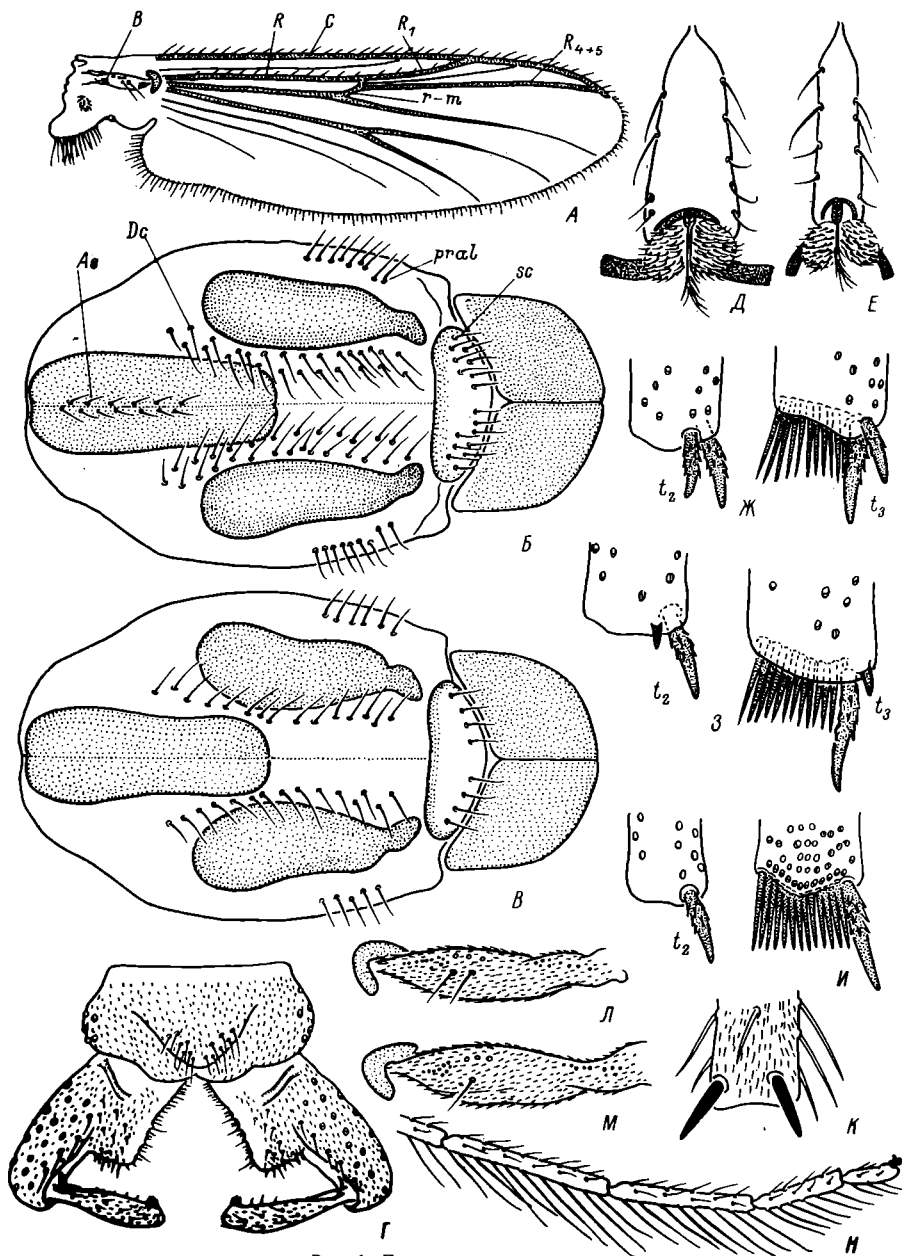


Рис. 1. Детали строения самца.

А, Б, Д, Ж — *Psectrocladius* (*Allopectrocladius*) *obvius*; В, Е, И — *Ps.* (*Psectrocladius*) *simulans*; Г — *Ps.* (*Ps.*) *zetterstedti*; З — *Ps.* (*Ps.*) *delatoris*; К — *Ps.* (*Ps.*) *nevalis*; Л, Н — *Ps.* (*Ps.*) *barbimanus*; М — *Ps.* (*Ps.*) *ventricosus*. А — крыло; Б, В — грудь сверху; Г — гениталии; Д, Е — 5-й членик лапок ног; Ж—И — шпоры средней (t_2) и задней (t_3) голени; К — шипы на Ta_1 передней ноги; Л, М — брахиолум крыла; Н — лапка передней ноги. Остальные обозначения в тексте.

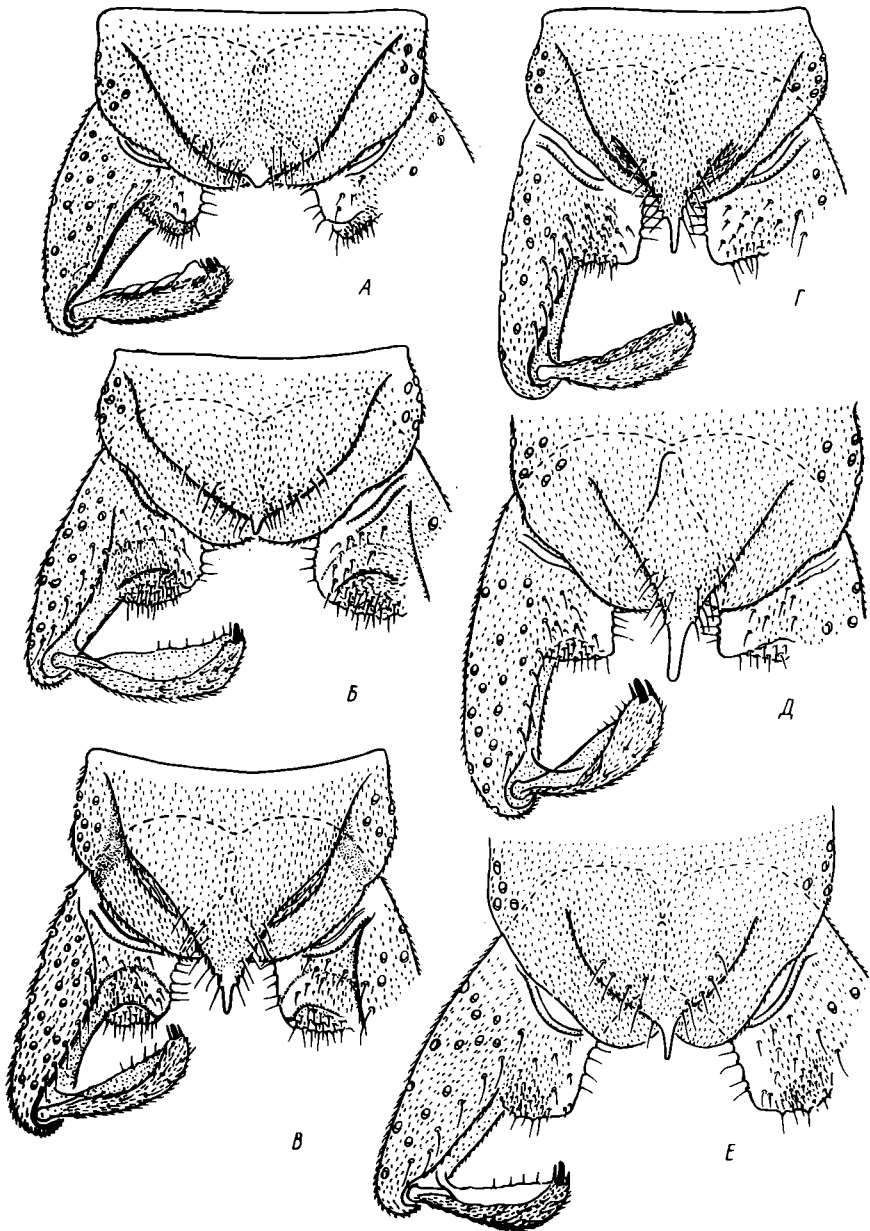


Рис. 2. Гениталии самцов.

А - *Ps. (Allops.) obvius*; Б - *Ps. (Ps.) nevalis*; В - *Ps. (Ps.) barbimanus*; Г - *Ps. (Ps.) ventricosus*.
 Д - *Ps. (Ps.) versatilis*; Е - *Ps. (Ps.) delatoris*; Ж - *Ps. (Ps.) bisetus*; З, И - *Ps. (Ps.) simulans*;
 К, Л - *Ps. (Ps.) pancratovac*; М - *Ps. (Ps.) fabricus*; Н - *Ps. (Ps.) sordidellus*; О - *Ps. (Ps.) litofilus*.

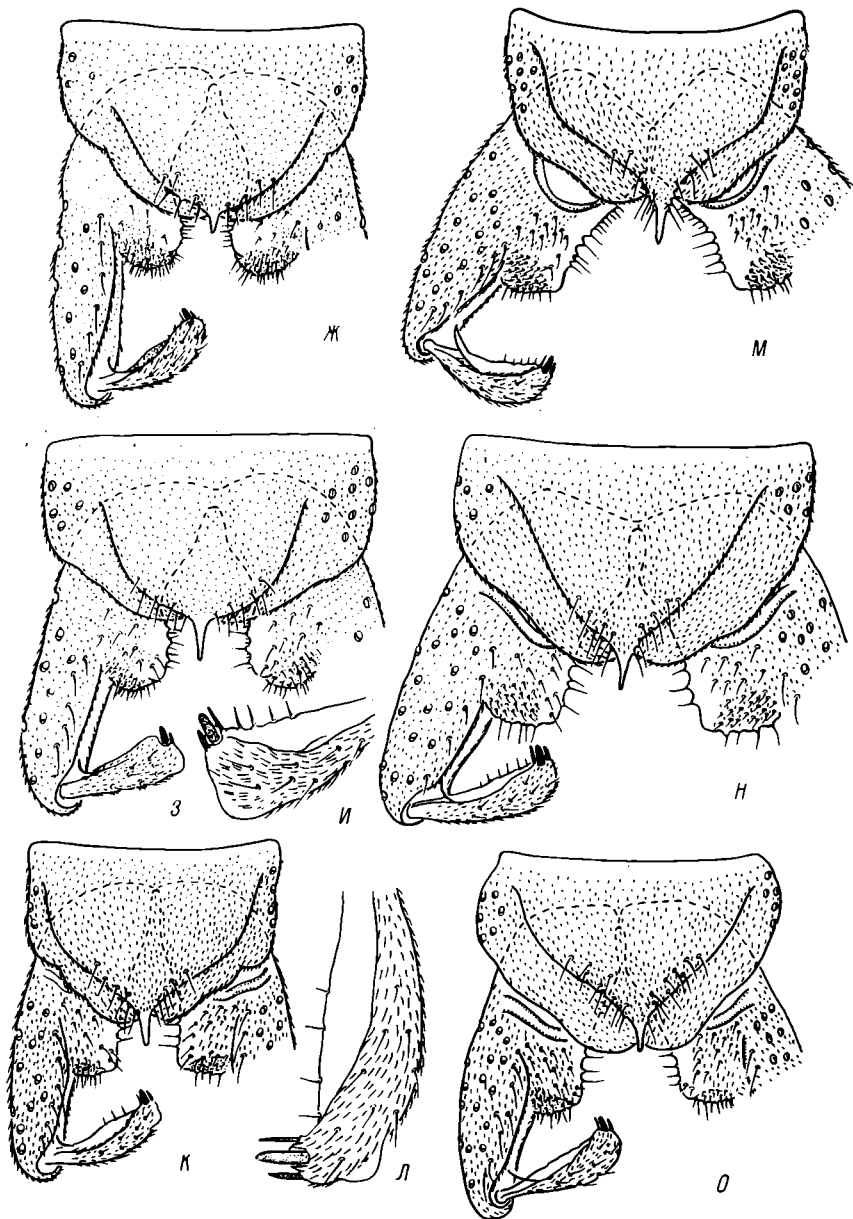
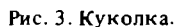


Рис. 2 (продолжение).



130

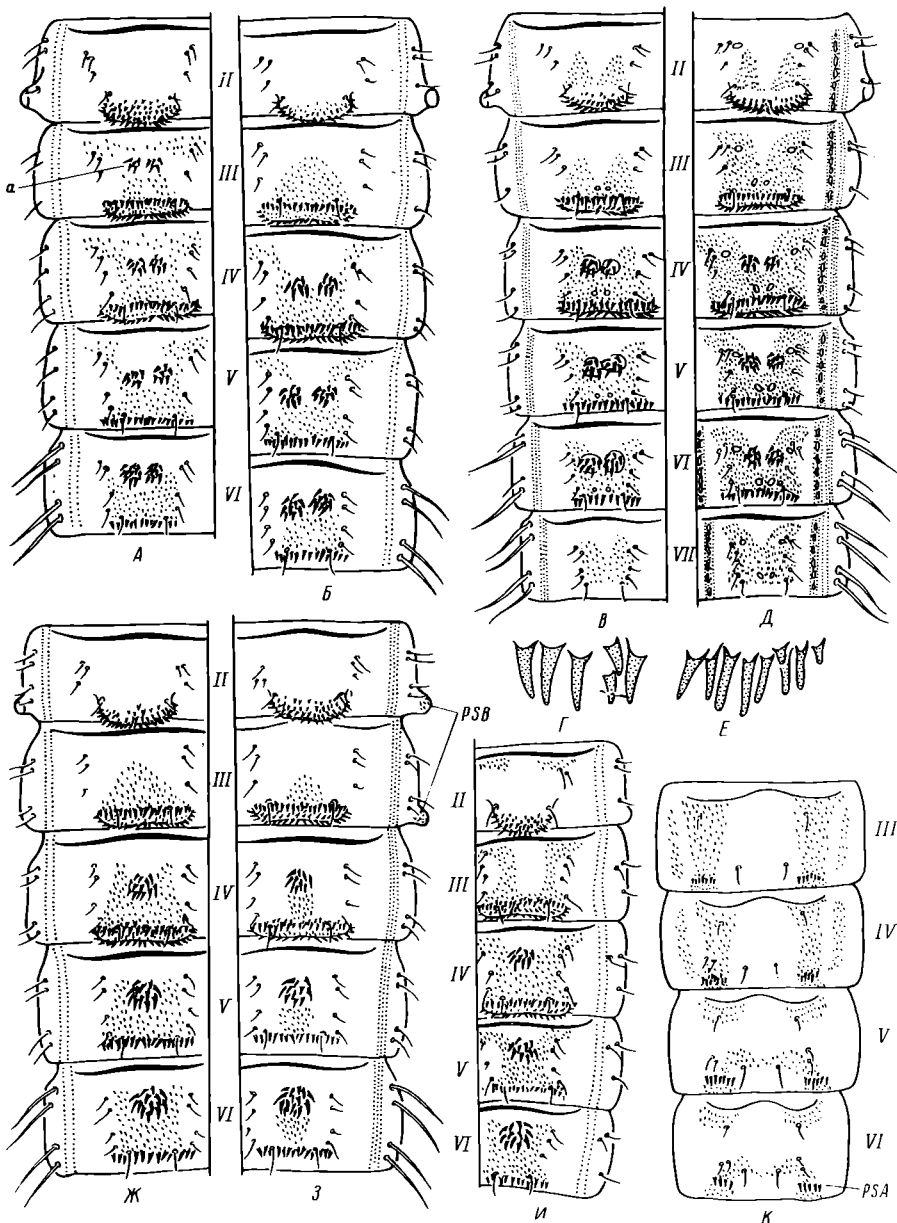


Рис. 4. Куколка. Детали строения брюшка.

1. К - *Ps. (Ps.) versatilis*; Б - *Ps. (Ps.) fabricius*; В, Г - *Ps. (Ps.) pancratovae*; Д, Е - *Ps. (Ps.) litofilus*; Ж - *Ps. (Ps.) sordidellus*; З - *Ps. (Ps.) ventricosus*; И - *Ps. (Ps.) simulans*. А - И - вид сверху; Г, Е - шипы в полосе близ заднего края III-VI тергитов; К - вид снизу. а - парные группы шипов („щетки”); PSA - шипы близ заднего края стернитов; PSB - латеральный выступ заднего угла II и III сегментов. Римские цифры -- номера сегментов.

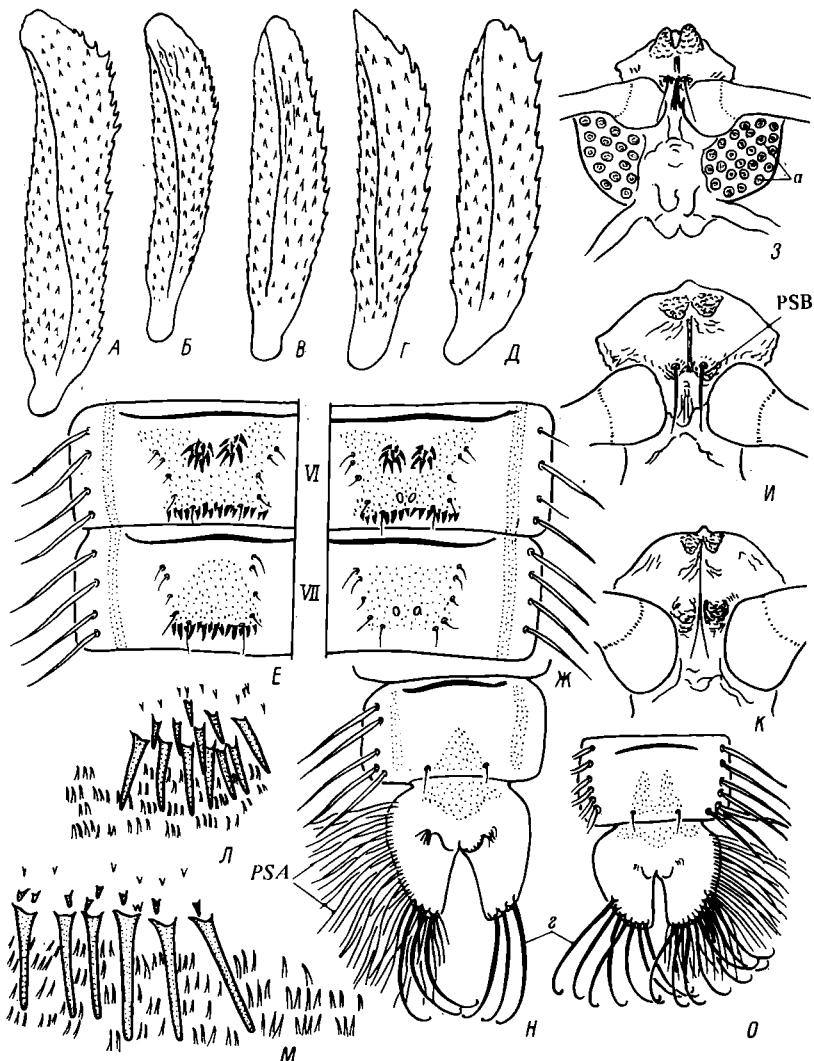


Рис. 5. Детали строения куколки.

A, E, O — *Ps. (Ps.) barhimanus*; Б, Н — *Ps. (Ps.) fabricus*; В, Л — *Ps. (Ps.) zetterstedti*; Г, К — *Ps. (Ps.) simulans*; Д — *Ps. (Ps.) bisetus*; Ж — *Ps. (Ps.) nevalis*; З — *Ps. (Ps.) pancratovae*; И, М — *Ps. (Ps.) sordidellus*. А–Д — торкальный рог; Е, Ж — VI и VII тергиты; З — головная часть экзuvia; И, К — лобное поле; Л, М — шипы близ заднего края стернитов на IV–VI стернитах; Н, О — VIII тергит и анальный плавник. а — округлые бугорки; PSB — фронтальные щетинки; PSA — краевые щетинки; з — вершинные щетинки. Римские цифры — номера сегментов.

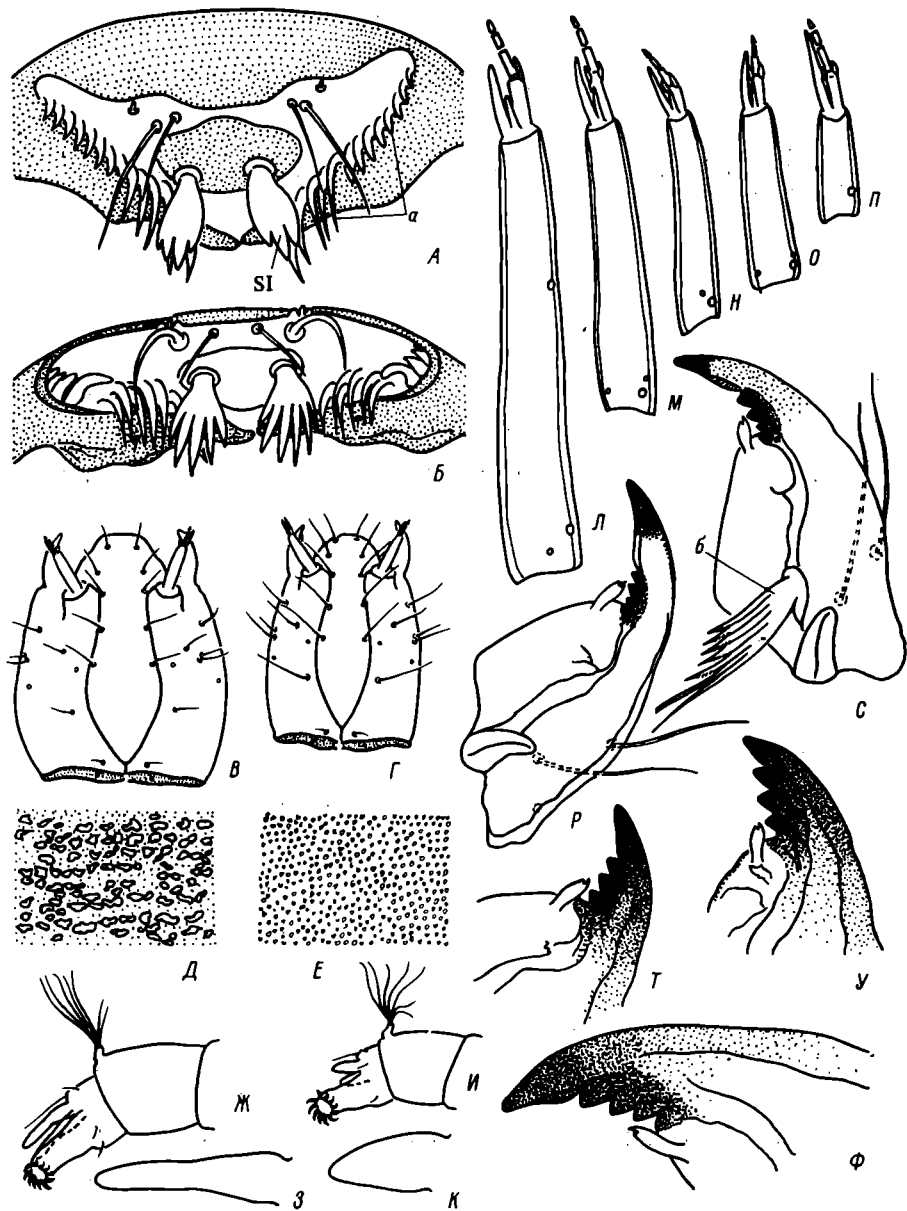


Рис. 6. Детали строения личинки IV возраста.

А, Л, Р — *Ps. (Allops.) obvius*; Б, В, Е, Ж, З — *Ps. (Ps.) fabricus*; Г, И, К — *Ps. (Ps.) delatoris*; Д — *Ps. (Ps.) litofilus*; М, С — *Ps. (Ps.) simulans*; Н — *Ps. (Ps.) bisetus*; О, Т — *Ps. (Ps.) versatilis*; П — *Ps. (Ps.) septentrionalis*; У — *Ps. (Ps.) pancratovae*; Ф — *Ps. (Ps.) sordidellus*. А–Б — лабрум; В, Г — голова сверху; Д, Е — скульптура поверхности головной капсулы; Ж, И — задний конец тела; З, К — анальная папилла; Л–П — антенна; Р–Ф — мандибула. а — хетоиды; б — внутренняя щетинка близ основания мандибулы; SI — передние щетинки лабрума.

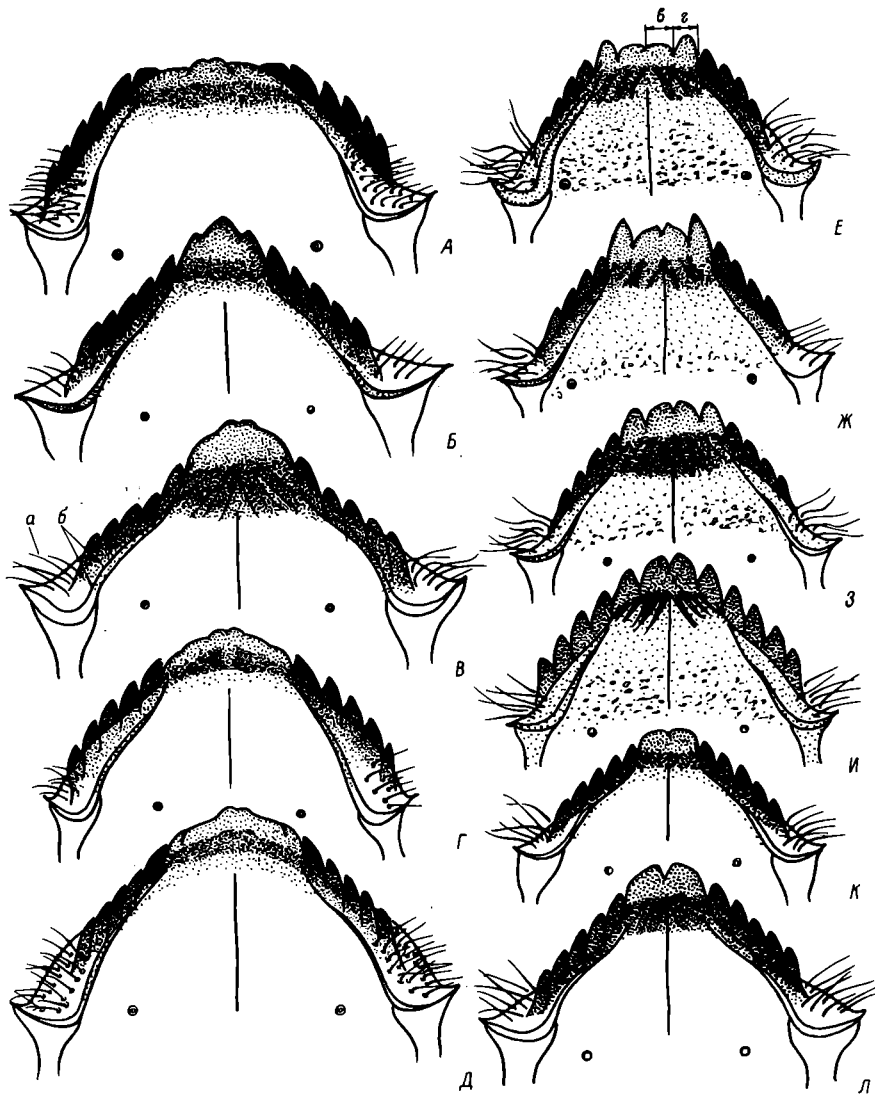


Рис. 7. Ментум личинки IV возраста.

А — *Ps. (Allops.) obvius*; Б — *Ps. (Ps.) septentrionalis*; В — *Ps. (Ps.) versatilis*; Г — *Ps. (Ps.) hisetius*; Д — *Ps. (Ps.) simulans*; Е — *Ps. (Ps.) nevalis*; Ж — *Ps. (Ps.) ishemicus*; З — *Ps. (Ps.) barhimanus*; И — *Ps. (Ps.) pancratovae*; К — *Ps. (Ps.) zetterstedti*; Л — *Ps. (Ps.) ventricosus*; М — *Ps. (Ps.) sordidellus*; Н — *Ps. (Ps.) fabricius*; О — *Ps. (Ps.) delatoris*; П — *Ps. (Ps.) litofilus*.
а — волоски бородки; б — вентроментальная пластинка; в — ширина одного срединного зуба; г — то же первого бокового зуба.

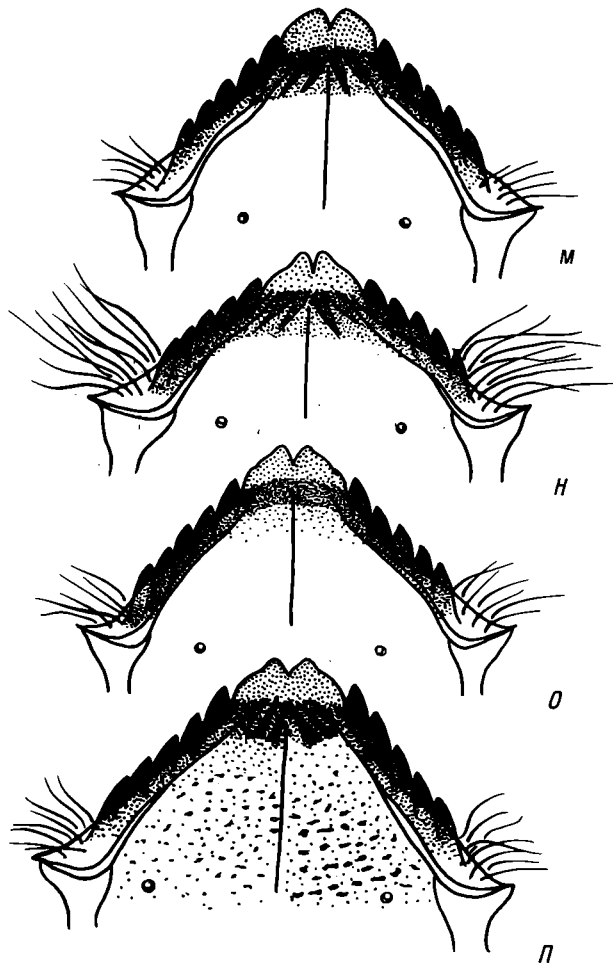


Рис. 7 (продолжение).

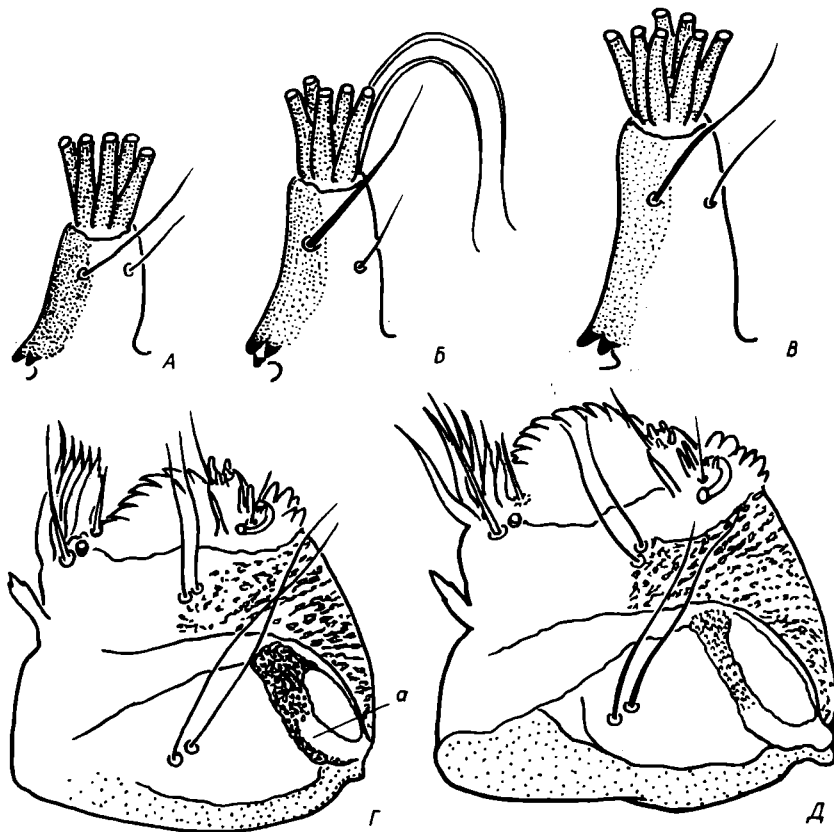


Рис. 8. Детали строения личинки IV возраста.

А *Ps. (Ps.) zetterstedti*; Б *Ps. (Ps.) pancratovae*; В – *Ps. (Ps.) barhimanus*; Г *Ps. (Ps.) sordidellus*; Д *Ps. (Ps.) ventricosus*. А–В – подставка кисточки; Г, Д – максилла снизу.
а – склерит заднего наружного угла максиллы.

1. Алексеевнина М. С. Хиرونимиды дельты Волги, их продукция и роль в питании рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973, с. 1–30.
2. Ахроров Ф. Новые виды рода *Psectrocladius* (Diptera, Chironomidae) с Памира и их метаморфоз. — Зоол. журн., 1977, т. 56, № 4, с. 538–549.
3. Зеленцов Н. И. Метаморфоз и биология *Psectrocladius obvius* (Walk.) и *Ps. simulans* (Joh.) (Diptera, Chironomidae). — В кн.: Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Ярославль, 1976, с. 103–128.
4. Зеленцов Н. И. К систематике рода *Psectrocladius* Kieff. — подрод *Psectrocladius* s. str. Wülk. (Diptera, Chironomidae). — В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980, с. 192–231.
5. Зеленцов Н. И. Ревизия памирских ортокладин рода *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae). — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 110–135.
6. Зеленцов Н. И. Морфология и биология *Psectrocladius ventricosus* Kieff. (Diptera, Chironomidae). — Зоол. журн., 1983, т. 62, № 5, с. 725–731.
7. Линевиц А. А. К биологии комаров семейства Tendipedidae. — В кн.: Биология беспозвоночных Байкала. М.; Л., 1963, с. 3–48.
8. Линевиц А. А. Хиرونимиды Байкала и Прибайкалья. Новосибирск, 1981, с. 1–153.
9. Липина Н. Н. Личинки и куколки хиرونимид: Экология и систематика. М., 1928, с. 1–179.
10. Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae–Tendipedidae). Л., 1970, с. 1–344. (Определитель фауны СССР; Т. 102).
11. Черновский А. А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.; Л., 1949, № 31, с. 1–186.
12. Шулова А. И. Хиرونимиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976, с. 1–251.
13. Brundin L. Chironomiden und andere Bodenthiere der südschwedischen Urgebirgsseen. — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1949, N 30, S. 1–914.
14. Brundin L. Zur Systematik der Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae). — Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1956, N 37, S. 1–185.
15. Cranston P. S. A key to the larvae of the British Orthoclaadiinae (Chironomidae). — Frishwater Biol. Assoc. Sci. Publ., 1982, N 45, p. 1–152.
16. Edwards F. W. British non-biting midges (Chironomidae): — Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1929, vol. 77, Part. 2, p. 279–430.
17. Fittkau E. J., Reiss F. Chironomidae. — In: Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1978, S. 404–440.
18. Goetghebuer M. Dipteres (Nematoceres.). Chironomidae: IV. Orthoclaadiinae, Coryno-neurinae, Clunioninae, Diamesinae. — Faune France, 1932, vol. 23, P. 1–204.
19. Goetghebuer M. Tendipedidae (Chironomidae). Subfamille Orthoclaadiinae. — In: Lindner: Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart, 1940–1950, Lief., 137, 144, 148, 152, 162 (13 g), S. 1–208.
20. Kieffer J. J. Chironomides nouveaux ou peu connus de la region palaearctique. — Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1922, t. 42, N 2, p. 71–180.
21. Kieffer J. J. Deux genres nouveaux et plusieurs, espèces nouvelles du groupe des Orthoclaadiariae (Dipteres, Chironomides). — Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1925, t. 44, p. 555–566.
22. Laville H. Recherches sur les Chironomides (Diptera) lacustres du massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées). — Ann. limnol., 1971, t. 7, p. 173–332.
23. Pinder L. C. V. A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera). — Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ., 1978, vol. 1, 2, N 37, p. 1–169.
24. Saether O. A. Revision of Hydrobenus, Trissocladius, Zalutschia, Paratrissocladius and some related genera (Diptera, Chironomidae). — Bull. Fish Res. Board Canad., 1976, N 195, p. 1–287.
25. Saether O. A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae). — Entomol. scand., 1980, suppl., N 14, p. 1–51.
26. Thienemann A. Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthoclaadien, (Diptera, Chironomidae). — Arch. Hydrobiol., 1944, Bd 39, S. 551–664.
27. Wülker W. Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff. (Dipt., Chironom.). — Arch. Hydrobiol., 1956, suppl., Bd 24, H. 1, S. 1–66.

ГРИБЫ РОДА *ACHLYA* (MASTIGOMYCOTINA, SAPROLEGNIACEAE)

Грибы рода *Achlya* широко распространены в природе (водоемы, торфяники, почва). Они развиваются на отмерших растительных и животных субстратах, минерализуя их. Некоторые представители этого рода поражают рыб, нематод, личинок насекомых, икру рыб и земноводных. В силу этих особенностей, а также способности быстро развиваться, обычно обильно спороносить и образовывать большую биомассу грибы рода *Achlya* играют важную роль в природе. Особенно велика их роль в биологических процессах, протекающих в пресных водоемах.

Несмотря на широкое распространение грибов рода *Achlya*, работы по его систематике немногочисленны [5, 6, 10]. К тому же в них недостаточно полно отражено видовое разнообразие рода, в связи с чем существуют трудности идентификации этих грибов.

Предлагаемая работа представляет собой таксономическую обработку рода *Achlya*. Она основывается на критическом анализе первоисточников и результатах изучения морфолого-биологических особенностей большого числа культур 24 видов. Исследованные культуры были выделены из водоемов, почвы и торфа в СССР. Изучены также и культуры, полученные из коллекций Великобритании — Commonwealth Mycological Institute (CMI), University of Liverpool (UL), University of Reading (UR), Нидерландов — Centraalbureau voor Schimmelcultures (CBS) и США — American type culture collection (ATCC). Наиболее типичные культуры исследованных таксонов хранятся в ВКМ (ИБФМ АН СССР).¹

Род *ACHLYA* Nees

Nees, Nova acta acad. Leop.-Carol., 1823, 11 : 514. Syn.: *Hydronema* Carus, Nova acta acad. Leop.-Carol., 1823, 11 : 491.

Колонии быстро- или сравнительно быстрорастущие, обычно неокрашенные, жесткие на разрыв, вначале щеткообразные, затем войлочные или тяжевидно-войлочные. Гифы неокрашенные, чаще цилиндрически-шиловидные, простые или слаборазветвленные, без поперечных перегородок. Геммы от шаровидной до веретеновидно-цилиндрической или неправильной формы, гладкие, с содержимым коричневато-бледно-оливкового цвета. Верхушечные геммы одиночные или собраны в короткие легко распадающиеся

¹ Автор выражает искреннюю благодарность всем отечественным и зарубежным микологам, приславшим культуры.

(по поперечным перегородкам) цепочки; прорастают вегетативно или функционируют как зооспорангии или оогонии, образуются с различной интенсивностью.

Зооспорангии цилиндрические, веретеновидно-цилиндрические, прямые, обычно с верхушечной выводной порой и многочисленными. Первичные развиваются из верхушек гиф, вторичные и последующие возникают в базипетальной последовательности, формируя рыхлую кисть либо более или менее правильную симподию, иногда, особенно при старении культуры, возобновляются и внутренней пролиферацией (как у рода *Saprolegnia*).

Зооспоры обычно диплоидные и диморфные, образуются в зооспорангии несколькими рядами. Первичные — грушевидные или каплевидные с 2 верхушечными жгутиками — выходят из зооспорангия в виде струи и инцистируются (лишаются жгутиков, приобретают шаровидную форму и более толстую оболочку) у его выводной поры, формируя клубок (ахлиидный тип). Вторичные — бобовидные с 2 боковыми жгутиками — выходят по одной из инцистированной, обычно прорастают вегетативно. Иногда (особенно при старении культуры) зооспоры ведут себя также по сапролегнивому, апланоидному и (или) диктиоидному типу.

Оогонии бывают от шаровидной или обратнотрушевидной до (преимущественно промежуточные) эллиптически-цилиндрической или неправильной формы, одиночные, с порами (до 14 мкм в диаметре) или без них, гладкие, с выступами (бородавчатые, шиповидные, конические) или выростами (пальцеобразные), боковые, на ножках, реже верхушечные или промежуточные, нередко абортивные (без ооспор или они не созревшие) и тогда иногда пролиферируют. Развиваются с различной интенсивностью. Ножки оогониев прямые или изогнутые, чаще нитевидные и простые, возникают по всей или по большей части длины главных гиф.

Ооспоры обычно шаровидные, центричные, субцентричные, эксцентричные, субэксцентричные, светло-оливкового или коричневатого-светло-оливкового цвета, по одной/несколько (до 35) в оогонии, плеуротные или аплеуротные, иногда развиваются партеногенетически или не созревают; прорастают вегетативно или фруктификативно (короткой гифой с верхушечным зооспорангием).

Антеридии грушевидные, булавовидные, сосисковидные. В последнем случае они обычно с хорошо выраженными присосками, развивают оплодотворяющие трубки. По одному или несколько у оогония. Примыкают верхушкой или боком, на веточках, реже гипогинные (представлены верхней клеткой ножки оогония), имеются у большинства видов. Веточки антеридиев нитевидные, чаще разветвленные и изогнутые, андрогинные, моно- и (или) диклинные, в последнем случае они длинные. Гомо- или гетероталлические. Мезо- или психрофильные.

Тип *Achlya prolifera* Nees emend. de By. Грибы рода *Achlya* хорошо развиваются на органических агаровых средах, но на них обычно не спороносят. Спороношение достигается выращиванием культур на прокипяченных семенах конопли, льна или на блоках агаровой среды (лучше отвар помолотых семян конопли с агаром), помещенных в чашки Петри, содержащие простерилизованную прудовую воду, налитую слоем в 0.2–0.4 см. При этом в каждую чашку следует помещать по 3–5 семян или блоков агаровой среды. Однако при длительном хранении в культуре на агаровых средах многие

из них теряют способность развивать репродуктивные органы и часто изменяют свои первоначальные особенности (тип антеридиальных веточек, шиповатость, выраженность пор оболочки оогониев и т. д.).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Ооспоры эксцентричные и (или) субэксцентричные. Секция *Prolifera* Сейр. 2
- 1а. Ооспоры центричные и (или) субцентричные. Секция *Racemosa* Сейр
emend. Milko 19
2. Гетероталличные; образование оогониев ограничено узкой зоной встречи
скрещивающихся половых форм 3
- 2а. Гомоталличные; оогонии образуются более или менее равномерно
по всей колонии и расположены по всей или большей части длины
гиф 5
3. Веточки антеридиев чаще андрогинные и моноклинные; длина ножек
оогониев не превышает 50 мкм 1. *A. heterosexualis*
- 3а. Веточки антеридиев обычно диклинные; длина ножки оогониев превы-
шает 60 мкм 4
4. Геммы неоднородные: у оогонциальной формы они от шаровидной до ве-
ретеневидно-цилиндрической формы, у антеридиальной — веретено-
видно-цилиндрические 2. *A. bisexualis*
- 4а. Геммы однородные у обеих половых форм, веретено-цилиндрические
. 3. *A. bisexualis* var. *ambisexualis*
- 5(2а). Оогонии чаще верхушечные, продолговатые; веточки антеридиев за-
кручены в виде спирали вокруг гиф и (или) оогоний 4. *A. intricata*
- 5а. Оогонии чаще шаровидные, обратногрушевидные и боковые, на нож-
ках; веточки антеридиев, если они имеются, извилистые или дуговид-
но изогнутые, а если они изогнуты в виде спирали, то оогонии часто
абортивные и пролиферируют 6
6. Зооспорангии типа рода *Thraustotheca* имеются и обычно многочислен-
ные 5. *A. dubia*
- 6а. Зооспорангии типа рода *Thraustotheca* отсутствуют 7
7. Антеридии отсутствуют, а если имеются, то у небольшого числа оого-
ний 8
- 7а. Антеридии имеются у всех или у большинства оогониев 11
8. Оогонии и ооспоры не превышают в диаметре 30—40 и 18—25 мкм соот-
ветственно; оогонии часто с 1—3—(7) пальцеобразными выростами
. 6. *A. oviparvula*
- 8а. Оогонии и ооспоры больших размеров; оогонии обычно с большим чис-
лом выростов (выступов) 9
9. Ооспоры до 24—26 мкм в диаметре; антеридии, если они имеются, на
андрогинных веточках 10
- 9а. Ооспоры превышают 25 мкм в диаметре; антеридии, если они имеются
на ди- и моноклинных веточках 7. *A. abortiva*
10. Ооспоры по 1—2—(4) в оогонии; ножки оогониев обычно длинные и
разветвленные; каждая веточка заканчивается мелким оогонием;
оогонии без пор 8. *A. glomerata*

- 10а. Ооспоры по 2—4—(6) в оогонии; ножки оогониев обычно короткие (до 80 мкм) и простые; оогонии с порами 9. *A. caroliniana*
- 11 (7а). Ножки оогониев изогнуты крючковидно или в виде спирали; веточки антеридиев чаще андрогинные (см. также 18а) 12
- 11а. Ножки оогониев прямые или только дуговидно изогнутые; веточки антеридиев моно- и (или) диклинные 14
12. Оогонии с многочисленными пальцеобразными выростами; выросты на верхушке усеченные 10. *A. recurva*
- 12а. Оогонии гладкие, реже с немногочисленными выростами; выросты, где они имеются, на верхушке не усеченные 13
13. Длина ножек оогониев не превышает 200 мкм; ооспоры чаще по 5—12 в оогонии, 22—30 мкм в диаметре 12. *A. conspicua*
- 13а. Длина ножек оогониев превышает 250 мкм, ооспоры обычно по 1—3 в оогонии, 25—35 мкм в диаметре 13. *A. orion*
- 14 (11а). Ооспоры по 1—4 в оогонии; оогонии до 45—60 мкм в диаметре, с неравномерно утолщенной оболочкой с внутренней стороны, где она имеет волнистый вид 14. *A. rodrigueziana*
- 14а. Ооспоры в большом числе в оогонии; оогонии превышают 60 мкм в диаметре, обычно с равномерно утолщенной оболочкой 15
15. Оогонии обычно с бородавчатыми выступами под присосками антеридиев; ножки оогониев до 50 мкм длиной 11. *A. subterranea*
- 15а. Оогонии без выступов под присосками антеридиев; ножки оогониев длиной свыше 50 мкм 16
16. Оогонии до 100 мкм в диаметре, ооспоры чаще 20—26 мкм в диаметре 17
- 16а. Оогонии превышают 100 мкм в диаметре; ооспоры чаще 30—35 мкм в диаметре 15. *A. inflata*
17. Крупные стерильные клетки на ножках имеются; ооспоры обычно 15—25 мкм в диаметре 16. *A. diffusa*
- 17а. Крупные стерильные клетки на ножках отсутствуют; ооспоры чаще 20—26 мкм в диаметре 18
18. Веточки антеридиев обычно диклинные, нередко спиралевидно обвиваются (особенно у свежевыделенных культур) вокруг гиф и (или) ножек оогониев; длина ножек оогониев иногда превышает 100 мкм, и тогда они нередко изогнуты крючковидно или в виде спирального завитка 17. *A. prolifera*
- 18а. Веточки антеридиев чаще моноклинные, не обвиваются вокруг гиф и ножки оогония; длина ножек оогониев не превышает 80 мкм, ножки обычно прямые 18. *A. debaryana*
- 19 (1а). Оогонии гладкие или с немногочисленными выступами или выростами 27
- 19а. Оогонии с многочисленными выступами и (или) выростами, расположенными более или менее часто по всей поверхности 20
20. Антеридии отсутствуют (если имеются, то у небольшого числа оогониев), и они гипогинные, реже на веточках; веточки антеридиев, если они имеются, чаще моноклинные 21
- 20а. Антеридии имеются у всех или у большинства оогониев, на веточках; веточки антеридиев чаще андрогинные 23

21. Колонии плотнопушистые, ворсисто-войлочные; оогонии чаще с тупоконическими выступами или пальцеобразными выростами; антеридии имеются у небольшого числа оогониев 22
- 21а. Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные; оогонии чаще с шиповидно-коническими выступами; антеридии отсутствуют 21. *A. stellata*
22. Колонии неокрашенные; антеридии чаще гипогинные; ооспоры по 1—5—(9) в оогонии 19. *A. hypogyna*
- 22а. Колонии желтоватого цвета; антеридии чаще на веточках; ооспоры по 1—2—(5) в оогонии 20. *A. hypogyna* var. *micronata*
- 23 (20а). Оогонии в массе шаровидные, обратнотрушевидные; ооспоры до 5 в оогонии; антеридии чаще обратнотрушевидные и примыкают верхушкой; зооспорангии развиваются обычно постоянно 25
- 23а. Оогонии в массе овальные, эллиптические; ооспоры в большом числе в оогонии; антеридии обычно сосисковидные и примыкают боком; зооспорангии развиваются редко 24
24. Оогонии в диаметре до 80—120 или 70—90 мкм, без пор; ооспоры по 4—8 в оогонии, центричные; веточки антеридиев чаще диклинные 22. *A. papillosa*
- 24а. Оогонии больших размеров, с выраженными порами; ооспоры по 6—25 в оогонии, субцентричные; веточки антеридиев андрогинные и моноклинные 23. *A. treleaseana*
- 25 (23). Ооспоры обычно по 1 в оогонии и плеротные, субцентричные; оогонии с неокрашенной оболочкой 26
- 25а. Ооспоры по 1—5 в оогонии, аплеротные, центричные; оогонии часто с оболочкой желтоватого или коричневатого цвета . . . 25. *A. colorata*
26. Оогонии с коническими или шиповидно-коническими выступами; длина ножек оогониев до 100—125 мкм 26. *A. radiosa*
- 26а. Оогонии с бородавчатыми или мелкими лопастевидными выступами; длина ножек оогониев превышает 125 мкм 27. *A. spinosa*
- 27 (19). Ножки оогониев часто изогнуты в виде спирали; веточки антеридиев в массе моно- или диклинные 28
- 27а. Ножки оогониев прямые, а если изогнуты, то обычно только дуговидно или крючковидно; веточки антеридиев в массе андрогинные или диклинные 29
28. Ооспоры 25—40 мкм в диаметре, обычно субцентричные; оогонии нередко с верхушечным сосочковидным или тупоконическим выступом; веточки антеридиев чаще моноклинные (см. также 32 и 33) 29. *A. apiculata*
- 28а. Ооспоры в диаметре 20—30 мкм, обычно центричные; оогонии иногда с несколькими бородавчатыми или мелкоконическими выступами, разбросанными по всей поверхности; веточки антеридиев чаще диклинные 28. *A. oligacantha*
29. Веточки антеридиев андрогинные; оогонии часто с оболочкой желтоватого или коричневатого цвета 30
- 29а. Веточки антеридиев чаще диклинные; оогонии с неокрашенной оболочкой 32
30. Ооспоры по 1—8 в оогонии; оогонии часто с окрашенной оболочкой; ножки оогониев до 150—(200) мкм длиной 31

- 30a. Ооспоры по 10–15 в оогонии; оогонии с неокрашенной оболочкой; ножки оогониев превышают 200 мкм в длину 30. *A. polyandra*
31. Ооспоры обычно по 1–5 в оогонии, 20–35 мкм в диаметре; ножки оогониев до 50–(75) мкм длиной; оогонии часто угловатые или с выступами 25. *A. colorata*
- 31a. Ооспоры обычно по 2–8 в оогонии, 22–28 мкм в диаметре; ножки оогониев до 150–(200) мкм длиной; оогонии гладкие 24. *A. racemosa*
- 32(29a). Оогонии в массе шаровидные, до 150 мкм в диаметре; ооспоры чаще по 1–6 в оогонии; антеридии имеются у небольшого числа оогониев 33a
- 32a. Оогонии в массе обратнотрушевидные, овальные, достигают до 200–(250) × 100–(150) мкм; ооспоры по 2–20 в оогонии; антеридии имеются у всех оогониев 32. *A. oblongata*
33. Ооспоры 20–30–(45) мкм в диаметре, чаще по 1–3 в оогонии; оогонии обычно с выраженными порами; ножки оогониев до 80–(120) мкм длиной 31. *A. bonariensis*
- 33a. Ооспоры 40–50–(65) мкм в диаметре, чаще по 2–6 в оогонии; оогонии без пор; ножки оогониев более длинные 33. *A. megasperma*

1. *Achlya heterosexualis* Barksdale, Mycologia, 1965, 57 : 493 (рис. 1).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиповидные, у основания до 60 мкм в диаметре. Геммы цилиндрические, булавовидно- или веретеновидно-цилиндрические, чаще собраны в легко распадающиеся цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до 250–(350) × 35–(45) мкм, обычно многочисленны. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 10–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратнотрушевидные, (50)–60–80–(120) мкм в диаметре, с порами или без них, гладкие, чаще боковые, на ножках, иногда abortивные. Длина ножек оогониев до 50 мкм, прямые. Ооспоры шаровидные, 20–28 мкм в диаметре, эксцентричные, по 4–12–(16) в оогонии, иногда не созревают. Антеридии сосисковидные, булавовидные, примыкают боком, по (1)–2–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, моноклинные, частично диклинные. Гетероталличный.

Изучены культуры ВКМФ-1793 ♀ (= ATCC 169.38 = CBS 419.65) и ВКМФ-1794 ♂ (= ATCC 169.39 = CBS 420.65), полученные из ATCC как типовые.

США; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

Исследованные культуры вступают в половую реакцию с соответствующими половыми формами *A. bisexualis* (ВКМФ-1797, ВКМФ-1798, и др.) и *Dictyuchus monosporus* (ВКМФ-1891). При этом формируются морфологически нормальные антеридии и оогонии с ооспорами. По данным Барксдале [4], *Achlya heterosexualis* скрещиваются с *A. ambisexualis* (= *A. bisexualis* var. *ambisexualis*).

2. *Achlya bisexualis* Coker et Couch, in Coker J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1927, 42 : 207 (рис. 2).

Syn.: *A. regularis* Coker et Leitner, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1938, 54 : 311 (sine diagnosi latina).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 120 мкм в диаметре у антеридиального таллома и до 80 мкм — у оогонийного. Геммы/неоднородные: у антеридиальной формы они веретеновидно-цилиндрические, собраны в легко распадающиеся короткие цепочки, у оогонийной — шаровидные, обратногрушевидные, частично и веретеновидно-цилиндрические, одиночные или собраны в цепочки, обычно многочисленные. Зооспорангии до 500—(650) × 80 мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 8—12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (30)—50—100—(130) мкм в диаметре, без пор, гладкие, боковые, на ножках, иногда abortивные. Длина ножек оогониев до 120—150 мкм, чаще прямые. Ооспоры шаровидные или неправильно-шаровидные, (18)—20—28 мкм в диаметре, эксцентричные, по (2)—5—12—(16) в оогонии, иногда не созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 2—5 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично также андрогинные и моноклинные. Гетероталличный.

Изучено более 45 культур (VKMF-1794 ♂, VKMF-1795 ♀, и др.), выделенных из воды рек и озер в СССР, а VKMF-1800 ♂ (= CMI 146.648) и VKMF-1812 ♀ (= CMI 146.647) были получены из CMI.

США, Европа; пресные водоемы, почва; гниющие растительные субстраты. Поражает рыб, причем наиболее вредоносен в аквариумах при резком изменении условий в нем или когда рыбы повреждены [15, 18]. Высокая температура и увеличение мутности воды благоприятствуют заражению рыб [15].

3. *Achlya bisexualis* Coker et Couch var. *ambisexualis* (Raper) Milko-Милько, Микология и фитопатология, 1983, 17 : 290.

Syn: *A. ambisexualis* Raper, Amer. J. bot., 1939, 26 : 639; *A. ambisexualis* var. *abjointa* Raper, ibid. : 641; *A. heteromorpha* Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1942, 58 : 32 (sine diagnosi latina).

Геммы однородные у обеих половых форм — цилиндрические, булаво-видно- или веретеновидно-цилиндрические. Ооспоры (18)—18—25—(38) мкм в диаметре. В остальном такая же, как и основной вид (Raper, 1. с.; [4]).

С достоверностью известна в США и Великобритании; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты. Поражает рыб [18].

Рэпер [14] и Барксдале [2—4] изучили особенности формирования органов полового размножения (антеридий, оогоний) у гетероталличных видов рода *Achlya*. Как справедливо отмечает Барксдале, у *A. bisexualis* и *A. bisexualis* var. *ambisexualis* (= *A. ambisexualis*) преобладают диклинные антеридиальные веточки, возникающие на значительном удалении (200—500 мкм) от оогониев, по направлению к которым удлинняются. Сам факт встречи (смыкание) колоний скрещивающихся форм у этих грибов, по его данным, индуцирует у них развитие антеридиев на одном талломе с последующей индукцией образования оогониев на другом.

Таким образом, у *A. bisexualis* и *A. bisexualis* var. *ambisexualis* проявляется последовательная взаимная индукция, в результате чего на определенных талломах (оогонийный, антеридиальный) формируются и соответствующие половые органы (оогоний или антеридий). Это указывает на обособленность талломов как половых форм.

A. heterosexualis в свою очередь характеризуется преимущественно андрогинными и моноклиными антеридиальными веточками (образуются совместно с оогониями на одной и той же гифе). По данным Барксдале [4], только эти антеридиальные веточки индуцируют образование оогониев, в результате чего таллом у *A. heterosexualis* способен к самооплодотворению.

Образование антеридиальных веточек у *A. bisexualis*, *A. bisexualis* var. *ambisexualis* и *A. heterosexualis* стимулируется гормоном „А”, который синтезируется в основном оогонияльным талломом [4], причем эти виды характеризуются различной чувствительностью к гормону и продуцируют его в разном количестве. Наиболее чувствительным к нему является *A. heterosexualis*, который синтезирует и незначительное количество гормона (10 ед/мл). *A. bisexualis* var. *ambisexualis*, и особенно *A. bisexualis*, обладают более низкой чувствительностью и синтезируют его от 20 до 5 тыс. ед/мл и 200—100 тыс. ед/мл соответственно [4].

4. *Achlya intricata*. Beneke, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1948, 64 : 261 (рис. 3).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, до 100—(120) мкм в диаметре у основания. Геммы от веретеновидно-цилиндрической до неправильной формы, одиночные или собраны в короткие цепочки, обычно многочисленны. Зооспорангии до 400—(600) × 40—(60) мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по апланоидному; инцистированные — 10—12 мкм в диаметре. Оогонии цилиндрические, булавовидные, овально-цилиндрические, 50—200 × 30—80 мкм, без пор, гладкие, верхушечные, частично и боковые, на ножках, образуются с различной интенсивностью, но чаще обильно. Длина ножек оогониев до 500—(800) мкм, если они имеются, обычно прямые. Ооспоры шаровидные, овальные, неправильно-шаровидные, (15)—20—25—(40) мкм в диаметре, эксцентричные, по (2)—4—10—(15) в оогонии, расположены в 1—2 ряда. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, до 5—9 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, закручены в виде рыхлой спирали вокруг гиф, оогониев и (или) их ножек. Гомоталлический.

Изучена культура ВКМФ-1907 (= CBS 106.50), полученная из CBS как типовая.

США; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

5. *Achlya dubia* Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 135 (рис. 4).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 60—80 мкм в диаметре. Геммы от обратнотрушевидной до булавовидно- или веретеновидно-цилиндрической формы, одиночные или собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, обычно многочисленные. Зооспорангии до 250—(300) × 40—(60) мкм; типа родов *Achlya* и *Thraustotheca*, частично также и типа рода *Dictyuchus*, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному и траустотекоидному типам, частично также по апланоидному и диктиоидному; инцистированные — 10—12 мкм в диаметре. Оогонии чаще шаровидные, обратнотрушевидные, (40)—50—70 мкм в диаметре, гладкие, без пор,

с неокрашенной или желтоватой оболочкой, обычно боковые, на ножках, развиваются с различной интенсивностью, но чаще обильно. Длина ножек оогониев до 100–120 мкм, прямые, изогнуты крючковидно или в виде спирального завитка. Ооспоры шаровидные, (20)–25–30–(35) мкм в диаметре, эксцентричные, по (1)–2–6–(12) в оогонии. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по (1)–2–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично андрогинные и моноклинные. Гомоталлический.

Изучены культуры ВКМФ-1906 (= CBS 101.38), MWD-155a, полученные из CBS и RU соответственно, и 2573, выделенная из воды р. Волги (близ г. Астрахань).

Северная Америка, Западная Европа, СССР, Индия, Нигерия; пресные водоемы, почва; гниющие растительные субстраты.

Соотношение типов зооспорангиев и соответственно этому типов поведения зооспор непостоянно у одной и той же культуры. По данным Алаби [1], зооспорангии типа рода *Thraustotheca* обильнее развиваются, если выращивать грибы при температуре выше 25 °С, а типа рода *Achlya* – при более низкой температуре.

6. *Achlya oviparvula* Rogers et Beneke, Rickia, 1962, 1 : 244 (рис. 5).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 120 мкм в диаметре. Геммы обычно цилиндрические, булавовидно-цилиндрические, собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, чаще многочисленные зооспорангии до 250–(500) × 80 мкм, нередко с боковыми выводными порами, развиваются с различной интенсивностью, но чаще обильно. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично по диктиоидному; инцистированные – 10–14 мкм в диаметре. Оогонии чаще шаровидные, овальные, неправильно-шаровидные, 20–30–(40) мкм в диаметре, без пор, с 1–3–(7) тупоконическими выступами или пальцеобразными выростами, до 20 мкм длиной, нередко гладкие, обычно боковые, на ножках, образуются с различной интенсивностью, но чаще немногочисленные. Длина ножек оогониев до 150–200 мкм, нитевидные, прямые или неправильно изогнутые. Поперечная перегородка часто впячивается полушаровидно в полость оогония. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, (12)–15–18–(25) мкм в диаметре, эксцентричные, по 1–3–(5) в шаровидных оогониях и до 15 в продолговатых (промежуточных), развиваются партеногенетически. Антеридии неизвестны.

Изучена культура MWD 1130a, полученная из RU как типовая.

Бразилия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

7. *Achlya abortiva* Coker et Braxton, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1926, 42 : 143.

Syn.: *A. crenulata* Ziegler, Mycologia, 1948, 40 : 336; *A. tuberculata* Ziegler, Mycologia, 1950, 42 : 658; *A. lobata* Ziegler et Gilpin, Mycologia, 1954, 46 : 647.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные у основания, до 80 мкм в диаметре у основания. Геммы от обратногрушевидной до веретеновидно-цилиндрической или неправильной формы, одиночные или собраны в короткие

цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до $500-(800) \times 35-(50)$ мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — $10-12$ мкм в диаметре. Оогонии шаровидные, овальные, обратногрушевидные, нередко неправильной формы, $(40)-48-58-(85) \times (30)-35-50-(60)$ мкм или $(30)-40-60-(100)$ мкм в диаметре, без пор, с многочисленными плотнорасположенными по всей поверхности выступами или выростами различной формы (бородавчатые, пальцеобразные, лопастевидные), нередко и гладкие, тогда они слегка угловатые или с волнистой поверхностью, обычно боковые, на ножках, часто abortивные и тогда нередко пролиферируют; многочисленные. Ножки оогониев нитевидные, извилистые, до $200-(400)$ мкм длиной. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, $(20)-25-35-(45)$ мкм в диаметре, эксцентричные, по $1-4-(16)$ в оогонии, развиваются чаще партеногенетически. Антеридии сосисковидные, булавовидные, примыкают боком, реже верхушкой, по $1-3$ у оогония, на веточках, имеются у небольшого числа оогониев. Веточки антеридиев — там, где они имеются, — ди- и моно-клинные. Гомоталличный. (Coker, Braxton, l. c.; Ziegler, l. c.; [10]).

США, Индия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

8. *Achlya glomerata* Coker, Mycologia, 1912, 4 : 325.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $50-70$ мкм в диаметре. Геммы от обратногрушевидной до веретеновидно-цилиндрической формы, одиночные или собраны в короткие цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до $200-(300) \times 30-(40)$ мкм, чаще многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по аплаоидному; инцистированные — $8-10$ мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, $25-45-(60)$ мкм в диаметре, без пор, с многочисленными плотнорасположенными по всей поверхности бородавчатыми или тупоконическими выступами, частично гладкие, обычно боковые, на ножках, многочисленные. Длина ножек оогониев до $250-300$ мкм, нитевидные, прямые, извилистые либо изогнутые крючковидно или в виде неполного спирального завитка, простые или с $1-3-(5)$ короткими боковыми веточками, каждая веточка заканчивается более мелким оогонием. Ооспоры шаровидные, $14-25$ мкм в диаметре, эксцентричные, по $1-2-(4)$ в оогонии, часто развиваются партеногенетически. Антеридии обычно булавовидные и примыкают верхушкой, по $1-2$ у оогония, на веточках, имеются у небольшого числа оогониев. Веточки антеридиев — там, где имеются, — андрогинные, моноклинные, частично диклинные. Гомоталличный.

Изучена культура 1735, выделенная из воды р. Дунай (УССР).

С достоверностью известен в США, Западной Европе, СССР; пресные водоемы, торфяники, почва; гниющие растительные и животные субстраты.

9. *Achlya caroliniana* Coker, Bot. gaz., 1910, 50 : 381 (рис. 6).

Syn.: *A. pacifica* Harvey, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1942, 58 : 27 (sine diagnosi latina).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-войлочные, у основания до $80-(100)$ мкм в диаметре. Геммы обычно цилиндрические, булавовидно-цилиндрические и со-

браны в короткие, легко распадающиеся цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до $300-(400) \times 50-(70)$ мкм, иногда с боковыми выводными порами, чаще многочисленны. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично также по диктиоидному и апаноидному; инцистированные — $8-10$ мкм в диаметре. Оогонии шаровидные, неправильно-шаровидные, $(25)-30-55-(65)$ мкм в диаметре, гладкие, часто также с несколькими тупоконическими, бородавчатыми выступами или пальцеобразными выростами до 12 мкм длиной, обычно с хорошо выраженными порами, боковые, на ножках, чаще многочисленные. Длина ножек оогониев до $50-80$ мкм, чаще прямые, иногда с $1-3$ короткими боковыми стерильными выростами (? андрогинные веточки неразвитых антеридий); поперечная перегородка часто втягивается полушаровидно в полость оогония. Ооспоры шаровидные, $(18)-20-24-(26)$ мкм в диаметре, эксцентричные, по $(1)-2-4-(6)$ в оогонии, развиваются чаще партеногенетически. Антеридии обычно сосисковидные и примыкают боком, по $1-2$ у оогония, на веточках, имеются у небольшого числа оогониев. Веточки антеридиев, если имеются, андрогинные, частично также моно- и диклинные. Гомоталлический.

Изучена культура MWD-152a, полученная из RU.

США, Западная Европа, Австралия, Нигерия; пресные водоемы, почва; гниющие растительные субстраты.

10. *Achlya recurva* Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot., 1872, ser. 5, 15 : 22 (рис. 7).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $60-80$ мкм в диаметре. Геммы обычно веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до $200-(350) \times 40-(60)$ мкм, обычно многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — $8-12$ мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, $(30)-40-60-(70)$ мкм в диаметре, без пор, с многочисленными плотнорасположенными выростами по всей поверхности, чаще боковые, на ножках, обычно многочисленные; выросты пальцеобразные, на верхушке усеченные, до 15 мкм длиной. Длина ножек оогониев до 100 мкм, обычно крючковидно изогнутые. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, овальные, $20-30-(35)$ мкм в диаметре, эксцентричные, по $(2)-3-7-(9)$ в оогонии. Антеридии сосисковидные, примыкают боком или верхушкой, по $1-3$ у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят чаще от верхней половины ножки оогония, частично и моноклинные. Гомоталлический.

Изучена культура VKMF-1792 (= ATCC 160.88), полученная из ATCC.

Западная Европа, СССР, США; пресные водоемы, почва; гниющие растительные субстраты.

11. *Achlya subterranea* Coker et Braxton, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1926, 42 : 141.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $80-100$ мкм в диаметре. Геммы от неправильно-шаровидной до булавовидной или

веретеновидно-цилиндрической формы, многочисленные. Зооспорангии до 500–(650) × 40–(50) мкм. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично также по диктиоидному и траустотекоидному; инцистированные – 9–11 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, неправильно шаровидные, обратнотрушевидные, (35)–50–75–(85) мкм в диаметре, без пор, гладкие, нередко также с несколькими бородавчатыми или тупокопническими выступами (иногда только под присосками антеридиев), чаще боковые, на ножках, многочисленные. Длина ножек оогониев до 50 мкм, прямые; поперечная перегородка часто впячивается в полость оогония. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, 25–32 мкм в диаметре, эксцентричные, по 1–8–(12) в оогонии. Антеридии сосисковидные, булабовидные, примыкают боком, по 1–3 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, частично диклинные. Гомоталличный. (Coker, Braxton, l. c.; Johnson, 1956).

CША; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

12. *Achlya conspicua* Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 131 (рис. 8).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 120–140 мкм в диаметре. Геммы обычно веретеновидно- или булабовидно-цилиндрические и собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии до 400–(600) × 60–(80) мкм, обычно многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные – 10–12 мкм в диаметре. Оогонии шаровидные, обратнотрушевидные, 50–80–(100) мкм в диаметре, гладкие, редко с несколькими пальцеобразными выростами, с хорошо выраженными порами, обычно боковые, на ножках, иногда абортивные, развиваются с различной интенсивностью. Длина ножек оогониев до 120–200 мкм, изогнуты, чаще крючковидные или в виде спирального завитка; поперечная перегородка нередко впячивается в полушаровидную полость оогония, где развивает короткую гифу, имитирующую оплодотворяющую трубку гипогинного антеридия. Ооспоры шаровидные, (20)–22–30–(35) мкм в диаметре, эксцентричные, по (3)–5–12–(15) в оогонии, иногда не все созревают. Антеридии сосисковидные, булабовидные, примыкают боком по 1–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят обычно от средней части ножки оогония, моноклинные, частично и диклинные. Гомоталличный.

Изучены культуры MWD-162a, полученная из RU, и BKMf-2219 (=CBS 105.50), полученная из CBS как *A. glomerata*.

CША, Южная Америка, Западная Европа, Индия, Австралия, Япония; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

Кокер [6] указывает, что оболочка оогониев желтоватая.

13. *Achlya orion* Coker et Couch, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1920, 36 : 100; in Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 112.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 60–70 мкм в диаметре. Геммы от веретеновидно-цилиндрической до неправильной формы, чаще собраны в короткие цепочки, образуются спорадически.

Зооспорангии до 400—(600) × 35—(45) мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 9—11 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (25)—40—60—(85) мкм в диаметре, гладкие, с порами или без них, чаще боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда пролиферируют, многочисленные. Длина ножек оогониев до 800—1000 мкм, нитевидные, изогнуты крючковидно, червеобразно или в виде рыхлой спирали, образуя один/несколько завитков, простые, очень редко с 1—2 короткими боковыми веточками, заканчивающимися оогониями. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, иногда слегка угловатые, (20)—25—35—(45) мкм в диаметре, эксцентричные, по 1—3—(12) в оогонии, иногда не все созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 1—3—(5) в оогонии, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят обычно от средней части ножки оогония, частично также моно- и диклинные. Гомоталичный. (Coker, l. c.; [10]).

Северная Америка, Куба, Перу, ФРГ, ЧССР; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

14. *Achlya rodrigueziana* Wolf, Mycologia, 1941, 33 : 274.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно-или цилиндрически-шиловидные, у основания до 90 мкм в диаметре. Геммы чаще веретеновидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие цепочки, многочисленные. Зооспорангии до 350—(600) × 40—(80) мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 10—12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (25)—35—45—(60) мкм в диаметре, без пор, гладкие, с неравномерно утолщенной оболочкой с внутренней стороны, где она имеет волнистый вид, чаще боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленные. Длина ножек оогониев 200—300 мкм, чаще прямые. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, овальные, (20)—26—30—(40) мкм в диаметре, эксцентричные, по 1—3—(8) в оогонии, иногда не все созревают. Антеридии сосисковидные, булабовидные, примыкают боком, по 1—2—(3) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично также моноклинные и андрогинные (Wolf, l. c.).

США, Индия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

15. *Achlya inflata* Coker, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1927, 42 : 211.

Syn.: *A. abortiva* Coker et Braxton f. *normalis* Coker, ibid. : 209.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно или цилиндрически-шиловидные, у основания до 70 мкм в диаметре. Геммы от шаровидной до веретеновидно-цилиндрической или неправильной формы, развиваются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 200—(800) × 35—(50) мкм, образуются с различной интенсивностью. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 10—12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (50)—120—150—(180) мкм в диаметре, с порами, гладкие, частично также угловатые или с несколькими (до 8) бородавчатыми или тупоконическими выступами в нижней половине, чаще боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленные. Длина

оогониев 400–600 мкм, прямые или извилистые. Ооспоры шаровидные, (20)–30–35–(40) мкм в диаметре, эксцентричные, по (1)–6–12–(24) в оогонии, нередко не созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 2–5–(7) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, эфемерные. Гомоталличный. (Coker, l. c.).

США; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

16. *Achlya diffusa* Harvey ex Johnson, The genus *Achlya*, 1956 : 64 (рис. 9).

Syn.: *A. diffusa* Harvey, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1942., 58 : 29 (sine diagnosi latina).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80–(100) мкм в диаметре. Геммы обычно веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, развиваются спорадически и чаще слабо. Зооспорангии до 600–(850) X X 40–(60) мкм, иногда (вторичные при старении культуры) возобновляются внутренней пролиферацией, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по апляноидному; инцистированные, 10–14 мкм в диаметре. Крупные стерильные клетки, напоминающие абортивные оогонии, от шаровидной до обратнотрушевидной или овальной формы, 100–350 мкм в диаметре, одиночные, на коротких ножках, иногда пролиферируют, чаще многочисленные. Оогонии обычно шаровидные, обратнотрушевидные, (30)–40–100–(150) мкм в диаметре, гладкие, с порами или без них, обычно боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, развиваются с различной интенсивностью. Длина ножек оогониев до 100–300 мкм, чаще прямые, вверху слегка воронковидно расширенные; поперечная перегородка впячивается полушаровидно в полость оогония, где нередко развивает короткую гифу, имитирующая оплодотворяющую трубку гипогинного антеридия. Ооспоры шаровидные, (12)–15–25–(35) мкм в диаметре, эксцентричные, по (3)–6–12–(18) в оогонии, часто не все созревают, сосредоточены преимущественно в верхней половине оогония. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 2–5–(9) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично и моноклинные. Гомоталличный.

Изучено 26 культур, из которых 24 (VKMF-1969, VKMF-2002 и др.) выделены из воды р. Волги, а VKMF-1914 (= ATCC 161.11) и MWD-153a были получены соответственно из ATCC и RU. Последняя получена под названием *A. flagellata*.

США, Исландия, Великобритания, СССР, СССР; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

17. *Achlya prolifera* Nees emend. de By., Nees, Nova acta acad. Leop. Carol., 1823, 11 : 514; De Bary, Bot. Zeit., 1888, 46 : 663 (рис. 10).

Syn.: *Leptomitus prolifer* (Nees) Agardh, Systema Alg., 1824, 1 : 48; *Saprolegnia prolifera* (Nees) Braun, Betracht. Erschein. Verjüng. Nat., 1851 : 268; *Achlya aplanes* Maur., Flora., 1894, 79 : 135 (non *A. aplanes* Chaudhuri et Kochhar, 1935); *A. klebsiana* Pieters, Bot. gaz., 1915, 60 : 486; *A. proliferoides* Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 115; *A. flagellata* Coker, ibid. : 116; *A. oryzae* Ito et Nagai, J. fac. agr. Hokkaido imp. Univ., Tokyo, 1931, 32 : 17; *A. flexuosa* Nagai, ibid. : 18; *A. flagellata* Coker var. *yezoenia* Ito et Nagai, ibid. : 22; *A. dubia* Coker var. *pigmentia* Chaudhuri et Kochhar, Proc. Ind. acad. sci., 1935,

2 — 147; *A. klebsiana* Pieters var. *indica* Chaudhuri et Lôtus, Proc. Ind. acad. sci., 1936, 3 : 328; *A. androcomposita* Hamid, Proc. Ind. acad. sci., 1942, 15 : 209; *A. michiganensis* Johnson, Mycologia, 1950, 42 : 395.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80–100 мкм в диаметре. Геммы от обратногрушевидной до веретеновидно-цилиндрической или неправильной формы, одиночные или собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, развиваются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 300–(600) × 35–(50) мкм, нередко и с боковыми выводными порами, возобновляются иногда и внутренней пролиферацией, чаще многочисленны.

Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично также по диктиоидному и апляноидному; инцистированные — 10–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (30)–45–80–(100) мкм в диаметре, гладкие, чаще с выраженными порами и боковые, на ножках, иногда abortивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленные. Длина ножек оогониев до 150–200 мкм, прямые или изогнуты дуговидно, реже крючковидно или в виде спирального завитка. Ооспоры шаровидные, (15)–20–26–(35) мкм в диаметре, эксцентричные, по (1)–3–15–(20) в оогонии, часто не созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 2–5 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, нередко (особенно у свежeweделенных культур) обвиваются спиралевидно вокруг гиф и (или) ножек оогониев, часто и моноклинные. Гомоталличный.

Изучено более 100 культур. Выделены из торфа, заболоченной почвы и воды различных водоемов в СССР, 4 получены: MWD-53a из RU как *A. flagellata*, BKMF-1904 (= CMI 161.801) из CMI как *A. debaryana*, BKMF-1910 (= CBS 107.50) и BKMF-2216 (= CBS 101.49) из CBS соответственно как *A. proliferoides* и *A. klebsiana*.

Европейский, Американский и Азиатский континенты; пресные водоемы, почва, торфяники; гниющие растительные и животные субстраты. Поражает рыб [16, 17, 18], нематод, икру рыб и земноводных.

При длительном хранении в культуре веточки антеридиев теряют способность обвиваться вокруг гиф и ножек оогониев, что отмечают и другие авторы [9].

18. *Achlya debaryana* Humph., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 116 (рис. 11).

Syn.: *A. polyandra* de By., Abh. seneckenberg. Naturforsch. Ges., 1881, 12 : 273 (non *A. polyandra* Hildebr., 1867–1868); *A. americana* Humph., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 116; *A. americana* Humph. var. *cambrica* Trow., Ann. bot., 1899, 13 : 135; *A. polyandra* de By. f. *americana* Peters., Bot. Tidskrift., 1909, 29 : 385; *A. debaryana* Humph. var. *intermedia* Minden, Krypt., Fl. Mark Brandenburg, 1912, 5 : 545; *A. debaryana* Humph. var. *americana* Minden, ibid. : 545; *A. ocellata* Tiesenhans., Arch. Hydrobiol. Planktonkund., 1912, 7 : 287; *A. imperfecta* Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 118; *A. americana* Humph. f. „ β ” Forbes, Trans. Brit. mycol. soc., 1935, 19 : 227; *A. americana* Humph. var. *megasperma* Crooks, Proc. roy. soc. Victoria, 1937, 49 : 212; *A. cambrica* (Trow) Johnson, The genus *Achlya*, 1956 : 85; *A. americana* Humph. var. *americana* Cejp, Fl. CSR, Oomycetes, 1959, 1 : 156; *A. aquatica* Dayal et Ji, Mycopathol. et mycol. appl., 1969, 38 : 169.

Оогонии с порами или без них, иногда с несколькими бородавчатыми выступами или короткими пальцеобразными выростами. Ножки оогониев

прямые или слегка дуговидно изогнутые, часто очень короткие, из-за чего оогонии кажутся сидячими или почти сидячими. Веточки антеридиев моно- и диклинные, не обвиваются вокруг гиф и (или) ножек оогониев. В остальном такой же, как и *A. prolifera*.

Изучено более 50 культур (VKMF-1886, VKMF-1897, VKMF-1898 и др.), выделенных из торфа и воды различных водоемов (РСФСР, СССР), а VKMF-1789 (= ATCC 145.65) и VKMF-2218 (= CBS 103.67) были получены соответственно из ATCC под названием *A. americana* и CBS как типовая *A. aquatica*.

Распространен и вредоносен для рыб, как и *A. prolifera*.

Соотношение ди- и моноклинных антеридиальных веточек непостоянно даже у одной и той же культуры. Оно определяется интенсивностью развития оогониев. Так, при обильном их образовании доминируют моноклинные веточки, а при слабом развитии — диклинные. Джонсон [12] изучил 23 культуры, определенные им как *A. americana*, который считает самостоятельным видом, и отмечает, что у 14 из них преобладали моноклинные антеридиальные веточки, а у 9 — диклинные.

A. debaryana, *A. prolifera*, *A. diffusa* и *A. conspicua* очень близкие виды, и их довольно трудно различать, особенно по культурам, хранившимся длительное время на агаровых средах.

19. *Achlya hypogyna* Coker et Pemberton, Bot. gaz., 1908, 45:194 (рис. 12).

Колонии плотнопушистые, пушисто-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидные, нитевидно-цилиндрические, у основания до 30–45 мкм в диаметре. Геммы обычно шаровидные, обратногрушевидные, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются спорадически, чаще многочисленными. Зооспорангии до 200–(300) × 20–(30) мкм, развиваются с различной интенсивностью. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично также по аплаоидному и диктиоидному; инцистированные — 10–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, неправильно окрашенные, овальные, (25)–35–60–(80) мкм в диаметре, без пор, с многочисленными тупоконическими выступами или пальцеобразными выростами до 35 мкм длиной по всей поверхности, иногда и гладкие, чаще боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленными или сравнительно многочисленными. Длина ножек оогониев до 75–120 мкм, прямые или слегка изогнутые, поперечная перегородка полушаровидно впячивается в полость оогония или разрастается в оплодотворяющую трубку. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, 25–35–(45) мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по 1–5–(9) в оогонии, часто развиваются партеногенетически, иногда не созревают. Антеридии гипогинные, частично также на веточках и тогда они булавовидные, обратногрушевидные, примыкают чаще верхушкой, по 1–3 у оогония; имеются не у всех оогониев. Веточки антеридиев, где они имеются, андрогинные, моно- и диклинные. Гомоталлический.

Изучена культура MWD 121a, полученная из RU.

США, ФРГ, ГДР, ЧССР, Китай, СССР; пресные водоемы, почва; гниющие растительные субстраты.

На блоках суслового агара и отвара помолы семян конопли с агаром в воде антеридии имеются у небольшого числа оогониев, и только до 10 %

из них образуются на веточках. По данным Кокера с Пембертоном (Coker, Pemberton, l. c.) и Джонсона [10], ооспоры центричные. Дикк [8] указывает, что они субцентричные.

20. *Achlya hypogyna* Coker et Pemberton var. *mucronata* (Ziegler) Milko-Милько, Микология и фитопатология, 1983, 17 : 293 (рис. 13).

Syn.: *A. mucronata* Ziegler, Mycologia, 1958, 50 : 403; *A. benekei* Furtado, Rickia, 1965, 2 : 122.

Колонии при старении культуры часто желтоватые. Длина ножек оогониев до 100–120 мкм; поперечная перегородка обычно не впячивается в полость оогония. Ооспоры по 1–3–(5) в оогонии. Антеридии, если имеются, на веточках. В остальном такая же, как и основной вид.

Изучены культуры MWD 122a и MWD 128a, полученные из RU, соответственно как типовые *A. mucronata* и *A. benekei*.

США, Бразилия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

На блоках сушеного агара или отвара семян конопля с агаром в воде антеридии имеются у 25–80% оогониев. Циглер (Ziegler, l. c.) и Дикк [8] указывают, что ооспоры субцентричные.

21. *Achlya stellata* de By., Bot. Zeit., 1888, 46 : 647.

Syn.: *A. cornuta* Archer, Quart. j. microsc., 1887, 7 : 126.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80 мкм в диаметре. Геммы неизвестны. Зооспорангии до 400–(700) × 40–(50) мкм, развиваются спорадически и чаще слабо. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные – 8–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, неправильно шаровидные, (20)–30–55–(80) мкм в диаметре, без пор, с многочисленными шиповидными или шиповидно-коническими выступами до 25 мкм длиной по всей поверхности, одиночные, иногда и по 2–3 в цепочке, чаще боковые, на ножках, образуются с различной интенсивностью. Ножки оогониев прямые или слегка изогнутые, до 100–150 мкм длиной; поперечная перегородка часто впячивается в полость оогония. Ооспоры шаровидные, неправильно шаровидные, (15)–25–35–(45) мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по 1–2–(6) в оогонии, развиваются партеногенетически. Антеридии неизвестны. Гомоталличный. (Archer, l. c.; De Bary, l. c.; [7, 13]).

С достоверностью известен в ФРГ, ГДР, Великобритании, СССР, Исландии; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

22. *Achlya papillosa* Humph., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 125.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 60–80 мкм в диаметре. Геммы от шаровидной до веретеновидно-цилиндрической формы, чаще одиночные и многочисленные. Зооспорангии до 500–(600) × 30–(40) мкм, образуются спорадически. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные – 10–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно яйцевидные, обратногрушевидные, овальные, (50)–60–80–(120) × 30–(30)–45–70–(90) мкм, без пор, с более или менее плотнорасположен-

ными по всей поверхности бородавчатыми или тупоконическими выступами, чаще боковые, на ножках, развиваются с различной интенсивностью. Ножки оогониев прямые или извилистые, до 200–300 мкм длиной. Ооспоры шаровидные, (20)–25–30–(40) мкм в диаметре, центричные, по (1)–4–8–(12) в оогонии. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по 1–3 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, частично и андрогинные. Гомоталличный. (Humphrey, l. c.; Coker, 1923; Johnson, 1956).

Изучена культура ВКМФ-1909 (= CBS 101.52), полученная из CBS; она очень слабо развивает половое спороношение.

С достоверностью известен в США, ФРГ, Японии; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

A. papillosa слабо изучен и очень тесно примыкает к *A. oligacantha*, на что справедливо указывают и другие авторы [12].

23. *Achlya treleaseana* (Humph.) Kauffman, Ann. rept. Mich. acad. sci., art., letter., 1906, 8 : 26.

Syn.: *Saprolegnia treleaseana* Humph., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 111; *Achlya acadensis* Moore, Proc. trans. Nova Scotian inst. sci., 1908 (1909), 12 : 229; *Aplanes treleaseanus* (Humph.) Coker, J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1927, 42 : 217 (non Coker, 1923); *A. treleaseanus* (Humph.) Naumova – Наумова, Ботан. материалы отделения спор. растений. Ботан. ин-т АН СССР, 1955, 10 : 135.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80–100 мкм в диаметре, часто с коротко-раздвоенной или разветвленной верхушкой. Геммы чаще эллиптические, веретеновидно-цилиндрические, одиночные или собранные в короткие цепочки, многочисленные. Зооспорангии до 500–(1000) X X 40–(60) мкм, образуются очень редко. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному (преимущественно при pH среды 4–9) или аплаоидному (чаще при pH среды 3.0–4) типу; инцистированные – 10–14 мкм в диаметре. Оогонии обычно овальные, эллиптические, каплевидные, (90)–125–200–(500) X X (50)–60–80–(120) мкм или (25)–75–85–(100) мкм в диаметре, с порами, слегка угловатые или с многочисленными зубчиковидными или мелкоконическими выступами по всей поверхности, нередко и с верхушечным шиповидным выростом до 20 мкм длиной, частично и гладкие, боковые, на ножках, часто и промежуточные, одиночные или собранные по 2–5 в цепочке, многочисленные. Длина ножек оогониев до 200–400 мкм, чаще простая и прямая. Ооспоры шаровидные, овальные, неправильно-шаровидные, нередко слегка угловатые, (20)–25–30–(40) мкм в диаметре, субцентричные, по (1)–6–25–(40) в оогонии. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по (1)–2–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, андрогинные, отходят близко от основания оогония, частично и диклинные. Гомоталличный. (Kauffman, l. c.; Moore, l. c.; Coker, l. c.; Johnson, 1956).

Изучена культура MWD 154a, полученная из RU, но она оказалась стерильной.

Из анализа литературы вытекает, что *A. treleaseana* распространен повсеместно, но такое его широкое распространение маловероятно. С достоверностью известен в США, ФРГ, Великобритании, СССР, СССР; пресные водоемы, почва, торфяники; гниющие растительные и животные субстраты.

24. *Achlya racemosa* Hildebr., Jahrb. wiss. Bot., 1867 (1968), 6 : 249 (рис. 14).

Syn.: *A. lignicola* Hildebr., ibid. : 255; *A. racemosa* Hildebr. f. *lignicola* (Hildebr.) Pringsh., Jahrb. wiss. Bot., 1873 (1874), 9: 191; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *maxima* Minden, Кrypt., Fl. Mark Brandenburg, 1912, 5 : 548; *A. racemosa* Hildebr. var. *lignicola* (Hildebr.) Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 107; *A. sparrowii* Reischer, Mycologia, 1949, 41 : 339; *A. racemosa* Hildebr. var. *racemosa* Cejp, Fl. CSR, Oomycetes, 1959, 1 : 185; *A. racemosa* Hildebr. var. *maxima* (Minden) Cejp., ibid. : 186.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 100 мкм в диаметре. Геммы от цилиндрической или веретеновидно-цилиндрической до неправильной формы, чаще одиночные, образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 500–(800) × 40–(50) мкм. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные – 10–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (30)–40–80–(120) мкм в диаметре, чаще без пор, гладкие, нередко с желтоватой и неравномерно утолщенной оболочкой, обычно боковые, на ножках, многочисленные. Ножки оогониев прямые или слегка изогнутые, до 150–200 мкм длиной, часто с короткими боковыми веточками, заканчивающимися более мелкими оогониями. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, (15)–22–28–(40) мкм в диаметре, центричные, по (1)–2–8–(12) в оогонии, нередко развиваются партеногенетически. Антеридии обратногрушевидные, примыкают верхушкой, до 6–12 у оогония, на веточках, имеются не у всех оогониев (особенно у вторичных – на ответвлениях ножек оогониев). Веточки антеридиев андрогинные, отходят от верхней половины ножек оогониев, частично также моно- и диклинные. Гомоталличный.

Изучено более 30 культур, выделенных из заболоченной почвы и воды различных водоемов в СССР, ВКМФ-983 и ВКМФ-2117 (= CBS 102.49) были получены соответственно из LU и CBS. Последняя получена как *A. sparrowii*.

Европейский, Американский, Азиатский континенты; пресные водоемы, торфяники, почва; гниющие растительные и животные субстраты. Поражает рыб [17, 18], нематод, икру рыб и земноводных.

Способность боковых ответвлений ножек оогониев функционировать, как антеридиальные веточки, или развивать вторичные оогонии определяется условиями выращивания гриба. Так, вторичные оогонии обильнее развиваются в нестерильном почвенном экстракте при +23 °C [11].

25. *Arhlya colorata* Pringsh., Sitzungsber. Akad. Berlin, 1882 : 889 (рис. 15).

Syn.: *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu, Ann. sci. nat. bot., 1872, ser. 5, 15 : 22; *A. racemosa* Hildebr. var. *spinosa* Cornu, ibid. : 22; *A. racemosa* Hildebr. f. *stelligera* (Cornu) Peters., Bot. Tidskrift., 1909, 29 : 383; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *pringsheimii* Minden, Кrypt., Fl. Mark Brandenburg, 1912, 5 : 548; *A. racemosa* Hildebr. f. *stelligera* Minden, ibid. : 549; *A. racemosa* Hildebr. var. *stelligera* Cornu f. *polyspora* Schorbat.-Шкорбатов, Ботан. материалы, 1923, 2 : 35.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 60–80 мкм в диаметре. Геммы от шаровидной до булавовидно-цилиндрической формы, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 500–(600) × 40–(60) мкм, чаще многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично

также по диктиоидному и апланоидному; инцистированные — 8–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (40)–50–70–(100) мкм в диаметре, без пор, с оболочкой желтоватого или бледно-коричневато-желтого цвета, с немногочисленными мелкими бородавчатыми, тупоконическими выступами или пальцеобразными выростами до 10 мкм длиной (на естественных субстратах чаще с многочисленными пальцеобразными выростами до 15 мкм длиной), частично и гладкие, обычно боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленные. Длина ножек оогониев до 70–100 мкм, прямые, простые; поперечная перегородка часто впячивается в полость оогония, имитируя оплодотворяющую трубку гипогинного антеридия. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, (15)–20–35–(45) мкм в диаметре, центричные, по 1–5–(10) в оогонии, иногда не созревают. Антеридии обратногрушевидные, примыкают верхушкой, по 1–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят от верхней половины ножек оогониев, частично и моноклинные. Гомоталличный.

Изучено около 30 культур (VKMF-1899, VKMF-1900 и др.), выделенных из воды различных водоемов в СССР, MWD 104a были получены из RU как *A. sparrowii*.

Европейский, Азиатский и Американский континенты; пресные водоемы, почва, торфяники; гниющие растительные субстраты.

При длительном хранении в культуре оогонии часто гладкие. По таким культурам *A. colorata* трудно отличить от *A. racemosa*.

26. *Achlya radiosa* Maur., Mitt. Deutsch. Fischer. — Ver. 1899, 7 : 57 (рис. 16).

Syn.: *A. decorata* Peters., Bot. Tidskrift., 1909, 29 : 383; *A. asterophora* Minden, Krypt. — Fl. Mark. Brandenburg, 1912, 5 : 549; *A. turfosa* Johnson, Arch. Mikrobiol., 1949, 14 : 597; *A. pseudoradiosa* Rogers et Beneke, Rickia, 1962, 1 : 246; *A. echinulata* Beroqui, Darwiniana, 1969, 15 : 12.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80–100 мкм в диаметре. Геммы чаще веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются спорадически и с различной интенсивностью, но чаще слабо. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — 8–12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, неправильно-шаровидные, обратногрушевидные, (30)–40–60 мкм в диаметре, без пор, с многочисленными тесно расположенными по всей поверхности остроконическими выступами до 12–16 мкм длиной, обычно боковые, на ножках, чаще многочисленные. Длина ножек оогониев до 100–125 мкм, прямые. Ооспоры шаровидные, (25)–30–40–(45) мкм в диаметре, субцентричные, частично и центричные, по 1–4 в оогонии, обычно плеуротные, иногда не созревают. Антеридии обратногрушевидные, примыкают верхушкой, по 1–2 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят от верхней части ножек оогониев, частично также моно- и диклинные. Гомоталличный.

Изучены культуры MWD 103a, VKMF-1941 (= CMI 137.966), полученные из RU и CMI соответственно, VKMF-1913 (= ATCC 224.08), полученная из ATCC как типовая *A. echinulata*, и MWD 106a, полученная из RU как типовая *A. pseudoradiosa*.

Западная Европа, США, Аргентина, Бразилия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

27. *Achlya spinosa* de By., Abh. Seneck. Naturforsch. Ges., 1881, 12 : 278.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 110 мкм в диаметре. Геммы обычно веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, собраны в короткие, легко распадающиеся цепочки, чаще многочисленные. Зооспорангии до 500—(800) × 50—(80) мкм, развиваются спорадически и чаще слабо. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично также по диктиоидному и апланоидному; инцистированные — 8—12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, неправильно-шаровидные, обратногрушевидные, (25)—30—45—(60) мкм в диаметре, без пор, с бородавчатыми и (или) мелкими лопастевидными выступами по всей поверхности и часто с верхушечным пальцевидным выростом до 20 мкм длиной, обычно боковые, на ножках, образуются спорадически. Длина ножек оогониев до 150—200 мкм, прямые или слегка изогнутые. Ооспоры шаровидные, неправильно-шаровидные, (18)—25—35—(45) мкм в диаметре, субцентричные, по 1—4 в оогонии, плеуротные, иногда развиваются партеногенетически. Антеридии булавовидные, обратногрушевидные, примыкают верхушкой или боком, по 1—2 у оогония, сидячие (отходят близко от основания оогония) или на веточках, имеются у большинства оогониев. Веточки антеридиев, где они имеются, андрогинные, отходят от верхней половины ножек оогониев. Гомоталличный.

Изучены культуры ВКМФ-2126, выделенная из воды р. Десны, и MWD 126а, полученная из RU. Последняя исключительно слабо развивает репродуктивные органы.

Из анализа литературы вытекает, что *A. spinosa* распространен повсеместно, — что, однако, маловероятно с достоверностью известен в ФРГ, ГДР, Великобритании, СССР, США; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

28. *Achlya oligacantha* de By., Bot. Zeit., 1888, 46 : 647 (рис. 17).

Syn.: *A. oligacantha* de By. var. *brevispina* Schorbat.—Шкорбатов Ботан. материалы, 1923, 2 : 56; *A. spiracaulis* Johnson, Mycologia, 1949, 41 : 878; *A. brasiliensis* Milanez, Rickia, 1965, 2 : 184; *A. stellata* de By. var. *multispora* Rai et Misra, Curr. sci., 1977, 46 : 28.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 80—120 мкм в диаметре. Геммы от грушевидной до веретеновидно-цилиндрической или неправильной формы, чаще одиночные, образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 600—(800) × 40—(50) мкм, развиваются с различной интенсивностью. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по апланоидному; инцистированные — 10—12 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (50)—60—80—(120) мкм в диаметре, без пор, гладкие, часто также (особенно у свежее выделенных изолятов) с несколькими бородавчатыми или мелкоконическими выступами, обычно боковые, на ножках, иногда abortивные и тогда нередко пролиферируют, чаще многочисленные. Ножки оогониев изогнуты червеобразно или в виде рыхлой спирали, образуя один/несколько завит-

ков, нередко также и прямые, до 300–600 мкм длиной, иногда слаборазветвленные, поперечная перегородка впячивается в полость оогония. Ооспоры шаровидные, (15)–20–30–(40) мкм в диаметре, центричные, частично и субцентричные, по (2)–4–12–(18) в оогонии, нередко развиваются партеногенетически или не созревают. Антеридии булабовидные, обратнотрушевидные, примыкают боком или верхушкой, до 4 у оогония, на веточках, имеются у большинства оогониев и реже у небольшого числа их. Веточки антеридиев моноклинные, частично также андрогинные и диклинные. Гомоталличный.

Изучено 5 культур, из которых 3 выделены из воды пруда в СССР, ВКМФ-1908 (= CBS 101.44) и MWD 131a получены из CBS и RU соответственно. Последняя получена как типовая *A. brasiliensis*.

Европа, Япония, США, Перу; пресные водоемы, торфяники, почва; гниющие растительные субстраты.

29. *Achlya apiculata* de By., Bot. Zeit., 1888, 46 : 635.

Syn.: *A. apiculata* de By. var. *prolifera* Coker et Couch, in Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 127; *A. apiculata* de By. var. *forbesiana* Cejpa, Fl. CSR, Oomycetes, 1959, 1 : 172; *A. curvicolis* Beroqui, Kurtziana, 1969, 5 : 97.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 60–80 мкм в диаметре, на верхушке часто раздвоенные. Геммы обычно веретеновидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие цепочки, чаще многочисленны. Зооспорангии до 400–(500) × 30–(45) мкм, образуются с различной интенсивностью. Зооспоры ведут себя по ахлиидному типу, частично также по диктиидному и апляноидному; инцистированные – 12–14 мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, овальные, обратнотрушевидные, 50–120–(150) × 40–100–(120) мкм, часто с верхушечным тупоконическим выступом, без пор, гладкие, иногда с неравномерно утолщенной оболочкой с внутренней стороны, где она имеет волнистый вид, обычно боковые, на ножках, развиваются обильнее при более низкой температуре (ниже 15 °C). Длина ножек оогониев до 500–1000 мкм, ножки чаще с поникающей верхушкой или изогнуты в виде спирали, образуя 1–3–(5) завитков. Ооспоры шаровидные, (20)–25–40–(50) мкм в диаметре, субцентричные, по (1)–2–6–(10) в оогонии. Антеридии булабовидные, сосисковидные, примыкают боком, по 1–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, частично также андрогинные и диклинные. Гомоталличный.

Изучены культуры ВКМФ-2127; выделенная из воды пруда в СССР, и MWD 124a, полученная из RU. Последняя образует репродуктивные органы исключительно слабо.

Европа, Австралия, Северная Америка; пресные водоемы, почва, торфяники; гниющие растительные субстраты.

30. *Achlya polyandra* Hildebr., Jahrb. wiss. Bot., 1867 (1868), 6 : 258 (non *A. polyandra* de By., 1881).

Syn.: *A. gracilipes* de By., Bot. Zeit., 1888, 46 : 635.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до 100–150 мкм

в диаметре. Геммы от веретеновидной-цилиндрической до неправильной формы, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются с различной интенсивностью. Зооспорангии до $400-(1000) \times 35-(45)$ мкм, чаще многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — $10-12$ мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратно-грушевидные, $(50)-60-80-(100)$ мкм в диаметре, с порами или без них, гладкие, обычно боковые, на ножках, чаще многочисленные. Длина ножек оогониев до $250-300$ мкм, прямые либо дуговидно или крючковидно изогнутые. Ооспоры шаровидные, $(15)-25-30-(35)$ мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по $(5)-8-15-(20)$ в оогонии, иногда не созревают. Антеридии булабовидные, сосисковидные, примыкают боком, по $2-5-(7)$ у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, отходят обычно от средней части ножек оогониев, частично и моноклинные. Гомоталличный.

Изучены культуры 3527, выделенная из воды пруда в СССР, и VKMF-2124 (=MWD 123a), полученная из RU. Последняя развивает репродуктивные органы исключительно слабо.

Европа, Северная Америка; пресные водоемы, почва, торфяники, гниющие растительные и животные субстраты. Поражает рыб [17].

31. *Achlya bonariensis* Berogui, Darwiniana, 1969, 15 : 9 (рис. 18).

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $120-150$ мкм в диаметре. Геммы обычно веретеновидно- или булабовидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются с различной интенсивностью, но чаще слабо. Зооспорангии до $400-(500) \times 50-(80)$ мкм, обычно немногочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по аплаоидному типу; инцистированные — $8-12$ мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, $30-60$ мкм в диаметре, с выраженными порами, гладкие, а также с $1-3-(5)$ мелкими конусовидными выступами или пальцеобразными выростами, обычно боковые, на ножках, иногда абортивные, чаще многочисленные. Длина ножек оогониев до $80-120$ мкм, прямые или изогнутые, чаще крючковидно или в виде неполного спирального завитка. Ооспоры шаровидные, $(15)-20-30-(45)$ мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по $1-3-(9)$ в оогонии, иногда развиваются партеногенетически или не созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по $1-2-(3)$ у оогония, на веточках, частично и гипогинные, имеются не у всех оогониев. Веточки антеридиев, где они имеются, диклинные, частично и моноклинные. Гомоталличный.

Изучена культура VKMF-1912 (=ATCC 224.07), полученная из ATCC как типовая.

Аргентина; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

32. *Achlya oblongata* de By., Bot. Zeit., 1888, 46 : 646.

Syn.: *A. oblongata* de By. var. *globosa* Humph., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 122; *A. oblongata* de By. var. *gigantica* Forbes, Trans. Brit. mycol. soc., 1935, 19 : 135; *A. oblongata* de By. var. *oblongata* Johnson, The genus *Achlya*, 1956 : 37.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $70-120$ мкм в диа-

метре. Геммы от веретеновидно-цилиндрической до неправильной формы, одиночные или собраны в короткие цепочки, чаще многочисленные. Зооспорангии до $250-(325) \times 30-(45)$ мкм, образуются с различной интенсивностью. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу, частично и по апланоидному; инцистированные — $8-10$ мкм в диаметре. Оогонии обычно овальные, яйцевидные, обратнотрушевидные, $80-200-(250) \times 50-100-(120)$ мкм, иногда с верхушечным сосочковидным выступом, без пор, гладкие, обычно боковые, на ножках, иногда абортивные и тогда нередко пролиферируют, многочисленные. Длина ножек оогониев до $200-250$ мкм, прямые или слегка изогнутые. Ооспоры шаровидные, $(20)-25-40-(55)$ мкм в диаметре, субцентричные, по (1) $-8-20-(30)$ в оогонии, иногда не созревают. Антеридии сосисковидные, примыкают боком, по $2-5-(7)$ у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные. Гомоталличный (De Bary, l. c.; Johnson, l. c.; [5]).

Западная Европа, США, Австралия; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

Де Бари (De Bary, l. c.) недостаточно полно описал этот вид, и разные авторы трактуют его различно. Очевидно, под этим названием описан гриб, близкий к *A. megasperma*.

33. *Achlya megasperma* Humphr., Trans. Amer. philos. soc., 1892 (1893), 17 : 118.

Колонии войлочные, тяжевидно-войлочные, неокрашенные. Гифы нитевидно- или цилиндрически-шиловидные, у основания до $100-120$ мкм в диаметре. Геммы веретеновидно- или булавовидно-цилиндрические, одиночные или собраны в короткие цепочки, обычно многочисленные. Зооспорангии до $450-(800) \times 35-(50)$ мкм, многочисленные. Зооспоры ведут себя по ахлиоидному типу; инцистированные — $10-14$ мкм в диаметре. Оогонии обычно шаровидные, обратнотрушевидные, $(45)-70-100-(150)$ мкм в диаметре, без пор, иногда с верхушечным сосочком или тупоконическим выступом или слегка угловатые, обычно боковые, на ножках, многочисленные. Длина ножек оогониев до $150-250$ мкм, прямые или слегка дуговидно изогнутые. Ооспоры шаровидные, $40-50-(65)$ мкм в диаметре, субцентричные, по (1) $-2-6$ в оогонии, иногда развиваются партеногенетически. Антеридии сосисковидные, булавовидные, примыкают боком, по $2-5$ у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично и моноклинные. Гомоталличный. (Humphrey, l. c.; [10]).

США, Куба, Великобритания, ФРГ, Япония; пресные водоемы; гниющие растительные субстраты.

НАЗВАНИЕ ТАКСОНОВ, СОМНИТЕЛЬНЫХ ИЛИ ИСКЛЮЧЕННЫХ ИЗ РОДА *ACHLYA*

A. prolifera Pringsh., Nova acta acad. Leop. — Carol., 1851, 23 : 395 (non *A. prolifera* Nees, 1823). = *Saprolegnia ferax* (Gruith.) Thuret.

A. intermedia Bail., Amtl. Ber. 35. — Versamml. Deutsch. Naturf. Aerzte, Königsberg, 1860 (1861) : 257. = *S. ferax*.

A. dioica Pringsh., Jahrb. Wiss. Bot., 1860, 2 : 211. — Nom. *rejiciendum*.

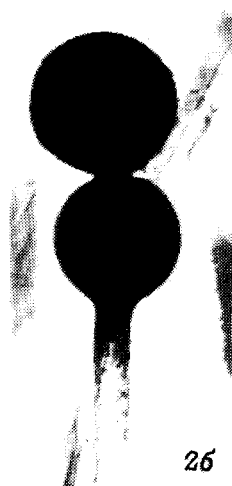
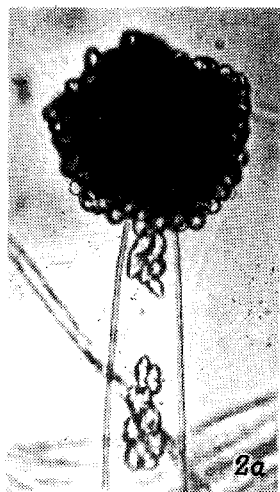
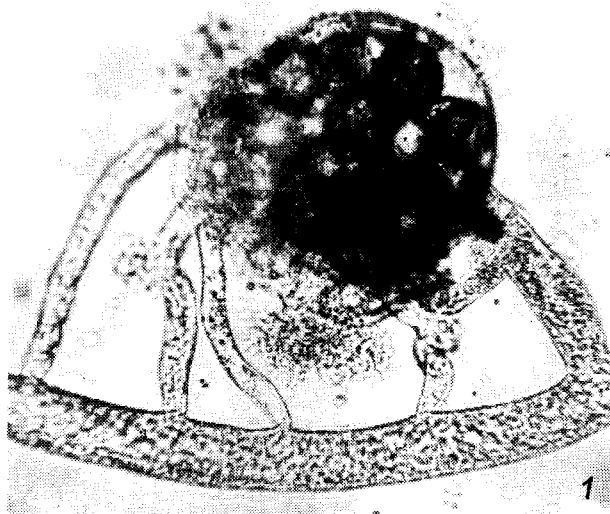
A. leucosperma Cornu, Ann. sci. nat. bot., 1872, ser. 5, 15 : 24. — Nom. *duhium* (? = *A. prolifera*).

- A. contorta* Cornu, *ibid.* : 25. — Nom. *dubium*.
- A. penetrans* Duncan, Proc. roy. soc. London, 1876, 25 : 250. — Nom. *dubium* et non Saprolegniaceae.
- A. ferax* (Gruith.) Duncan, *ibid.* : 253. = *S. ferax*.
- A. nowikii* Raciborski, Akad. umiejet., Krakow wijdzial. mat.-przyrod., 1886, ser. 1, 4 : 166. — Nom. *dubium* (? = *A. prolifera*).
- A. braunii* Reinsch., Jahrb. wiss. Bot., 1878, 11 : 284. = *Aplanes androgynus* (Archer) Humph.
- A. oidifera* Horn, Ann. Mycol., 1904, 2 : 231. — Nom. *dubium*.
- A. hoferi* Harz, Allg. Fischer. Zeit., 1906, 31 : 367. — Nom. *dubium* (? = *A. oligacantha*).
- A. paradoxa* Coker, Mycol., 1914, 6 : 285. (syn.: *Isoachlya paradoxa* (Coker) Kauffman) вскоре установлен типом рода *Protoachlya* Coker [6].
- В последний затем были включены еще виды *P. polyspora* (Lindst.) Apinis (syn.: *Dictyuchus polysporus* Lindst.) и *Protoachlya hypogyna* Shanor et Cooper. Род *Protoachlya*, как подчеркивает Кокер [6], занимает промежуточное положение между родами *Saprolegnia* и *Achlya*. От них он отличается только особенностями бесполого спороношения — вторичные и последующие зооспорангии возникают в базипетальной последовательности (как у рода *Achlya*) с внутренней пролиферацией (как у рода *Saprolegnia*). Соответственно этому зооспоры ведут себя по ахлиоидному и сапролегнивому типам. *Protoachlya* на основании этих особенностей рода признается большинством микологов, но его признание, видимо, мало обосновано. Однако данный вопрос с достоверностью может быть решен в результате изучения нормальных (спороносящих) культур.
- По особенностям полового спороношения *A. (P.) paradoxa* очень сходен с *Achlya bonariensis*. Нами изучены культуры „*A. paradoxa*” MWD 275b, VKMF-1911 (= CBS 158.45), полученные из RU и CBS соответственно, и VKMF-2128, выделенная из воды пруда в СССР. Однако все они развивали только сравнительно многочисленные одиночные геммы от шаровидной до неправильной формы и спорадически очень слабо половое спороношение. И ни в одном случае не удалось добиться образования у них зооспорангиев.
- A. papillosa* Humph. sensu Apinis-Saprolegnia papillosa (Humph.) Apinis, Acta horti bot. univ. Latv., 1929, 4 : 218. — Nom. *dubium*.
- A. hahneliana* (= hähneliana) Čejp, Rozpr. Ces. Acad. Ved. a Um., 1934, 44/26 : 8; Fl. CSR, Oomycetes, 1959, 1 : 158. — Вид близкий к *A. rodriguezi* — но описан по культуре, оогонии которой поражены грибом *Rhizophydium carpophilum* Zopf.
- A. kashyapia* Chaudhuri et Kochhar, Proc. Ind. acad. sci., 1935, 2 : 143. — Nom. *dubium*.
- A. pinnulata* Harvey, J. Elisha Mitchel sci. soc., 1942, 58 : 28 (sine diagnosi latina). — Nom. *dubium*.
- A. californica* Harvey, *ibid.* : 31 (sine diagnosi latina). — Nom. *dubium*.
- A. mucronulata* Ziegler, ошибочное указание у Дикка (Dick., in Ainsworth et al., The fungi, 1973, IVB : 139) = *A. mucronata* Ziegler.

Рис. 1. *Achlya heterosexualis* Barksdale — оогоний, андрогинные и моноклинные антеридиальные веточки, 300 ×.

Рис. 2. *A. bisexualis* Coker et Couch.

а — выход зооспор из зооспорангия; б-в — геммы оогонийной (б) и (в) антеридиальной формы. а-в. 150 ×.



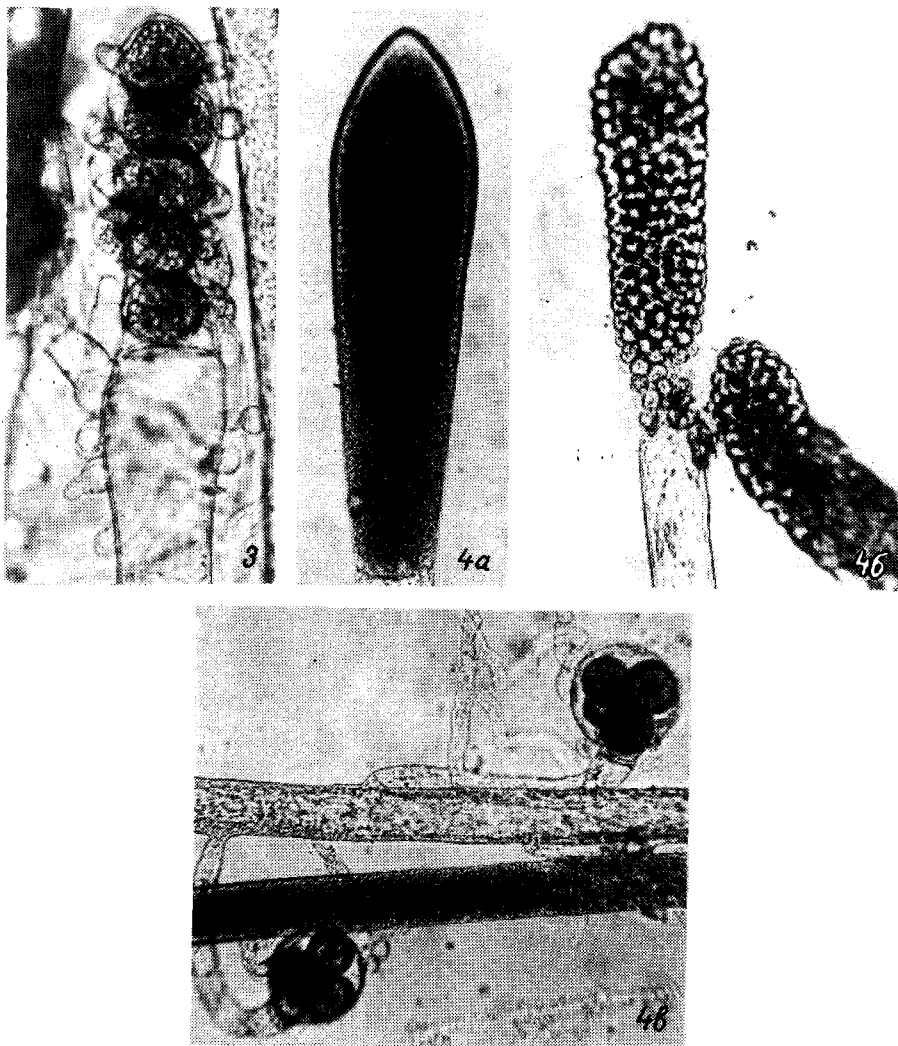


Рис. 3. *A. intricata* Велеке – верхушечный оогоний с ооспорами и спиралевидной антеридиальной веточкой, 250х.

Рис. 4. *A. dubia* Coker.

а - б -- зооспорангии типа рода *Thraustotheca*: *а* – развивающиеся, *б* – созревшие, 300х,
в – боковые оогонии, 150х.

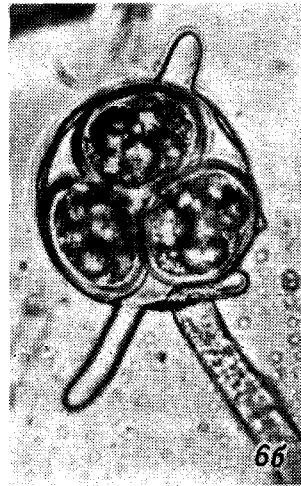
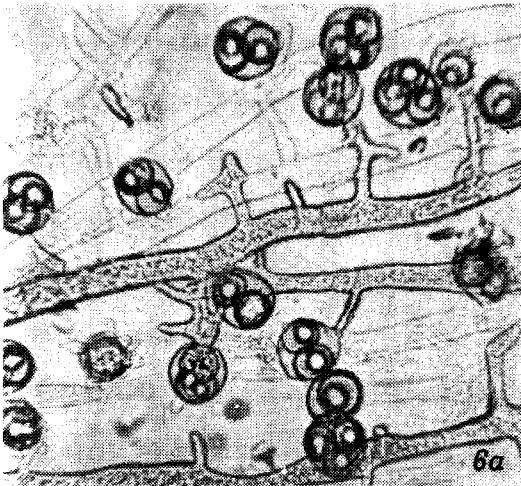
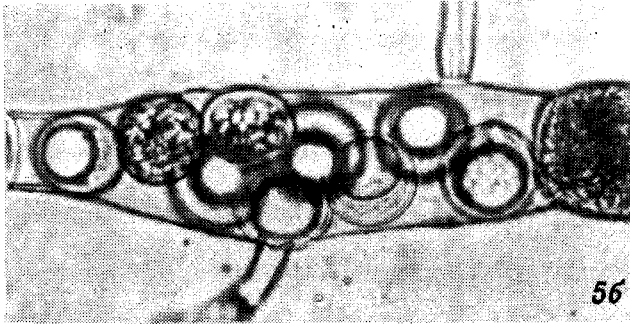
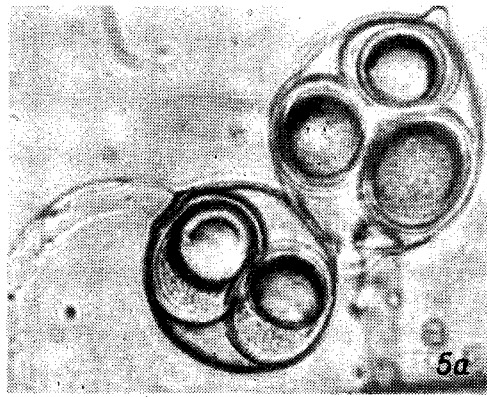


Рис. 5. *A. oviparvula* Rogers et Beneke.

а-б – оогонии с ооспорами: *а* – боковые, *б* – промежуточный. 250X.

Рис. 6. *A. caroliniana* Coker.

а-б – боковые оогонии с ооспорами. *а* – 50X, *б* – 235X.

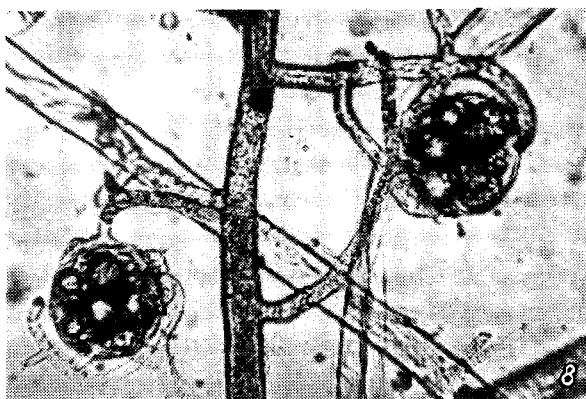
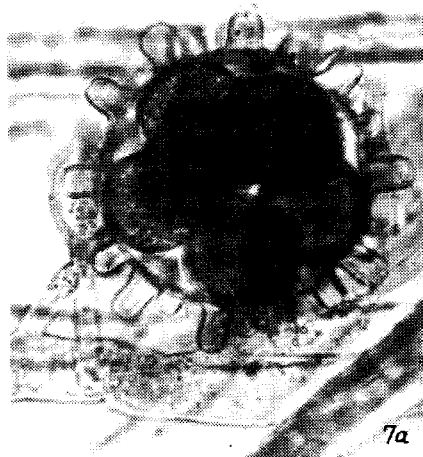


Рис. 7. *A. recurva* Cornu.

а б оогонии с ооспорами; *а* боковые, *б* промежуточные, 300х.

Рис. 8. *A. conspicua* Coker оогонии на крючковидно изогнутых почках с аптеридиями на андрогинных и моноклиновых веточках, 200х.

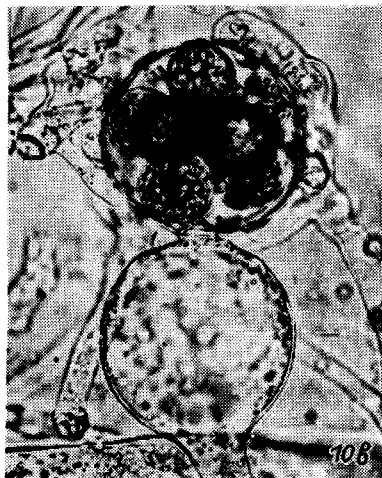
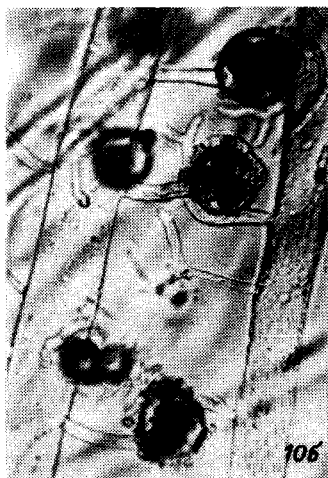
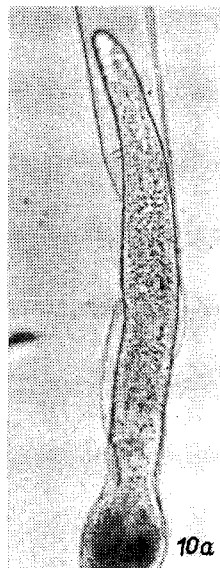
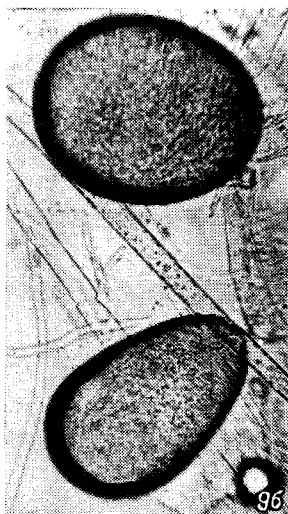


Рис. 9. *A. diffusa* Harvey ex Johnson.

a – боковые оогонии (с ооспорами и абортивный), 200X; *б* – крупные стерильные клетки, 150X.

Рис. 10. *A. prolifera* Nees emend. de By.

a – внутренняя пролиферация зооспорангия, 300X; *б* – боковые оогонии и моноклинные антеридиальные веточки, 80X; *в* – пролиферирующий оогоний с антеридиями на диклиной веточке, 250X.

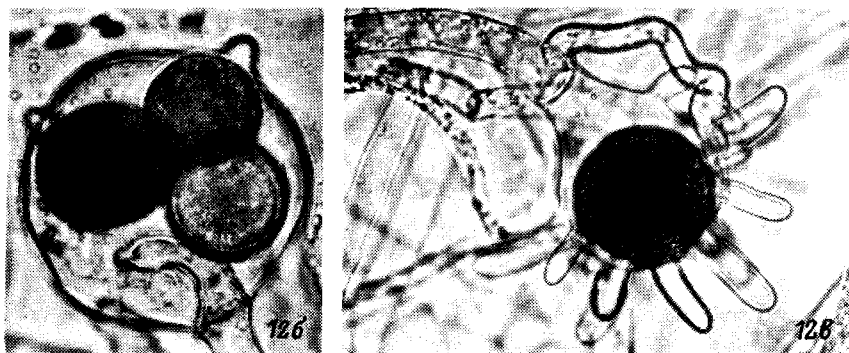
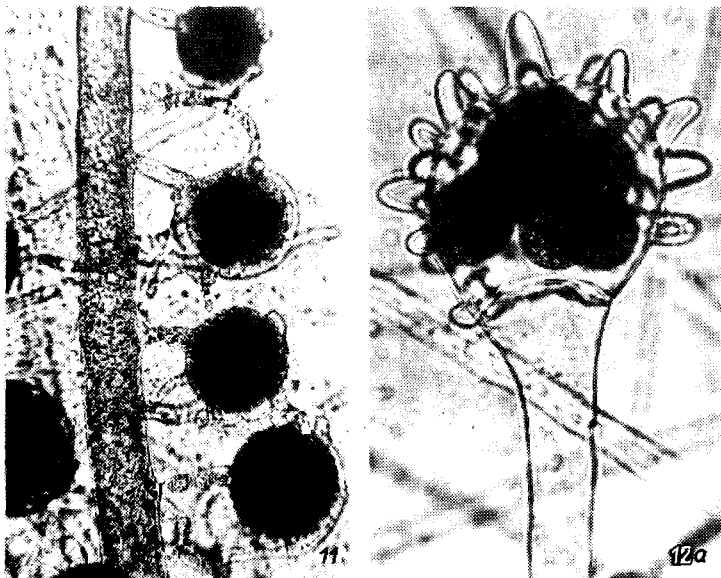


Рис. 11. *A. debaryana* Humph. — боковые оогонии с антеридиями на моноклиных веточках, 150 X.

Рис. 12. *A. hypogyna* Coker et Pemberton.

a-b — боковые оогонии с ооспорами: *a* — без антеридия, 300X, *б* — с оплодотворяющей трубкой гипогинного антеридия, 350X, *в* — с антеридием на андрогинной веточке, 200X.

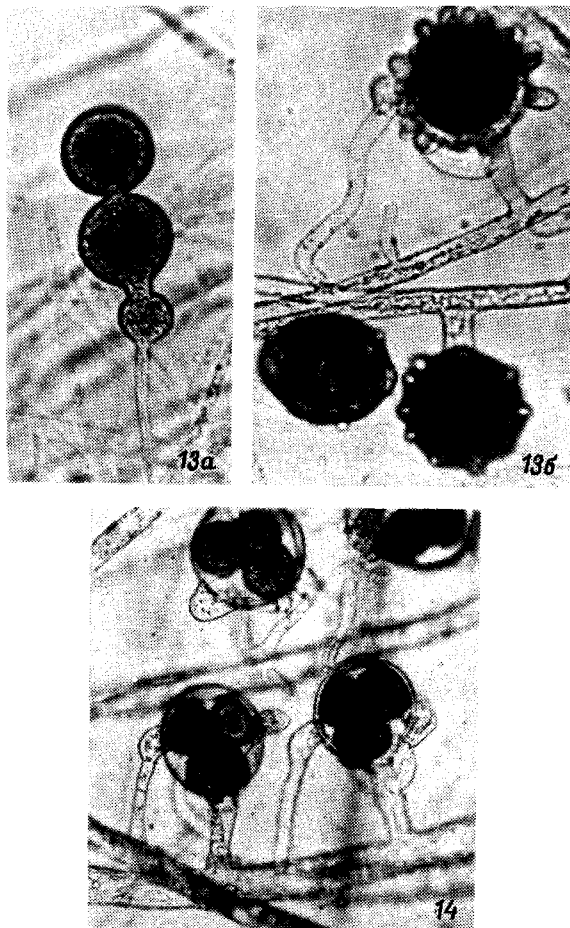


Рис. 13. *A. hypogyna* Coker et Pemberton var. *mucronata* (Ziegler) Milko.

a -- геммы, 50х; *б* -- боковые оогонии с антеридиями на андрогинных и моноклиных веточках, 150х.

Рис. 14. *A. racemosa* Hildebr. — боковые оогонии с антеридиями на андрогинных и моноклиных веточках, 150х.

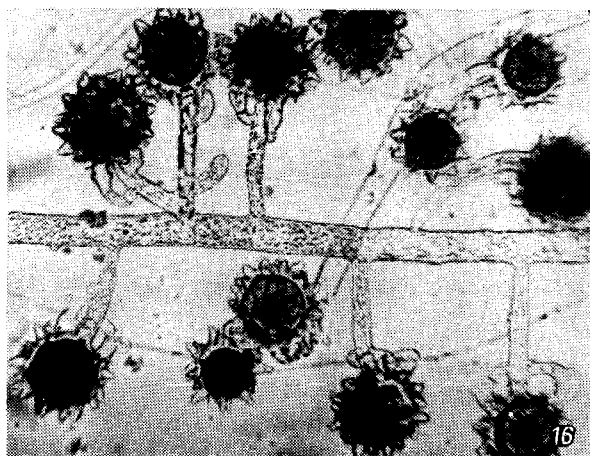
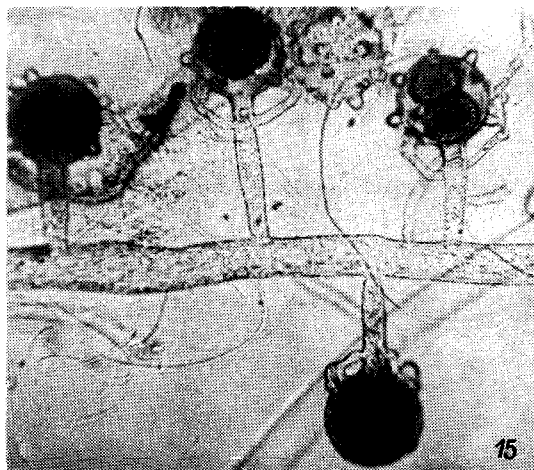


Рис. 15. *A. colorata* Pringsh. — боковые оогонии с антеридиями на андрогинных веточках, 150х.

Рис. 16. *A. radiosa* Maur. — боковые оогонии с антеридиями на андрогинных веточках, 150х.

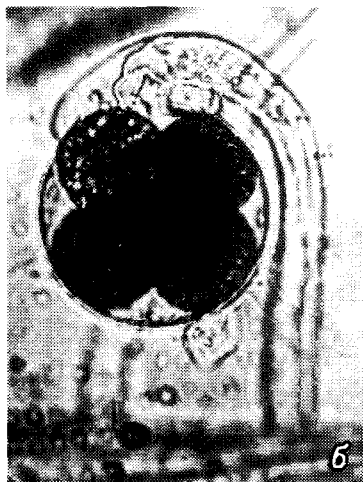
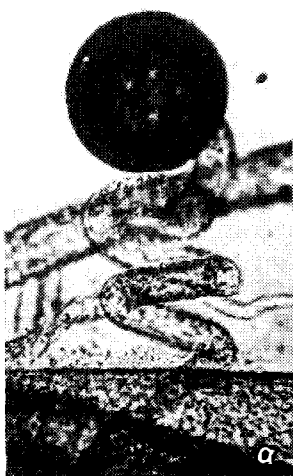


Рис. 17. *A. oligacantha* de By.

a — развивающийся оогоний на спирально закрученной ножке, 200X; *б-в* — боковые оогонии на крючковидно изогнутой (*б*) и (*в*) короткоразветвленной ножке, 300X.

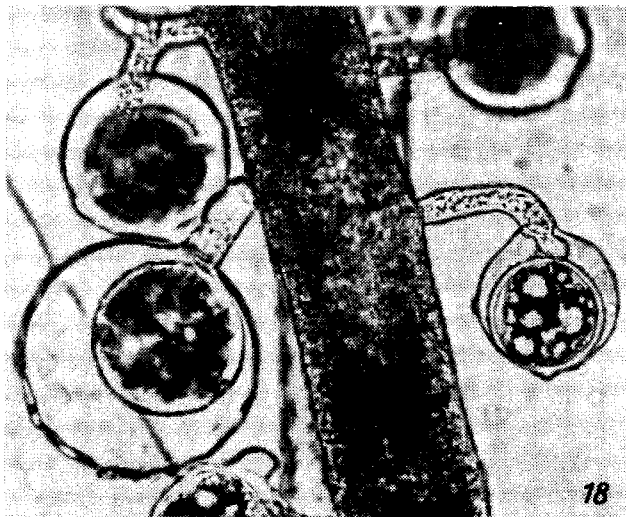


Рис. 18. *A. bonariensis* Beroqui – боковые оогонии, 150X.

1. *Alabi R. O.* Thraustothecoid sporangium formation in there Saprolegniaceae from Nigeria. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1972, vol. 58, N 4, p. 519–521.
2. *Barksdale A. W.* Inter-thallic sexual reaction in *Achlya* of the aquatic fungi. — Amer. J. Bot., 1960, vol. 47, N 1, p. 14–23.
3. *Barksdale A. W.* The role of hormone „A” during sexual conjugation in *Achlya ambisexualis*. — Mycologia, 1963, vol. 55, N 3, p. 627–632.
4. *Barksdale A. W.* *Achlya ambisexualis* and a new cross-conjugating species of *Achlya*. — Mycologia, 1965, vol. 57, N 2, p. 493–501.
5. *Cejp K.* Flora CSR. Oomycetes. 1. Praha, 1959, p. 1–475.
6. *Coker W. G.* The Saprolegniaceae, with notes on other Water Molds. Chapel Hill, 1923, p. 1–201.
7. *Dick M. W.* A critical study of the taxonomy of the *Achlya spinosa*, *A. stellata*, *A. cornuta* complex. — Trans. Brit. Mycol. Soc., 1960, vol. 43, N 3, p. 479–488.
8. *Dick M. W.* *Achlya hypogyna*—an aggregate, or a polymorphic species? — Mycologia, 1969, vol. 61, N 5, p. 1002–1008.
9. *Howard K. L., Seymour R., Johnson T. W.* Aquatic fungi of Iceland: Saprolegniaceae. — J. E. Mitchel Sci. Soc., 1970, vol. 86, N 2, p. 63–79.
10. *Johnson T. W.* The genus *Achlya*: Morphology and taxonomy. Ann Arbor, 1956, p. 1–180.
11. *Johnson T. W.* Aquatic fungi of Iceland: *Achlya racemosa* Hildebrand. — Sven. bot. tidsk., 1973, vol. 67, N 3, p. 438–444.
12. *Johnson T. W.* Aquatic fungi of Iceland: *Biflagellate* species. — Acta Natur. Island., 1974, vol. 23, p. 1–40.
13. *Johnson T. W., Rogers A. L., Beneke E. S.* Aquatic fungi of Iceland: Comparative morphology of *Achlya radiosa*, *A. pseudoradiosa*, and *A. stellata*. — Mycologia, 1975, vol. 67, N 1, p. 103–109.
14. *Raper D. R.* Chemical regulation of sexual processes in the Thallophytes. — Bot. Rev., 1952, vol. 18, p. 447–545.
15. *Scott W. W., O'Bier A. H.* Aquatic fungi associated with diseased fish and fish eggs. — Progr. Fish-Cult., 1962, vol. 24, N 1, p. 3–15.
16. *Tiffney W. N., Wolf F. T.* *Achlya flagellata* as a fish parasite. — J. E. Mitchel Sci. Soc., 1937, vol. 53, N 2, p. 298–300.
17. *Tiffney W. N.* The identity of certain species of the Saprolegniaceae parasitic to fish. — J. E. Mitchel Sci. Soc., 1939, vol. 55, N 1, p. 134–151.
18. *Vishniac H. S., Nigrelli R. F.* The ability of the Saprolegniaceae to parasitize platyfish. — Zoologica, 1957, vol. 42, N 4, p. 131–134.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ ОТРЯДА DIPLOMONADIDA (WENYON) BRUGEROLLE

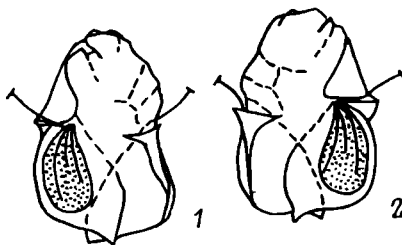
Работа по выявлению организмов — показателей степени сапробности была начата еще в начале XX в. [25]. Сейчас в связи с усилением антропогенного эвтрофирования водоемов [46] большое внимание привлекают простейшие, участвующие в процессах разрушения органического вещества. Строительство большого числа биологических очистных сооружений требует доступных полных определителей простейших, обитающих в очистных сооружениях и являющихся показателями эффективности последних. Это в первую очередь относится к жгутиконосцам. Особое место среди жгутиконосцев занимают анаэробные формы из отряда Diplomonadida. Они широко распространены в местах, где много бактерий, мало кислорода и как следствие этого пониженный окислительно-восстановительный потенциал (дно водоемов, очистные сооружения, разлагающиеся животные и растения, почва). Наиболее полный определитель этой группы составлен Леммерманом [34, 35] и Штармахом [47]. Другие определители учитывают гораздо меньшее число видов [13, 16, 21, 23]. В настоящей работе приводится первый в нашей стране полный определитель этой группы простейших. Лавьер [33] разделяет дипломонадид по типу симметрии на 2 группы. Группу билатерально-симметричных организмов составляют представители родов *Octomitus* и *Giardia*.

Представители отряда Diplomonadida — жгутиконосцы с 4–8 жгутиками и 1–2 ядрами. Жгутики и ядра образуют комплекс — „кариомастигонт”. Жгутики разделяют на более длинные двигательные и более короткие цитостомальные. Поглощение пищи происходит в углублениях тела — цитостомальных бороздках. Форма тела сложная. Поверхность клетки покрыта неровными гранями и бороздками. В цитоплазме заметны пищеварительные и 1–2 сократительные вакуоли.

Виды родов *Hexamita*, *Trepomonas*, *Trigonomonas*, *Spironucleus* относятся к группе организмов с осевой симметрией односторонних розеток. Лавьер [32] установил существование у *Trepomonas agilis* var. *angulata* энантиоморфных форм (рис. 1), т. е. право- и левозакрученных. При движении эти организмы вращаются по спирали влево или вправо. После деления таких клеток направление вращения 2 дочерних особей сохраняется. Насколько распространена энантиоморфность у дипломонадид не ясно.

Питаются эти жгутиконосцы в основном бактериями, или сапрозойно. Паразитируют они в кишечном тракте земноводных и пресмыкающихся. Свободноживущие виды, обитающие в воде, загрязненной органическими остатками, служат показателями зусапробной зоны [13, 21, 23, 25, 34, 35].

Рис. 1. Правозакрученные (1) и левозакрученные (2) формы *Trepomonas agilis* var. *angulata* (по: [32]).



35, 46]. Данные организмы относятся к группе анаэробов [10]. У них нет митохондрий и аппарата Гольджи.

Бружёроль [10] на основании электронно-микроскопических данных включил в рассматриваемый отряд группу видов рода *Enteromonas* и выделил 2 подотряда: Enteromonadina и Diplomonadina.

Учитывая это, мы в своей работе приняли следующую систему отряда (по: [10]).

Отряд **DIPLOMONADIDA** Wenyon, 1926, emend. Brugerolle, 1975

Подотряд **ENTEROMONADINA** Brugerolle, 1975

1. Род **ENTEROMONAS** Fonseca, 1915

Подотряд **DIPLOMONADINA** (Wenyon) Brugerolle, 1975

Сем. **Hexamitidae** Kent, 1880

1. Род **HEXAMITA** Dujardin, 1838

2. Род **TREPOMONAS** Dujardin, 1841

3. Род **TRIGONOMONAS** Klebs, 1893

4. Род **SPIRONUCLEUS** Lavier, 1936

5. Род **OCTOMITUS** Prowazek, 1902

6. Род **GIARDIA** Kiunstler, 1882

Паразитические представители родов *Hexamita*, *Trepomonas*, целиком паразитические роды *Spironucleus*, *Octomitus*, *Giardia* и подотряд Enteromonadina, в котором нет свободноживущих видов, в определителе не рассматриваются.

Сем. **Hexamitidae** Kent

Форма тела от овальной до цилиндрической, имеет радиальную или билатеральную симметрию. Передний конец тела несет 6 или 8 жгутиков. Спереди в виде полумесяцев располагаются 2 ядра, с которыми связаны базальные тела жгутиков. Вместе они образуют кариомастигонты. По бокам тела спереди, посредине или сзади располагаются щитостомы, которые в зависимости от формы называются также ротовыми каналами, щелями, карманами. Из каждого щитостома отходят один или несколько жгутиков. Задний конец тела заострен, но может быть вытянут в длинный отросток.

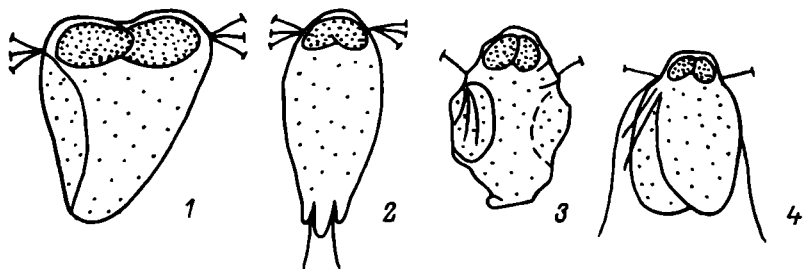


Рис. 2. Особенности формы тела некоторых гексамитид.

1 – *Trigonomonas*, треугольная форма тела; 2 – *Hexamita*, задний конец тела имеет отросток; 3 – *Trepomonas*, складчатая поверхность тела; 4 – *Trepomonas*, клетка с широкими ротовыми карманами.

Прием пищи происходит через цитостомы. Питание либо бактериями, либо сапрозойно. Пищеварительные вакуоли многочисленны. В теле заметно циркулярное движение цитоплазмы. 1 или 2 сократительные вакуоли опорожняются обычно сзади. Цисты найдены не у всех видов.

По электронно-микроскопическим данным, ядро окружают микрофибриллярные структуры. Цитостом связан с аксонемами жгутиков микрофибриллами. Веретено деления клетки – внеядерное. Тип деления – криптомитоз [9].

Обычно обитают на дне водоемов, в местах с органическим загрязнением, в очистных сооружениях или кишечнике рептилий и земноводных. Пресноводные и морские.

При определении дипломонадид необходимо учитывать расположение жгутиконосца относительно наблюдателя. Ширина тела исчисляется в положении, когда обе группы двигательных жгутиков видны по сторонам тела. Толщина измеряется перпендикулярно ширине. Форма клеток гексамитид не поддается краткому описанию. Поверхность тела неровная, с бороздами и лентовидными выростами (рис. 2). Основное внимание при определении данных организмов должно быть уделено детальному описанию их строения и оригинальным рисункам.

Роды *Turbomonas* Prowse и *Gyromonas* Seligo [47] не включены в определительную таблицу ввиду недостаточного их описания и неясности систематического положения.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- | | |
|--|------------------------|
| 1. Клетка имеет 6 жгутиков | 1. <i>Trigonomonas</i> |
| – Клетка имеет 8 жгутиков | 2 |
| 2. 6 жгутиков отходят спереди, 2 – сзади | 2. <i>Hexamita</i> |
| – 8 жгутиков отходят спереди | 3. <i>Trepomonas</i> |

1. Род TRIGONOMONAS Klebs, 1893

Klebs, 1893 : 330; Lemmermann, 1914 : 124.

Клетки свободноплавающие, слабо метаболируют. Тело с боков сплюснуто, винтообразно скручено, треугольное или веретеновидное с 6

жгутиками. Форма тела иногда сильно варьирует. 2 ядра спереди. Ризобласта нет. Обычно 2 цитостома тянутся от вершины клетки назад. У верхнего края цитостома 2 группами отходят 6 неравных жгутиков. 3 базальных зерна жгутиков каждой стороны тела слито в одно. Положение сократительной вакуоли непостоянно. Цитоплазма обычно находится в активном движении. Размножение продольным делением надвое. Клюг [24] отмечал инцистирование, что нами не подтверждено. При плавании вращаются вокруг продольной оси тела. Питание бактериями [13, 23, 35, 47].

По данным электронной микроскопии (по: [10]; Аникушин, устное сообщение), тригономонасы не имеют митохондрий или их предшественников. Представители этого рода распространены в загрязненных водоемах. Паразитические формы не найдены. По типу обмена являются анаэробами [5].

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетка продолговатая или веретеновидная, яйцевидные ротовые карманы в передней части тела, длина тела 12–32, ширина 6–13 мкм 1. *T. diacra*
- Клетка иной формы, ротовые карманы тянутся назад и спирально обвивают тело 2
2. Клетка значительно уплощена, 2 пары жгутиков спирально обвивают тело, длина тела 6–17, ширина 6–8, толщина 2–5 мкм 2. *T. tortuosa*
- Клетка незначительно уплощена, жгутики не обвивают тело 3
3. Клетка треугольная или обратнойцевидная, длина тела 24–33, ширина 10–16 мкм 3. *T. compressa*
- Клетка иной формы 4
4. Клетка ромбовидно-овальная, передний и задний концы примерно равной ширины; 1 пара длинных двигательных жгутиков направлена назад; длина тела 16–20, ширина 10–13 мкм 4. *T. otidifera*
- Клетка иной формы, передний и задний концы различной ширины, двигательные жгутики направлены вперед или в стороны 5
5. Клетка имеет 2 пары длинных жгутиков и 1 пару коротких; тело сзади двуплостное, длина 12–16, ширина 11–13, толщина 6–8 мкм 5. *T. intermittens*
- Клетка имеет 1 пару длинных жгутиков, 2 пары коротких 6
6. Передний конец клетки уже заднего, ротовые бороздки широкие, длина тела 20–25, ширина 15–25 мкм 6. *T. inflata*
- Передний конец тела шире заднего, длина тела 14–19, ширина 8–9.5 мкм 7. *T. aechme*

1. *Trigonomonas diacra* Klug, 1936 (табл. I, 1–3).

Klug, 1936 : 115, Fig. 12.

Клетка продолговатая или веретеновидная. Передний конец конусовидный, закруглен, иногда S-образный. Задний конец вытянутый, тупо закруглен. Иногда сзади имеется черенковидный отросток на $1\frac{2}{3}$ длины

тела. Ротовые карманы спереди, друг против друга, яйцевидные, не доходят до середины тела. 2 жгутика длиннее тела, другие 2 на $\frac{3}{4}$ длины тела и 2 на $\frac{1}{2}$ длины тела. Жгутики выходят из ротовых карманов. Сократительная вакуоль в задней половине тела. При движении вращается. Пищеварительные вакуоли многочисленны. Питается бактериями.

Длина 12–32, ширина 16–13 мкм.

Встречается в загрязненных водах [24]. Найден во вторичных отстойниках очистных сооружений [5].

2. *Trigonomonas tortuosa* Skuja, 1956 (табл. I, 4–12).

S k u j a, 1956 : 109, Taf. XII, Fig. 34–39, Taf. XIII, Fig. 7–10.

Клетка сильно уплощена, скручена, в виде спиральной ленты. Передняя часть тела закруглена, задняя часть немного сужена. По бокам тела тянутся длинные ротовые карманы. 1 пара жгутиков вдвое длиннее тела, направлена в стороны. 2 другие пары спирально обвивают тело. 2 ядра спереди. Цитоплазма бесцветная, мелкогранулярная. Несколько сократительных вакуолей.

Длина 6–17, ширина 6–8, толщина 2–5 мкм.

Вид весьма распространен в небольших водоемах, в литорали, придонных слоях воды, встречается вместе с другими гетеротрофами и тиофильными бактериями [44]. Обнаружен также в очистных сооружениях и бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6]. Наиболее обычен среди тригономонасов.

Размеры *T. tortuosa* сильно варьируют. Скуйя [44] предполагал, что в разных местах обитания существуют несколько форм (видов?). Нами установлено, что изменчивость этого вида связана с циклом развития в культуре и влиянием абиотических факторов среды (содержание кислорода, активная реакция среды).

Плавает жгутиконосец резкими скачками с остановками и вращается. Эти особенности поведения позволяют безошибочно определить данный вид даже при малом увеличении микроскопа.

3. *Trigonomonas compressa* Klebs, 1893 (табл. I, 13, 14; табл. II, 1, 2).

K l e b s, 1893 : 330–332, Taf. XV, Fig. 5, a–g.

Клетка треугольная или обратнояйцевидная. Передний конец широкий, овальный, выпуклый. Тело сужается к заднему концу. На вершине тела отходят по 3 неравных жгутика. По бокам тела располагаются немного скрученные ротовые бороздки. Ядра спереди. Цитоплазма прозрачная. Пульсирующая сократительной вакуоли в разных частях тела. Деление клетки продольное. Движение вращательное, неравномерное. Питается бактериями. Полисапроб [46].

Длина 24–33, ширина 10–16 мкм.

Встречается в загрязненных водах [7, 34, 35, 44], в очистных сооружениях [13], в воде из дупел деревьев [31]. Найден в очистных сооружениях, бентосе рек и водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

По форме тела данный организм напоминает не разделившиеся до конца клетки *Tetramitus* Perty [23].

4. *Trigonomonas otidifera* Skuja, 1948 (табл. II, 3).

Skuja, 1948 : 72, Taf. VI, Fig. 12.

Клетка уплощена, ромбовидно-овальная. Передний и задний концы тела примерно равной ширины. Одна пара жгутиков в 1.5 раза длиннее тела, 2 пары коротких жгутиков отходят от пузырчатых ротовых карманов. Ядра спереди. Цитоплазма прозрачная, гомогенная с многочисленными гранулами. 2 или 4 сократительных вакуоли. Размножение продольным делением надвое. Движение быстрое, вращательное.

Длина 16–20, ширина 10–13 мкм.

Описан из планктона озера. Швеция [43].

5. *Trigonomonas intermittens* Skuja, 1956 (табл. II, 3–7).

Skuja, 1956 : 108, 109, Taf. XIII, Fig. 3–6.

Клетка булавовидная, немного уплощена, незначительно скручена, метаболирует. Верхняя часть тела округлена, задняя вытянута. 2 пары длинных жгутиков, 1 пара коротких. Ядра спереди. Цитоплазма бесцветная, мелкогранулярная. Несколько сократительных вакуолей.

Длина 12–16, ширина 11–13, толщина 6–8 мкм.

Встречается в мелких водоемах, литорали озер вместе с бесцветными эвгленовыми, пурпурными и зелеными бактериями. Швеция [44].

6. *Trigonomonas inflata* Skuja, 1956 (табл. II, 8–10).

Skuja, 1956 : 110, Taf. XIII, Fig. 11–13.

Клетка немного уплощена и скручена. Спереди укорочена, сзади вытянута, двухлопастная. По бокам тела ротовые карманы, от которых отходят 3 пары неравных жгутиков. 1 пара жгутиков равна длине тела, 2 другие сильно укорочены и составляют $\frac{1}{9}$ – $\frac{1}{3}$ длины тела. Ядра спереди. Несколько сократительных вакуолей. Пищеварительные вакуоли рассеяны по клетке.

Длина тела 20–25, ширина 15–25 мкм.

Встречается в прудах и лужах, заросших растительностью, вместе с *Hexamita eurykephale*. Швеция [44]. Найден в серных источниках г. Маггесты, очистных сооружениях, бентосе рек и водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

7. *Trigonomonas aechme* Skuja, 1939 (табл. II, 11–13).

Skuja, 1939 : 76, 77, Taf. III, Fig. 12.

Форма тела приблизительно яйцевидная. Передний конец шире заднего. Сбоку клетка сужена, немного скручена, слабо метаболирует. Передний конец широко закруглен, задний сужен. С каждой стороны тела по 1 жгутику, равному длине тела, и 2 коротких, расположенных в небольших ротовых карманах. Хорошо заметно движение цитоплазмы и вакуолей. Движение особей быстрое, вращательное, равномерное. Питается, вероятно, сапрофитно.

Длина 14–19, ширина 8–9.5, толщина 3–8 мкм.

Встречается в стоячих водах [42].

Сходен с *Trepomonas rotans* и *T. communis*, только у *T. aechme* задний конец тела всегда уже переднего.

Dujardin, 1838 : 17–21; Dujardin, 1841 : 296; Bütschli, 1878 : 238–240 (*Hexamitus*); Klebs, 1893 : 332–338 (*Hexamita*), 341 (*Urophagus*).

Клетки имеют самую разнообразную форму тела, в большинстве случаев либо овальную, либо веретеновидную, либо сигарообразную. Тело метаболирует. 2 цитостома проходят продольно назад. 3 пары двигательных

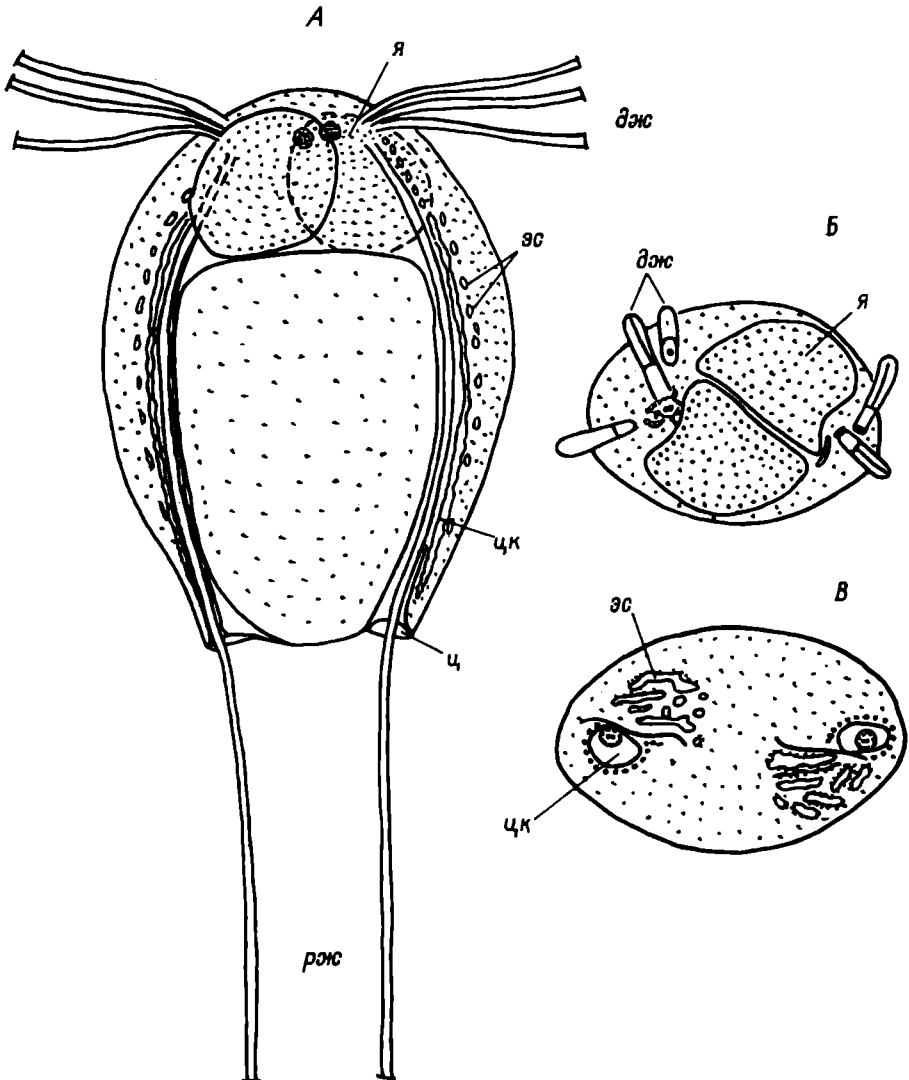


Рис. 3. Строение *Hexamita inflata* (по: [9]).

А — общий вид; Б — поперечный срез на уровне ядер; В — поперечный срез задней части тела. дж — двигательные жгутики; рж — рулевые жгутики; ц — цитостом; цк — цитоплазматический канал с находящимися в нем рулевыми жгутиками; эс — эндоплазматическая сеть; я — ядро.

(плавательных) жгутиков отходят спереди и направлены в стороны. 2 рулевых жгутика лежат в цитостомах и сзади выходят за пределы тела. Цитостомы могут полностью обхватывать жгутики, образуя каналы. Цитостомов может быть 2—4, иногда они малозаметны. 2 ядра спереди. 1—2, реже больше, сократительных вакуолей циркулируют в цитоплазме, опорожняются сбоку или сзади. Протоплазма содержит преломляющие свет гранулы (гликоген?). Инцистирование известно у паразитических форм. Размножение продольным делением надвое. При плавании вращаются вдоль продольной оси тела. Рулевые жгутики не принимают активного участия в движении и служат, очевидно, для придания устойчивости передвижения жгутиконосца. Плавательные жгутики совершают попеременные гребные движения. Некоторые виды ползают по субстрату. Питание голозойное или сапрозойное [12, 17, 18, 22, 23].

У некоторых форм задний конец тела постоянно или временно вытягивается в отросток или раздваивается, образуя „ножки”.

Клебс [23] по морфологическому признаку — клюковидному отростку тела — выделил из рода *Hexamita* род *Urophagus*. Так же как и многие авторы [13, 20, 47], мы предполагаем, что выделение рода *Urophagus* было малообоснованным, поэтому все виды этого рода мы объединили с родом *Hexamita*. Эксперименты показывают, что гексамиты часто имеют временный отросток тела. Это образование не может служить четким родовым признаком.

Бружеролль [9] изучил ультраструктуру *H. inflata* (рис. 3). Форма тела жгутиконосца овальная. Спереди 2 округлых ядра. Их кариосомы сближены. Ленты микротрубочек расположены спереди и окружают цитостом. Кинетосомы расположены около ядер. Рулевые жгутики начинаются спереди и свободно проходят внутри тела в 2 каналах, которые оканчиваются 2 цитостомами. Поглощение пищи происходит в цитостоме. В делящейся клетке 2 полюса вытянутых ядер связаны с микротрубочками ахроматического веретена. Тип деления — криптомитоз, в понимании Холланда. Оболочка ядра при делении не разрушается. Не обнаружено аппарата Гольджи и митохондрий, а также сократительной вакуоли. Цисты округлые.

Распространены гексамиты в местах с большим содержанием органических веществ в пресных и морских водоемах [5, 6, 12, 13, 23, 28, 35].

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Задний конец тела немного вытянут и раздвоен, цитостомы малозаметны 2
- Задний конец тела имеет отросток(различного размера)или без него, с хорошо заметными цитостомами 5
2. Рулевые жгутики отходят непосредственно от раздвоенного заднего конца тела 3
- Рулевые жгутики отходят из небольших цитостомов или свободно от переднего конца тела 4
3. Передний конец тела имеет перетяжку, от 2 лопастей заднего конца отходят рулевые жгутики, равные $\frac{1}{3}$ длины тела, длина клетки 15—20, ширина 6—8, толщина 5—6 мкм 1. *H. eurykephale*

- жгутики примерно равны длине тела, задний конус конусовидный, задний — узкий, многообразно раздвигаясь, образуя „ножки“. Двигательные жгутики отходят спереди и равны длине тела. Небольшие ротовые жгутики отходят от основания тела нет. Сократительная вакуоль нет. Питание неясно. Почти не плавает, чаще ползает. Активное участие в ползании принимают „ножки“.
- Длина тела 10–12, ширина 4–5 мкм.
- Найден в очистных сооружениях пос. Борок Ярославской обл. в 1975–1977 гг. при температуре 8–26 °C, pH 6.8–7.4 [3].
- Развивается в погибших водных животных. Отличается от *H. mutabilis* большим количеством темных гранул в цитоплазме, отсутствием цитостомов, формой заднего конца тела. Сходен с паразитическими жгутиконосцами рода *Oscotinus* Prowazek [39].
2. *Нехемита furcata* Zhukov et al., 1978 (табл. III, 4–5).
- Жуков, Мыльников, Моисеев, 1978 : 126, табл. III, рис. 3, а, б.
- Клетка булавовидная, передний конус конусовидный, задний — узкий, многообразно раздвигаясь, образуя „ножки“. Двигательные жгутики отходят спереди и равны длине тела. Небольшие ротовые жгутики отходят от основания тела нет. Сократительная вакуоль нет. Питание неясно. Почти не плавает, чаще ползает. Активное участие в ползании принимают „ножки“.
- Длина тела 15–20, толщина 5–6 мкм.
- Вид редкий. Встречается в загрязненных водах вместе с тиофильными бактериями. Швеция [44]. Найден также в очистных сооружениях [5].
2. *Нехемита rostrata* Stein, 1878 (табл. III, 10–12).
- Stein, 1878 : Tabl. III, Abt. VI (*Нехемитус rostratus*). Klebs, 1893 : 341, Tabl. XVI, Fig. 3 (*Urophagus rostratus*).
- Клетка обратнояйцевидная, задний конус раздвоен. Тело метаболизует. Сзади постоянно заостренный выступ. Небольшие ротовые жгутики незначительно длиннее тела. Ротовые жгутики равны длине тела. Движение вращательное. Активно поглощают пищу с помощью ротовых щелей. Проявляет хемотаксис по отношению к пище.
- Длина тела 16–25, ширина 6–16 мкм.

По бокам тела по небольшому выросту. 2 ядра спереди. Двигательные задняя часть раздвоенная. Двигательные жгутики выходят из углублений. Клетка цилиндрически овальная. Передний конец имеет перетяжку.

Skuja, 1956: 107, Tab. XII, Fig. 30-33.

1. *Hexamita eurykēphale* Skuja, 1956 (табл. III, 1-3).

- 15 мкм 12. *H. inflata*
 — 1 сократительная вакуоль сзади, длина клетки 13-25, ширина 9-
 — Задние жгутики в 1.5-2 раза длиннее тела, цитоплазма чаще прозрачная,
 ширина 8-13 мкм 11. *H. temelloripis*
 ми гранулами, 3-4 сократительные вакуоли, длина клетки 11-19,
 — 11. Задние жгутики в 3-4 раза длиннее тела, цитоплазма заполнена темны-
 — Клетка овальная или округлая, спереди закруглена 11
 8-10 мкм 10. *H. pusilla*
 жень и не доходят до середины тела; длина клетки 10-13, ширина
 10. Клетка яйцевидная, спереди сужена, сзади закруглена, цитостомы сбои-
 — В задний части тела одна пара бороздов 10
 9. *H. crassa*
 равна длине тела, длина клетки 24-35, ширина 14-18 мкм
 тело яйцевидное, передний конец скошен, длина рудевых жгутиков
 9(5). В задний части клетки 2 пары бороздов, из них 1 пара цитостомы;
 10 мкм 8. *H. mutabilis*
 сток может достигать $\frac{1}{2}$ длины тела, длина клетки 12-30, ширина 8-
 — Цитостомы незаметны, задний конец тела сужен или закруглен, отро-
 7. *H. caudata*
 сток небольшой, длина клетки 11-22, ширина 5.5-9.5 мкм
 8. Цитостомы небольшие, задний конец тела всегда сужен, задний отро-
 6. *H. fissa*
 длина клетки 20-26, ширина 9-13 мкм
 2 цитостома, равные $\frac{1}{2}$ длины тела, задний конец тела в виде клюва,
 — Клетка обратнояйцевидная, передний конец закруглен, хорошо заметны
 заметны 8
 7. Клетка булавовидная, передний конец конусовидный, цитостомы мало
 уже переднего 7
 — Клетка булавовидная или обратнояйцевидная, задний конец тела всегда
 клетки 12, ширина 2 мкм 5. *H. angusta*
 6. Клетка узколанцетовидная, передний конец имеет перетяжку; длина
 — Задний конец тела закруглен, отросток отсутствует 9
 мера 6
 5(1). Задний конец тела заострен, сзади имеется отросток различного раз-
 4. *H. gostata*
 клетки 16-25, ширина 6-16 мкм
 из небольших цитостомов, иногда сзади имеется отросток, длина
 — Задняя часть тела не сжата, не скручена, рудевые жгутики отходят сзади
 3. *H. fusiformis*
 рическая или веретеновидная, длина 22-27, ширина 10-12 мкм
 4. Задняя часть тела немного сжата и скручена, рудевые жгутики начина-
 ются спереди, свободно проходят по бокам тела; клетка узкоцилинд-
 2. *H. furcata*
 10-12, ширина 4-5 мкм
 — Передний конец конусовидный, задний конец образует раздвоенные
 ("ножки"), от которого отходят 2 маленьких жгутика, длина клетки

Встречается в водах средней загрязненности вместе с тиофильными бактериями [7, 35, 36, 44, 48]. Найден в очистных сооружениях, в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

5. *Hexamita angusta* (Klebs) Starmach, 1968 (табл. III, 13).

Klebs, 1893 : 341, Taf. XVI, Fir. 3 (*Urophagus rostratus* var. *angustus*); Lemmermann, 1910 : 413, Fig. 18 (*Urophagus angustus*); Starmach, 1968 : 417, рис. 801.

Клетка узкая, длинная, ланцетовидная, спереди имеет перетяжку. Рулевые жгутики равны длине тела. Медленно плавает с помощью взмахов двигательных жгутиков.

Длина 12, ширина 2 мкм.

Встречается в загрязненных водах, в очистных сооружениях [5, 23].

6. *Hexamita fissa* Klebs, 1893 (табл. III, 14, 15; табл. IV, 1).

Klebs, 1893 : 338, 339, Taf. XV, Fig. 8, a, b.

Клетка грушевидная или обратнойцевидная. Отличительным признаком является клювовидная задняя часть тела. Хорошо заметные ротовые щели равны половине длины тела и достигают заднего конца. Рулевые жгутики начинаются с середины клетки. Плавательные жгутики равны длине тела. Сократительные вакуоли располагаются по сторонам тела. Полисапроб.

Длина 20–26, ширина 9–13 мкм.

Встречается в загрязненных водах, очистных сооружениях [13, 35, 45].

Нами отмечено поглощение бактерий различной формы с помощью ротовых бороздок. Обычно в пробах жгутиконосцы вдвое мельче описанной формы. Найден также в очистных сооружениях, в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

7. *Hexamita caudata* (Skuja) Starmach, 1968 (табл. IV, 2–4).

Skuja, 1939 : 80, Taf. IV, Fig. 7–10 (*Urophagus caudatus*); Starmach, 1968 : 417, рис. 799.

Клетка булавовидная. Передний конец конусовидный, задний всегда сужен. Задний отросток небольшой. Ротовые щели мало заметны. 6 плавательных жгутиков равны длине тела и совершают колебательные движения. 2 ядра спереди. 4 или 5 сократительных вакуолей циркулируют в цитоплазме. Систола вакуолей сзади. Цитоплазма гомогенная, иногда с мелкими гранулами. Движение быстрое, прямолинейное, равномерное. Питание, вероятно, сапрозное.

Длина 11–22, ширина 5.5–9.5 мкм.

Встречается в лужах, канавах, заросших растительностью [42–44, 47]. Найден в очистных сооружениях, бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

8. *Hexamita mutabilis* Zhukov et al., 1978 (табл. IV, 5–8).

Жуков, Мыльников, Моисеев, 1978 : 124, табл. III, рис. 1, a–г.

Клетка чаще булавовидная, спереди конусовидная, задний отросток равен $\frac{1}{3}$ – $\frac{1}{4}$ длины тела. Передняя часть тела часто бугристая. В культуре некоторые особи образуют длинный отросток сзади или, реже, спереди.

6 передних жгутиков равны длине тела. Рулевые жгутики выходят из небольших малозаметных ротовых щелей на $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ длины клетки. Тело заполнено большим количеством пищеварительных вакуолей и темных гранул. 1 или 2 сократительные вакуоли сзади. Плавает быстро, прямолинейно. Питание бактериями и непосредственно разлагающимися тканями животных. Гистиофаг.

В культуре чрезвычайно изменчив. На форму тела оказывает большое влияние количество заглоченной пищи.

Длина клетки 12—30, ширина 8—10 мкм.

Встречается в очистных сооружениях.

Отличается от сходного вида *H. caudata* большими размерами, большей длиной передних жгутиков, характером движения, быстрой гибелью в пробах [3].

9. *Hexamita crassa* Klebs, 1893 (табл. IV, 9, 10).

Klebs, 1893 : 339, Taf. XV, Fig. 9, a, b.

Клетка яйцевидная, спереди сужена, сзади широко закруглена и изрезана. У клетки 4 бороздки, в 2 из них (ротовых) лежат рулевые жгутики. Ротовые бороздки не доходят до середины тела. Двигательные жгутики отходят спереди. Свободная часть рулевых жгутиков равна длине тела. 2 ядра спереди. Цитоплазма гомогенная. Сократительные вакуоли циркулируют в цитоплазме, систола на заднем конце. Движение быстрое, вращательное. Питание неясно. Полисапроб.

Длина тела 24—35, ширина 14—18 мкм.

Встречается в сильно загрязненной воде, в очистных сооружениях, реках, воде из дупел деревьев [13, 14, 23, 30, 31, 44, 45]. Обнаружен в очистных сооружениях, в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

10. *Hexamita pusilla* Klebs, 1893 (табл. IV, 12).

Klebs, 1893 : 338, Taf. XV, Fig. 6, a, b.

Клетки яйцевидные, спереди сужены. Ротовые щели короткие, не доходят до середины клетки. Двигательные жгутики длиннее тела, рулевые свободно отходят от середины тела. 2 ядра спереди. Систола сократительной вакуоли сзади. Движение разнонаправленное, медленное. Полисапроб.

Длина 10—13, ширина 8—10 мкм.

Встречается в загрязненных водах, в очистных сооружениях [13, 35, 45]. Найден в очистных сооружениях, в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

Отличается от *H. inflata* более широким задним концом тела и небольшими ротовыми щелями.

11. *Hexamita tremellorani* Skuja, 1939 (табл. IV, 11, 13; табл. V, 1).

Skuja, 1939: 78—80, Taf. IV, Fig. 2—6.

Клетка овальная, спереди закруглена, с выступающими небольшими цитостомами. Тело метаболирует. Ротовые щели составляют $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ длины тела и не доходят до заднего конца тела. 6 двигательных жгутиков отходят из углублений спереди. 2 рулевых жгутика тянутся на 3—4 длины тела, часто скручиваясь концами с прилипшими частицами. Ядра спереди в виде

2 полумесяцев. 3 или 4 сократительных вакуоли. Запасные вещества в виде светопреломляющих гранул часто заполняют все тело. Гранулы состоят из парамиллона [42], раствором Люголя окрашиваются в коричневый цвет. Питание сапрофитное. Захватывание бактерий не обнаружено. Движение быстрое, вращательное, дрожащее. При движении двигательные жгутики работают попеременно. Полисапроб.

Длина 11–19, ширина 8–13 мкм.

Описан из канав с разлагающейся растительностью. Литва. Найден в очистных сооружениях, в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

12. *Hexamita inflata* Dujardin, 1838 (табл. V, 2–3).

Dujardin, 1838 : 17–21, Taf. III, Fig. 16; Dujardin, 1841 : 296, Taf. 1, Fig. 7, *a–b*; Stein, 1878 : Taf. III, Abt. IV; Klebs, 1893 : 338, Taf. XV, Fig. 7, *a–c*; Bütschli, 1878 : 238–240, Taf. XIV, Fig. 20, *a, b* (*Hexamitus agilis*).

Клетка овальная, сзади усеченная. Цитостомы немного выдаются назад. Двигательные жгутики в 1.5–2 раза превышают длину тела. Сократительные вакуоли рассеяны в цитоплазме. Систола сзади. В цитоплазме рассеяны зерна запасного вещества. Движение прямолинейное, вращательное. Питается бактериями.

Длина 13–25, ширина 9–15 мкм.

Наиболее обычный вид рода *Hexamita* встречается в реках, озерах, загрязненных водоемах [6, 7, 12, 17, 18, 34, 35, 42, 44], в очистных сооружениях [5, 13, 14, 27, 46], в болотах [38], в почве [41]. Размножается в бродящем илу, где содержание H_2S достигает 0.1 %, метана – 70, CO_2 – 20–25 %. Лимитирующий фактор – содержание кислорода.

ВИДЫ, НЕ ВОШЕДШИЕ В ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНУЮ ТАБЛИЦУ

Hexamita gyrans Stokes, 1887 (табл. V, 4).

Stokes, 1887 : 141, 142, Tab. VIII, Fig. 3.

Тело овальное, немного уплощено, метаболирует. Спереди перпендикулярно оси тела отходят 4 жгутика, которые вибрируют и на концах изогнуты. 2 рулевых жгутика отходят от заднего конца тела и тянутся назад. В подвижной цитоплазме заметны гранулы. Сократительная вакуоль опорожняется спереди. Движение быстрое, вращательное.

Длина тела 9 мкм.

Описан из прудов Сев. Америки [49].

По описанию и образу жизни этот организм похож на представителей рода *Hexamita*, однако имеет только 4 двигательных жгутика и 1 сократительную вакуоль спереди, что у *Hexamita* не отмечено. Возможно, что у этой формы имеются еще 2 редуцированных жгутика.

Hexamita minor Tschernov comp. nov. (табл. V, 5).

Чернов, 1950 : 124, рис. 5.1 (*Urophagus minor*).

Тело булавовидное, расширенное у переднего конца и суженное к заднему, постепенно переходит в удлинённый, на конце заостренный клиновидный отросток. У основания центрального отростка 2 боковых,

равные $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ длины тела. Жгутиконосец слабо подвижен, медленно ползает.

Длина 18—20, ширина 6—6.5 мкм.

Обнаружен в массовых количествах в оз. Радьково (СССР) в составе микрофитобентоса и в обростаниях на *Potamogeton pectinatum* под густыми зарослями высшей водной растительности, в условиях затенения и некоторого естественного загрязнения на глубине 30—80 см.

Автор приводит крайне упрощенный рисунок [8].

3. Под TREPOMONAS Dujardin

Dujardin, 1841 : 294.

Клетки метаболируют, в профиль S-образные. Ротовые карманы располагаются по бокам тела. В каждом кармане по 4 жгутика. Длинные жгутики служат для плавания, короткие — для захвата пищи. Спереди 2 лопастевидных ядра с кариосомами. Ядра латерально сужены. 1 (иногда несколько) сократительная вакуоль вместе с цитоплазмой циркулирует от переднего конца тела к заднему. Систола вакуолей сзади. Движение вращательное вдоль продольной оси тела или беспорядочное [13, 18, 23, 35].

Бружеролль с соавторами [11] подробно изучили ультраструктуру *T. agilis* из кишечника жабы-повитухи. По этим данным, поперечная кинетосома 1 прилегает к основанию ядра и связана с субпелликулярными микротрубочками, которые поддерживают выросты тела. Около ядра и вокруг кинетосомы R (рулевого жгутика) находится фибриллярная лента. На переднем конце около ядра несколько лент из микротрубочек. Авторы считают, что кинетосомы 1 и R более древние, чем 2 и 3 (ротовые жгутики), которые являются производными первых двух. У этого жгутиконосца не обнаружено аппарата Гольджи, митохондрий, микротел, аксоилия. Прием пищи происходит в латеральном цитостомальном углублении. Клетки образуют цисты с оболочкой, аксономы жгутиков остаются внутри цитоплазмы.

Судя по описанию, эти авторы имели дело с облигатным паразитом. Известно, что свободноживущие трепомонасы цист не образуют. Сократительная вакуоль у них обязательно присутствует [19].

Ейден и Викерман [19] показали, что строение свободноживущего *E. agilis* var. *communis* Klebs в принципе не отличается от вида, описанного Бружероллем с соавторами [11] (рис. 4).

Свободноживущие представители рода *Trepomonas* обитают на дне водоемов, в загрязненных водах и очистных сооружениях [13, 23, 34, 35].

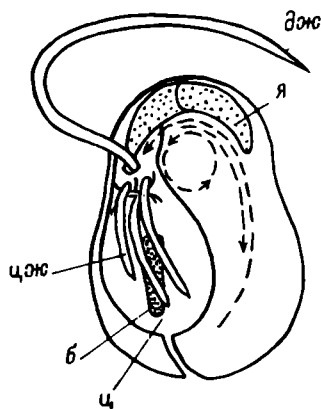


Рис. 4. Строение *Trepomonas agilis* var. *communis* (по: [19]).

б — заглоченная бактерия; дж — двигательный жгутик; ц — цитостом; цж — цитостомальные жгутики; я — ядро.

1. 1 пара жгутиков длинных, 3 пары коротких 2
- 2 пары жгутиков длинных, 2 пары коротких 4
2. Клетка обратнойцевидная, поверхность тела имеет большие выросты; длина тела 30, ширина 15 мкм 1. *T. angulatus*
- Клетка овальная или яйцевидная, на поверхности тела большие выросты 3
3. Клетка эллипсоидная, передний и задний концы равны по ширине, ротовые карманы узкие; длина клетки 7—8, ширина 1.8—2 мкм 2. *T. simplex*
- Тело яйцевидное, передний конец уже заднего, ротовые карманы пузырчатые; длина клетки 13—25, ширина 9—19 мкм 3. *T. communis*
- 4(1). Клетка обратнойцевидная, треугольная, спирально скрученная; длина 7—11, ширина 3.5—6 мкм 4. *T. steini*
- Клетка овальная, не скручена спирально 5
5. Тело клетки уплощено, задний конец шире переднего, ротовые карманы широкие; длина 10—13, ширина 7—8 мкм 5. *T. rotans*
- Тело немного уплощено, задний конец уже переднего, ротовые карманы небольшие; длина тела 11—17, ширина 5—15, толщина 6—13 мкм 6. *T. latecapitata*

1. *Trepomonas angulatus* (Klebs, 1893) comb. nov. (табл. V, 6, 7).

Klebs, 1893 : 350, Taf. XVI, Fig. 8, a, b (*T. agilis* var. *angulatus*).

Клетка обратнойцевидная. Поверхность тела имеет выросты. Задний конец не скручен. Двигательные жгутики длиннее тела. Ротовые карманы окружены выдающимися наружу выростами. 2 ядра спереди. Движение медленное, вращательное. Питание голозойное. Полисапроб.

Длина 30, ширина 15 мкм.

Редкий организм. Найден в бентосе рек и водохранилищ Волжского каскада, в очистных сооружениях [5, 6].

Ранее данный вид описан как разновидность *T. agilis* [23]. Отличается от *T. simplex* и *T. communis* значительно большими размерами, угловатыми формами тела, формой заднего конца тела [44].

2. *Trepomonas simplex* (Klebs, 1893) comb. nov. (табл. V, 8—9).

Klebs, 1893 : 350, Taf. XVI, Fig. 6, a—c (*T. agilis* var. *simplex*).

Клетка эллипсоидная, слабо метаболирует. Передний и задний концы равны по ширине. Ротовые карманы узкие, немного меньше длины тела. Сократительная вакуоль чаще сзади. 1 пара жгутиков равна длине тела, 3 пары короче. Размножение продольным делением. Движение вращательное. Питание бактериями различной формы. Полисапроб.

Длина тела 7—8, ширина 1.8—2 мкм.

Встречается в загрязненных водах, кишечниках пресмыкающихся [23, 35]. Обнаружен в очистных сооружениях, бентосе каскада волжских водохранилищ [5, 6].

Отличается от *T. communis* меньшими размерами и более узкой передней частью тела.

3. *Trepomonas communis* (Klebs, 1893) comp. nov. (табл. V, 10–14).

Dujardin, 1841 : 294, Taf. III, Fig. 14 (*T. agilis*); Bütschli, 1878 : 235–238, Fig. 16, *a–c* (*T. agilis*); Klebs, 1893 : 350, Taf. XVI, Fig. 7, *a–b* (*T. agilis* var. *communis*).

Клетка яйцевидная, передний конец уже заднего. Ротовые карманы пузырчатые. Длинный двигательный жгутик отходит из углубления. На каждой стороне тела 3 малых жгутика, которые располагаются в ротовых карманах. 2 ядра спереди. Несколько сократительных вакуолей. Заметно движение цитоплазмы. Размножение продольным делением. Движение прращательное. Питание голозойное и, вероятно, сапрозойное.

Длина тела 13–15, ширина 9–19 мкм.

Наиболее обычен среди трепомонасов. Обитает в пресных водах, в загрязненных водоемах [2, 4, 12, 23, 34, 35, 37, 42–44], в болотной воде [38], в воде из дупел деревьев [31], в морях [28], обычен в очистных сооружениях [13–15, 27]. Найден в кишечниках лягушек и тритонов [26], в навозных кучах [1]. Лэки установил [27, 29], что *T. agilis* (в нашей системе *T. communis*) является облигатным анаэробом и размножается в бродящем илу, когда содержание сероводорода достигает 0.1 %, метана – 70, углекислого газа – 20–25 %.

В лаборатории этот вид хорошо культивируется в высоком столбе жидкости с добавлением бактерий *Aerobacter aerogenes*.

Имеется подробное ультраструктурное описание данного вида [19].

Большинство ссылок в литературе на *T. agilis* относится к *T. communis* в нашем понимании.

4. *Trepomonas steini* (Stein) Klebs, 1893 (табл. V, 15–19)

Stein, 1878, Taf. III, Abt. III, Fig. 2–4 (*T. agilis*); Klebs, 1893 : 349, Taf. XVI, Fig. 5, *a–d*.

Клетка обратнойяйцевидная, треугольная. Ротовые карманы спирально скручены. 2 пары длинных жгутиков, 2 пары коротких, равных половине длины тела. Плавает медленными скачками. Полисапроб.

Длина 7–11, ширина 3.5–6 мкм.

Встречается в сильно загрязненной воде [35], в озерах [7], в очистных сооружениях [13]. Найден в очистных сооружениях и бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

5. *Trepomonas rotans* Klebs, 1893 (табл. VI, 1–6).

Klebs, 1893 : 349, Taf. XVI, Fig. 4, *a–c*.

Клетки овальные. Задний конец шире переднего; сильно уплощены. Ротовые карманы широкие, располагаются по бокам тела. Первая пара длинных жгутиков направлена вперед, вторая назад. 2 пары коротких жгутиков равны половине длины тела. Сократительная вакуоль чаще сзади. Движение вращательное, медленное. Полисапроб.

Длина тела 10–13, ширина 7–8 мкм.

Встречается в загрязненных водоемах, стоячих водах [2, 23, 35, 40, 44], в реках [30], в очистных сооружениях [13, 24], в воде из дупел деревьев [31]. Найден в псаммоне и в бентосе водохранилищ Волжского каскада [5, 6].

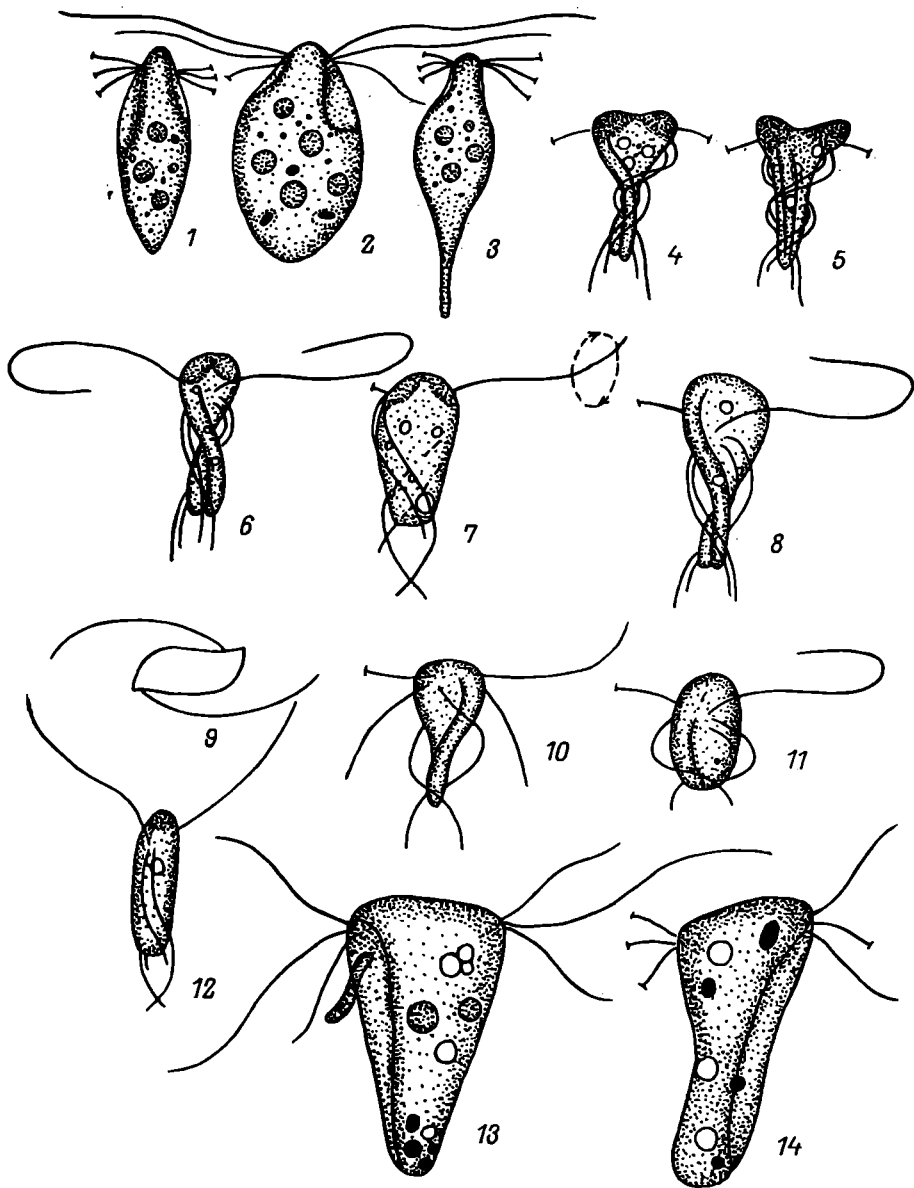


Табл. I. 1-3 - *Trigonomonas diacra* Klug (no: [24]); 4-12 - *T. tortuosa* Skuja (no: [44]);
13, 14 - *T. compressa* Klebs (no: [23]).

6. *Trepomonas latekapitata* Skuja, 1956 (табл. VI, 7–11).

S k u j a, 1956 : 111, Taf. XIII, Fig. 18–26.

Клетка немного уплощена и скручена, передний конец шире заднего. Спереди широкоовальная, иногда вытянутая в конус, сзади укорочена и сужена. По бокам небольшие карманы. 8 жгутиков отходят спереди: 2 пары жгутиков вдвое длиннее тела, 2 пары короче. 2 ядра спереди. Сократительные и пищевые вакуоли рассеяны в цитоплазме. Движение вращательное. Питание бактериями.

Длина тела 11–17, ширина 5–15, толщина 6–13 мкм.

Встречается в прудах и загрязненных водах. Швеция [44], а также в очистных сооружениях [6].

Сходен с *T. rotans*. Отличается большей толщиной и узкой задней частью тела.

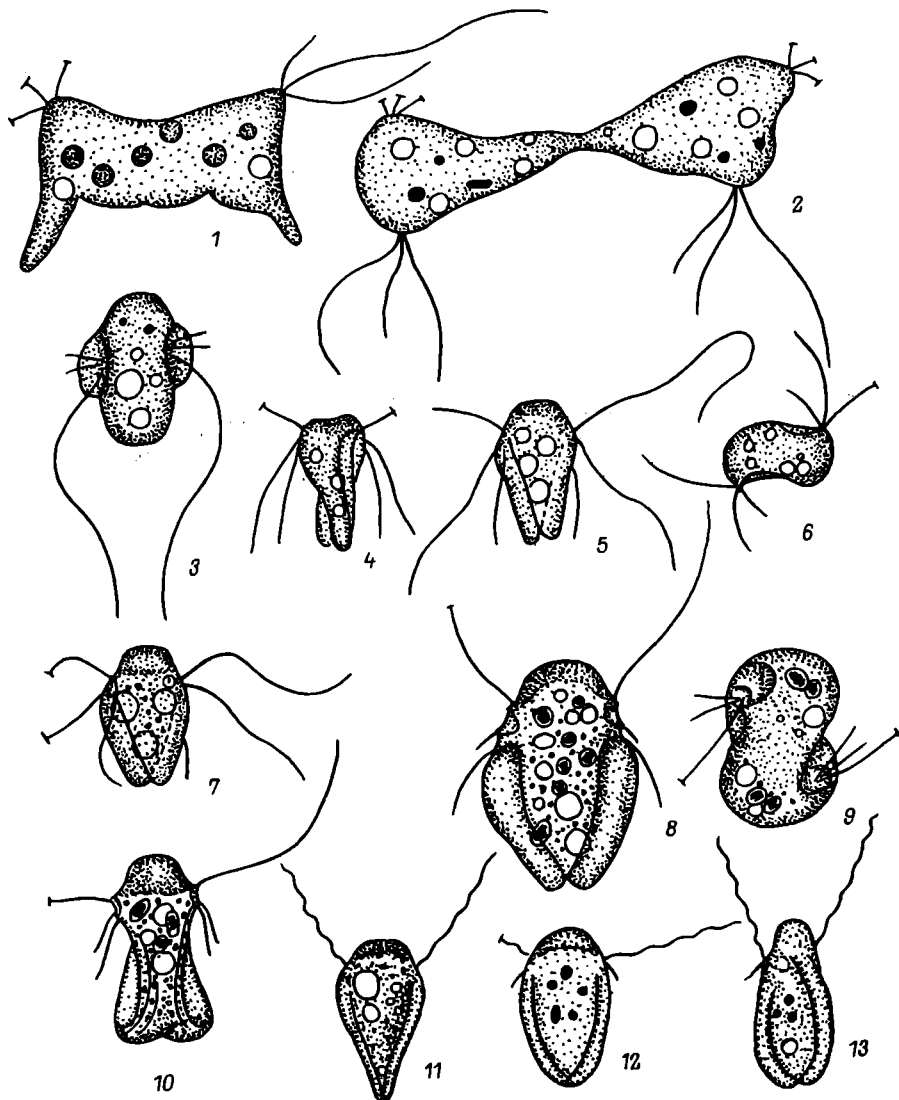


Табл. II. 1, 2 – *Trigonomonas compressa* (по: [23]), деление; 3 – *T. oridifera* Skuja (по [43]); 4–7 – *T. intermittens* Skuja (по: [44]); 8–10 – *T. inflata* Skuja (по: [44]); 11–13 – *T. aechme* Skuja (по: [42]).

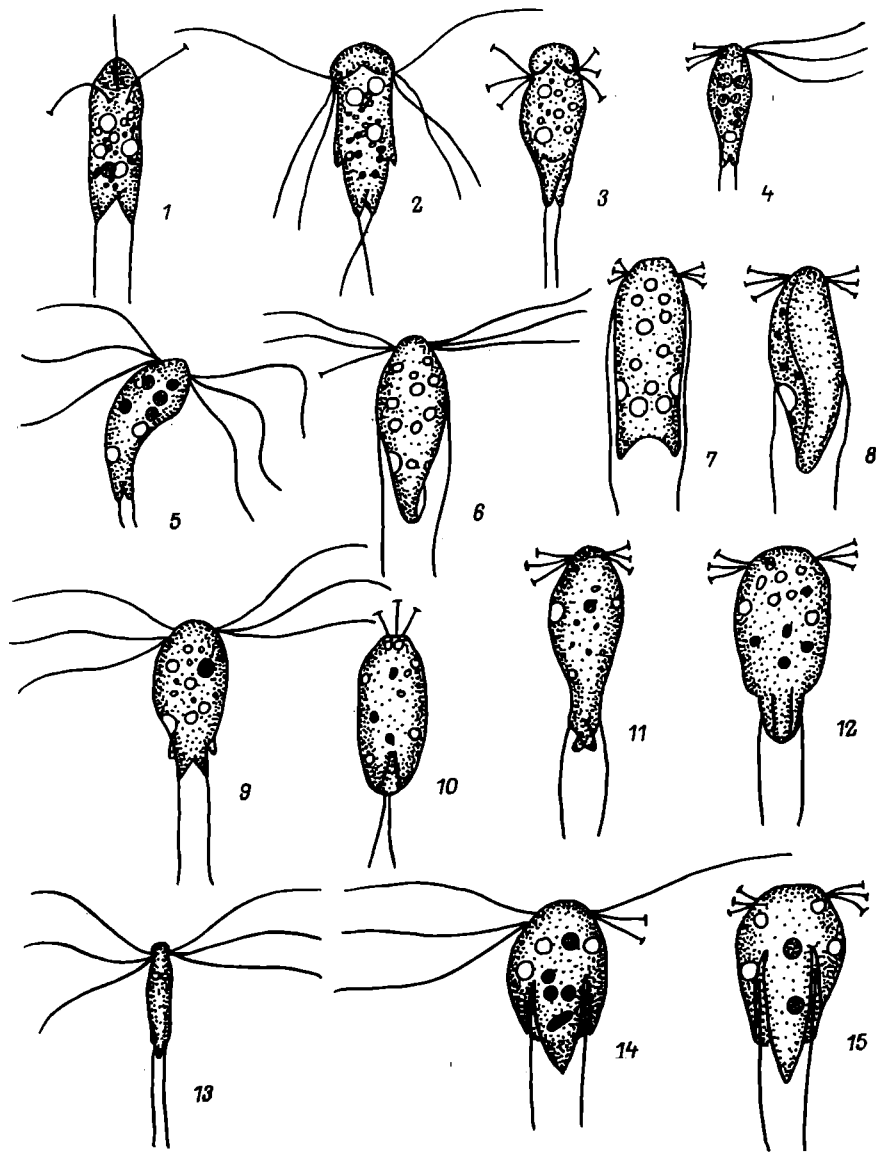


Табл. III. 1-3 - *Hexamita eurycephale* Skuja (no: [44]); 4, 5 - *H. furcata* Zhukov et al. (no: [3]); 6-8 - *H. fusiformis* Klebs (no: [23]); 9-12 - *H. rostrata* Stein (no: [23]); 13 - *H. angusta* (Klebs) Starmach (no: [23]); 14, 15 - *H. fissa* Klebs (no: [23]).

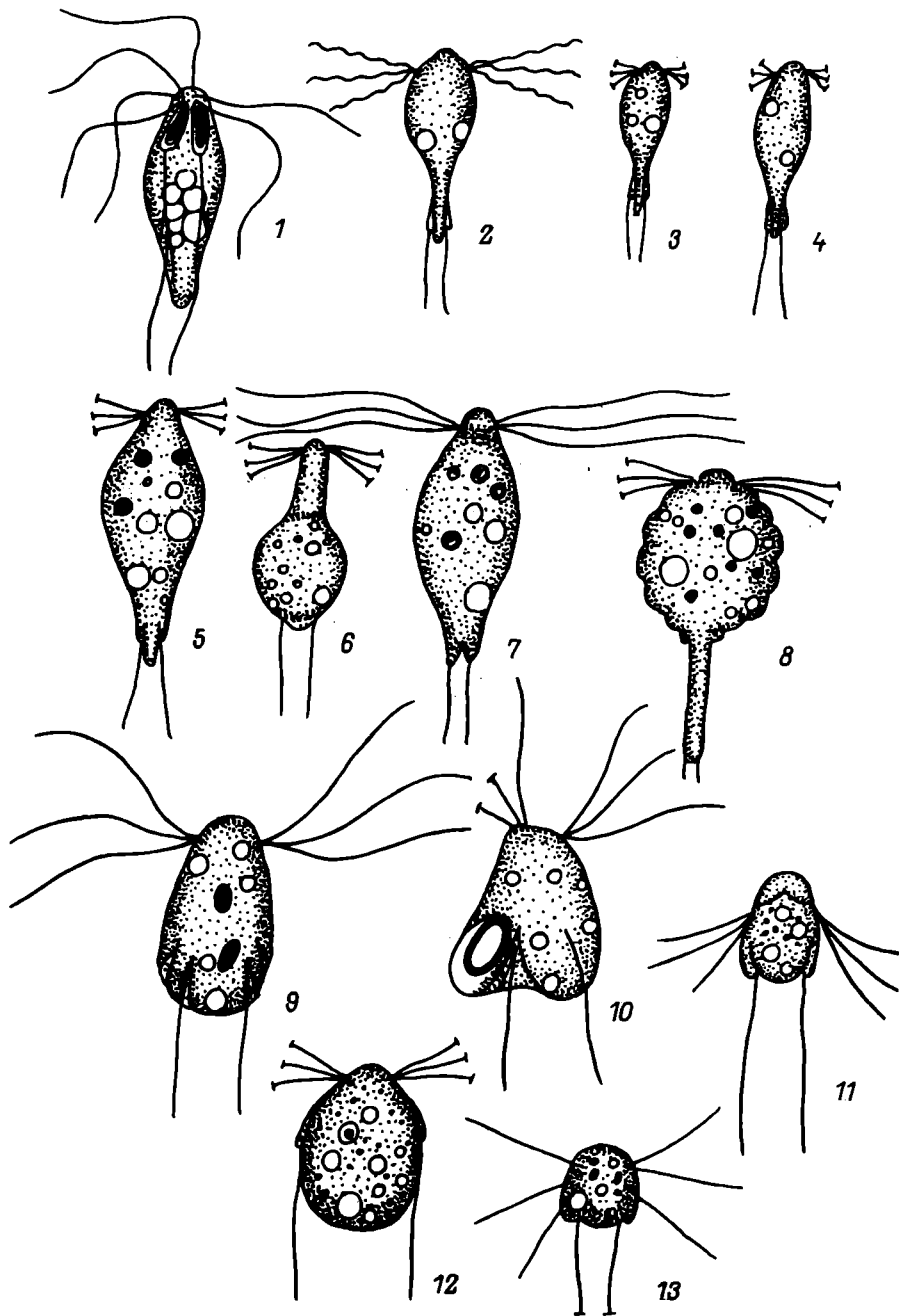


Табл. IV. 1 – *Hexamita fissa* Klebs (по: [35]); 2–4 – *H. caudata* (Skuja) Starmach (по: [42]); 5–8 – *H. mutabilis* Zhukov et al. (по: [3]); 9, 10 – *H. crassa* Klebs (по: [23]); 12 – *H. pusilla* Klebs (по: [23]); 11, 13 – *H. tremellorans* Skuja (по: [42]).

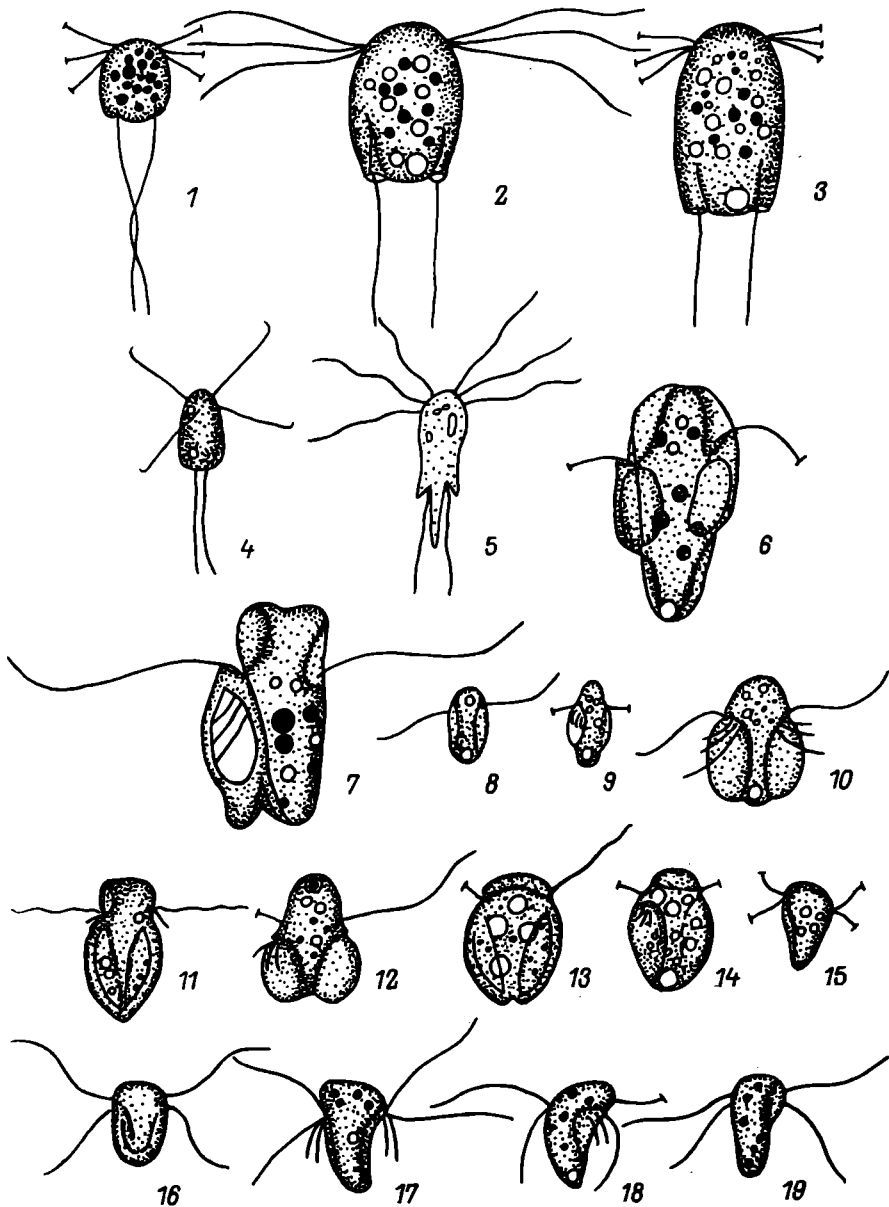


Табл. V. 1 - *Hexamita tremellorani* Skuja, опиг.; 2, 3 - *H. inflata* Duj., опиг.; 4 - *H. gyrans* Stokes (по: [49]); 5 - *H. minor* (Tschernov) comb. nov. (по: [8]); 6, 7 - *Trepomonas angulatus* (Klebs) comb. nov. (по: [23]); 8 - *T. simplex* (Klebs) comb. nov. (по: [23]); 9 - *T. simplex*, опиг.; 10-13 - *communis* (Klebs) comb. nov. (по: [23]); 14 - *T. communis*, опиг.; 15 - *T. steini* Klebs, опиг.; 16-19 - *T. steini* (по: [23]).

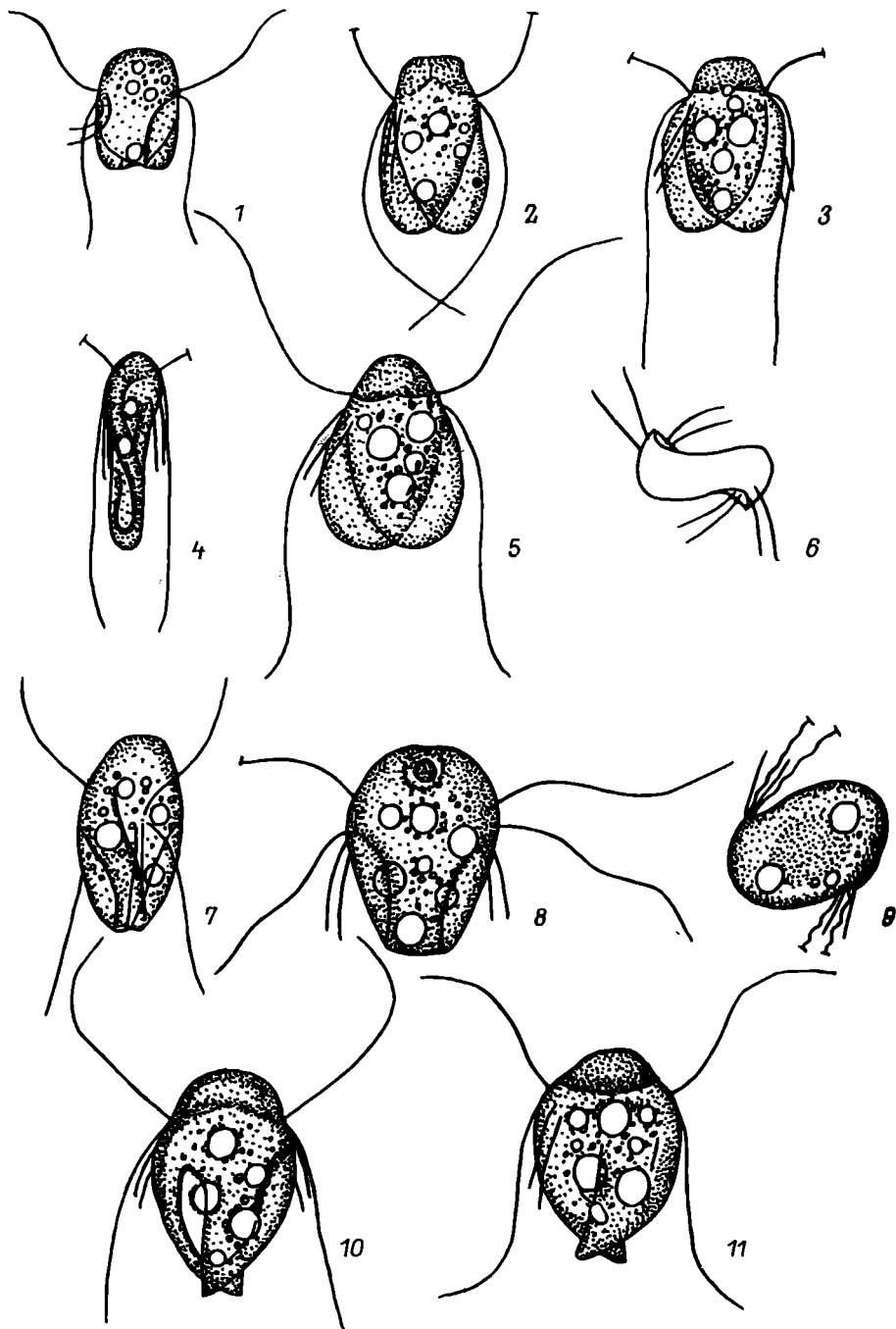


Табл. VI. 1 – *Trepomonas rotans* Klebs (но: [23]); 2–4, 6 – *T. rotans* Klebs (но: [44]); 5 – *T. rotans*, ориг.; 7–10 – *T. latecapitata* Skuja (но: [44]); 11 – *T. latecapitata*, ориг.

1. *Виноградова-Федорова Т. К* вопросу о простейших навоза. — Тр. Всесоюз. ин-та с.-х. микробиологии, 1931, т. 4, вып. 3, с. 3—6.
2. *Добровольский В. В.* Список пресноводных простейших окрестностей г. Киева. — Тр. Днепров. биол. станции. Киев, 1914, № 1, с. 37—47.
3. *Жуков Б. Ф., Мыльников А. П., Моисеев Е. В.* Новые и редкие виды зоофлагеллят в бассейне р. Волги. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 113—127.
4. *Минкевич Р.* Некоторые наблюдения над простейшими на Бологовской станции. — Тр. Санкт-Петербургского о-ва естествоиспытателей, 1898, т. 29, вып. 1, с. 1—10.
5. *Мыльников А. П.* Анаэробные поли- и ризомастигины некоторых полисапробных зон. — В кн.: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 128—136.
6. *Мыльников А. П.* Бентосные бесцветные жгутиконосцы Иваньковского водохранилища (Zoomastigophorea Calkins, Protozoa). — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978, № 39, с. 13—18.
7. *Скориков А. С.* Зоологические исследования ладожской воды как питьевой. — В кн.: Ладожское озеро как источник водоснабжения гор. С.-Петербурга. СПб., 1911, с. 589—709.
8. *Чернов В. К.* Новые и редкие виды и формы водорослей из пойменных водоемов р. Волги. — Ботан. материалы отд-ния споров. растений Ботан. ин-та АН СССР. М.; Л., 1950, вып. 7—12, с. 117—125.
9. *Brugerolle G.* Contribution a l'etude cytologique et phyletique des Diplozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, Dangeard, 1910). III. Etude ultrastructurale du genre *Hexamita* (Dujardin, 1838). — Protistologica, 1974, vol. 10, p. 83—90.
10. *Brugerolle G.* Etude ultrastructurale du genre *Enteromonas* da Fonseca (Zoomastigophorea) et revision de l'ordre des Diplomonadida Wenyon. — J. Protozool., 1975, vol. 22, N 3, p. 468—475.
11. *Brugerolle G., Joyon K., Oktem N.* Contribution a l'etude cytologique et phyletique des Diplozoaires (Zoomastigophorea, Diplozoa, 1910). I. Etude ultrastructurale du genre *Trepomonas* (Dujardin). — Protistologica, 1973, vol. 9, p. 339—348.
12. *Bütschli O.* Beiträge zur kenntnis der Flagellaten und verwandten Organismen. I. — Ztschr. Wiss. Zool., 1878, Bd 30, S. 205—281.
13. *Calaway W. T., Lackey J. B.* Waste treatment protozoa. Flagellata. — Fla. Engn. Ser., 1962, N 3, p. 1—140.
14. *Curds C. R.* Protozoa. — In: Ecological aspects of used-water treatment. London, 1975, p. 203—269.
15. *Curds C. R., Cockburn A.* Protozoa in biological sewage: treatment processes. I. — Water Res., 1970, vol. 4, N 3, p. 225—236.
16. *Cyrus Z., Sládeček V.* Urcovací atlas organismu z cistiren odpadnich vod. Praha, 1973, p. 1—155.
17. *Dujardin F.* Sur les monades a filament multiples. — Ann. sci. natur., Ser. 2, 1838, T. 10, p. 17—21.
18. *Dujardin F.* Histoire naturelle des zoophytes. Paris, 1841, p. 1—684.
19. *Eyden B. P., Vickerman K.* Ultrastructure and vacuolar movement in free-living diplomonad *Trepomonas agilis* Klebs. — J. Protozool., 1975, vol. 22, N 1, p. 54—66.
20. *Grasse P.* Ordre des Distomatines ou Diplozoaires. — In: Traite de Zoologie. Paris, 1952, vol. 1, N 1, p. 963—982.
21. *Hänel K.* Systematik und Ökologie der farblosen flagellaten des Abwassers. — Arch. Protistenk., 1979, Bd 121, H. 1/2, S. 73—137.
22. *Kent S. A.* Manual of Infusoria. London, 1880—1882, p. 1—701.
23. *Klebs G.* Flagellatenstudien. I. — Ztschr. Wiss. Zool., 1893, Bd 55, S. 265—351.
24. *Klug G.* Neue oder wenig bekannte Arten der Gattung *Mastigamoeba*, *Mastigella*, *Cercobodo*, *Tetramitus* und *Trigonomonas*. — Arch. Protistenk., 1936, Bd 87, S. 97—116.
25. *Kolkwitz R., Marsson M.* Ökologie der tierschen Saprobien. — Intern. Rev. Hydrobiol., 1909, Bd 2, S. 126—152.
26. *Kulda J.* Flagellates from the cloacae of Czechoslovak amphibians and reptiles. — In: Progress in Protozoology. Prague, 1963, p. 582—588.
27. *Lackey J. B.* Oxygen deficiency and sewage Protozoa with description of some new species. — Biol. Bull., 1932, vol. 63, N 1, p. 287—295.

28. *Lackey J. B.* Occurrence and distribution of the marine Protozoa species the Wood Hole area. — *Biol. Bull.*, 1936, vol. 70, N 2, p. 264–278.
29. *Lackey J. B.* A study of some ecologic factors affecting the distribution of protozoa. — *Ecol. Monogr.*, 1938, vol. 8, N 4, p. 501–527.
30. *Lackey J. B.* Notes on plankton flagellates from the Scioto River. — *Lloydia*, 1939, vol. 2, N 1, p. 128–143.
31. *Lackey J. B.* The microscopic flora and fauna of tree holes. — *Ohio J. Sci.*, 1940, vol. 40, p. 186–192.
32. *Lavier G.* Sur la structure des Flagelles du genre *Hexamita* Duj. — *C. r. Soc. biol.*, 1936, t. 121, p. 1173–1180.
33. *Lavier G.* Sur l'existens dans certains genres de Diplomastigines d'individus droits et gauches. — *C. r. Soc. biol.*, 1936, t. 122, p. 1274–1276.
34. *Lemmermann E.* Algen I. — In: *Kryptogamenflora der Mark Brandenburg*. Leipzig, 1910, Bd 3, S. 1–712.
35. *Lemmermann E.* Flagellatae I. — In: *Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*. Jena, 1914, H. 1, S. 1–138.
36. *Moroff T.* Beitrag zur Kenntnis einiger Flagellaten. — *Arch. Protistenk.*, 1904, Bd 3, S. 69–107.
37. *Perty M.* Zur Kenntnis kleinster Lebensformen. Bern, 1852, p. 1–228.
38. *Playfair G. I.* Australian fresh-water flagellates. — *Proc. Linn. Soc. N. S. W.*, 1921, vol. 46, p. 99–146.
39. *Prowažek S.* Flagellatenstudien. — *Arch. Protistenk.*, 1903, Bd 2, S. 195–212.
40. *Prowse G. A.* Further Malayan fresh-water flagellata. — *Gard. Bull. Singapore*, 1962, vol. 19, p. 105–145.
41. *Sandon H.* The composition and distribution of the protozoan fauna of the soil. London, 1927, p. 1–237.
42. *Skuja H.* Bertrag zur Algenflora Lettland. 2. — *Acta Horti Bot. Univ. Latviensis*, 1939, vol. 11/12, N 1/3, p. 41–169.
43. *Skuja H.* Taxon des Phytoplankton einiger Seen in Uppland Sweden. — *Symb. bot. upsal.*, 1948, vol. 9, N 3, S. 1–386.
44. *Skuja H.* Taxonomische und biologische Studien über das Phitoplankton schwedischer Binnengewasser. — *Nova acta Regiae soc. sci. upsal.*, Ser. 4, 1956, vol. 16, S. 1–404.
45. *Sládeček V.* Vier metasaprobe Assoziationen der farblose Flagellaten. — *Arch. Protistenk.*, 1972, Bd 114, N 1/2, S. 245–247.
46. *Sládeček V.* System of water quality from the biological point of view. — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1973, vol. 7, p. 1–218.
47. *Starmach K.* Flora sładkowodna Polski. Warszawa, 1968, vol. 5, p. 1–360.
48. *Stein F.* Der Organismus der Infusionstiere. Leipzig, 1878, T. 3, H. 1, S. 1–154.
49. *Stokes J.* Notices of new fresh-water infusoria. VI. — *Amer. Monthly Micr. J.*, 1887, vol. 8, N 8, p. 141–147.

**ДИНАМИКА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ФИТОПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

Основное назначение Рыбинского водохранилища — крупнейшего искусственного водоема — обеспечить нужды энергетики и транспорта. Однако в последнее время оно привлекло к себе внимание как большой резерв чистой воды. В связи с этим возрос интерес к долгосрочным наблюдениям за фитопланктоном, качественные и количественные изменения которого позволят судить о степени евтрофирования водохранилища под влиянием антропогенных факторов. Вместе с тем водохранилище стало объектом исследования и как участок будущей трассы переброски вод северных рек в Волгу. Изучение последствий этого мероприятия также требует подробных сведений о временном и пространственном распределении фитопланктона.

Между тем литературные данные по этому вопросу довольно скудны, хотя систематические сборы водорослей на постоянных станциях были начаты в 1953 г. и продолжаются до сих пор. В монографии „Рыбинское водохранилище и его жизнь” [14] имеются сведения в основном за 1952—1956 гг. и лишь для Шекснинского плеса еще и за 1965—1966 гг. В работах Г. В. Кузьмина [8, 9] приведены данные для Шекснинского плеса за 1963—1966 гг., а в статье И. М. Балонova [2] — для Моложского плеса в 1968—1972 гг. Из работы Е. Л. Башкатовой [3] можно узнать о фитопланктоне водохранилища в 1972 г.

Недостаточная изученность сезонной и годовой периодичности развития планктонных водорослей в разных участках водоема побудила нас опубликовать материалы, которые относятся к 1969—1971 гг. и включают в себя камеральную обработку 654 проб.

Большинство проб собирали в период открытой воды (май—ноябрь), но в 1971 г. вели и зимние наблюдения.

В безледный период пробы отбирали на станциях 1, 2, 5, 6, 7, 9, 20, 22а, 28, 33, 39, 50, 51, 52 (рис. 1) 2 раза в месяц, а зимой на стандартных станциях 1, 2, 5, 6, 7, 9 их брали 1 раз в месяц. В 1969 г. работу производили в Главном и Волжском плесах на стандартных станциях. В 1970—1971 гг. обследовали все плесы, в связи с чем к постоянным пунктам добавили в 1970 г. станции 20, 22а, 28, 33, а в 1971 г. станции 39, 50, 51, 52.

Анализировали воду фотического слоя (1969—1971 гг.) и придонного горизонта (0,5 м от дна) (1969—1970 гг.). Из фотической зоны изымали либо 2 пробы с ее крайних горизонтов 0 м и 2 м (1969 г.), либо 1 интегрированную пробу (1970—1971 гг.). Для отбора последней использовали

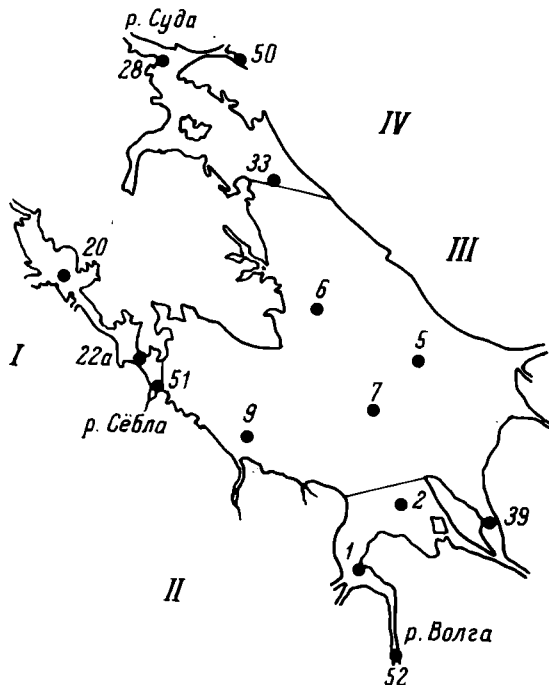


Рис. 1. Станции наблюдения на Рыбинском водохранилище.

1 — русло р. Волги у с. Коприно; 2 — затопленный г. Молога; 5 — у с. Измайлово; 6 — с. Средний Двор; 7 — центр водохранилища у с. Наволок; 9 — русло р. Мологи у с. Брейтово; 20 — русло р. Мологи в Весьегонском расширении; 22а — русло р. Мологи у с. Противье; 28 — русло р. Шексны против устья р. Суды; 33 — устье р. Шексны у с. Мякса; 39 — у с. Волково; 50 — у с. Кабачино; 51 — устье р. Сёблы; 52 — русло р. Волги у пос. Мышкино. Плесы: I — Моложский, II — Волжский, III — Главный, IV — Шекснинский.

высокий (1 м) батометр Францева или Элгморка, а на отдельных горизонтах — низкий (25 см) батометр Рутнера.

Фитопланктон концентрировали из 0.5 л воды путем двойной фильтрации через мембранные фильтры № 6 и № 5. Фильтры помещали в склянку с 5 мл фильтрата и 1–2 каплями уксусно-кислого йодно-формалинового фиксатора [9].

Водоросли подсчитывали в камере Нажотта объемом 0.01 мл с ошибкой $\pm 5\%$. Необходимые для заданной точности 340 клеток или нитей [4] умещались, как правило, в 10 узких полосах камеры. Однако клетки в колониях *Microcystis*, *Coelosphaerium*, *Tabellaria*, *Fragilaria*, *Eudorina*, *Pandorina* и крупные одиночные водоросли считали во всей камере.

Учитывали представителей всех экологических групп (планктонные, факультативно-планктонные, донные), имеющих неразрушенные и окрашенные хроматофоры.

Биомассу вычисляли на основании индивидуальных объемов клеток каждого вида, для аппроксимации которых служили принятые в Институте

биологии внутренних вод АН СССР геометрические фигуры — шар, цилиндр, эллипсоид, параллелепипед, 2 конуса.

Средние для плесов и для всего водохранилища биомассы в отдельные сроки наблюдений и за безледный период в данной работе приводятся как средневзвешенные. Их вычисляли на ЭВМ по программе, учитывающей объем фотосинтезирующего слоя в каждый конкретный срок [13]. Объем этого слоя брали по К. А. Бакулину [1], используя уровень водоема по данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории. Продолжительность безледного периода устанавливали по „Материалам наблюдений на озерах и водохранилищах” [10–12]. Перед вскрытием и замерзанием водохранилища биомассу фитопланктона по результатам зимних наблюдений приравнивали к нулю.

При отборе проб измеряли температуру воды водным термометром или термистером и ее прозрачность диском Секки.

Исследование было направлено на выяснение уровня развития фитопланктона в течение вегетационного сезона в разных плесах водохранилища: Детальное изучение видового состава не предусматривалось. В процессе количественной обработки проб идентифицировано 154 вида и разновидности. В систематическом отношении они распределялись следующим образом: Cyanophyta — 19, Chrysophyta — 8, Bacillariophyta — 41, Xanthophyta — 2, Pyrophyta — 3, Euglenophyta — 3, Chlorophyta — 78. При специальном исследовании альгофлоры водохранилища выявлено гораздо большее видовое разнообразие. Только в Шекснинском плесе и сопредельной ему акватории Главного плеса найдено 392 видовых и внутривидовых таксона [8].

Сезонная динамика фитопланктона для водохранилища в целом характеризуется 3 вспышками — весенней, летней и осенней.

Весенний максимум биомассы

В Волжском плесе (рис. 2) весенняя вспышка наблюдается в конце мая—начале июня. Как правило, она больше остальных, но на станциях 1 и 2 может уступать летней (1971 г.). Биомасса обычно составляет 2.5–6.4 г/м³, а в отдельные годы доходит до 10–16 г/м³. Более чем на 90% она складывается диатомовыми водорослями *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. astraea* (Ehr.) Grün., *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag.

В Главном плесе (рис. 3) весенний максимум проявляется в середине мая—начале июня и преобладает над летним и осенним. Особенно мощные пики отмечаются в 1969 г. на ст. 6 и 9. Биомасса чаще составляет 1.3–6.0 г/м³. Состав фитопланктона определяют диатомеи *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal, *S. astraea*, *S. binderanus*, *Melosira italica* subsp. *subarctica*.

В Моложском плесе (рис. 4) весенняя вспышка, величиной 2–6 г/м³, происходит в конце мая—середине июня. Доминирует *M. italica* subsp. *subarctica*. Лишь однажды преобладал *Stephanodiscus incognitus*.

В Шекснинском плесе (рис. 5) весенний подъем фитопланктона обычно бывает в самом конце мая. В середине мая его отмечали только на ст. 50. На ст. 33 и 50 биомасса доходит до 5–6 г/м³, а на ст. 28 — лишь до 2.3 г/м³. Как и в других районах, здесь господствуют диатомовые — 92–99.8%

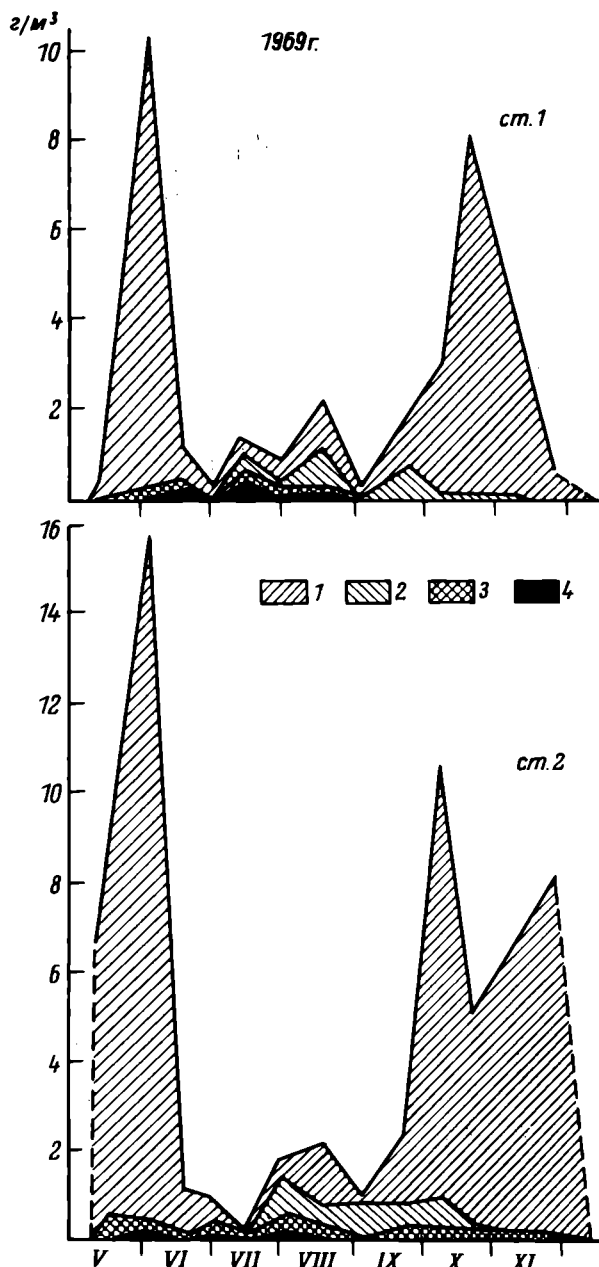


Рис. 2. Сезонная динамика фитопланктона в Волжском плесе.

Водоросли: 1 – диатомовые, 2 – синезеленые, 3 – зеленые, 4 – прочие. По оси ординат – биомасса; по оси абсцисс – месяцы.

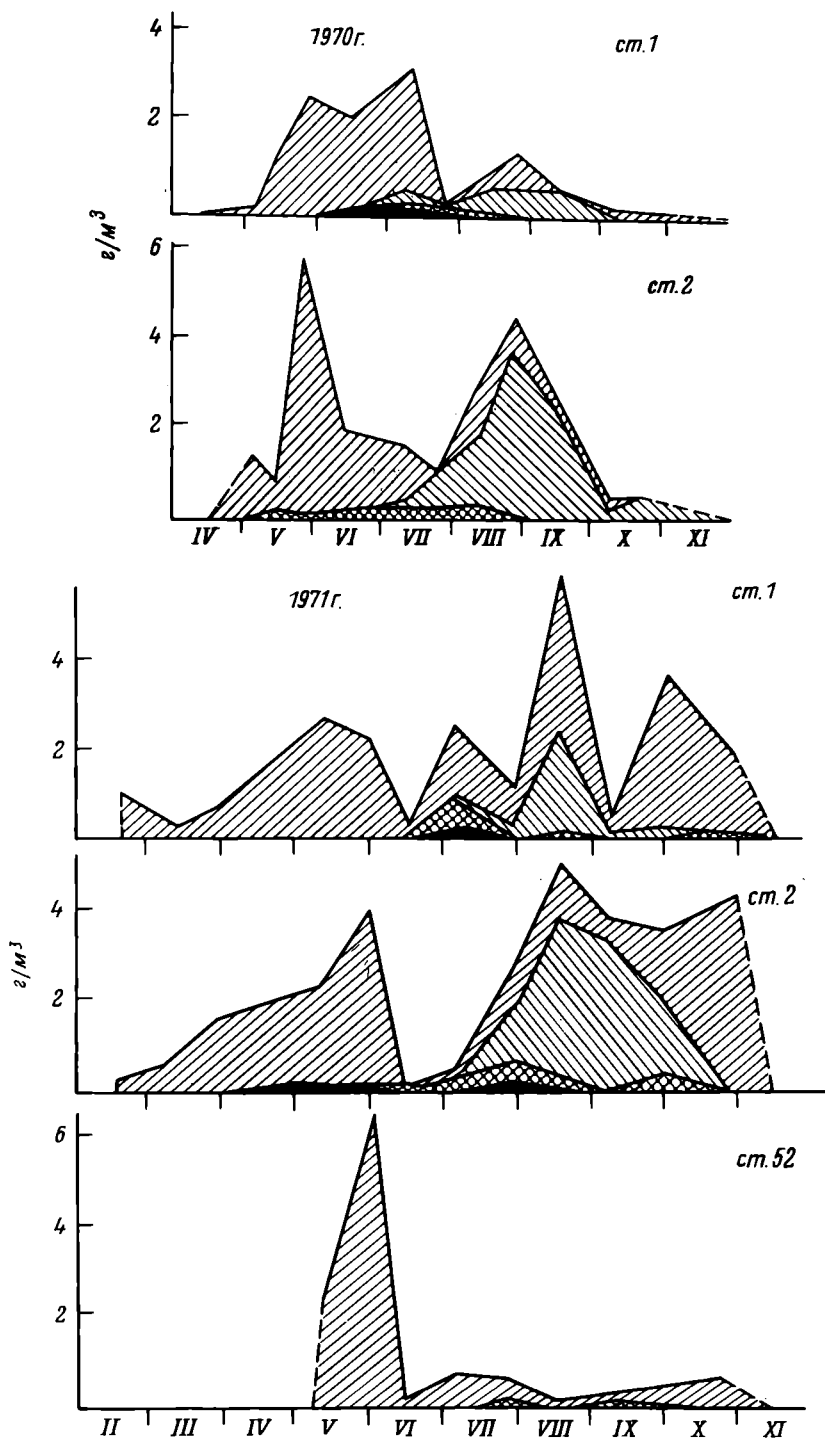


Рис. 2 (продолжение).

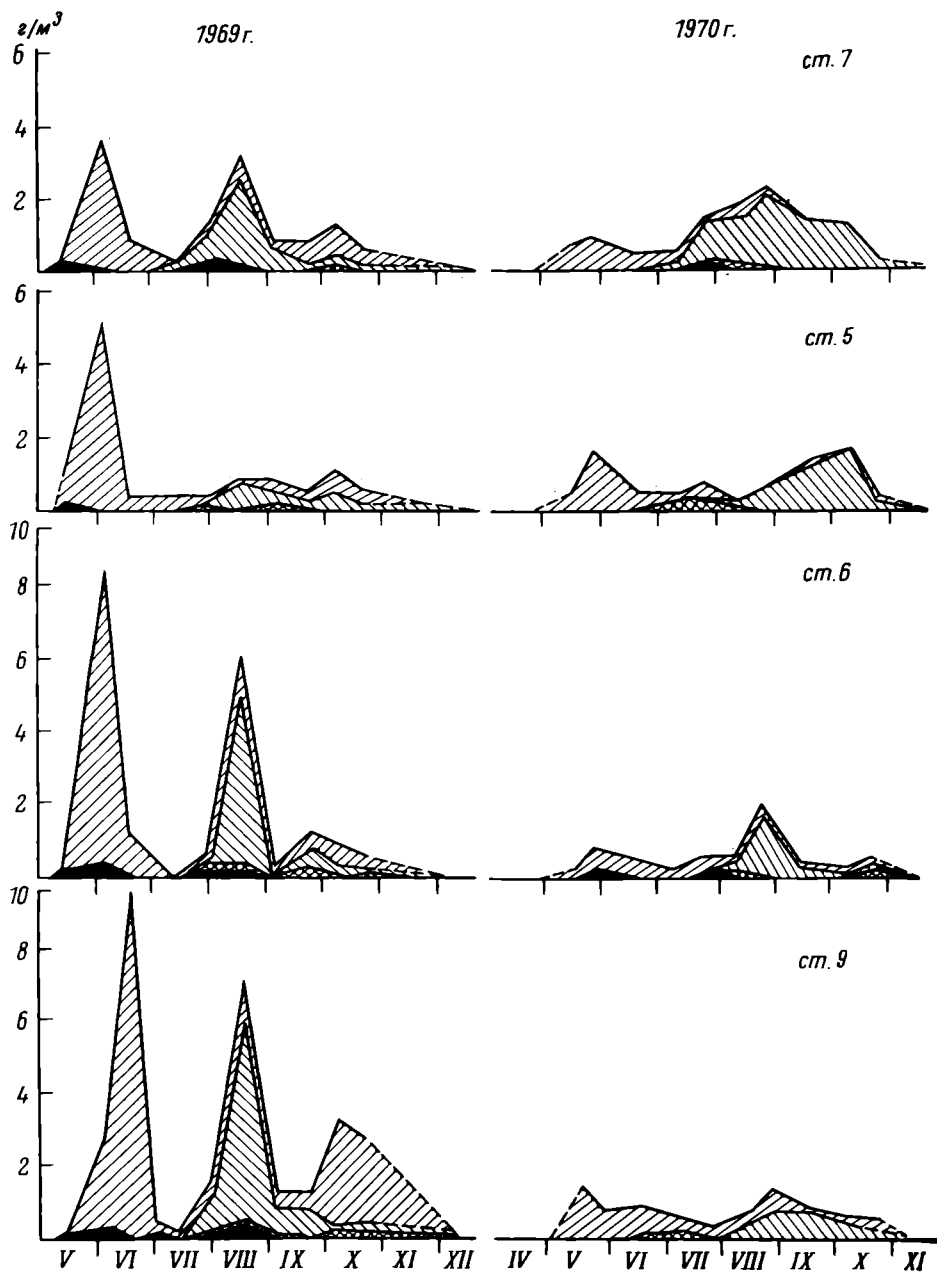


Рис. 3. Сезонная динамика фитопланктона в Главном плесе.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

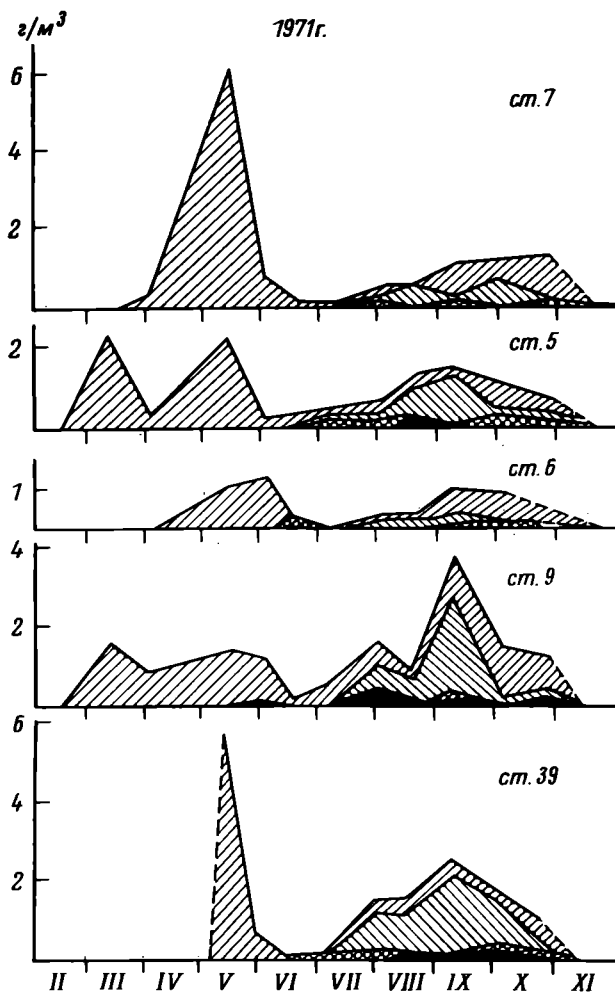


Рис. 3 (продолжение)

от всей биомассы. Однако преобладающие формы разнообразнее: *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma elongatum*, *Melosira italica* subsp. *subarctica*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. astraea*. Исключение составляет ст. 50, где примерно 80% от общей биомассы приходится на долю одного вида — *Melosira islandica* O. Müll. На большей части акватории плеса весенний пик выше летнего и осеннего.

Летний максимум биомассы

В Волжском плесе летний подъем биомассы можно наблюдать в августе, причем только в расширенной части плеса. Вода „цветет” синезелеными, главным образом *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. Сильное „цветение” отмечалось в 1970 и 1971 гг.

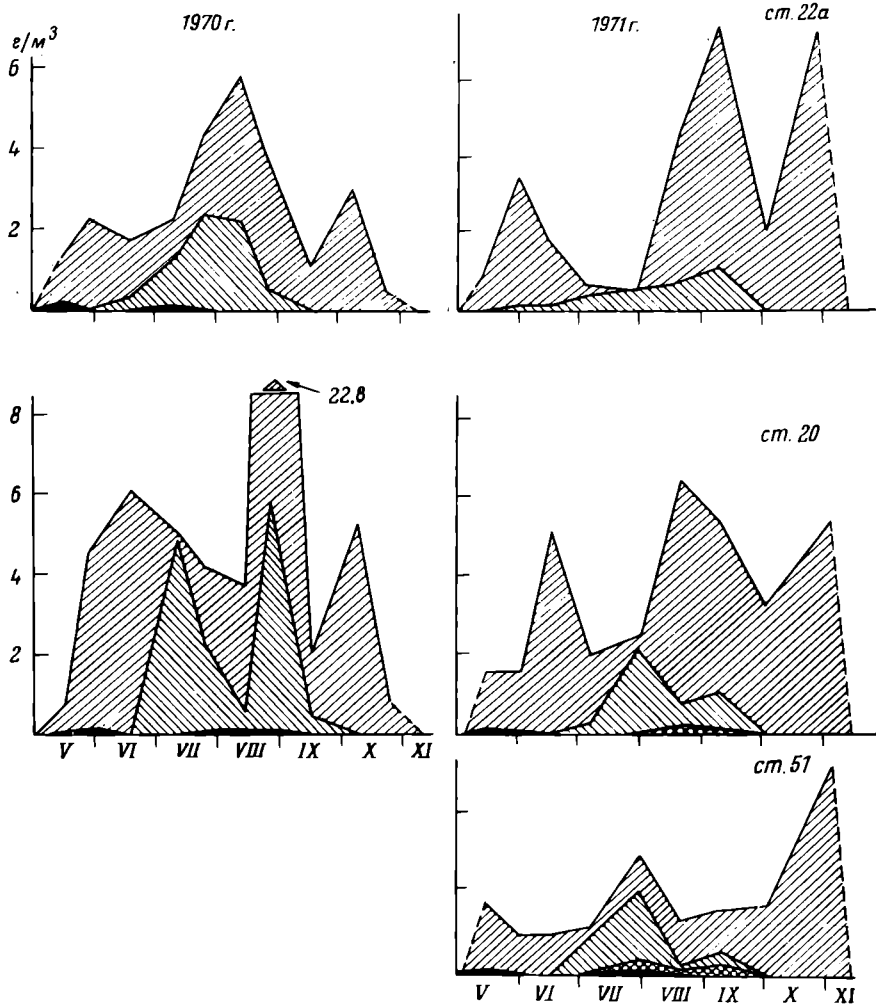


Рис. 4. Сезонная динамика фитопланктона в Моложском плесе.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

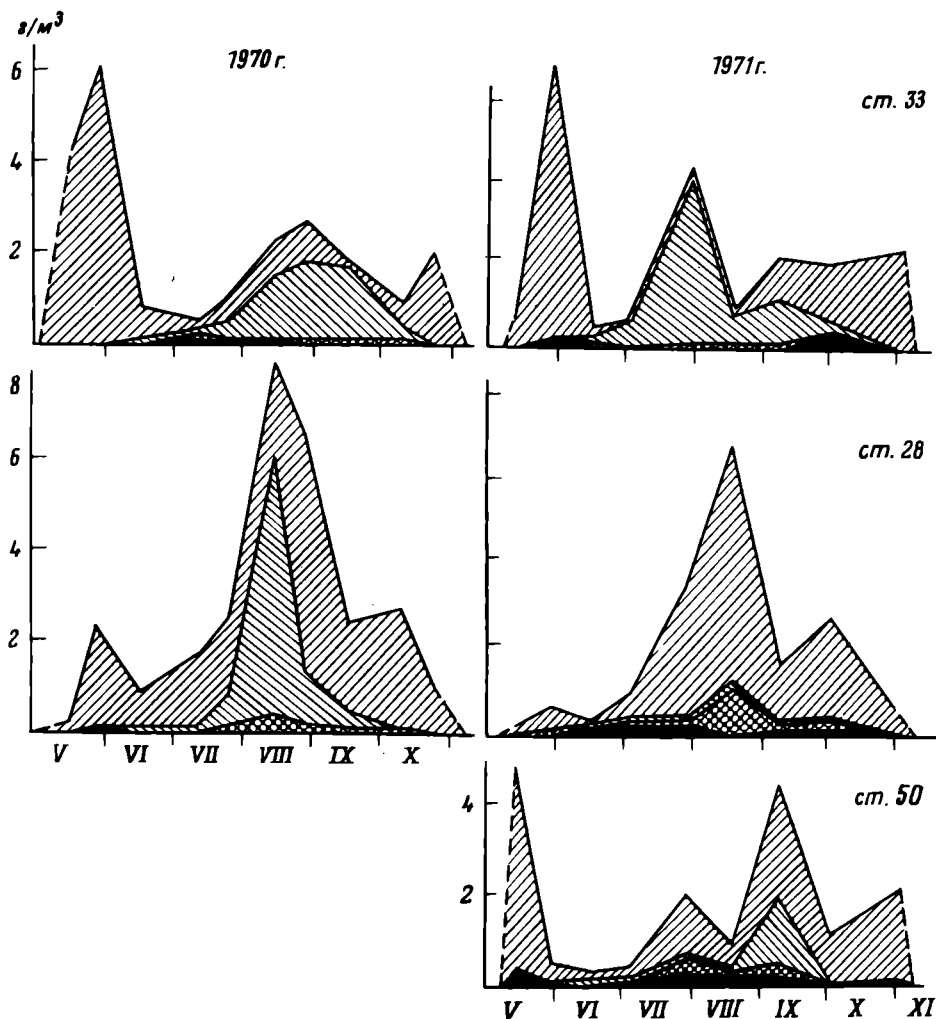


Рис. 5. Сезонная динамика фитопланктона в Шекснинском плесе.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

В русловой части плеса летний планктон состоит из диатомовых водорослей. Общая биомасса низкая — всего 0.2 г/м^3 .

В Главном плесе летний пик биомассы приурочен к августу—сентябрю. Содержание фитопланктона обычно колеблется между 1 и 2.5 г/м^3 , но может достигать $4\text{--}7 \text{ г/м}^3$. На $80\text{--}95\%$ фитопланктон состоит из синезеленых водорослей. В $1969\text{--}1970$ гг. доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*, изредка — *Microcystis aeruginosa*. Затем ведущее положение перешло к последнему, а в роли субдоминанта выступал *M. wesenbergii* Komarek.

В Моложском плесе летом самых высоких значений ($3\text{--}7 \text{ г/м}^3$, в отдельных случаях до 23 г/м^3) биомасса достигает в августе—начале сентября. В отличие от Волжского и Главного плесов доминируют диатомовые водоросли ($74\text{--}88\%$ от общей биомассы), в основном *Melosira islandica*, *M. italica* (Ehr.) Kütz., *Stephanodiscus binderanus*, *S. incognitus*, *S. astraea*, *Skeletonema*

subsalsum (*Stephanodiscus subtilis*) (A. Cl.) Bethge. Однажды доминировала *Fragilaria capucina* Desm. Синезеленые водоросли, особенно *Aphanizomenon flos-aquae*, тоже встречаются, но заметной роли не играют.

В Шекснинском плесе летняя вспышка фитопланктона обычно наблюдается в августе, изредка в начале сентября. Ее интенсивность 3–8 г/м³. На ст. 28 это стабильный и самый значительный пик за весь вегетационный сезон. От 63 до 95 % всей биомассы составляют синезеленые. Превалирует *A. flos-aquae*, иногда к нему присоединяются *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii* и *Gomphosphaeria lacustris* Chod. Редко преобладают диатомеи (ст. 28 и 50, 1971 г.). Их летний состав сходен с весенним.

Осенний максимум биомассы

В Волжском плесе (расширенный участок) осенняя вспышка регистрируется, как правило, в октябре. В 1971 г. ее интенсивность не уступала весеннему максимуму, в 1970 г. этой вспышки не было. В планктоне доминирует *Stephanodiscus binderanus*. По нашим данным, массового развития этого фитопланктона при температуре ниже 6 °C не происходит. Однако в 1970 г. она превышала 8 °C, а 26 ноября 1969 г. на ст. 2 водоросль была обнаружена в большом количестве (4.6 г/м³), хотя температура воды была всего лишь 0.7 °C.

В Главном плесе осенью биомасса планктонных водорослей невелика – обычно 1–1.5 г/м³ в пиках. И только на ст. 9 в 1969 г. она равнялась 3.4 г/м³. Но биомассу определяли диатомеи, среди которых весомая часть приходилась на долю *S. binderanus*, тогда как на остальной акватории доминировали синезеленые при господстве *Aphanizomenon flos-aquae*.

В Моложском плесе осенний максимум фитопланктона выражен отчетливо. Наблюдается он в октябре и по своей интенсивности равняется или даже превосходит весенний. Биомасса составляет 3–7 г/м³ главным образом за счет *Stephanodiscus binderanus*.

В Шекснинском плесе небольшой по величине (2.1–2.8 г/м³), но четкий пик проявляется в октябре. Более 90% биомассы дают диатомовые, в основном *S. binderanus*. Сопутствуют ему *Melosira italica*, *M. italica* subsp. *subarctica*, *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *Stephanodiscus incognitus*.

Зимний фитопланктон бедный. В Волжском плесе биомасса колеблется от 0.2 до 1.71 г/м³ и создается почти целиком *Melosira islandica*. В Главном плесе видовое разнообразие больше (*M. italica*, *Trachelomonas* sp., *Glenodinium* sp.), но биомасса ниже (0.02–0.03 г/м³). Однако если в поверхностном слое воды создаются благоприятные световые условия, она достигает значительных величин. Случаи подледного „цветения” известны для Рыбинского водохранилища [5]. Нам тоже удалось их зафиксировать в марте на ст. 9 и 5. Биомасса в этих пунктах составляла 1.6 и 2.3 г/м³ соответственно. В планктоне почти безраздельно господствовала *Melosira islandica*. Примечательно, что на ст. 5, которая расположена почти в центре водоема и доступна ветрам, способным полностью сметать снеговой покров, биомасса оказалась близкой к отмеченной в период весеннего максимума.

Сведения о количестве фитопланктона в целом по плесам на протяжении вегетационного сезона приведены в табл. 1–2.

Таблица 1

Биомасса фитопланктона (г/м³) в разных плесах водохранилища в 1969 г.

Дата	Водоросли	Главный	Волжский	Среднее по Главному и Волжскому плесам
13 V	Весь фитопланктон	0.42±0.14	3.82±3.40	0.82±0.42
	Диаомовые	0.27±0.12	3.53±3.15	0.66±0.39
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
4 VI	Весь фитопланктон	5.05±1.23	12.97±2.73	6.06±1.12
	Диаомовые	4.88±1.18	12.64±2.70	5.88±1.09
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
18 VI	Весь фитопланктон	3.00±2.18	1.12±0.04	2.75±1.88
	Диаомовые	2.94±2.19	0.86±0.12	2.66±1.89
	Синезеленые	0.02±0.01	0.05±0.05	0.02±0.01
1 VII	Весь фитопланктон	0.54±0.07	0.56±0.28	0.54±0.07
	Диаомовые	0.46±0.06	0.34±0.16	0.45±0.06
	Синезеленые	0.00±0.00	0.06±0.02	0.01±0.00
14 VII	Весь фитопланктон	0.26±0.03	0.70±0.54	0.31±0.08
	Диаомовые	0.10±0.04	0.18±0.09	0.11±0.04
	Синезеленые	0.09±0.04	0.22±0.22	0.11±0.05
31 VII	Весь фитопланктон	0.93±0.26	1.34±0.56	0.98±0.23
	Диаомовые	0.22±0.06	0.46±0.00	0.24±0.06
	Синезеленые	0.50±0.21	0.50±0.42	0.50±0.19
18 VIII	Весь фитопланктон	4.10±1.35	2.19±0.05	3.87±1.18
	Диаомовые	0.39±0.18	1.24±0.18	0.50±0.16
	Синезеленые	3.47±1.15	0.66±0.12	3.13±1.01
3 IX	Весь фитопланктон	0.82±0.22	0.68±0.38	0.81±0.20
	Диаомовые	0.23±0.08	0.12±0.04	0.22±0.07
	Синезеленые	0.53±0.14	0.49±0.43	0.53±0.14
23 IX	Весь фитопланктон	1.00±0.20	2.14±0.44	1.14±0.19
	Диаомовые	0.44±0.07	1.30±0.30	0.54±0.07
	Синезеленые	0.48±0.18	0.62±0.03	0.50±0.16
8 X	Весь фитопланктон	1.62±0.58	6.65±3.71	2.22±0.68
	Диаомовые	1.24±0.61	6.11±3.28	1.82±0.66
	Синезеленые	0.31±0.04	0.42±0.36	0.32±0.05
22 X	Весь фитопланктон	1.17±0.57	6.42±1.39	1.80±0.53
	Диаомовые	0.97±0.51	6.24±1.44	1.60±0.48
	Синезеленые	0.16±0.05	0.08±0.02	0.15±0.05
26 XI	Весь фитопланктон	—	4.34±3.86	—
	Диаомовые	—	4.24±3.76	—
	Синезеленые	—	0.00±0.00	—
8 V— 15 XII	Весь фитопланктон	1.24±0.18	3.41±0.76	2.16±0.69
	Диаомовые	0.79±0.15	3.04±0.74	1.71±0.67
	Синезеленые	0.37±0.08	0.20±0.05	0.35±0.07

Таблица 2

Биомасса фитопланктона (г/м^3) в разных плесах водохранилища в 1970 и 1971 гг.

Дата	Водоросли	Главный	Волжский	Моложский	Шекснинский	Среднее по всем плесам	Среднее по Главному и Волжскому плесам
1970 г.							
15 V	Весь фитопланктон	0.62±0.25	1.16±0.33	1.00±0.28	2.30±2.06	0.93±0.32	0.70±0.22
	Дiatомовые	0.60±0.26	1.07±0.34	0.93±0.24	2.27±2.05	0.89±0.32	0.67±0.22
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.01±0.01	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
27 V	Весь фитопланктон	0.98±0.20	4.08±1.58	3.42±1.18	4.19±1.90	1.89±0.35	1.44±0.29
	Дiatомовые	0.90±0.21	4.06±1.59	3.29±1.10	4.13±1.94	1.82±0.36	1.36±0.29
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00
18 VI	Весь фитопланктон	0.60±0.10	2.02±0.08	3.94±2.26	0.85±0.05	0.95±0.12	0.80±0.08
	Дiatомовые	0.56±0.10	1.90±0.08	3.75±2.37	0.72±0.06	0.89±0.13	0.76±0.08
	Синезеленые	0.00±0.00	0.02±0.01	0.16±0.14	0.07±0.01	0.02±0.01	0.01±0.00
10 VII	Весь фитопланктон	0.41±0.06	2.36±0.79	3.69±1.48	1.11±0.60	0.87±0.14	0.69±0.12
	Дiatомовые	0.26±0.05	1.99±0.73	0.60±0.37	0.92±0.67	0.56±0.13	0.50±0.11
	Синезеленые	0.06±0.02	0.19±0.07	3.05±1.89	0.10±0.01	0.21±0.08	0.08±0.02
25 VII	Весь фитопланктон	0.74±0.22	0.72±0.40	4.30±0.08	1.81±0.72	1.02±0.19	0.73±0.20
	Дiatомовые	0.30±0.04	0.04±0.00	1.93±0.01	1.14±0.55	0.45±0.08	0.27±0.04
	Синезеленые	0.31±0.23	0.54±0.40	2.32±0.12	0.49±0.09	0.44±0.17	0.34±0.20
13 VIII	Весь фитопланктон	0.76±0.32	2.01±1.07	4.75±1.09	5.21±2.89	1.63±0.47	0.92±0.31
	Дiatомовые	0.19±0.07	0.81±0.41	3.39±0.26	1.42±0.66	0.53±0.11	0.26±0.08
	Синезеленые	0.52±0.23	1.11±0.60	1.32±0.85	3.54±2.10	1.02±0.34	0.60±0.22
26 VIII	Весь фитопланктон	1.50±0.33	2.80±1.50	13.32±9.46	4.69±1.94	2.45±0.50	1.66±0.34
	Дiatомовые	0.24±0.13	0.69±0.09	10.12±6.80	3.02±2.08	0.99±0.37	0.30±0.11
	Синезеленые	1.22±0.37	2.07±1.60	3.14±2.63	1.48±0.24	1.41±0.33	1.32±0.38

15 IX	Весь фитопланктон	0.94±0.22	1.45±0.96	1.62±0.51	2.16±0.32	1.16±0.19	1.00±0.22
	Диаомовые	0.04±0.02	0.02±0.00	1.41±0.31	1.03±0.90	0.20±0.11	0.03±0.02
	Синезеленые	0.87±0.20	1.42±0.96	0.20±0.20	1.01±0.58	0.92±0.19	0.94±0.21
8 X	Весь фитопланктон	0.89±0.32	0.27±0.12	4.08±1.09	1.83±0.99	1.04±0.27	0.82±0.28
	Диаомовые	0.09±0.05	0.11±0.03	4.08±1.09	1.56±1.08	0.38±0.13	0.09±0.04
	Синезеленые	0.78±0.35	0.12±0.10	0.00±0.00	0.16±0.12	0.62±0.26	0.70±0.31
23 X	Весь фитопланктон	0.41±0.06	0.34±0.17	0.65±0.10	1.67±0.49	0.55±0.07	0.40±0.05
	Диаомовые	0.12±0.05	0.09±0.03	0.64±0.10	1.58±0.48	0.29±0.06	0.11±0.02
	Синезеленые	0.23±0.02	0.21±0.19	0.00±0.00	0.03±0.01	0.20±0.02	0.23±0.03
3 V— 23 XI	Весь фитопланктон	0.69±0.06	1.50±0.24	3.53±0.83	2.20±0.37	1.08±0.08	0.80±0.06
	Диаомовые	0.28±0.03	0.93±0.15	2.62±0.62	1.52±0.32	0.60±0.05	0.37±0.03
	Синезеленые	0.36±0.06	0.50±0.18	0.86±0.28	0.58±0.18	0.43±0.05	0.38±0.05

1971 г.

12 V	Весь фитопланктон	3.34±1.07	2.50±0.13	1.42±0.23	1.93±1.42	3.00±0.80	3.24±0.94
	Диаомовые	3.30±1.08	2.46±0.15	1.31±0.21	1.78±1.30	2.94±0.81	3.20±0.95
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.00±0.00	0.03±0.02	0.00±0.00	0.00±0.00
31 V	Весь фитопланктон	0.91±0.21	4.19±1.27	1.98±0.72	2.46±1.86	1.51±0.53	1.33±0.25
	Диаомовые	0.84±0.20	4.11±1.26	1.86±0.68	2.30±1.84	1.43±0.32	1.26±0.24
	Синезеленые	0.00±0.00	0.00±0.00	0.07±0.04	0.03±0.00	0.01±0.00	0.00±0.00
15 VI	Весь фитопланктон	0.19±0.04	0.17±0.04	2.61±1.26	0.39±0.02	0.31±0.06	0.19±0.04
	Диаомовые	0.15±0.04	0.12±0.03	2.51±1.29	0.15±0.05	0.24±0.06	0.14±0.04
	Синезеленые	0.00±0.00	0.02±0.01	0.05±0.04	0.15±0.03	0.03±0.00	0.01±0.00
5 VII	Весь фитопланктон	0.26±0.09	1.24±0.61	1.20±0.40	0.67±0.13	0.45±0.09	0.38±0.11
	Диаомовые	0.14±0.09	0.84±0.39	0.70±0.52	0.24±0.13	0.25±0.08	0.23±0.09
	Синезеленые	0.06±0.01	0.04±0.03	0.49±0.21	0.28±0.16	0.10±0.02	0.05±0.01
29 VII	Весь фитопланктон	0.93±0.26	1.50±0.60	1.97±0.70	3.13±0.59	1.30±0.22	1.00±0.24
	Диаомовые	0.28±0.09	0.76±0.12	0.38±0.23	1.47±0.86	0.49±0.13	0.34±0.08
	Синезеленые	0.48±0.16	0.48±0.34	1.44±0.48	1.32±1.20	0.62±0.20	0.48±0.14

Таблица 2 (продолжение)

Дата	Водоросли	Главный	Волжский	Моложский	Шекснинский	Среднее по всем плесам	Среднее по Главному и Волжскому плесам
17 VIII	Весь фитопланктон	0.88±0.22	3.69±1.74	4.06±1.43	2.71±1.82	1.50±0.33	1.22±0.28
	Диатомовые	0.19±0.07	1.58±0.92	3.44±1.28	1.94±1.62	0.65±0.23	0.36±0.13
	Синезеленые	0.59±0.11	1.94±1.00	0.47±0.18	0.29±0.13	0.68±0.13	0.75±0.15
8 IX	Весь фитопланктон	1.99±0.55	1.51±1.20	4.72±1.64	2.68±0.90	2.11±0.44	1.94±0.50
	Диатомовые	0.59±0.18	0.27±0.10	3.78±1.48	1.58±0.48	0.77±0.15	0.55±0.16
	Синезеленые	1.29±0.46	1.21±1.10	0.75±0.24	0.84±0.39	1.21±0.37	1.28±0.43
30 IX	Весь фитопланктон	1.28±0.18	2.54±1.06	2.34±0.46	1.87±0.39	1.51±0.18	1.44±0.20
	Диатомовые	0.67±0.18	1.75±0.90	2.30±0.47	1.54±0.35	0.93±0.17	0.80±0.19
	Синезеленые	0.48±0.22	0.62±0.53	0.02±0.00	0.09±0.05	0.43±0.18	0.49±0.20
27 X	Весь фитопланктон	1.06±0.14	2.33±1.11	5.81±0.55	1.66±0.54	1.41±0.17	1.22±0.18
	Диатомовые	0.71±0.16	2.25±1.11	5.80±0.55	1.58±0.53	1.12±0.18	0.90±0.20
	Синезеленые	0.16±0.03	0.02±0.01	0.00±0.00	0.02±0.01	0.12±0.02	0.14±0.02
8 V- 20 XI	Весь фитопланктон	1.04±0.10	2.00±0.33	2.83±0.30	1.81±0.30	1.30±0.09	1.16±0.10
	Диатомовые	0.60±0.08	1.40±0.24	2.40±0.27	1.28±0.28	0.82±0.07	0.69±0.08
	Синезеленые	0.34±0.06	0.48±0.18	0.36±0.07	0.33±0.14	0.36±0.05	0.36±0.06

Весной (май—начало июня) наиболее богат водорослями Волжский плес, особенно много их отмечалось здесь в 1969 г. (13.0 г/м^3 в среднем). Летом, когда в развитии фитопланктона наступает спад (июнь—июль), самые высокие биомассы (до 4 г/м^3) присущи Моложскому плесу. Ему же принадлежит первенство и в период летней вспышки планктонных водорослей (август—начало сентября) — 13.3 г/м^3 в среднем. Осенью самые высокие биомассы наблюдаются в Моложском и Шекснинском плесах.

Отсюда следует, что при расчете средней для всего водоема биомассы необходимо учитывать данные по северным плесам. Обычно средние по водоему биологические показатели вычисляются по данным стандартных станций, которые расположены в Волжском и Главном плесах. Такой подход оправдан малой долей Моложского и Шекснинского плесов в общем объеме водохранилища. Расчеты по отдельным срокам наблюдений и за весь безледный период (табл. 1—2) показали, что с учетом Моложского и Шекснинского плесов исследуемый показатель повышается в первом случае на 15—30%, а во втором — на 35 и 12% соответственно в 1970 и 1971 гг. Эти величины совпадают с величинами, рассчитанными по хлорофиллу „a“, определявшемуся нами параллельно с биомассой [6].

Сведения по вертикальному распределению фитопланктона (табл. 3—4), хотя и ограничиваются крайними горизонтами освещенного слоя и придонным горизонтом, представляют определенный интерес. Верхний 2-метровый слой водохранилища почти постоянно перемешивается ветрами. Можно предположить, что планктонные водоросли распределены в нем равномерно, а это подтверждают результаты исследований, проведенных во время сильного волнения.

В штилевую погоду единой картины распределения фитопланктона между верхним и нижним горизонтами фотического слоя не наблюдается. Так, в мае на ст. 1, 2, 5 максимум располагался у поверхности, а на ст. 6, 7, 9 — на глубине 2 м, хотя фитопланктон везде состоял из диатомовых и находился в фазе нарастания. Правда, он различался по составу доминирующих форм. На ст. 1, 2, 5 господствовали преимущественно мелозиры, а на ст. 6, 7, 9 — стефаноидискусы. Вероятно, длинные нити мелозир обладают большей плавучестью.

В период весеннего максимума фитопланктона повышенные биомассы приурочены к горизонту 0 м (ст. 6, 9), а в начале лета — к горизонту 2 м. Последнее можно связать с оседанием диатомей после весенней вспышки или с защитной реакцией клеток на вредное воздействие ультрафиолетовых лучей. При появлении к этому времени синезеленых максимум снова перемещается к поверхности и остается там в течение августа—сентября, пока вода „цветет“ синезелеными. В октябре поверхностный горизонт обычно богаче фитопланктоном, хотя, казалось бы, должно происходить оседание клеток на зимовку. Последнее все же прослеживается при сопоставлении биомассы трофогенного и придонного слоев (табл. 4). Распределение водорослей между освещенным и придонным слоями в целом неравномерно. Весной и летом в период вспышки синезеленых фитопланктон представлен обильнее в освещенном слое. Довольно равномерно он бывает распределен в начале лета и осенью.

Для понимания причин, обуславливающих сезонный ход общей биомассы, необходимо представление о ритмике популяций массовых форм.

Т а б л и ц а 3

Биомасса фитопланктона (г/м^3) на отдельных горизонтах на разных станциях в 1969 г.

Дата	Водоросли	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 5			Ст. 6			Ст. 7			Ст. 9		
		0 м	2 м	у дна	0 м	2 м	у дна	0 м	2 м	у дна	0 м	2 м	у дна	0 м	2 м	у дна	0 м	2 м	у дна
13 V	Весь фитопланктон	0.52	0.34	0.60	8.70	5.73	3.80	1.12	0.53	0.27	0.15	0.55	0.14	0.16	0.39	0.30	0.18	0.27	0.40
	Диагоновые	0.48	0.28	0.58	8.17	5.19	3.64	0.86	0.42	0.18	0.03	0.37	0.03	0.06	0.12	0.10	0.14	0.19	0.37
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
4 VI	Весь фитопланктон	10.17	10.32	15.64	24.55	16.85	14.50	5.31	5.10	6.00	11.32	5.61	5.54	3.64	3.35	5.07	2.88	3.22	1.40
	Диагоновые	9.74	10.14	15.37	24.04	6.66	14.20	5.28	5.02	5.90	10.82	5.43	5.50	3.58	3.23	4.92	2.76	2.95	1.28
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18 VI	Весь фитопланктон	0.75	1.58	1.00	0.81	1.35	0.97	0.30	0.30	0.47	1.67	0.93	1.24	0.88	0.92	0.79	11.88	7.17	16.67
	Диагоновые	0.58	0.90	0.96	0.79	1.18	0.92	0.26	0.27	0.44	1.52	0.89	1.20	0.78	0.86	0.78	11.86	7.13	16.64
	Синезеленые	0.03	0.17	0.01	0.00	0.00	0.01	0.02	0.01	0.01	0.08	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
1 VII	Весь фитопланктон	0.33	0.25	0.49	0.78	0.90	0.34	0.35	0.34	0.56	0.94	0.29	0.60	0.64	0.63	0.55	0.49	0.58	0.71
	Диагоновые	0.19	0.17	0.18	0.57	0.45	0.26	0.31	0.34	0.54	0.90	0.28	0.57	0.57	0.51	0.49	0.34	0.48	0.70
	Синезеленые	0.08	0.01	0.18	0.00	0.18	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00
14 VII	Весь фитопланктон	1.00	1.48	0.20	0.17	0.16	0.15	0.28	0.29	0.31	0.13	0.19	0.00	0.46	0.11	0.07	0.41	0.19	0.13
	Диагоновые	0.21	0.33	0.15	0.12	0.06	0.06	0.17	0.15	0.13	0.02	0.05	0.00	0.00	0.05	0.02	0.17	0.15	0.12
	Синезеленые	0.46	0.42	0.04	0.00	0.00	0.00	0.02	0.10	0.04	0.00	0.10	0.00	0.42	0.01	0.01	0.08	0.01	0.01

31 VII	Весь фитопланктон	0.86	0.70	0.14	2.28	1.53	0.64	0.50	0.39	0.83	0.50	0.72	0.14	1.24	0.90	0.20	1.19	1.98	0.97
	Дiatомовые	0.61	0.31	0.08	0.59	0.31	0.28	0.11	0.17	0.39	0.08	0.21	0.10	0.06	0.29	0.15	0.33	0.48	0.44
	Синезеленые	0.09	0.06	0.00	1.29	0.53	0.10	0.18	0.06	0.24	0.14	0.17	0.00	0.97	0.44	0.01	0.71	1.30	0.47
18 VIII	Весь фитопланктон	1.58	2.69	2.48	2.51	1.98	1.28	1.16	0.59	3.48	9.38	2.17	0.76	3.50	2.40	0.56	8.00	5.58	1.38
	Дiatомовые	0.68	1.43	1.45	1.55	1.30	1.06	0.02	0.17	0.91	0.23	0.04	0.34	0.60	0.26	0.12	1.21	0.58	1.10
	Синезеленые	0.65	0.89	0.43	0.60	0.48	0.04	1.08	0.40	2.14	8.90	1.79	0.28	2.82	1.95	0.30	6.01	4.84	0.23
3 IX	Весь фитопланктон	0.27	0.31	0.23	0.84	1.27	0.47	1.01	0.71	0.91	0.40	0.12	0.16	0.65	1.07	0.15	0.76	1.87	0.92
	Дiatомовые	0.20	0.14	0.17	0.05	0.11	0.11	0.44	0.26	0.75	0.07	0.06	0.06	0.19	0.09	0.10	0.43	0.34	0.34
	Синезеленые	0.04	0.08	0.04	0.79	1.04	0.33	0.53	0.33	0.08	0.32	0.04	0.04	0.42	0.95	0.04	0.21	1.46	0.53
23 IX	Весь фитопланктон	2.37	1.02	1.09	1.88	3.26	1.81	0.29	0.62	0.96	1.74	0.86	1.05	0.80	1.02	1.33	1.13	1.55	0.70
	Дiatомовые	1.21	0.78	0.92	1.23	1.99	0.74	0.17	0.36	0.37	0.70	0.20	0.48	0.39	0.84	0.64	0.49	0.36	0.21
	Синезеленые	1.13	0.20	0.14	0.59	0.59	0.89	0.10	0.24	0.45	0.75	0.51	0.45	0.32	0.13	0.67	0.64	1.18	0.47
8 X	Весь фитопланктон	3.37	2.50	3.63	11.25	9.48	7.51	0.94	1.01	1.16	1.22	0.78	0.55	1.45	0.85	1.22	4.10	2.61	4.05
	Дiatомовые	3.20	2.46	3.56	9.72	9.07	6.79	0.25	0.87	0.78	0.68	0.53	0.42	1.01	0.52	0.95	3.52	2.59	3.95
	Синезеленые	0.10	0.03	0.05	1.30	0.28	0.51	0.67	0.10	0.30	0.49	0.21	0.06	0.38	0.19	0.22	0.41	0.02	0.06
22 X	Весь фитопланктон	6.29	9.33	6.57	5.80	4.26	3.13	0.66	0.55	0.43	0.73	0.59	0.72	0.21	0.89	0.82	3.96	1.79	2.40
	Дiatомовые	6.29	9.06	6.48	5.55	4.05	2.99	0.43	0.47	0.40	0.48	0.43	0.68	0.14	0.78	0.74	3.37	1.63	2.26
	Синезеленые	0.00	0.21	0.09	0.11	0.02	0.05	0.16	0.06	0.02	0.14	0.12	0.01	0.06	0.08	0.04	0.55	0.07	0.07
26 XI	Весь фитопланктон	0.15	0.81	0.24	7.04	9.35	10.13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Дiatомовые	0.14	0.81	0.24	7.01	8.98	10.08	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Биомасса фитопланктона (г/м³) в 2-метровом

Дата	Водоросли	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 5		Ст. 6	
		0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна
5 V	Весь фито- планктон	0.14	0.09	1.36	0.51	—	—	—	—
	Диатомовые	0.12	0.08	1.35	0.49	—	—	—	—
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	—	—	—	—
15-17 V	Весь фито- планктон	1.48	1.04	0.83	0.48	0.42	0.20	0.14	0.18
	Диатомовые	1.40	0.99	0.73	0.47	0.38	0.18	0.10	0.13
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
27-29 V	Весь фито- планктон	2.50	5.05	5.66	4.83	1.58	1.12	0.82	0.43
	Диатомовые	2.47	4.97	5.65	4.82	1.51	1.10	0.62	0.32
	Синезеленые	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
15-19 VI	Весь фито- планктон	2.10	1.77	1.94	0.94	0.52	—	0.53	0.66
	Диатомовые	1.98	1.67	1.82	0.90	0.51	—	0.50	0.61
	Синезеленые	0.00	0.01	0.03	0.00	0.00	—	0.00	0.01
10,12 VII	Весь фито- планктон	3.16	2.24	1.57	1.21	0.44	0.45	0.24	0.21
	Диатомовые	2.73	2.11	1.26	1.13	0.18	0.34	0.17	0.17
	Синезеленые	0.26	0.05	0.12	0.03	0.02	0.01	0.02	0.00
25,26 VII	Весь фито- планктон	0.31	0.14	1.12	1.93	0.68	0.46	0.55	0.52
	Диатомовые	0.04	0.09	0.04	1.08	0.32	0.25	0.41	0.34
	Синезеленые	0.15	0.02	0.94	0.62	0.18	0.06	0.03	0.01
13-15 VIII	Весь фито- планктон	0.95	1.08	3.08	1.09	0.31	0.82	0.55	0.28
	Диатомовые	0.39	0.42	1.22	0.58	0.04	0.17	0.13	0.10
	Синезеленые	0.51	0.58	1.71	0.40	0.26	0.57	0.33	0.15
26-28 VIII	Весь фито- планктон	1.30	1.10	4.31	1.58	0.66	0.07	1.83	0.77
	Диатомовые	0.78	0.81	0.60	0.62	0.11	0.04	0.12	0.05
	Синезеленые	0.47	0.28	3.68	0.83	0.51	0.03	1.67	0.70
15-17 IX	Весь фито- планктон	0.48	0.55	2.41	1.30	1.27	0.59	0.38	0.60
	Диатомовые	0.02	0.01	0.02	0.06	0.09	0.06	0.02	0.04
	Синезеленые	0.46	0.52	2.38	1.17	1.14	0.49	0.32	0.43
8-10 X	Весь фито- планктон	0.16	0.09	0.39	0.18	1.64	2.78	0.22	0.51
	Диатомовые	0.08	0.07	0.14	0.03	0.03	0.02	0.06	0.03
	Синезеленые	0.02	0.02	0.22	0.12	1.61	2.61	1.12	0.30
23-25 X	Весь фито- планктон	0.17	0.19	0.51	0.24	0.38	0.40	0.47	0.35
	Диатомовые	0.12	0.14	0.05	0.13	0.09	0.02	0.07	0.05
	Синезеленые	0.02	0.04	0.40	0.08	0.26	0.29	0.28	0.25

Ст. 7		Ст. 9		Ст. 28		Ст. 33		Ст. 20		Ст. 22а	
0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна	0-2 м	у дна
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.60	0.32	1.32	0.92	0.25	0.36	4.36	3.68	0.81	1.50	1.37	1.29
0.58	0.30	1.31	0.90	0.22	0.32	4.33	3.50	0.69	1.40	1.17	1.21
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.02	0.01	0.00
0.79	0.62	0.72	1.39	2.29	1.54	6.09	4.02	4.61	2.34	2.24	2.41
0.78	0.58	0.68	1.36	2.20	1.49	6.07	3.87	4.39	2.19	2.19	2.32
0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
0.45	0.46	0.88	0.88	0.90	0.81	0.80	0.64	6.19	4.07	1.68	3.36
0.40	0.43	0.84	0.86	0.78	0.71	0.66	0.56	6.12	4.03	1.38	3.27
0.00	0.00	0.01	0.00	0.08	0.09	0.06	0.02	0.02	0.01	0.29	0.02
0.47	0.39	0.50	0.43	1.71	2.66	0.50	0.68	5.17	3.01	2.20	2.25
0.30	0.30	0.37	0.32	1.58	2.34	0.25	0.43	0.22	0.40	0.97	0.98
0.09	0.00	0.11	0.09	0.10	0.14	0.11	0.17	4.94	2.58	1.16	1.21
1.36	0.41	0.36	0.32	2.53	3.63	1.09	0.66	4.22	3.33	4.39	3.14
0.24	0.27	0.23	0.23	1.70	2.50	0.59	0.37	1.92	3.12	1.94	2.82
0.98	0.11	0.05	0.04	0.58	0.82	0.40	0.18	2.20	0.18	2.45	0.29
1.72	0.82	0.48	0.76	8.10	10.28	2.31	2.58	3.66	2.82	5.84	3.51
0.39	0.45	0.19	0.38	2.08	4.68	0.75	0.77	3.14	2.22	3.65	2.87
1.22	0.24	0.28	0.32	5.64	5.04	1.44	1.64	0.47	0.60	2.16	0.59
2.18	1.62	1.34	1.46	6.63	3.67	2.74	1.44	22.78	4.02	3.86	10.01
0.11	0.18	0.62	0.26	5.10	1.94	0.94	0.44	16.92	2.29	3.33	9.61
2.04	1.32	0.68	1.20	1.24	1.52	1.72	0.94	5.77	1.73	0.51	0.40
1.28	1.01	0.81	0.88	2.48	5.03	1.84	1.98	2.14	12.90	1.11	1.25
0.02	0.02	0.02	0.01	1.93	4.41	0.12	1.33	1.71	12.90	1.10	1.25
1.23	0.96	0.79	0.85	0.43	0.29	1.59	0.45	0.40	0.00	0.00	0.00
1.16	1.81	0.56	0.35	2.82	—	0.84	0.75	5.17	6.01	2.99	2.73
0.03	0.04	0.24	0.06	2.65	—	0.48	0.35	5.17	5.85	2.99	2.69
1.10	1.75	0.30	0.29	0.38	—	0.29	0.28	0.00	0.16	0.00	0.04
0.26	0.35	0.52	0.61	1.19	1.88	2.16	2.69	0.74	1.05	0.55	1.05
0.04	0.03	0.27	0.30	1.10	1.69	2.05	2.49	0.74	1.00	0.54	1.05
0.20	0.25	0.20	0.13	0.02	0.05	0.04	0.07	0.00	0.04	0.00	0.00

Мы изучали динамику 8 из них: 5 диатомовых и 3 синезеленых — возбудителей „цветения” водохранилища.

Melosira italica subsp. *subarctica* (рис. 6) — доминирующая форма преимущественно весеннего фитопланктона. Максимальная численность (0.5—5 млн. кл./л) наблюдается в конце мая—начале июня при температуре 8.4—11.7 °C. Летом и осенью постоянно присутствует в планктоне, но в небольшом количестве (не выше 10² кл./л). Лишь в северных участках Моложского и Шекснинского плесов (ст. 20, 28) при температуре 15—18 °C она дает отчетливый пик, превышающий весенний (7—8 млн. кл./л).

Stephanodiscus incognitus (рис. 7) — главным образом весенне-летний вид (май—начало июня, июнь—август). Весной максимум численности (0.3—12.6 млн. кл./л) проявляется при температуре 4—12.5 °C. Наибольшая численность наблюдалась весной 1971 г., когда температура была самой низкой за все годы исследования (4—5 °C). Летний максимум приурочен к температуре 16—19.7 °C. В Волжском и Главном плесах он значительно уступает весеннему (1—1.5 млн. кл./л), а в северных плесах чаще всего над ним преобладает (2—5 млн. кл./л). На ст. 33 в 1970 г. самым большим был весенний пик. В этом пункте в 1971 г. был зафиксирован и осенний максимум — 1.2 млн. кл./л. Это, пожалуй, единственный случай появления *S. incognitus* в достаточно большом количестве осенью.

S. binderanus (рис. 7) в течение вегетационного периода, как правило, дает 2 вспышки — в мае—июне и сентябре—октябре. Особенно наглядно это проявилось в 1969 г. в Волжском плесе и на ст. 9 Главного плеса. Весенний максимум наблюдается при температуре 9.7—11.7 °C, а осенний — при 6.2—7.7 °C. Между тем, осенью 1971 г. всплеск численности был зарегистрирован при 0.3—3.4 °C. По-видимому, к этому времени популяции уже достигли большой плотности, поскольку при такой температуре *S. binderanus* не растет. Так, в 1977 г. на ст. 2 перед резким понижением температуры до 1.8 °C численность его составляла всего 829 тыс. кл./л и дальнейшего увеличения числа этого вида до обычных 2—3 млн. не произошло [7]. Иногда *S. binderanus* обилие и летом при 16.4—19.6 °C, о чем свидетельствуют данные по ст. 28 в 1970—1971 гг.

Diatoma elongatum (рис. 8) — субдоминант весеннего комплекса. Максимальная численность популяций (чаще десятки и сотни тысяч клеток на литр и лишь изредка — 1—2 млн.) приурочена к маю—началу июня при температуре 10—14 °C. Во все годы наблюдения характер сезонной динамики *D. elongatum* близок к таковому у *Asterionella formosa*. Для последней в литературе [15] температурный оптимум указывается в пределах 10—16 °C, что согласуется с нашими данными.

Microcystis aeruginosa (рис. 6) вместе с формой *viridis* (A. Br.) Elenk. — массовая водоросль летне-осеннего планктона. Вегетирует с середины июня до конца сентября—начала октября. Максимум численности (2—11 млн. кл./л) дает главным образом в августе, реже в сентябре при 12—21 °C. Изредка плотность популяций достигает 30 млн. кл./л. По плесам распределен неравномерно. Интенсивность вспышек в Моложском и Шекснинском плесах ниже, чем в Главном и Волжском, — от 0.2—0.6 до 3.8 млн. кл./л, а в русловом участке Волжского плеса численность не превышает 1 млн. кл./л.

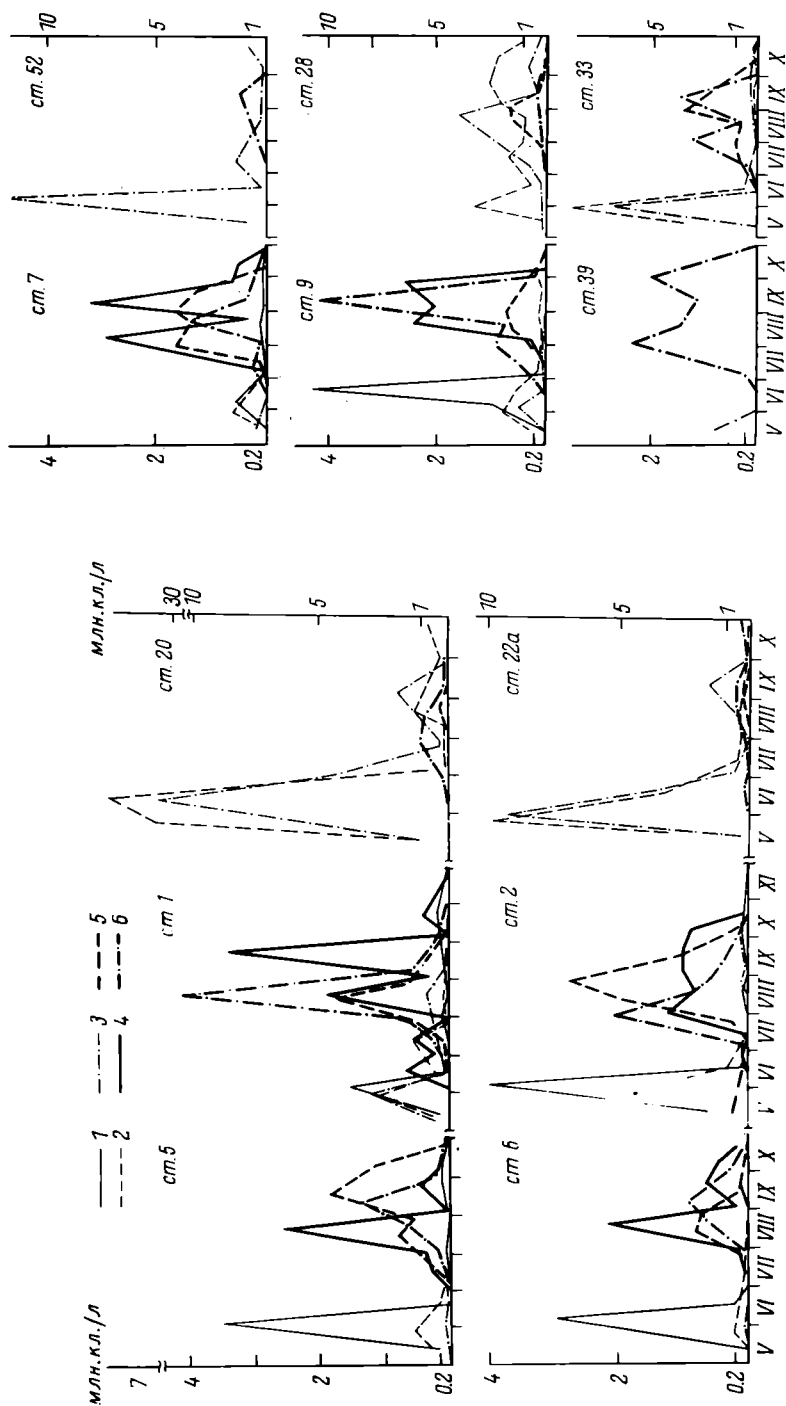


Рис. 6. Динамика численности популяций *Melosira italica* subsp. *subarctica* и *Microcystis aeruginosa*.

Melosira (1, 2, 3) — соответственно по годам: 1969, 1970, 1971 гг. *Microcystis* (4, 5, 6) — соответственно 1969, 1970, 1971 гг. По оси ординат — численность; по оси абсцисс — месяцы.

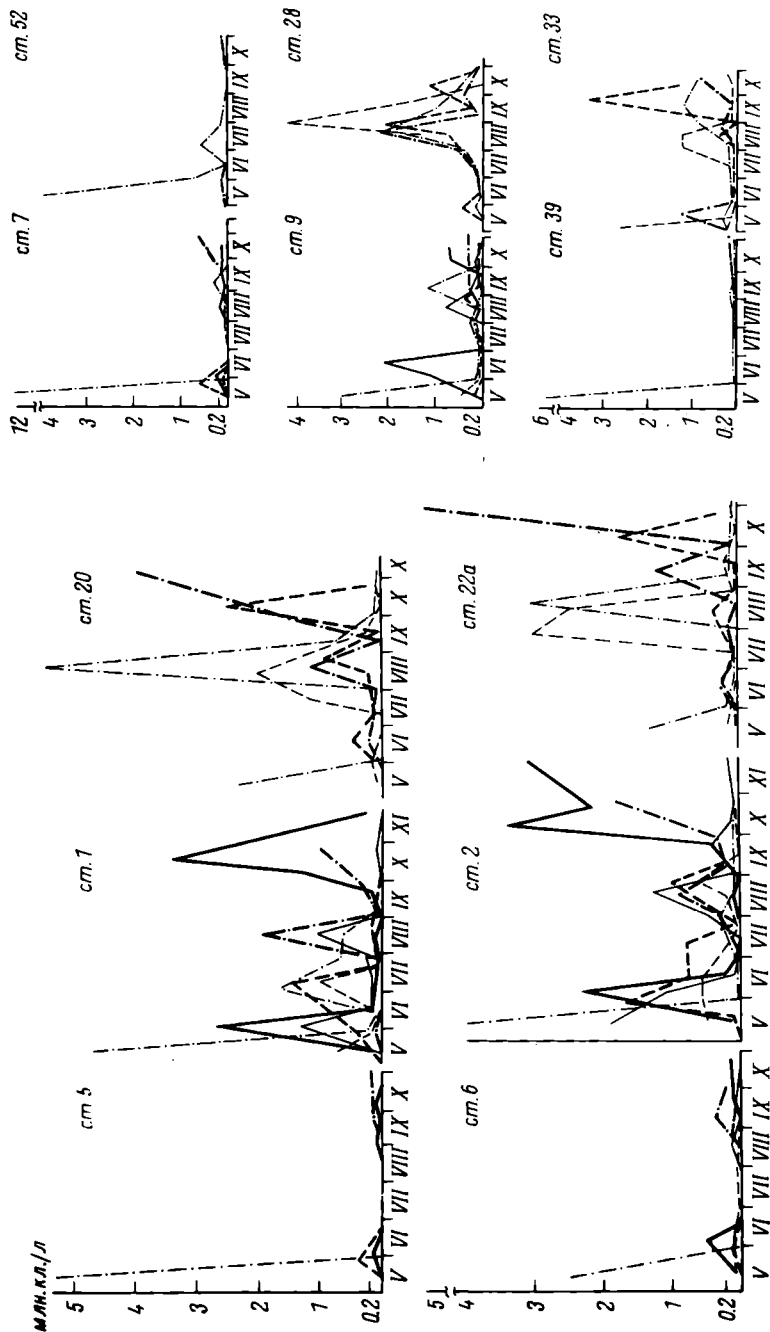


Рис. 7. Динамика численности популяций *Sterphatodiscus incognitus* (1, 2, 3) и *S. binderanus* (4, 5, 6).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

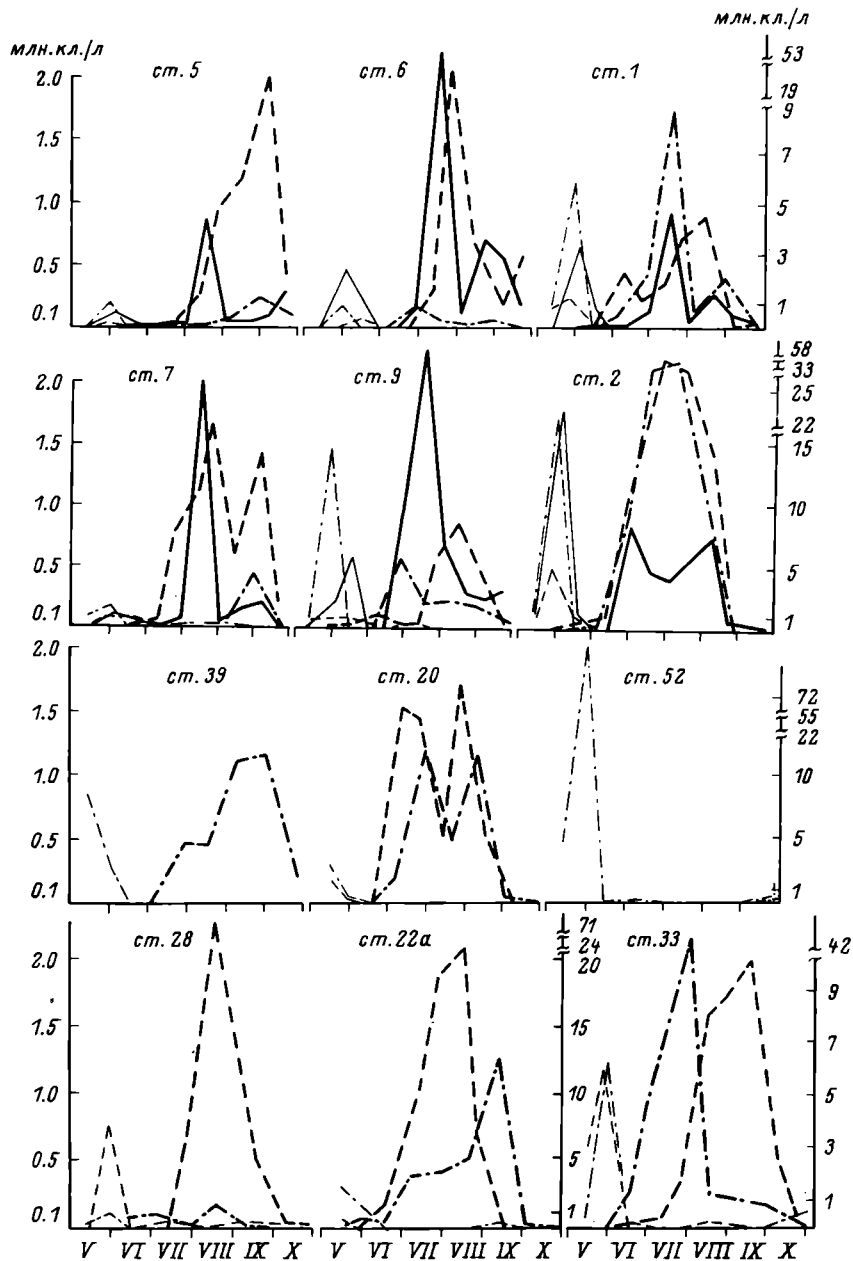


Рис. 8. Динамика численности популяций *Diatoma elongatum* (1, 2, 3) и *Aphanizomenon flos-aquae* (4, 5, 6).

Остальные обозначения те же, что и на рис. 6.

W. wesenbergii ранее определялся как *Coelosphaerium dubium* Grun. Присутствует в планктоне в августе–сентябре, редко – в июне и октябре. Максимальные величины обнаруживаются в августе–сентябре (от 0.8 до 7.8 млн. кл./л). Основное местообитание – Главный плес. В Моложском плесе был зарегистрирован однажды, на ст. 20 14 VIII 1970, и то в очень низкой концентрации – 0.1 млн. кл./л. В Шекснинском плесе встречался на ст. 33, в Волжском – на ст. 2. Примечательно, что эти станции расположены на границе с Главным плесом.

Aphanizomenon flos-aquae (рис. 8) – наряду с *Microcystis aeruginosa* возбудитель „цветения” водохранилища. Vegetирует с июля по октябрь. Вспышки численности от 4–8 до 72 млн. кл./л, особенно сильные приходятся на август при температуре 17–20.5 °C (ст. 6, 9, 20, 28). Однако большие количества (до 28 млн. кл./л) обнаруживаются в сентябре и даже октябре при 10.8–15 и 7.2–7.9 °C соответственно. Подобный размах температуры указывает на эвритерность вида.

Anabaena lemmermannii P. Richt. – постоянный представитель летнего планктона (июнь–август). Максимальная численность отмечается в июле (от 0.4 до 1.8 млн. кл./л), но в Главном плесе чаще приурочена к августу.

Таким образом, наблюдения за фитопланктоном водохранилища в течение 3 лет дали следующие результаты.

В видовом отношении наиболее разнообразны зеленые и диатомовые водоросли (соответственно 78 и 41 вид), по биомассе доминируют диатомовые и синезеленые.

Сезонная динамика фитопланктона в целом для водохранилища характеризуется 3 вспышками, самой мощной из которых почти повсеместно бывает весенняя. Ее определяют диатомовые водоросли. Самые высокие биомассы (10–16 г/м³) присущи Волжскому плесу. Летом почти вся акватория „цветет” синезелеными водорослями, за исключением Моложского плеса, где доминируют диатомовые. Осенний максимум в Волжском, Моложском и Шекснинском плесах связан с диатомеей *Stephanodiscus binderaui*, а в Главном – с синезелеными.

Зимний фитопланктон беден по составу и имеет низкую биомассу, но в моменты подледных „цветений” последняя достигает величин, характерных для весеннего пика.

На протяжении всего вегетационного сезона фитопланктон богаче в Моложском и Шекснинском плесах. С учетом данных по этим плесам расчетная средняя биомасса для всего водоема повышается обычно на 15–30%. Наиболее высокие биомассы планктонных водорослей наблюдались в 1969 г., и наиболее низкие – в 1970 г.

В пределах фотического слоя фитопланктон распределяется равномерно только в случае сильного ветрового перемешивания водной массы. В штилевую погоду весной и в разгар лета, во время „цветения” синезелеными, а также осенью максимум чаще располагается у поверхности, в начале же лета – на горизонте 2 м.

Изучена сезонная динамика наиболее массовых для Рыбинского водохранилища фитопланктеров.

1. Бакулин К. А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968, с. 72–86.
2. Балонов И. М. Сезонная и годовая периодичность развития фитопланктона Моложского и западной части Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1968–1972 гг. — В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1976, с. 47–66.
3. Башкатова Е. Л. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971–1972 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 84–105.
4. Вельдре С. Р. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. — В кн.: Применение математики в биологии. Л., 1963, № 2, с. 124–131.
5. Гусева К. А., Ильинский А. Л. О забивании рыболовных сетей диатомовой водорослью *Melosira italica* в период зимнего „цветения“ Рыбинского водохранилища. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1959, т. 9, с. 183–194.
6. Елизарова В. А. Сезонная динамика и распределение пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 103–121.
7. Елизарова В. А. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей. — В кн.: Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 1979, с. 56–66.
8. Кузьмин Г. В., Елизарова В. А. Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963–1965 гг. — В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 104–134.
9. Кузьмин Г. В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Л., 1976, с. 3–60.
10. Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах. Горький, 1971, с. 1–337.
11. Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах. Горький, 1972, с. 1–328.
12. Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах. Горький, 1973, с. 1–282.
13. Пырина И. Л., Сметанин М. М. Об оценке средних для водоема значений количественных характеристик фитопланктона. — В кн.: Методы оценки погрешностей в экологических исследованиях. Рыбинск, 1982, с. 144–155.
14. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, с. 1–364.
15. Трифонова И. С. Фитопланктон и его продукция. — В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976, с. 69–104.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ДЫХАНИЯ ГИДРОБИОНТОВ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ МЕТОДА ВИНКЛЕРА

Дыхание животных является важной физиологической характеристикой вида. Его величина широко используется в гидробиологии для определения двигательной активности гидробионтов, расчетов необходимой и отдаваемой энергии, пищевых потребностей и оценки общего уровня обмена изучаемых объектов. Показатели скорости дыхания служат материалом для установления эколого-физиологических взаимоотношений внутри вида, выявления особенностей взаимодействия организма с окружающей средой и произведения расчетов, связанных с проблемой биологической продуктивности как отдельных видов, так и всего биоценоза в целом. По степени используемости скорость потребления кислорода — это одна из наиболее употребляемых и унифицированных величин в гидробиологии. Ее популярность рождается от кажущейся сравнительной легкости и быстроты получения весьма информативного материала.

Однако дыхание животных, как и любой другой физиологический показатель, крайне вариабельно. Скорость потребления кислорода у одной и той же особи многократно меняется от многих факторов, и прежде всего от тех изменений, которые происходят в окружающей среде и самом организме на протяжении дня и жизненного цикла. Моментальное изменение интенсивности дыхания гидробионта есть не что иное, как приспособительная реакция, обеспечивающая гармонию внутреннего состояния развивающегося организма с постоянно меняющимися условиями среды обитания.

Дыхание гидробионтов исследуется только экспериментально в проточных или, чаще, замкнутых сосудах (респирометры). В этих условиях, резко отличающихся от естественных, скорость потребления кислорода может быть изменена под действием сугубо специфических факторов, создаваемых экспериментатором. Количество потребляемого кислорода колеблется в зависимости от плотности посадки рачков в респирометры, объема сосудов, времени экспозиции рачков и условий экспонирования самих респирометров.

Показатели дыхания животных зависят также и от метода количественного определения кислорода, применяемого экспериментатором. Однако если вышеперечисленные условия влияют непосредственно на животных, изменяя их дыхание, то методика измерения кислорода относится к косвенным причинам, влияющим лишь на величину получаемых данных.

Большинство современных авторов, исследующих дыхание животных в закрытых респирометрах, пользуются химическим методом измерения кислорода, называемым методом Винклера. Этот метод был положен

в основу изучения дыхания гидробионтов еще в конце прошлого века. Тем не менее, несмотря на более чем 100-летнее изучение дыхания водных беспозвоночных, до сих пор не выработано единых методических приемов не только в постановке эксперимента, но даже в способе количественного определения кислорода, содержащегося в опытных сосудах.

Среди всех вопросов, связанных с проблемой изучения дыхания гидробионтов, особого внимания заслуживают вопросы о способах фиксации кислорода в опытных сосудах и о возникающих при этом погрешностях метода за счет адсорбции части реактивов Винклера подопытными животными и той органикой, которая выделена ими за время опыта.

Литературные данные по этому вопросу крайне незначительны. В своих исследованиях Е. С. Липеровская [3] и Е. В. Павлова [4–6] установили величину адсорбции реактивов при фиксации кислорода в склянках с животными для 2 видов пресноводных *Cladocera* и нескольких видов морских ракообразных. 100 экз. пресноводных гидробионтов адсорбируют на поверхности тела реактивы в количествах, эквивалентных 0.0120–0.0207 мг O_2 . В подобных опытах адсорбция реактивов морскими животными разных видов, размера, массы, формы и консистенции тела равна $0.01–0.24 \cdot 10^{-3}$ мг O_2 на 1–20 экз. животных, что составляет 0.29–4.19% от общего содержания кислорода, фиксированного в респирометрах без животных [6].

Некоторые авторы [4,5,7], ссылаясь на Коновера [9], считают, что определение кислорода микрометодом Винклера в склянках, содержащих животных, дает незначительную ошибку, менее 3%. К сожалению, это утвердившееся и принятое многими исследователями за основу мнение ошибочно.

Коновер [9], изучая дыхание 2 видов *Copepoda* методом Винклера, модифицированным для малых объектов воды, пишет лишь об уменьшении длины цефалоторакса рачков при фиксации и титровании кислорода в присутствии животных. При этом он указывает, что ошибка длины тела за счет его „усыхания” под воздействием реактивов Винклера „всегда менее 3%” [9, р. 195–196]. Исследований по величине погрешности микрометода Винклера за счет адсорбции реактивов поверхностью тела подопытных рачков при фиксации кислорода в присутствии животных Коновер не проводил.

Многолетнее и всестороннее исследование дыхания одного из наиболее массовых и широко распространенных пресноводных *Cladocera* – *Polyphemus pediculus* (L.) – убедило нас в том, что величина адсорбции реактивов Винклера телами исследуемых особей может значительно колебаться даже в пределах одного вида. С целью уточнения степени поглощения реактивов рачками в опытах при фиксации и титровании кислорода в присутствии животных, а также для установления факторов, влияющих на данную величину адсорбции, была проведена серия экспериментов в естественных условиях.

Рачков, отловленных из водоема непосредственно перед опытом, просматривали под бинокуляром, отбирая необходимое количество особей одного типа, размера, числа и стадии развитости половых продуктов. Отобранных животных помещали в бюксы объемом 10–15 см³ в количестве, необходимом для 1 респирометра предстоящего опыта. Рачки находились здесь не более 10–15 мин. Конические респирометры с притертыми

пробками объемом 20–26 см³, заранее оттарированные с точностью до 0.001, заполняли водой из водоема, принесенной непосредственно перед началом опыта и профильтрованной через двойной слой мельничного газа № 68 [2]. Заполнение производили по общепринятой методике с помощью шланга с таким расчетом, чтобы через верх опытной склянки вытекало не менее 3 объемов воды. Рачков из бьюсков за 1–2 раза пипеткой переносили в подготовленные респирометры, которые немедленно плотно закрывали притертыми пробками, опускали в ведро с водой и транспортировали в течение 1–2 мин на берег пруда. В водоеме их подвешивали сроком на 3 ч на специальную установку на глубине, где обитали рачки [2]. Часть наполненных склянок оставалась без животных и служила контролем.

При постановке опыта респирометры подбирали таким образом, чтобы половина из них была большего объема (25–26 см³), а половина меньшего (20–21 см³). Каждая половина имела респирометры с рачками и без них (контроль) в количестве, соответствующем 3–7 повторностям. Фиксацию кислорода в склянках разного объема производили методом Винклера, модифицированным для объема 20–21 см³, но при разных условиях. В склянках меньшего объема, как в контрольных, так и опытных, кислород фиксировали непосредственно в склянках. При этом в опытных респирометрах кислород фиксировали вместе с находящимися там животными. Контрольные и опытные склянки большего объема открывали поочередно. Воду из них переливали через специальный шланг, конец которого был затанут газом (№ 68), в склянки такой же формы, но меньшего объема (20–21 см³). Затем склянку, до краев наполненную водой, плотно закрывали притертой пробкой, но тут же снова открывали и производили фиксацию кислорода обычным методом. В этом случае фиксация кислорода происходила без животных. Все плотно закрытые респирометры ставили в темное место на 2 ч для полного осаждения осадка.

Осадок растворялся по методу Винклера, но с таким расчетом, чтобы каждая склянка до момента титрования стояла 30 мин. Титрование производили раствором 0.01 н. гипосульфита натрия. При этом использовали микробюретку на 2 см³ с ценой деления 0.01 мл. Объем 1 капли данной микробюретки составлял 0.03 см³, так что ошибка титрования не превышала 1.5 %. Каждый опыт с определенным типом особей повторяли от 3 до 7 раз.

Длину тела рачков измеряли под бинокляром МБС-1 линейным окуляр-микрометром при увеличении 8 × 4 по прямой от наружной окружности головы у глаза до конца брюшка (без хвостового придатка) (табл. 1). Массу рачков в соответствии с их длиной, возрастом и состоянием определяли по таблицам масс, установленным для рачков, обитающих в прибрежье Рыбинского водохранилища [1] (табл. 1).

Количество гипосульфита, пошедшее на титрование проб, было переведено в эквивалентное количество кислорода, находящееся в 20 см³. Полученные данные подвергли соответствующей статистической обработке (табл. 2). По разнице содержания кислорода, фиксированного в опытных респирометрах без рачков (\bar{x}_1) и вместе с рачками (\bar{x}_2), мы судили о величине адсорбции реактивов Винклера в опытах при фиксации кислорода совместно с животными ($\Delta\bar{x}$, табл. 3). Эта величина выражена в соответствующих количествах кислорода, рассчитанных на весь опыт, на 1 рачка

и на 1 мг массы в респирометре (табл. 3). Определена процентная величина адсорбции реактивов подопытными животными по сравнению с содержанием кислорода, фиксированного в респирометрах без рачков ($\Delta\bar{x}/\bar{x}_1$) и с рачками $\Delta\bar{x}/\bar{x}_2$ (табл. 3). Установлены изменения в общем содержании кислорода, происходящие в респирометрах при его фиксации и титровании в присутствии животных ($\bar{x}_2/\bar{x}_1\%$, табл. 3).

Дыхание полифемов определялось обычным способом: по разнице содержания кислорода в контроле (\bar{x}_3) и соответственно в опытных склянках при фиксации без рачков (\bar{x}_1) и с рачками (\bar{x}_2) (табл. 2). Была рассчитана скорость потребления кислорода 1 особью за 1 ч при температуре 20 °C по данным титрования, полученным без животных и в их присутствии (\bar{x}_1 и \bar{x}_2 , табл. 4). Установлены количественные и процентные различия в величинах дыхания рачков при определении кислорода в опытных респирометрах вместе с животными и без них (табл. 4). О достоверности получаемых различий судим по величине критерия Стьюдента при уровне значимости 0.01 (табл. 3, 4).

Из проделанных опытов видно, что величины адсорбции реактивов у *Polyphemus pediculus* значительно колеблются. Они меняются от многих причин, и в том числе от размера исследуемых особей. Поскольку размер рачков по мере их роста на протяжении жизненного цикла увеличивается, то в пределах исследования одного вида можно сказать, что величина адсорбции реактивов в опытах зависит прежде всего от возраста подопытных особей.

Новорожденные полифемы имеют самый маленький размер (табл. 1). Длина их тела в 1.5–1.6 раза, или на 33.6%, меньше, чем средний размер взрослых рачков, используемых в опытах. Адсорбция реактивов новорожденными крайне незначительна. 1 новорожденная особь поглощает в 28.6 раза, или на 96.5%, меньше реактивов, чем взрослый рачок (табл. 3).

У взрослых полифемов разница в размерах тела не так уж велика (табл. 1). В наших экспериментах наибольшую величину имели гамогенетические самки. Однако средняя длина их тела ненамного превышает размеры всех остальных рачков. Они всего на 6.2–9.3% крупнее, чем самцы и партеногенетические самки соответственно. 2 последних типа особей имеют приблизительно равный размер. При таком подборе взрослых особей вряд ли возможно выявить зависимость величины адсорбции от размера подопытных животных. Эксперименты свидетельствуют, что у взрослых особей величина адсорбции реактивов в наших опытах больше зависит от объема или общей площади поверхности тела, чем его длины. Поскольку величина поверхности тела, или его объем, в пределах одного вида связан с морфологическими и физиологическими особенностями исследуемых взрослых животных, величина адсорбции в пределах одного вида взрослых особей зависит от их пола, типа и физиологического состояния рачков. Самки *P. pediculus*, вынашивающие в своем теле эмбрионов и латентные яйца, имеют больший объем тела, чем самцы. В идентичных опытах они поглощают реактивов в среднем в 1.8 раза, или на 84.4%, больше, чем самцы (табл. 3). Партеногенетические самки с эмбрионами в выводковой камере имеют больший объем тела, чем гамогенетические, и поглощают реактивов в среднем в 1.7 раза, или на 40.4%, больше.

Таблица 1

Температурные условия опытов и размерно-весовая характеристика

Пол, стадия развития	Температура, °C		Количество рачков в опыте, экз.	Длина 1 рачка, мм			
	\bar{x}	$m_{\bar{x}}$		n	\bar{x}	$m_{\bar{x}}$	σ
Новорожденные	17.90	0.57	100	22	0.440	0.009	0.042
Самки партеногенетические с эмбрионами:							
на ранних стадиях	22.05	0.25	30	19	0.689	0.011	0.033
среднего развития	21.97	0.82	30	41	0.607	0.011	0.068
зрелыми	22.33	0.78	30	77	0.669	0.006	0.055
Самки гамогенетические с латентными яйцами:							
в яичниках	9.80	0.35	10	12	0.715	0.005	0.017
	14.76	0.15	30	33	0.705	0.007	0.041
	9.80	0.35	60	12	0.715	0.005	0.017
в выводковой камере	9.37	0.09	10	21	0.783	0.007	0.032
	20.63	0.89	30	53	0.629	0.012	0.084
	10.73	0.21	60	21	0.783	0.007	0.032
Самцы	13.72	0.29	30	30	0.677	0.004	0.022

Таблица 2

Общее содержание кислорода, фиксированного после окончания опыта

Пол, стадия развития	Количество рачков в опыте, экз.	Содержание кислорода				
		опытных без рачков				
		n_i	\bar{x}_i	$m_{\bar{x}}$	σ	$C_v, \%$
Новорожденные	100	4	0.1716	0.0018	0.0036	2.10
Самки партеногенетические с эмбрионами:						
на ранних стадиях	30	3	0.1856	0.0014	0.0025	1.35
среднего развития	30	9	0.1619	0.0017	0.0051	3.15
зрелыми	30	27	0.1646	0.0021	0.0109	6.59
Самки гамогенетические с латентными яйцами:						
в яичниках	10	5	0.1840	0.0010	0.0022	1.21
	30	13	0.1786	0.0009	0.0033	1.85
	60	5	0.1702	0.0010	0.0023	1.36
в выводковой камере	10	17	0.2172	0.0034	0.0140	6.46
	30	14	0.1722	0.0013	0.0049	2.84
	60	14	0.1893	0.0005	0.0009	0.48
Самцы	30	12	0.1696	0.0018	0.0061	3.63

исследуемых особей *Polyphemus pediculus*

Масса 1-рачка, мг								
сырая					сухая			
n	\bar{x}	$m_{\bar{x}}$	σ		n	\bar{x}	$m_{\bar{x}}$	σ
22	0.0343	0.0038	0.0176		22	0.0046	0.0005	0.0025
9	0.1078	0.0022	0.0067		9	0.0139	0.0003	0.0009
32	0.1547	0.0023	0.0132		32	0.0211	0.0003	0.0016
65	0.2326	0.0061	0.0489		65	0.0301	0.0008	0.0061
12	0.1400	0.0060	0.0209		12	0.0225	0.0008	0.0026
33	0.1411	0.0071	0.0406		33	0.0226	0.0011	0.0063
12	0.1400	0.0060	0.0209		12	0.0225	0.0008	0.0026
21	0.2963	0.0086	0.0393		21	0.0451	0.0015	0.0068
53	0.1830	0.0038	0.0277		53	0.0291	0.0005	0.0038
21	0.2963	0.0086	0.0393		21	0.0451	0.0015	0.0068
30	0.1168	0.0009	0.0054		30	0.0155	0.0002	0.0009

в респирометрах при различных условиях (при температуре опыта)

в респирометрах (мг)										
опытных вместе с рачками						контрольных				
n_2	\bar{x}_2	$m_{\bar{x}}$	σ	$C_v, \%$		n_3	\bar{x}_3	$m_{\bar{x}}$	σ	$C_v, \%$
5	0.1709	0.0012	0.0027	1.55		11	0.1956	0.0022	0.0073	3.74
3	0.1806	0.0002	0.0004	0.22		7	0.2068	0.0013	0.0035	1.70
9	0.1543	0.0029	0.0088	5.70		9	0.2086	0.0028	0.0084	4.03
25	0.1542	0.0025	0.0125	8.10		42	0.1887	0.0027	0.0177	9.38
5	0.1835	0.0027	0.0027	2.51		—	—	—	—	—
11	0.1739	0.0019	0.0062	3.56		14	0.1897	0.0011	0.0041	2.16
4	0.1552	0.0016	0.0032	2.10		—	—	—	—	—
16	0.2157	0.0033	0.0132	6.12		—	—	—	—	—
13	0.1662	0.0021	0.0074	4.45		19	0.1899	0.0010	0.0044	2.32
16	0.1707	0.0009	0.0019	1.11		—	—	—	—	—
13	0.1660	0.0013	0.0047	2.83		15	0.1756	0.0018	0.0068	3.88

Т а б л и ц а 3

Количество реактивов, адсорбированное поверхностью тела *Polyrhemus pediculus* (при температуре (°C) опыта)

Пол, стадия развития	Количество рачков в опыте, экз.	Величина адсорбции реактивов, O ₂ , мг							Критерий Стьюдента
		в опыте		на 1 рачка	на 1 мг массы в опыте		%		
		$\Delta \bar{x}$	$\Delta \bar{x} \cdot 10^{-3}$	сырой	сухой	$\Delta \bar{x} / \bar{x}_1$	$\Delta \bar{x} / \bar{x}_2$	\bar{x}_2 / \bar{x}_1	
Новорожденные	100	0.0007	0.007	0.0002	0.0015	0.41	0.41	99.6	0.33
Самки партеногенетические с эмбрионами: на ранних стадиях среднего развития зрелыми	30	0.0050	0.167	0.0015	0.0120	2.69	2.77	97.3	3.43
	30	0.0076	0.253	0.0016	0.0120	4.69	4.93	95.3	2.24
	30	0.0104	0.347	0.0015	0.0115	6.32	6.74	93.7	3.20
Самки гамогенетические с латентными яйцами: в личинках	10	0.0005	0.050	0.0004	0.0022	0.27	0.27	99.7	0.23
	30	0.0047	0.157	0.0011	0.0069	2.69	2.76	97.4	2.28
	60	0.0150	0.250	0.0018	0.0111	8.81	9.66	91.2	8.10
в выводковой камере	10	0.0015	0.150	0.0005	0.0033	0.69	0.70	99.3	0.32
	30	0.0060	0.200	0.0011	0.0069	3.48	3.61	96.5	2.52
	60	0.0186	0.310	0.0011	0.0069	9.83	10.90	90.2	18.27
Самцы	30	0.0036	0.120	0.0010	0.0077	2.12	2.17	97.9	1.65

П р и м е ч а н и е. Обозначения $\Delta \bar{x} = \bar{x}_1 - \bar{x}_2$; \bar{x}_1 , \bar{x}_2 , n_1 , n_2 см. в табл. 2.

Т а б л и ц а 4

Дыхание, мг O_2 / (экз. · ч), *Polurhetus pediculus* при различных определениях кислорода в респирометрах (при 20 °С)

Пол, стадия развития	Количество рачков в опыте, экз.	Дыхание по определениям в респирометрах					Различия между величинами дыхания				Критерий Стьюдента		
		без рачков		вместе с рачками			O ₂ , мг	%					
		p ₁	$\bar{x}_1 \cdot 10^{-3}$	$m_{\bar{x}} \cdot 10^{-3}$	p ₂	$\bar{x}_2 \cdot 10^{-3}$		$m_{\bar{x}} \cdot 10^{-3}$	$\Delta \bar{x} / \bar{x}_1$	$\Delta \bar{x} / \bar{x}_2$		\bar{x}_2 / \bar{x}_1	
Новорожденные	100	4	0.0830	0.0022	5	0.0848	0.0057	-0.0018	-2.2	-2.1	102.2	0.32	
	Самки партеногенетические с эмбрионами:	30	3	0.1979	0.0182	3	0.2445	0.0123	-0.0467	-23.6	-19.1	123.6	2.17
		30	9	0.2244	0.0164	9	0.2824	0.0124	-0.0580	-25.8	-20.5	125.8	2.83
		30	27	0.2007	0.0102	25	0.3319	0.0113	-0.1312	-65.4	-39.5	165.4	8.81
Самки гамогенетические с латентными яйцами:	30	8	0.1580	0.0119	7	0.1940	0.0136	-0.0360	-22.8	-18.6	122.8	2.00	
	30	14	0.2051	0.0118	13	0.2635	0.0119	-0.0584	-28.5	-22.2	128.5	3.42	
	Самцы	30	12	0.1240	0.0215	13	0.1825	0.0207	-0.0585	-47.2	-32.1	147.2	1.96

Однако объем тела самок непостоянен. Он меняется в зависимости от стадии развития эмбрионов или латентных яиц. Соответственно меняется и количество реактивов, адсорбированных самками. У партеногенетических самок величина адсорбции колеблется в 2.1 раза. Наименьшую адсорбцию имеют самки, недавно отродившие зрелых эмбрионов, у которых в выводковой камере находятся лишь яйца на ранних стадиях развития и выводковая камера сильно сжата. Величина адсорбции у этих самок в 1.4–2.1 раза, или на 42.0–106 %, ниже, чем у особей с более зрелыми эмбрионами, хотя длина их тела на 3–12 % больше (табл. 1, 2).

По мере созревания зародышей происходит разрастание выводковой камеры самки, а вместе с этим увеличивается объем и поверхность ее тела. У самок со зрелыми эмбрионами выводковая камера превращается в относительно большой шар, по размеру зачастую превышающий тело взрослой особи. Такие рачки своей поверхностью адсорбируют максимальное количество реактивов (табл. 3), хотя и имеют наименьшую длину (табл. 1). Величина адсорбции у них в 1.4–2.08 раза, или на 26.9–48.1 %, превышает таковую у самок с эмбрионами на более ранних стадиях развития (табл. 3).

У гамогенетических самок объем выводковой камеры после перетекания в нее из яичников зрелых латентных яиц меняется не так резко, как у партеногенетических самок. Величина адсорбции реактивов у этих самок в равных условиях опыта колеблется меньше (табл. 3). Самки со зрелыми латентными яйцами в выводковой камере, имеющие длину тела на 10.8 % меньше, чем самки с еще формирующимися яйцами в яичниках, поглощают реактивов в равных опытах в 1.3 раза, или на 27.7 %, больше.

Величина адсорбции реактивов Винклера в опытах при фиксации кислорода в присутствии рачков меняется также в зависимости от численности подопытных животных. При одних и тех же температурных условиях, типе особей и степени развития у них яиц количество реактивов, поглощенных в опытах, растет вместе с увеличением числа животных, находящихся в ре-спирометре.

У гамогенетических самок с латентными яйцами в яичниках при увеличении числа подопытных особей от 10 до 30, т. е. в 3 раза, адсорбция возрастает в 9.4 раза (табл. 3). При увеличении численности до 60 рачков она увеличивается еще в 3 раза. Всего при увеличении числа самок в 6 раз (от 10 до 60) величина адсорбции возрастает в 30 раз.

У более взрослых гамогенетических самок, латентные яйца которых уже находятся в выводковой камере, величина адсорбции при увеличении числа подопытных особей возрастает не так резко. При увеличении численности самок от 10 до 30, т. е. в 3 раза, и от 30 до 60, т. е. в 2 раза, адсорбция реактивов Винклера рачками в опыте увеличивается в 4–3.1 раза соответственно. Всего при возрастании количества особей в 6 раз адсорбция реактивов в опыте увеличивается в 12.5 раз. Таким образом, темп нарастания величины адсорбции у этих самок в 2.4 раза ниже, чем у самок с латентными яйцами в яичниках, хотя объем и длина их тела больше.

Произведенный расчет общего количества реактивов, адсорбируемых в опыте 1 рачком, показывает, что вместе с увеличением численности подопытных животных и общего количества поглощенных реактивов растет количество реактивов, адсорбируемое 1 полифемом в опыте (табл. 3).

У гамогенетических самок с латентными яйцами в яичнике каждый рачок в опыте с 30 особями поглощает реактивов в 3.1 раза больше, чем в опытах с 10 рачками. При увеличении численности подопытных животных в 6 раз (с 10 до 60) величина адсорбции реактивов 1 рачком увеличивается в 5 раз (табл. 3).

У старых гамогенетических самок, у которых яйца уже находятся в выводковой камере, 1 рачок в группе из 30 особей поглощает реактивов лишь в 1.3 раза больше, чем в группе из 10 самок. Всего при увеличении количества подопытных животных в респирометрах в 6 раз (от 10 до 60) адсорбция реактивов 1 рачком увеличивается намного меньше, всего в 2.1 раза, несмотря на больший объем тела самок этого возраста (табл. 3).

Произведенные расчеты свидетельствуют о том, что процессы, происходящие в опытах при фиксации и титровании кислорода вместе с животными, нельзя рассматривать однозначно как простую адсорбцию реактивов только поверхностью тела исследуемых животных. Если бы в наших опытах происходил только такой процесс, то при увеличении численности рачков в респирометрах и общего количества адсорбированных реактивов величина, приходящаяся на одного рачка, должна оставаться неизменной. В наших экспериментах она растет. Следовательно, адсорбция реактивов Винклера в опытах происходит не только поверхностью тела подопытных рачков. К ней, очевидно, прибавляется еще и неизвестная нам адсорбция (по всей вероятности, адсорбция реактивов органикой, выделяемой раками в опытах), которая возрастает вместе с числом подопытных особей и, по-видимому, длительностью опыта.

Следовательно, данные, получаемые в опытах при одной численности животных, нельзя механически переносить на группировку другой численности, даже если это рачки одного вида, пола, типа, размера, состояния и если опыт проходит при одних и тех же условиях. Величины, полученные в опытах, необходимо целиком использовать для данной группы гидробионтов без расчета их на 1 рачка и переноса их в таком виде на других животных, даже если они имеют равные размер и массу.

Кроме произведенного анализа, мы попытались отнести общую величину адсорбции реактивов в опыте, выраженную в соответствующих количествах кислорода, к общей массе рачков, находящихся в респирометрах, и таким образом узнать величину адсорбции на 1 мг массы в опыте (табл. 3). Эта попытка в какой-то степени менее ценна, чем определение общей адсорбции реактивов в опыте. Она не позволяет учитывать морфологические и физиологические особенности особей, которые порою оказываются решающими в опытах. Новорожденные рачки при равной со взрослыми особями массе и температуре опытов, отличающейся всего на 3—4 °C, адсорбируют поверхностью тела реактивов в 5—5.5—7.5 раза, или на 80—81.8—86.7%, меньше, чем самцы, гамогенетические самки с латентными яйцами в яичниках и партеногенетические самки с зародышами на ранних стадиях развития соответственно. Гамогенетические самки с латентными яйцами в выводковой камере в опытах при одинаковой температуре воды и массе рачков поглощают реактивов в 1.4—1.6, или на 27.3—31.3%, меньше, чем в таких же опытах партеногенетические самки (табл. 1, 3).

Однако в приведенных расчетах можно заметить некоторые закономерности. Величина адсорбции реактивов рачками в опытах при фиксации

и титровании кислорода в присутствии животных возрастает, как было установлено ранее [8], вместе с температурой воды (табл. 1, 3). При одинаковой температуре воды в опытах количество реактивов, поглощаемое телами рачков при данных условиях определения кислорода, зависит от пола, типа исследуемых особей, т. е. от их морфофизиологических особенностей, а также от общей массы рачков, находящихся в респирометрах. В равных по температуре воды, типу подопытных животных и общей массе особей в опытах величина адсорбции реактивов на 1 мг массы рачков одинакова (табл. 1.3).

В процентном отношении количество реактивов, адсорбируемое определенным числом *P. pediculus* в опытах по сравнению с общим содержанием кислорода в респирометрах, в отличие от морских гидробионтов [6] непостоянно. Оно колеблется в зависимости от размера, пола, типа особей, степени зрелости у самок половых продуктов и численности рачков в опытах (0.27–10.9% от общего содержания кислорода в респирометрах) (табл. 3).

Адсорбция новорожденными не превышает десятых долей процента даже при значительной численности их в опытной склянке (100 экз.). Относительное количество реактивов, поглощаемое ими, в 6.4–26 раз ниже, чем у половозрелых особей. Судя по величине критерия Стьюдента, данной величиной вполне можно пренебречь и, следовательно, проводить фиксацию и титрование кислорода во всех случаях совместно с новорожденными рачками (табл. 3).

У взрослых особей в равных по количеству рачков опытах самки адсорбируют в процентном отношении в 1.3–3 раза больше реактивов, чем самцы. Его относительная величина, кроме того, увеличивается по мере созревания у самок в выводковых камерах эмбрионов или латентных яиц: у партеногенетических в 2.3 раза, достигая 6.3–6.7%, а у гамогенетических в 1.3 раза, не превышая 3.5–3.6% от общего содержания кислорода в респирометрах (табл. 3). Судя по величине критерия Стьюдента, количеством реактивов, поглощаемых в опытах 30 взрослыми особями, можно пренебречь во всех случаях, кроме опытов с партеногенетическими самками, у которых в выводковой камере находятся зрелые (с черными глазами) эмбрионы, готовые к отрождению. При проведении опытов с этими самками, имеющими наибольшую площадь тела, необходимо во всех случаях фиксировать кислород без животных либо в получаемые данные вносить соответствующие поправки.

Количество реактивов, поглощаемых в процентном отношении, возрастает при увеличении численности подопытных животных (табл. 3). Группа, состоящая из 10 самок, адсорбирует количество реактивов, которым можно пренебречь. Оно составляет десятые доли процента от общего содержания кислорода в респирометрах (табл. 3). При увеличении численности самок в 3 раза относительное количество поглощаемых реактивов возрастает в 9.7–10 раз у молодых самок с латентными яйцами в яичниках и в 5–5.2 раза у самок с яйцами в выводковых камерах (табл. 3). При увеличении численности рачков еще в 2 раза (с 30 до 60) процент поглощаемых реактивов возрастает в 3.3–3.6 раза у молодых самок и в 2.8–3 у старых. Всего при увеличении количества подопытных самок в 6 раз относительная величина адсорбции изменяется в 32.6–35.8 раз у гамогенетических самок с яйцами в яичниках и в 14.2–15.6 раз с яйцами в выводковой камере.

Судя по величинам критерия Стюдента, количеством поглощаемых реактивов можно пренебречь при наличии в группах 10 и 30 самок; при наличии 60 гамогенетических самок в респирометрах необходимо вносить соответствующие поправки в получаемые цифры либо фиксировать кислород в опытах без рачков (табл. 3).

В результате адсорбции части реактивов рачками при фиксации и титровании кислорода в респирометрах по методу Винклера вместе с животными мы получаем заниженные результаты содержания кислорода в этих склянках по сравнению с данными фиксации и титрования без рачков. Его величина тем ниже, чем больше было адсорбировано реактивов в опыте. Если принять количество кислорода, находящееся в респирометре при его фиксации без животных, за 100%, то в сосудах, где фиксация происходила вместе с рачками, он составляет 90.2–99.6% (табл. 3).

При использовании заниженных результатов содержания кислорода в респирометрах для определения дыхания гидробионтов получаются завышенные данные по скорости потребления кислорода особями в этих респирометрах (табл. 4). Данные по дыханию рачков завышаются на 2.2–65.4% по сравнению с данными таких же особей, содержащихся в равных условиях, но при фиксации и титровании кислорода в респирометрах без животных.

Минимальная разница наблюдается у новорожденных рачков (табл. 4). Она составляет всего 2.2%, что в 32.5 раза меньше, чем у самцов, и в 26.2–43.7 раз ниже, чем у гамогенетических и партеногенетических самок соответственно.

Максимальную разницу между величинами дыхания обнаружили в опытах с партеногенетическими самками, у которых в выводковой камере находились зрелые (с черными глазами) эмбрионы (табл. 4). Скорость потребления кислорода в респирометрах, где фиксацию производили вместе с рачками, на 65.4% больше, чем в склянках, где кислород фиксировали без рачков. Различия данных дыхания партеногенетических самок со зрелыми эмбрионами в выводковой камере из-за разных условий фиксации кислорода в экспериментах в 2.2–2.8 раза больше, чем в опытах с самцами и остальными самками соответственно. Величина различий у партеногенетических самок, имеющих зрелых эмбрионов, на 40.7% больше, чем у таких же самок с зародышами на более ранних стадиях развития, и на 18.2–39.7% больше, чем у самцов и гамогенетических самок соответственно (табл. 4).

Данные по дыханию партеногенетических самок с эмбрионами на ранних и средних стадиях развития, а также по дыханию гамогенетических самок завышаются в результате адсорбции части реактивов при фиксации кислорода вместе с рачками приблизительно одинаково (табл. 4). Абсолютная величина различий в дыхании самок при разных условиях фиксации кислорода возрастает по мере созревания эмбрионов у партеногенетических самок и после перетекания латентных яиц из яичников в выводковую камеру у гамогенетических самок (табл. 4).

Если судить по величине критерия Стюдента, то скорость потребления кислорода рачками в склянках, где кислород фиксировали и титровали без животных, по сравнению со скоростью потребления кислорода в респирометре, где фиксация и титрование проходили с животными, имеют досто-

верные различия лишь в опытах с партеногенетическими самками, у которых в выводковой камере находятся зрелые эмбрионы (с черными глазами) (табл. 4). В силу этого при изучении дыхания этих самок (группа 30 экз. и больше) и других особей, находящихся в респирометрах объемом 20–26 см³ в количестве более 30, необходимо фиксировать кислород в склянках без животных или вносить соответствующие поправки, снижая до нормы данные скорости потребления кислорода особей в респирометрах, где кислород фиксировали вместе с животными.

Таким образом, особенности фиксации кислорода в склянках, содержащих животных, и связанные с ними величины адсорбции части реактивов в опытах могут значительно исказить данные по дыханию гидробионтов при изучении его с помощью метода Винклера. Исходя из этого, прежде чем начать эксперименты по изучению дыхания особей, необходимо установить существенность величины адсорбции реактивов в предстоящем опыте либо во всех случаях при использовании метода Винклера фиксировать и титровать кислород в респирометрах без животных.

Величины адсорбции реактивов в опытах, полученные для определенных вида и численности животных, содержащихся в определенном объеме воды в течение определенного времени и при определенной температуре, не могут быть перенесены не только на другие виды гидробионтов, несмотря на их равные массу и размер, но даже на тот же вид исследуемых особей, но другого пола, или другой численности подопытных группировок, или другой длительности опыта. Адсорбция реактивов в респирометрах при фиксации кислорода в присутствии животных осуществляется не только телами исследуемых особей, но, очевидно, и теми веществами, которые выделяют животные в респирометрах в течение всего срока экспозиции опыта и непосредственно в момент фиксации кислорода.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторина Л. Г. Весовая характеристика, особенности роста и определения продукции *Polyphemus pediculus* (L.), (*Cladocera*). — В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 62–106.
2. Буторина Л. Г. Прибор для изучения дыхания стайных животных в водоеме. — В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 42, с. 30–33.
3. Липеровская Е. С. Интенсивность дыхания *Cladocera*. — В кн.: Сборник студ. науч. работ МГУ им. М. В. Ломоносова. Отд-ние зоологии, ботаники, 1941, вып. 12, с. 39–50.
4. Павлова Е. В. Уровень обмена некоторых копепоид тропической Атлантики. — В кн.: Биология и распределение планктона южных морей АН УССР. М., 1967, с. 138–152.
5. Павлова Е. В. Потребление кислорода некоторыми планктонными организмами Средиземного моря. — В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае–июне 1968 г. (62 рейс НИС „Академик А. Ковалевский“). Киев, 1970, с. 86–100.
6. Павлова Е. В. Потребление кислорода и подвижность в опытных условиях у некоторых животных тропического планктона. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974, с. 160–175.
7. Петуна Т. С. Поглощение кислорода и пищевые потребности у веслоногих рачков *Acartia clausi* Giesbr. и *Acartia latisetosa* Kritcz. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 3, с. 363–370.
8. Суцеля Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972, с. 1–195.
9. Conover R. J. Oceanography of Long Island Sound, 1952–1954: VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. — Bull. Bingn, Oceanogr. Coll., 1956, vol. 15, N 1, p. 156–233.

Биочино А. А. Действие подогретых вод ГРЭС на высшую водную растительность	3
Биочино А. А., Ортега Х. Характеристика растительности некоторых водохранилищ Кубы	13
Митропольская И. В., Девяткин В. Г. Продуктивность нитчатых зеленых водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища	25
Скальская И. А. О возможности использования перифитона при организации мониторинга на Рыбинском водохранилище	33
Скальская И. А. Экологическая характеристика зооперифитона Рыбинского водохранилища по материалам 1977—1982 гг.	40
Столбунова В. Н. Многолетняя динамика зоопланктона Ивановского водохранилища	50
Ривьер И. К., Жгарев Н. А. Экология зимних зоопланктонных сообществ водоемов Верхней Волги	60
Романова Е. П. Роль зоопланктона Куйбышевского водохранилища в процессах самоочищения	69
Гагарин В. Г. К фауне свободноживущих нематод мелких водоемов европейской части СССР	80
Шилова А. И., Гребенюк Л. П. К систематике <i>Chironomus obtusidens</i> Goetgh. (Diptera, Chironomidae)	91
Семенова Л. М. Видовой состав и распределение ракушковых ракообразных (<i>Ostracoda</i>) в водохранилищах Верхней Волги	105
Зеленцов Н. И. Таблицы для определения подродов и видов рода <i>Psectrocladius</i> Kieff. (Diptera, Chironomidae)	119
Милько А. А. Грибы рода <i>Achlya</i> (Mastigomycotina, Saprolegniaceae)	138
Мыльников А. П. Определитель свободноживущих жгутиконосцев отряда Diplomonadida (Wenyon) Brugerolle	174
Елизарова В. А. Динамика и пространственное распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище	199
Буторина Л. Г. О некоторых особенностях определения дыхания гидробионтов при использовании метода Винклера	224

**ВОДНЫЕ СООБЩЕСТВА
И БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ**

ТРУДЫ (52) 55

*Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР*

**Редактор издательства Л. И. Сметанкина
Художник А. И. Слепушкин
Технический редактор В. В. Шиханова
Корректоры Л. М. Егорова и С. И. Семиглазова**

ИБ № 21211

Набор выполнен в издательстве на наборно-печатающем автомате. Подписано к печати 8.08.85. М-27996. Формат 60 х 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 15.25. Усл. кр.-отт. 15.61. Уч.-изд. л. 18.36. Тираж 1000. Тип. зак. № 310. Цена 3 р. 00 к.

**Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука”. Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1**

**Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука”
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12**

УДК 574.522: 581 + 574.636

Действие подогретых вод ГРЭС на высшую водную растительность. Биочино А. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 3-12..

Впервые статистически достоверно показано, что подогрев воды ограничивает зарастание водоемов, уменьшая предельную глубину распространения погруженных растений. Вскрыт механизм этого явления. Предлагается удобный способ прогнозирования глубины зарастания водоемов-охладителей при изменении тепловой нагрузки. Библиогр. — 31 назв. Ил. — 4. Табл. — 1.

УДК 581.526.3 (28: 729.1) + 574.5 (28) : 581

Характеристика растительности некоторых водохранилищ Кубы. Биочино А. А., Ортега Х. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 13-24.

Описана высшая водная и наземная растительность 8 водохранилищ Кубы. Показано, что мелководность водохранилищ и большое количество биогенных элементов способствуют массовому развитию водного гиацинта (*Eichhornia*). Наличие затопленных деревьев и кустарников позволяет свободно плавающим сплавинам *Eichhornia* неподвижно закрепляться, что ведет к формированию на их основе сложного комплекса растительности и постепенному заболачиванию. Библиогр. — 12 назв. Табл. — 2.

УДК 582.263: 574.55 (28)

Продуктивность нитчатых зеленых водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища. Митропольская И. В., Девяткин В. Г. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 25-32..

Рассматриваются данные о динамике биомассы, сезонной и годичной продуктивности нитчатых зеленых водорослей рода *Cladophora* в верхнем горизонте литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1975—1978 гг. Отмечается, что повышенная биомасса и продукция нитчаток наблюдаются в годы с высоким уровнем воды в водохранилище, если им предшествуют годы с низким уровнем. В период массового развития нитчатые водоросли вносят значительный вклад в общую продукцию автотрофов литорали водохранилища. Библиогр. — 13 назв. Табл. — 6.

УДК 574.586

О возможности использования перифитона при организации мониторинга на Рыбинском водохранилище. Скальская И. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 33-39.

Рассматриваются некоторые методические вопросы по использованию перифитона на искусственных субстратах при организации мониторинга. Приводятся некоторые данные по перифитону Рыбинского водохранилища и рекомендуются наиболее доступные индикаторные группы беспозвоночных. Библиогр. — 25 назв. Ил. — 1. Табл. — 2.

УДК 574.586

Экологическая характеристика зооперифитона Рыбинского водохранилища по материалам 1977—1982 гг. Скальская И. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 40-49.

На основании многолетних данных по зооперифитону разных участков прибрежной зоны Рыбинского водохранилища рассмотрены основные факторы, обуславливающие характер развития процесса обрастания. Приводятся данные по особенностям размножения и заселения искусственных субстратов дрейссенной — одним из главных компонентов обрастаний. Библиогр. — 4 назв. Ил. — 5.

Многолетняя динамика зоопланктона Иваньковского водохранилища. Столбунова В. Н. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с.50-59.

Летняя биомасса зоопланктона Иваньковского водохранилища с 1970 г. за последние 12 лет составляет в среднем 2.8 г/м^3 . Основу его весной образуют коловратки (до 95 %), летом — ракообразные-фильтраторы (до 85 % от общей биомассы). В теплые маловодные годы количество зоопланктона возрастает в среднем в 2 раза, колебания численности отдельных видов (*Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*) более значительны (в 2–6 раз). Повышение мутности в районах добычи песка снижает количество коловраток и ракообразных-фильтраторов. При современной интенсивности разработок это влияние локально. Библиогр. — 17 назв. Ил. — 6. Табл. — 3.

УДК 574.583 (285.2) : 519

Экология зимних зоопланктонных сообществ водоемов Верхней Волги. Ривьер И. К., Жгарев Н. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 60-68.

Проточные русловые участки Иваньковского и Угличского водохранилищ в феврале 1983 г. имели температуру около 0°C , хороший кислородный режим (9.2 мг/л), бедны зоопланктоном (около 1 тыс. экз./ м^3). В слабопроточных озерах Пено и Вселуг в марте 1982 г. наблюдался подледный прогрев до $2-2.5^\circ\text{C}$, содержание кислорода у дна 3.9 мг/л , численность жгутиконосцев 54 колоний/л и зоопланктона 12 тыс. экз./ м^3 . В оз. Выдогосш прогрев у дна достигал 2.3°C , простейшие — 500 колоний/л, зоопланктон — 13 тыс. экз./ м^3 . Мелководный Весецкий плес оз. Селигер характеризовался интенсивным прогревом всей толщи воды до 3.0°C , дефицитом кислорода (1.9 мг/л), большим количеством бактерий (2.8 млн. кл./мл), простейших (340 кол./л) и зоопланктона (до 50 тыс. экз./ м^3). Библиогр. — 11 назв. Ил. — 2. Табл. — 3.

УДК 574.635 (28)

Роль зоопланктона Куйбышевского водохранилища в процессах самоочищения. Романова Е. П. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с.69-79.

На основании экспериментальных данных по интенсивности дыхания массовых зоопланктонов Куйбышевского водохранилища рассчитано потребление кислорода зоопланктоном Куйбышевского водохранилища в течение мая–октября 1975 г. Наибольшее значение в минерализации органического вещества (ОВ) зоопланктон имел в мая–августе с максимумом в мае, в это время фильтраторы минерализовали $45.8 \text{ мг ОВ}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, хищники — 19.1. Наиболее интенсивно процессы минерализации за счет зоопланктона протекали в Черемшанском заливе. Деструкция ОВ за счет зоопланктона для всего Куйбышевского водохранилища в течение мая–октября составила 149 тыс. т за счет фильтраторов, 68 тыс. т — за счет хищников. БПК₅ на 5–10 % обеспечивалось зоопланктоном. Библиогр. — 20 назв. Ил. — 4. Табл. — 3.

УДК 595.13 (471.311)

К фауне свободноживущих нематод мелких водоемов европейской части СССР. Гагарин В. Г. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 80-90.

В 72 обследованных мелких водоемах обнаружен 61 вид свободноживущих пресноводных нематод. Описание и рисунки редких и новых для науки видов. Библиогр. — 4 назв. Ил. — 3. Табл. — 1.

К систематике *Chironomus obtusidens* Goetgh. (Diptera, Chironomidae). Ш и л о в а А. И., Г р е б е н ю к Л. П. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с.91-104.

Сведены воедино материалы по систематике и дано описание личинки, куколки и самца *Ch. obtusidens*. Впервые обсуждены изменчивость признаков личинки и изменчивость строения гениталий самца, приведены некоторые сведения по биологии. Библиогр. — 16 назв. Ил. — 9.

УДК 577.472 (28) : 595.426

Видовой состав и распределение ракушковых ракообразных (*Ostracoda*) в водохранилищах Верхней Волги. С е м е н о в а Л. М. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 105-118.

В водохранилищах Верхней Волги зарегистрировано 60 видов остракод. Видовой состав ракушковых Рыбинского водохранилища пополнен 22 видами, в Угличском и Иваньковском впервые найдено 49 и 51 вид соответственно. Многочисленными и широко распространенными являются 13 из них. Места обитания более 80 % видов тесно связаны с литоральной зоной водохранилищ, где их численность в 5–10 раз превышает таковую открытых районов. Качественное различие видового состава остракод между водохранилищами невелико. Коэффициент общности составляет 78.8 %. Библиогр. — 9 назв. Ил. — 3. Табл. — 9.

УДК 595.7

Таблицы для определения подродов и видов рода *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae). З е л е н ц о в Н. И. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с.119-137.

Иллюстрированные определительные таблицы 4 подродов (*Allopsectrocladius* Wulk., *Mesopsectrocladius* Laville, *Monopsectrocladius* Wülk., *Psectrocladius* s. str. Wülk) и 15 видов преимущественно для всех стадий развития. Библиогр. — 27 назв. Ил. — 8.

УДК 582:001.4:582.281.1

Грибы рода *Achlya* (Mastigomycotina, Saprolegniaceae). М и л ь к о А. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 138-173.

Приведены характеристика рода *Achlya*, ключ для определения, синонимы, описание морфолого-культуральных признаков и данные распространения 31 таксона, которые следует признавать в этом роде. Библиогр. — 18 назв. Ил. — 18.

УДК 593.16

Определитель свободноживущих жгутиконосцев отряда Diplomonadida (Wenyon) Brugerolle. М ы л ь н и к о в А. П. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 174-198.

Рассмотрены распространение и экология бесцветных свободноживущих жгутиконосцев отр. Diplomonadida. В настоящее время эта группа простейших насчитывает 27 видов из 3 родов. Дипломонадиды обитают в основном в полисапробных зонах, в местах с пониженным содержанием кислорода. Они являются облигатными анаэробами. Дается определительная таблица для всех видов и их диагнозы. Значение условий обитания и правильное определение этих организмов позволяют использовать их в оценке качества воды. Библиогр. — 49 назв. Ил. — 10.

Динамика и пространственное распределение фитопланктона в Рыбинском водохранилище. Елизарова В. А. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 199-223.

Биомасса фитопланктона (средневзвешенная за безледный период) в водохранилище, составленная главным образом за счет диатомовых и синезеленых водорослей, равнялась (2.16 ± 0.69), (1.08 ± 0.08) и (1.30 ± 0.09) г/м³ в 1969, 1970 и 1971 гг. соответственно. Ее сезонная динамика в целом для водоема характеризовалась 3 вспышками — весенней, летней и осенней. Наибольшей интенсивностью, как правило, выделялась весенняя вспышка — 10–16 г/м³ в Волжском плесе. Библиогр. — 15 назв. Ил. — 8. Табл. — 7.

УДК 574.5 : 591.12.08

О некоторых особенностях определения дыхания гидробионтов при использовании метода Винклера. Буторина Л. Г. — В кн.: Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 224-236.

При определении кислорода, содержащегося в респирометрах, методом Винклера в присутствии животных происходит адсорбция части реактивов. В результате количество кислорода в таких склянках занижается, а дыхание гидробионтов завышается на 2.2–65.4 %. Величина адсорбции колеблется в зависимости от размера, пола особей, степени развития половых продуктов у самок, а также от числа подопытных животных. Количество реактивов, адсорбируемых в определенном опыте, может быть использовано только для подобного эксперимента. Библиогр. — 9 назв. Табл. — 4.

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА” МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО
ЗАКАЗАТЬ В МАГАЗИНАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КОНТОРЫ
„АКАДЕМКНИГА”, В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ.**

- Для получения книг почтой заказы просим направлять по адресу:
- 117192 Москва, Мичуринский пр., 12, магазин „Книга — почтой” Центральной конторы „Академкнига”;
- 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин „Книга — почтой” Северо-Западной конторы „Академкнига”
- или в ближайший магазин „Академкнига”, имеющий отдел „Книга — почтой”:
- 480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга — почтой”);
- 370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 („Книга — почтой”);
- 232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;
- 690088 Владивосток, Океанский пр., 140;
- 320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга — почтой”);
- 734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга — почтой”);
- 375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
- 664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга — почтой”);
- 420043 Казань, ул. Достоевского, 53;
- 252030 Киев, ул. Ленина, 42;
- 252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
- 252030 Киев, ул. Пирогова, 2;
- 252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга — почтой”);
- 277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга — почтой”);
- 343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга — почтой”);
- 660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
- 443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга — почтой”);
- 191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
- 199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
- 199004 Ленинград, 9 линия, 16;
- 220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга — почтой”);
- 103009 Москва, ул. Горького, 19а;

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга – почтой”);
142284 Протвино Московской обл., „Академкнига”;
142292 Пущино Московской обл., МР „В”, 1;
620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга – почтой”);
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга – почтой”);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга – почтой”);
450025 Уфа, Коммунистическая, 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга – почтой”);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга – почтой”).