



**ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ
ХАРАКТЕРИСТИКИ
ВОДОХРАНИЛИЩ
ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА**



ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1982

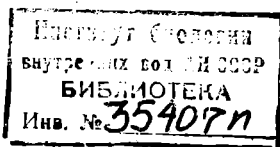
Сборник посвящен изучению гидробиологического процесса, протекающего в водоемах искусственного водоема. Содержит оригинальные сообщения по микрофлоре, фитопланктону, грибам, зоопланктону, водной растительности и паразитофауне рыб водохранилищ. В ряде работ рассмотрены абиотические факторы среды. Для гидробиологов, гидрологов, гидрохимиков, паразитологов, занимающихся исследованием водоемов замедленного водообмена.

Главный редактор

А.В. МОНАКОВ

Ответственный редактор

Н.А. ИЗЮМОВА



ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО БАСЕЙНА

Труды, вып. 46 (49)

Утверждено к печати

Институтом биологии внутренних вод Академии наук СССР

Редактор издательства Ю.И. Галкин

Технический редактор А.П. Чистякова

Корректоры Г.В. Семерикова и Г.И. Суворова

ИБ № 20271

Подписано к печати 09.04.82. М-26403. Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 9 = 9,0 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 0,31. Уч.-изд. л. 9.20. Тираж 1000. Изд. № 8040. Тип. зак. № 825. Цена 1 р. 40 к.

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение
109104, Ленинград, В-104, Моделевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени Царская типография издательства „Наука“
109024, Ленинград, В-24, 0 линия, 12

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
И ОБЩАЯ ГИДРОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1977 И 1978 гг.

С 1956 г. на Рыбинском водохранилище ежегодно проводятся стандартные наблюдения за численностью бактерий, продукцией и деструкцией органического вещества. С мая по ноябрь в среднем через каждые 15–20 дней пробы воды для анализа отбираются в 6 пунктах акватории водохранилища (рис. 1). В настоящем сообщении приводятся результаты анализов за 1977–1978 гг. Цель исследований – проследить за многолетними изменениями численности организмов и биологических процессов в одном из крупнейших водохранилищ.

Результаты исследований в 1977 г.

Уровень воды был достаточно высоким (рис. 2) и во время наибольшего наполнения водохранилища достигал отметки 101,7 м, он был лишь на 30 см ниже НПГ. В дальнейшем по сравнению с 1976 г. уровень воды с июля по октябрь был ниже НПГ на 0,5–0,75 м. Сработка его шла с июля до середины ноября. В декабре наблюдалось редкое явление – вторичный подъем уровня на 1,2 м, который в конце этого месяца соответствовал 99,7 м абсолютной отметки.

Таким образом, максимальная площадь 4459 км^2 водного зеркала в 1977 г. наблюдалась в конце июня и была на 122 км^2 меньше, чем в многоводном 1976 г. (табл. 1). Максимальный объем воды достигал $24,95 \text{ км}^3$, а в конце декабря упал до $17,4 \text{ км}^3$. Всего за год в водохранилище поступило $35,105 \text{ км}^3$ воды и было сброшено $27,785 \text{ км}^3$. Иными словами, при учете осадков, выпавших на водное зеркало, и без учета испарения с него, которое выражается примерно одинаковыми величинами, водный баланс был положительным и равнялся $7,325 \text{ км}^3$ (табл. 2).

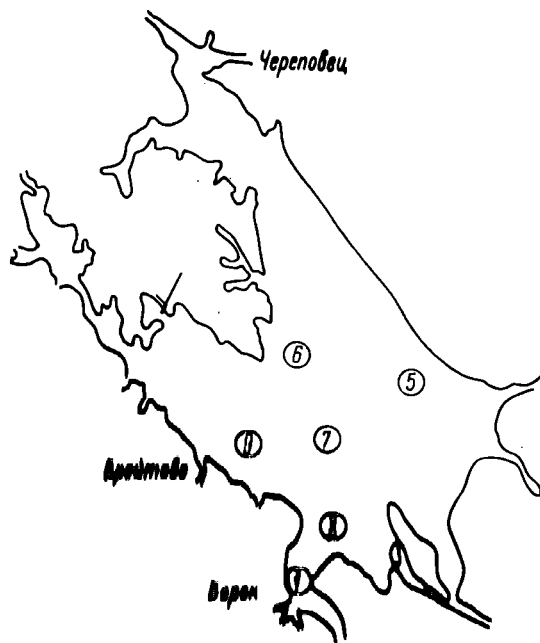


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища с расположением станций стандартных наблюдений.

1 — русло Волги у с. Коприно, 2 — затопленный г. Молога, 3 — у с. Измайлово, 4 — у с. Средний Двор, 5 — центр водохранилища у с. Наволок, 6 — русло Мологи у с. Брейтово.

Насыщение водохранилища началось в конце апреля, и в первом рейсе 27 апреля ледовая обстановка позволила взять пробы для анализа только на ст. 1 и 2. В середине мая вода прогрелась до $13-15^{\circ}$ (табл. 3). В течение всего вегетационного периода колебания температуры воды в различных пунктах не превышали 2° . Наиболее высокий прогрев воды (в среднем до 21.9°) наблюдался в начале июля, когда максимальная температура у Среднего Двора равнялась 25.6° .

По величине электропроводности в значительной мере можно судить о происхождении водных масс. Наибольшая электропроводность воды в зимний и ранний весенний периоды была в волжских и моложских водах, но значительно меньше в районе Среднего Двора, Измайлова и Наволока, где весной сказывалось влияние шекснинских вод (табл. 4). Минимальные значения электропроводности наблюдались в летний период, когда произошло перемешивание вод водохранилища. К осени отмечалось увеличение солевого состава в восточной части водохранилища, где вновь сказалось влияние уже более минерализованных шекснинских вод.

Прозрачность воды по диску Секки была сравнительно невысокая, в среднем за лето 109 см. Наибольшей величины (до 200 см) она достигала в июне в открытой части водохранилища в районе Среднего Двора и Измайлова, наименьшей (30–45 см) — в конце сентября в тех же районах и у Брейтова, что, по-видимому, было связано с взмучиванием илистых частиц за счет ветрового перемешивания (табл. 5).

Т а б л и ц а 1

Площадь водного зеркала и объем воды
в водохранилище в 1977 г.

| Число месяца | Месяцы | | | | | |
|-----------------|--------|----|-----|----|---|----|
| | I | II | III | IV | V | VI |

Площадь, км²

| | | | | | | |
|----|------|------|------|------|------|------|
| 1 | 2864 | 2622 | 2551 | 2548 | 3829 | 4315 |
| 15 | 2703 | 2579 | 2555 | 2944 | 4195 | 4495 |

Объем, км³

| | | | | | | |
|----|-------|-------|------|-------|-------|-------|
| 1 | 12,05 | 10,42 | 9,92 | 9,90 | 19,25 | 23,40 |
| 15 | 11,00 | 10,12 | 9,95 | 12,58 | 22,37 | 24,95 |

| Число месяца | Месяцы | | | | | |
|-----------------|--------|------|----|---|----|-----|
| | VII | VIII | IX | X | XI | XII |

Площадь, км²

| | | | | | | |
|----|------|------|------|------|------|------|
| 1 | 4325 | 4105 | 3883 | 3564 | 3402 | 3685 |
| 15 | 4200 | 4005 | 3717 | 3456 | 3438 | 3613 |

Объем, км³

| | | | | | | |
|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1 | 23,48 | 21,59 | 19,71 | 17,03 | 15,81 | 18,03 |
| 15 | 22,41 | 20,74 | 18,29 | 16,22 | 16,08 | 17,41 |

П р и м е ч а н и е. Средняя площадь за навигационный период - 3961 км², объем - 20,4 км³.

Определение интенсивности фотосинтеза в водоеме производилось по методике В.И. Романенко (1970). На всех станциях продукция фитопланктона определялась в интегрированных по эвфотической зоне пробах воды при постоянном освещении в течение короткого промежутка времени. Для этого в склянки с водой вносили 1 мл меченого ¹⁴C раствора карбоната и экспонировали их в люминистате при освещении 2500 лк в течение 1 ч. Лишь на одной стан-

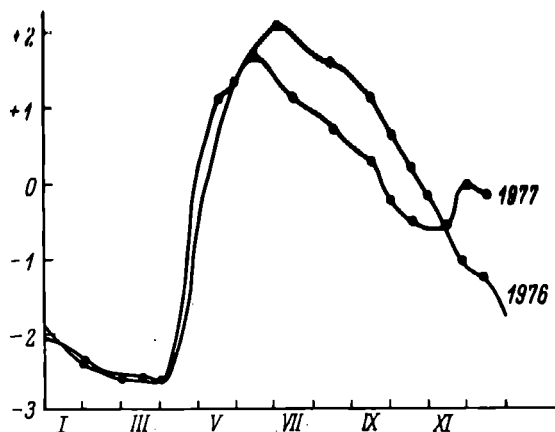


Рис. 2. Изменение уровня воды в водохранилище в 1976 и 1977 гг.

По оси ординат — относительные величины уровня воды; по оси абсцисс — месяцы.

ции (Коприно) одновременно с часовой величиной ($\Phi_{\text{ч}}$) определялась интенсивность фотосинтеза в аквариуме с проточной водой на палубе судна при естественном освещении в течение 24 ч — $\Phi_{\text{с}}$. Во всех остальных пунктах суточная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза (Φ) рассчитывалась по формуле $\Phi = \Phi_{\text{ч}} \cdot K$, где $\Phi_{\text{ч}}$ — продукция фитопланктона в воде данной станции в течение 1 ч в люминостате; $K = \Phi_{\text{с}} / \Phi_{\text{ч}}$ на ст. Коприно.

Расчет интенсивности фотосинтеза под 1 м² поверхности водоема ($\Phi_{\text{м}}$) производился исходя из установленного соотношения между прозрачностью воды по диску Секки и световыми кривыми по Ю.И. Сорокину (Романенко, 1973) по формуле $\Phi_{\text{м}} = \Phi_{\text{с}} \cdot 0,7 \cdot 3l \cdot 1000$, где $\Phi_{\text{с}}$ — суточная величина интенсивности фотосинтеза в 1 л интегрированной по глубине эвфотической зоны пробы воды (г С), 0,7 — коэффициент соотношения между прозрачностью воды и интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей по глубине (световыми кривыми), l — прозрачность воды по диску Секки, м. Данные расчетов продукции в 1 л воды за 1 ч в люминостате и на 1 м² за сутки приведены в табл. 6. Здесь же даны коэффициенты пересчета фотосинтеза K на 1 л в сутки для отдельных рейсов по ст. Коприно. Поскольку интенсивность фотосинтеза в стандартных условиях можно считать пропорциональной количеству фитопланктона, то по приведенным цифрам можно в какой-то мере судить и о районах максимального его развития в водохранилище (табл. 6).

Время удвоения количества бактерий (T) рассчитывалось исходя из средней биомассы и ее продукции, определенной по гетеротрофной ассимиляции CO_2 за каждый рейс, по формуле

$$T = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg(b+p) - \lg b},$$

Т а б л и ц а 2

Водный баланс водохранилища за 1977 г., млн м³

| Составляющие баланса | Месяцы | | | | | | | | | | | | Всего |
|--------------------------------------|--------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | |
| Приток через Угличский гидроузел | 482 | 530 | 780 | 4111 | 1061 | 1115 | 413 | 528 | 288 | 205 | 907 | 804 | 11224 |
| Приток через Шекснинский гидроузел | 691 | 443 | 212 | 198 | 1283 | 464 | 108 | 109 | 63 | 67 | 749 | 249 | 4636 |
| Боковая приточность | 270 | 211 | 270 | 5873 | 2881 | 1622 | 654 | 514 | 469 | 759 | 1724 | 961 | 16208 |
| Осадки на зеркало водохранилища | 70 | 124 | 71 | 130 | 410 | 146 | 278 | 375 | 208 | 186 | 404 | 134 | 2536 |
| Приток за счет водообмена с грунтами | 30 | 12 | 3 | - | - | 16 | 24 | 28 | 42 | 19 | 1 | 32 | 207 |
| Возврат воды | - | - | - | 294 | - | - | - | - | - | - | - | - | 294 |
| Суммарный приток | 1543 | 1320 | 1336 | 10606 | 5695 | 3363 | 1477 | 1554 | 1070 | 1236 | 3785 | 2180 | 35105 |
| Расходная часть | | | | | | | | | | | | | |
| Сброс через Рыбинский гидроузел | 3048 | 1749 | 1318 | 547 | 1602 | 2745 | 2879 | 2839 | 3292 | 2228 | 1633 | 3905 | 27785 |
| Убыль за счет водообмена с грунтами | - | - | 3 | 168 | 111 | - | - | - | - | - | 35 | - | 281 |

Т а б л и ц а 3

Температура воды в 1977 г., °С

| Станция | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 3 IX | 19 IX | 29 IX | 17 X | 27 X | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 14,6 | 14,0 | 21,6 | 19,6 | 19,5 | 24,0 | 18,2 | 15,8 | 11,6 | 7,8 | 3,0 | 1,4 | 14,3 |
| Молога | 13,0 | 13,0 | 20,0 | 20,0 | 18,8 | 22,0 | 16,0 | 15,5 | 10,2 | 6,3 | 2,0 | 1,0 | 13,2 |
| Брейтово | 15,2 | 13,0 | 22,6 | 22,6 | 21,2 | 23,6 | 17,0 | 15,6 | 10,3 | 6,4 | 2,8 | 1,2 | 14,3 |
| Средний Двор | 11,2 | 12,1 | 23,2 | 25,6 | 20,0 | 23,6 | 18,0 | 16,2 | 11,2 | 6,6 | 2,0 | 1,6 | 14,3 |
| Наволот | 13,6 | 11,8 | 20,2 | 21,0 | 18,8 | 22,4 | 17,3 | 16,0 | 10,2 | 6,0 | 2,0 | 1,0 | 13,4 |
| Измайлово | 13,0 | 13,4 | 21,4 | 22,8 | 19,1 | 22,8 | 17,2 | 16,1 | 10,3 | 7,0 | 1,8 | 1,2 | 15,0 |
| Средняя | 13,3 | 12,9 | 21,4 | 21,9 | 19,8 | 23,1 | 17,3 | 15,9 | 10,6 | 6,7 | 2,5 | 1,2 | - |

Пр и м е ч а н и е. $\bar{X} = 998,1 : 72 = 13,86$.

Т а б л и ц а 4

Электропроводность воды в 1977 г., мкс/см

| Станция | 3 V | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 1 IX | 19 IX | 29 IX | 17 X | 27 X | Средняя |
|--------------|-----|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 114 | 137 | 131 | 151 | 160 | 176 | 179 | 181 | 184 | 196 | 208 | 197 | 183 | 174 |
| Молога | 128 | 162 | 159 | 158 | 158 | 165 | 176 | 173 | 173 | 182 | 185 | 188 | 182 | 170 |
| Измайлово | - | 190 | 206 | 207 | 198 | 181 | 174 | 171 | 168 | 165 | 172 | 179 | 172 | 182 |
| Средний Двор | - | 174 | 185 | 198 | 172 | 173 | 162 | 167 | 161 | 163 | 163 | 158 | 169 | 171 |
| Наволот | - | 219 | 217 | 191 | 182 | 170 | 172 | 161 | 174 | 168 | 170 | 165 | 183 | 181 |
| Брейтово | - | 144 | 134 | 146 | 160 | 155 | 161 | 165 | 174 | 169 | 173 | 163 | 165 | 161 |
| Средняя | - | 171 | 177 | 175 | 172 | 170 | 171 | 170 | 172 | 174 | 179 | 175 | 172 | - |

Пр и м е ч а н и е. $\bar{X} = 12463 : 72 = 173$.

Т а б л и ц а 5

Прозрачность воды по диску Секки в 1977 г., см

| Станция | 18 У | 1 У1 | 14 У1 | 2 У11 | 19 У11 | 9 У111 | 18 У111 | 1 У1Х | 19 1Х | 29 1Х | 17 Х | 27 Х | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 110 | 110 | 100 | 110 | 100 | 80 | 70 | 180 | 100 | 150 | 90 | 110 | 105 |
| Молога | 130 | 100 | 120 | 130 | 90 | 100 | 100 | 70 | 90 | 100 | 75 | 100 | 100 |
| Измайлово | 100 | 170 | 200 | 160 | 150 | 150 | 70 | 150 | 40 | 90 | 70 | 90 | 120 |
| Средний Двор | 100 | 200 | 170 | 140 | 160 | 150 | 100 | 170 | 35 | 90 | 50 | 90 | 120 |
| Наволоч | 140 | 150 | 190 | 150 | 150 | 110 | 90 | 120 | 60 | 80 | 50 | 75 | 115 |
| Брейтово | 130 | 120 | 120 | 120 | 90 | 100 | 100 | 135 | 40 | 100 | 70 | 80 | 90 |
| Средняя | 120 | 140 | 150 | 135 | 125 | 110 | 120 | 135 | 60 | 100 | 65 | 90 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 784 : 72 = 108$.

Т а б л и ц а 6

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в 1977 г. в люминистате при постоянном освещении 2500 лк, мкг С/л·ч⁻¹

| Станция | 18 У | 1 У1 | 14 У1 | 2 У11 | 19 У11 | 9 У111 | 18 У111 | 1 У1Х | 19 1Х | 29 1Х | 17 Х | 27 Х | Средняя |
|-------------------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 4.85 | 4.39 | 14.5 | 16.5 | 32.5 | 29.6 | 3.71 | 4.68 | 1.44 | 1.82 | 2.76 | 3.87 | 10.1 |
| Молога | 17.8 | 22.0 | 14.0 | 17.0 | 48.8 | 25.5 | 34.3 | 17.5 | 3.27 | 1.41 | 1.66 | 2.82 | 17.2 |
| Измайлово | 18.6 | 9.79 | 1.55 | 4.36 | 6.83 | 8.57 | 7.78 | 12.6 | 3.75 | 3.40 | 2.27 | 3.10 | 6.88 |
| Средний Двор | 27.0 | 8.45 | 3.13 | 5.26 | 14.1 | 12.6 | 9.76 | 6.78 | 4.51 | 2.59 | 2.57 | 2.43 | 8.27 |
| Наволоч | 10.9 | 9.47 | 4.22 | 6.88 | 8.22 | 14.4 | 11.0 | 14.1 | 1.84 | 3.42 | 1.82 | 3.58 | 7.49 |
| Брейтово | 7.99 | 7.69 | 3.69 | 10.8 | 20.6 | 10.6 | 31.4 | 13.9 | 3.35 | 2.04 | 2.55 | 2.81 | 9.79 |
| Средняя | 15.86 | 11.58 | 6.85 | 10.1 | 21.8 | 16.9 | 16.3 | 13.9 | 3.02 | 2.45 | 2.27 | 3.10 | - |
| Коэффициент K_1 | 15.4 | 14.9 | 10.4 | 10.5 | 6.83 | 6.83 | 14.4 | 13.6 | 5.30 | 7.64 | 5.35 | 3.05 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 715.74 : 72 = 9.94$. Коэффициент K_1 - отношение суточной величины фотосинтеза при естественном освещении к часовым в люминистате при освещении 2500 лк.

где t - длительность опыта, ч (в нашем случае 24 ч), b - исходная биомасса бактерий в 1 л, мкг С, P - продукция бактериальной биомассы за время t , мкг С/л·сут⁻¹.

Общее количество бактерий определялось по А.С. Разумову (1947), карбонаты, гетеротрофная ассимиляция CO_2 и прочие величины анализировались по методам, описанным ранее (Романенко, Кузнецов, 1974).

Параллельно с биологическими параметрами определялись температура воды, прозрачность ее по диску Секки, электропроводность, а для расчетов эффективности использования солнечной энергии и водного баланса были привлечены данные Рыбинской гидрометеорологической обсерватории.

Майская вспышка продукции органического вещества обусловлена развитием диатомовых водорослей и наблюдалась в районах с более прогретыми волжскими и шекснинскими водами у затопленного г. Мологи, Среднего Двора и Измайлова. В дальнейшем усиленное развитие водорослей отмечалось на станциях у Коприна, г. Мологи и продолжалось вплоть до конца августа. Вблизи Брейтова фитопланктон активно развивался с конца июля до конца августа.

Такая же закономерность активности фотосинтеза отмечалась и в пересчете на 1 л интегрированной воды при естественном освещении. В среднем по водохранилищу продукция фитопланктона достигала больших величин в конце августа - 0.235 мг С/л·сут⁻¹, немногим была меньше в мае - 0.226, максимальная величина отмечена в середине августа у затопленного г. Мологи - 0.5 мг С/л·сут⁻¹ (табл. 7). Резкое снижение интенсивности фотосинтеза по всему водохранилищу наступило в середине сентября при понижении температуры воды до 10°.

Деструкция органического вещества определялась по снижению содержания кислорода при суточной инкубации изолированного объема воды в темноте при температуре водоема. Пересчет потребленного кислорода на углерод проводился путем умножения на коэффициент $K = 0.375 \cdot 0.8 = 0.3$. Осенью, когда деструкция органического вещества шла слабо, ее величина рассчитывалась по гетеротрофной ассимиляции (Романенко, 1964). Наиболее интенсивно органическое вещество разрушалось в мае - 0.45 мг С/л·сут⁻¹ (табл. 8), что, по-видимому, было связано с выносом его паводочными водами. Второй максимум деструкции наблюдался в середине июня, третий - в начале августа. В общем в 1977 г., во 2-м подряд многоводном, деструкция за летний период была очень большой - 642000 т С на все водохранилище, или 161 г С на 1 м². Резкое снижение величины деструкции наблюдалось в сентябре - 0.02-0.03 мг С/л·сут⁻¹.

Необходимо иметь в виду, что в Рыбинском водохранилище процессы деструкции активно идут и в донных отложениях (Кузнецов и др., 1974). В 1971 г. при пересчете на 1 м² они были почти эквивалентны процессам деструкции в водной массе. Однако в 1977 г. этот процесс не учитывался.

Т а б л и ц а 7

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в 1977 г., мг С/л-сут⁻¹

| Станция | 18 У | 1 У1 | 14 У1 | 2 У11 | 19 У11 | 9 У111 | 18 У1111 | 1 IX | 19 IX | 29 IX | 17 X | 27 X | Средняя |
|--------------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|----------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|
| Коприно | 0,075 | 0,065 | 0,151 | 0,173 | 0,225 | 0,202 | 0,054 | 0,064 | 0,008 | 0,014 | 0,018 | 0,012 | 0,088 |
| Молога | 0,274 | 0,328 | 0,146 | 0,179 | 0,333 | 0,174 | 0,494 | 0,238 | 0,017 | 0,011 | 0,009 | 0,009 | 0,184 |
| Измайлово | 0,290 | 0,146 | 0,016 | 0,047 | 0,047 | 0,059 | 0,112 | 0,171 | 0,020 | 0,029 | 0,013 | 0,009 | 0,080 |
| Средний Двор | 0,421 | 0,126 | 0,033 | 0,055 | 0,096 | 0,086 | 0,141 | 0,092 | 0,024 | 0,020 | 0,014 | 0,007 | 0,092 |
| Наволоч | 0,170 | 0,141 | 0,044 | 0,072 | 0,056 | 0,098 | 0,158 | 0,192 | 0,010 | 0,026 | 0,010 | 0,011 | 0,082 |
| Брейтово | 0,125 | 0,114 | 0,038 | 0,113 | 0,141 | 0,072 | 0,452 | 0,151 | 0,018 | 0,016 | 0,014 | 0,009 | 0,105 |
| Средняя | 0,226 | 0,153 | 0,071 | 0,107 | 0,150 | 0,115 | 0,235 | 0,151 | 0,016 | 0,019 | 0,013 | 0,010 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 7,593 : 72 = 0,105$.

Т а б л и ц а 8

Деструкция органического вещества в воде в 1977 г., мг С/л-сут⁻¹

| Станция | 18 У | 1 У1 | 14 У1 | 2 У11 | 19 У11 | 9 У111 | 18 У1111 | 1 IX | 19 IX | 29 IX | 17 X | 27 X | Средняя |
|--------------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|----------|-------|-------|-------|-------|-------|---------|
| Коприно | 0,124 | 0,011 | 0,278 | 0,165 | 0,090 | 0,379 | 0,173 | 0,240 | 0,041 | 0,018 | 0,021 | 0,089 | 0,135 |
| Молога | 0,277 | 0,716 | 0,285 | 0,285 | 0,286 | 0,293 | 0,218 | 0,053 | 0,019 | 0,034 | 0,009 | 0,054 | 0,212 |
| Измайлово | 0,453 | 0,188 | 0,285 | 0,188 | 0 | 0,213 | 0,195 | 0,164 | 0,053 | 0,044 | 0,024 | 0,057 | 0,157 |
| Средний Двор | 0,409 | 0 | 0,278 | 0,176 | 0,053 | 0,161 | 0,113 | 0,109 | 0,041 | 0,003 | 0,035 | 0,046 | 0,119 |
| Наволоч | 0,450 | 0,023 | 0,169 | 0,120 | 0,041 | 0,161 | 0,195 | 0,109 | 0,041 | 0,025 | 0,032 | 0,057 | 0,119 |
| Брейтово | 0,135 | 0 | 0,169 | 0,296 | 0,195 | 0,184 | 0,165 | 0,139 | 0,049 | 0,025 | 0,021 | 0,058 | 0,119 |
| Средняя | 0,308 | 0,156 | 0,244 | 0,206 | 0,112 | 0,231 | 0,177 | 0,139 | 0,041 | 0,025 | 0,024 | 0,057 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 10,320 : 72 = 0,143$.

Т а б л и ц а 9

Общее количество бактерий в воде в 1977 г., млн кл./мл

| Станция | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 1 IX | 19 IX | 29 IX | 17 X | 27 X | Среднее |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 2,63 | 1,42 | 1,68 | 1,77 | 2,41 | 4,24 | 1,54 | 2,66 | 1,39 | 1,71 | 1,92 | 3,84 | 2,26 |
| Молога | 1,89 | 1,73 | 2,59 | 1,69 | 1,31 | 9,60 | 1,54 | 5,26 | 2,0 | 2,04 | 1,31 | 1,40 | 2,66 |
| Измайлово | 2,27 | 1,89 | 1,26 | 1,44 | 0,86 | 5,24 | 6,10 | 2,0 | 1,79 | 2,91 | 1,33 | 1,76 | 2,40 |
| Средний Двор | 2,22 | 1,90 | 1,88 | 0,84 | 1,01 | 1,37 | 1,13 | 2,0 | 1,63 | 3,03 | 0,83 | 1,31 | 1,59 |
| Наволоч | 0,85 | 2,15 | 1,14 | 1,50 | 0,83 | 2,60 | 4,0 | 1,30 | 2,43 | 2,37 | 1,97 | 1,18 | 1,86 |
| Брейтово | 1,56 | 1,73 | 1,90 | 2,39 | 1,41 | 1,62 | 6,06 | 2,99 | 1,73 | 1,84 | 1,04 | 1,09 | 2,11 |
| Среднее | 1,90 | 1,80 | 1,74 | 1,61 | 1,31 | 4,11 | 3,39 | 2,70 | 1,83 | 2,32 | 1,40 | 1,76 | - |

Примечание. $\bar{X} = 155,28 : 72 = 2,16$.

Т а б л и ц а 10

Темновая ассимиляция CO_2 микрофлорой воды в 1977 г., мкг С/л.сут⁻¹

| Станция | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 19 IX | 29 IX | 17 X | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|------|---------|
| Коприно | 3,71 | 0,54 | 7,2 | 1,49 | 1,83 | 7,2 | 0,68 | 0,09 | 0,33 | 0,39 | 2,36 |
| Молога | 3,31 | 1,12 | 4,5 | 3,73 | 7,46 | 2,54 | 3,67 | 0,32 | 0,63 | 0,18 | 2,75 |
| Измайлово | 2,56 | 1,15 | 2,64 | 0,54 | 1,33 | 2,74 | 0,84 | 0,70 | 0,82 | 0,44 | 1,38 |
| Средний Двор | 3,86 | 0,49 | 2,31 | 2,67 | 2,15 | 4,09 | 0,94 | 1,22 | 0,05 | 0,64 | 1,78 |
| Наволоч | 0,76 | 0,61 | 4,03 | 1,42 | 1,74 | 3,67 | 1,45 | 0,78 | 0,46 | 0,59 | 1,56 |
| Брейтово | 2,84 | 1,45 | 3,43 | 2,30 | 3,37 | 4,20 | 1,02 | 1,17 | 0,46 | 0,38 | 2,06 |
| Средняя | 2,84 | 0,89 | 4,02 | 2,03 | 2,99 | 4,07 | 1,43 | 0,71 | 0,46 | 0,44 | - |

Примечание. $\bar{X} = 118,9 : 60 = 1,98$.

По сравнительным данным предыдущих лет общая численность бактерий в 1977 г. увеличилась в среднем до 2.16 млн в 1 мл. В районе Мологи общее число бактерий достигало 9.6 млн в 1 мл в августе и 5.26 млн в сентябре (табл. 9). Такие же высокие цифры были получены в районе Колпина и Брейтова, чего не наблюдалось в предыдущие годы.

Темновая ассимиляция углекислоты определялась в склянках объемом 60 мл, заполненных поверхностной водой, куда вносился 1 мл $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ с активностью под счетчиком Гейгера $1 \cdot 10^6$ имп/мин/мл (Романенко, Кузнецов, 1974). Инкубация производилась в темноте 24 ч при температуре водоема. В среднем ассимиляция CO_2 равняется $1.98 \text{ мкг/л} \cdot \text{сут}^{-1}$. Как и в предыдущие годы, наибольшие величины – до 7.46–3.67, наблюдались в июле и августе на русловых участках Мологи и Волги в районе затопленного г. Мологи и Колпина – до $7.2 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 10). Повышенные значения темновой ассимиляции в этих районах связаны с окислением метана. В этом процессе гетеротрофная ассимиляция углекислоты по Ю.И. Сорокину (1961) достигает 32% от углерода биомассы бактерий. Таким образом, низкие цифры темновой ассимиляции углекислоты практически соответствуют ее гетеротрофной ассимиляции и указывают на отсутствие сколько-нибудь заметных процессов хемосинтеза в Рыбинском водохранилище.

Продукция бактериальной биомассы рассчитана (Романенко, Кузнецов, 1974) в углероде за 24 ч исходя из гетеротрофной ассимиляции углекислоты, которая по В.И. Романенко (1971) для Рыбинского водохранилища была принята равной 6% от биомассы бактерий.

Высокие значения продукции бактерий, наблюдаемые в мае, совпали с большими величинами деструкции органического вещества в воде водохранилища (табл. 11). После снижения в первой половине июня продукции бактерий вновь возросла во второй половине июня и такой держалась до середины августа. Наибольшие величины – до $120 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут}^{-1}$, наблюдались в волжской воде в районе Колпина и Мологи. В сентябре и октябре продукция бактерий в связи с понижением температуры воды упала до 1–7 при средних величинах за весь вегетационный период $33 \text{ мкг С/л} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Исходя из биомассы и ее продукции было рассчитано время удвоения количества бактерий (Кузнецов и др., 1966) по отдельным рейсам (табл. 12). Лишь в июле и августе оно приближалось к 24 ч, в мае и июне колебалось в пределах 24–82 ч, а осенью выражалось еще большими величинами. При всех расчетах был сделан ряд допущений. Так, о процессах во всем водохранилище мы судили по наблюдениям только на 6 станциях, поэтому расчеты не могут претендовать на большую точность, однако мы имеем основание считать, что ошибка не превышала 20%, что допустимо при биологических исследованиях.¹

¹ Расчеты интенсивности процессов продукции и деструкции органического вещества за предыдущие годы по 6 и по 12 станциям дали идентичные результаты.

Т а б л и ц а 11

Продукция бактериальной биомассы в воде в 1977 г., мкг С/л·сут.⁻¹

| Станция | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 19 IX | 29 IX | 17 X | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|------|---------|
| Коприно | 61 | 8,9 | 120 | 25 | 32 | 120 | 11 | 1,5 | 5,5 | 6,5 | 39,1 |
| Молога | 55 | 19 | 75 | 62 | 124 | 42 | 61 | 5,3 | 10 | 9,0 | 45,6 |
| Измайлово | 42 | 19 | 44 | 8,9 | 22 | 45 | 14 | 11,6 | 13,6 | 7,3 | 22,7 |
| Средний Двор | 64 | 8,1 | 38 | 44 | 36 | 68 | 16 | 20 | 0,83 | 11 | 30,6 |
| Наволоч | 13 | 10 | 67 | 24 | 29 | 61 | 24 | 13 | 7,6 | 9,8 | 25,8 |
| Брейтово | 47 | 24 | 57 | 38 | 56 | 69 | 17 | 19 | 7,6 | 6,3 | 34,1 |
| Средняя | 47 | 14,8 | 66,8 | 33,7 | 49,8 | 67,5 | 23,8 | 11,7 | 7,52 | 7,32 | - |

Примечание. $\bar{X} = 1980,3 : 60 = 33$.

Т а б л и ц а 12

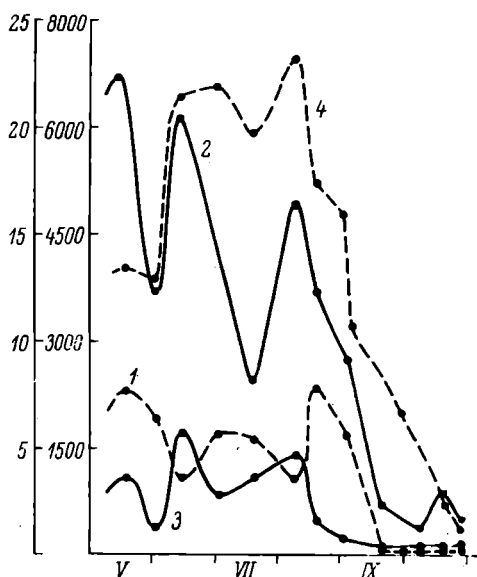
Время удвоения численности бактерий в воде в 1977 г., ч

| Показатель | 18 V | 1 VI | 14 VI | 2 VII | 19 VII | 9 VIII | 18 VIII | 19 IX | 29 IX | 17 X |
|--|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|------|
| Средняя численность бактерий в 1 мл, млн кл | 1,90 | 1,80 | 1,74 | 1,61 | 1,31 | 4,11 | 3,39 | 1,83 | 2,32 | 1,40 |
| Исходная биомасса бактерий, мкг С/л - В | 71 | 68 | 65 | 60 | 49 | 154 | 127 | 69 | 87 | 53 |
| Продукция бактерий, мкг С/л·сут. ⁻¹ - Р | 47 | 14,8 | 66,8 | 33,7 | 49,8 | 67,5 | 23,8 | 11,7 | 7,52 | 7,32 |
| Биомасса бактерий через 24 ч, мкг С/л - b + P = B | 118 | 82 | 132 | 93 | 98 | 221 | 151 | 80 | 95 | 60 |
| Время удвоения бактерий | 33 | 82 | 24 | 38 | 24 | 46 | 91 | 106 | 36 | 126 |

$$y = \frac{24 \times 0,3}{\lg B - \lg b}$$

Рис. 3. Интенсивность биологических процессов в воде водохранилища в 1977 г.

1 – фотосинтез, 2 – деструкция, 3 – продукция бактериальной биомассы, 4 – температура воды. По оси ординат: слева – температура, °С, справа – органическое вещество, т С; по оси абсцисс – месяцы.



Сопоставление сезонной динамики продукции фитопланктона и бактерий с деструкцией и температурой представлено на рис. 3.

1977 год отличался малыми величинами автохтонной продукции органического вещества и интенсивно протекающими процессами деструкции (табл. 13). В противоположность предыдущим годам особенно интенсивно органическое вещество разрушалось в мае при низкой температуре воды, что наблюдается в редких случаях.

Суммарные данные по продукции и деструкции за вегетационный период в 162 дня были рассчитаны графическим методом.

| Процесс | На весь водоем, т С | Под 1 м ² , г С |
|---|------------------------|----------------------------|
| Интенсивность фотосинтеза | 227 000 | 57 |
| Деструкция органического вещества | 642 000 | 162 |
| Продукция бактериальной биомассы | 129 000 | 32 |
| Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ | 6 970 | 1.75 |

Для водохранилища в маловодном 1977 г. были характерны относительно малая продукция фитопланктона – 227 000 т С и большая деструкция – 642 000 т С. За ряд предыдущих лет деструкционные процессы были меньше: 1971 г. – 310 000, 1972 г. – 540 000, 1973 г. – 320 000, 1974 г. – 499 000 т С органического вещества. Значительно меньше изменялась продукция бактериальной биомассы. Так, с 1971 по 1977 г. она колебалась в пределах 127 000–139 000 т С на все водохранилище (Кузнецов и др., 1974, 1977а, 1977б, 1977в, 1979).

Продукция и деструкция органического вещества в воде в 1977 г. в пересчете на весь водоем

| Показатель | 18 У | 1 У I | 14 У I | 2 У II | 19 У II | 9 У III | 18 У III | 1 I X | 19 I X | 29 I X | 17 X | 27 X |
|---|-------|-------|--------|--------|---------|---------|----------|-------|--------|--------|-------|-------|
| Интенсивность фотосинтеза, г $C/m^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ | 0.569 | 0.449 | 0.223 | 0.303 | 0.393 | 0.265 | 0.592 | 0.428 | 0.020 | 0.039 | 0.018 | 0.017 |
| Площадь водоема, $км^2$ | 4195 | 4315 | 4495 | 4325 | 4200 | 4152 | 4050 | 3883 | 3717 | 3564 | 3456 | 3402 |
| Интенсивность фотосинтеза, т C на весь водоем $\cdot \text{сут}^{-1}$ | 2386 | 1937 | 1002 | 1699 | 1650 | 1100 | 2397 | 1662 | 74 | 139 | 62 | 58 |
| Объем водоема, $км^3$ | 22.37 | 23.40 | 24.95 | 23.48 | 22.41 | 21.01 | 20.74 | 19.71 | 18.29 | 17.03 | 16.22 | 15.81 |
| Деструкция, т C на весь водоем $\cdot \text{сут}^{-1}$ | 6889 | 3650 | 6087 | 4836 | 2509 | 4853 | 3671 | 2739 | 749 | 426 | 389 | 901 |
| Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , т C на весь водоем $\cdot \text{сут}^{-1}$ | 63 | 21 | 100 | 48 | 67 | 86 | 29 | - | 13 | 7.8 | 7.1 | - |
| Продукция бактериальной биомассы, т C на весь водоем $\cdot \text{сут}^{-1}$ | 1051 | 346 | 1666 | 791 | 1116 | 1418 | 494 | - | 214 | 128 | 119 | - |

Т а б л и ц а 14

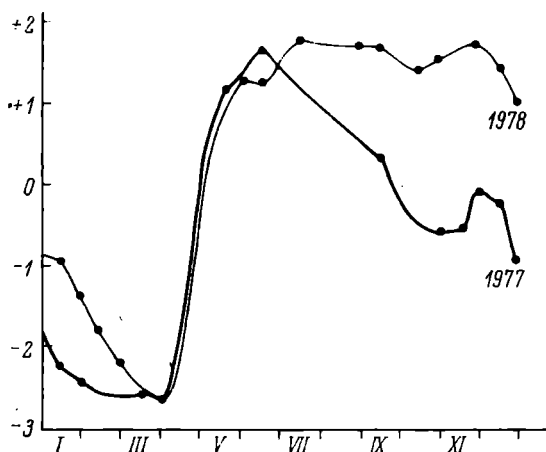
Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном за вегетационный период 1977 г.

| Показатель | У | У I | У II | У III | 1 X | Х | Всего |
|--|--------|--------|--------|--------|-------|-------|--------|
| Месячная суммарная солнечная радиация, $ккал \cdot м^{-2}$ | 128710 | 167020 | 143340 | 105860 | 58930 | 19460 | 623120 |
| То же за вычетом альбедо | 115839 | 150318 | 129006 | 95094 | 53037 | 17514 | 580808 |
| Продукция фитопланктона, $ккал \cdot м^{-2}$ в месяц | 201 | 120 | 146 | 157 | 34.4 | 7.39 | 686 |
| Эффективность использования солнечной энергии, % | 0.17 | 0.08 | 0.11 | 0.17 | 0.06 | 0.04 | |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 0.11$.

Рис. 4. Изменение уровня воды в водохранилище в 1977 и 1978 гг.

По оси ординат — относительные величины уровня воды; по оси абсцисс — месяцы.



Данные по солнечной радиации были предоставлены Рыбинской гидрометеорологической станцией и пересчитаны в ккал на 1 м^2 за месяц (табл. 14). Это дало нам возможность определить количество солнечной энергии, используемой фитопланктоном в процессе фотосинтеза. Последний, выраженный в углероде, мы пересчитали на величину валовой продукции, умножив на коэффициент 1.25 (Романенко, 1967), и перевели в калории, умножив затем на коэффициент 9.36. С мая по октябрь включительно солнечная радиация колебалась от 167 000 до 19500 ккал на 1 м^2 за месяц. Исходя из этого были рассчитаны величины солнечной энергии, используемой в процессе фотосинтеза. В 1977 г. эти величины оказались очень малыми. Использование солнечной энергии летом колебалось от 0.08% в июне до 0.17% (максимальный показатель) в августе, 0.04% — в октябре. В среднем за вегетационный период оно равнялось 0.11% от суммарной величины солнечной радиации (табл. 14).

Результаты исследований в 1978 г.

Анализы производились на тех же станциях, примерно с такой же частотой и теми же методами, как и в 1977 г. Пробы были интгрированы по эвфотической зоне до глубины тройной прозрачности воды по диску Секки. Дополнительно определялась интенсивность обрастания предметных стекол микрофлорой на границе раздела фаз вода-воздух в пробах воды, взятых на двух станциях: Коприно (наиболее богатая) и Наволок (наиболее бедная по содержанию микроорганизмов и интенсивности биологических процессов). Вода привозилась в лабораторию, наливалась в большие цилиндры, хорошо очищенное стекло прикреплялись к деревянным планкам и помещались в цилиндры так, чтобы 2/3 стекла находилось в воде, а 1/3 в воздухе. Через сутки стекла вынимались, осторожно ополаскивались и

Т а б л и ц а 15

Водный баланс водохранилища за 1978 г., млн м³

| Составляющие баланса | Месяцы | | | | | | | | | | | | Всего |
|--------------------------------------|--------|------|------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|-------|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X | XI | XII | |
| Приток через Угличский гидроузел | 656 | 595 | 1120 | 2771 | 2193 | 739 | 509 | 402 | 233 | 600 | 1148 | 970 | 11936 |
| Приток через Шекснинский гидроузел | 496 | 496 | 313 | 689 | 549 | 73 | 370 | 562 | 544 | 522 | 897 | 252 | 5763 |
| Боковая приточность | 546 | 329 | 481 | 6441 | 2856 | 1490 | 986 | 1077 | 1140 | 1795 | 2195 | 1002 | 20338 |
| Осадки на зеркало водохранилища | 78 | 66 | 80 | 66 | 139 | 613 | 530 | 406 | 272 | 237 | 251 | 129 | 2867 |
| Приток за счет водообмена с грунтами | 48 | 46 | 27 | -154 | -72 | -21 | -13 | -4 | 20 | 3 | -11 | 52 | -285 |
| Суммарный приток | 1824 | 1532 | 2021 | 10521 | 5737 | 2917 | 2898 | 2451 | 2209 | 3157 | 4491 | 2405 | 41663 |
| Сброс через Рыбинский гидроузел | 4213 | 3503 | 3412 | 643 | 477 | 1132 | 1486 | 2199 | 3396 | 2555 | 3504 | 5102 | 31622 |

Т а б л и ц а 16

Температура воды в 1978 г., °С

| Станция | 18 V | 1 VI | 20 VI | 4 VII | 20 VII | 2 VIII | 16 VIII | 4 IX | 21 IX | 4 X | 1 XI | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-----|------|---------|
| Коприно | 8,8 | 12,6 | 14,1 | 18,0 | 16,8 | 18,8 | 16,4 | 15,2 | 12,2 | 7,3 | 2,4 | 12,9 |
| Молога | 9,0 | 12,6 | 14,1 | 17,2 | 16,8 | 19,0 | 15,6 | 15,0 | 11,4 | 6,6 | 1,1 | 12,5 |
| Измайлово | 9,4 | 10,6 | 14,0 | 17,0 | 17,2 | 18,6 | 15,6 | 15,2 | 11,8 | 7,1 | 2,0 | 12,5 |
| Средний Двор | 9,2 | 10,2 | 13,6 | 16,6 | 17,2 | 18,8 | 15,6 | 15,6 | 12,0 | 6,8 | 1,3 | 12,4 |
| Наволоч | 9,2 | 11,2 | 13,8 | 17,0 | 16,6 | 18,8 | 15,4 | 15,1 | 11,6 | 7,1 | 1,0 | 12,4 |
| Брейтово | 8,4 | 12,2 | 13,6 | 17,4 | 17,4 | 18,6 | 15,8 | 15,8 | 12,2 | 7,2 | 2,2 | 12,6 |
| Средняя | 9 | 11,5 | 13,8 | 17,6 | 17,0 | 18,7 | 15,7 | 15,3 | 11,7 | 7,0 | 1,6 | - |

Примечание. $\bar{X} = 812,4 : 66 = 12,3$.

полоса бактериального обрастания фотографировалась под интерферирующим контрастом на микроскопе „Zetopan“.

Наполнение водохранилища началось в начале апреля, в конце мая достигало отметки 101,3 м, а максимальный уровень (101,8 м) наблюдался в середине июля. В этом году наполнение водохранилища носило особый характер. Практически до середины декабря не было сработки уровня (рис. 4).

Максимальная площадь водохранилища в середине июля достигала 4550 км² и к концу года почти не сократилась (4395 км²). Объем изменился с 10,98 км³ в марте до 25,42 км³ в июле и почти таким же держался до конца года, в середине декабря уменьшился до 24,09 км³.

Наибольшее количество воды (20,338 км³) поступило с боковой приточностью. Всего в водохранилище поступило 41,663 км³, а было сброшено через Рыбинский гидроузел 31,622 км³ воды. Если не учитывать испарение с площади водохранилища, то водный баланс в 1978 г. был положительный и равнялся 10,041 км³ (табл. 15).

Водохранилище полностью очистилось от льда в начале мая, к середине мая повсеместно прогрев воды достиг 8,4–8,4° (табл. 16). Летняя температура воды была на несколько градусов ниже обычной и не превышала 19° (2 августа в районе г. Мологи).

Прозрачность воды по диску Секки (табл. 17) была небольшой и в среднем за вегетационный период равнялась 111 см. Как обычно, наибольшая прозрачность наблюдалась в начале июля в открытой части водохранилища и достигала максимальной величины 170 см в районе Среднего Двора. Сильное снижение прозрачности отмечено в первых числах ноября, когда в открытой части водоема даже при высоком уровне она не превышала 40–60 см, что, очевидно, было связано с осенними штормами, которые взмучивали поверхностные слои донных отложений.

Электропроводность воды (табл. 18) была меньше, чем обычно, и в среднем за вегетационный период равнялась 178 мкСим. Почти до августа на станциях Измайлово и Средний Двор прослеживался подток более минерализованных шекснинских вод. Полное выравнивание электропроводности воды по всему водохранилищу наступило в августе. Лишь в конце безледного периода наблюдалась тенденция увеличения ее в волжской воде до 252 мкСим в районе Коприна.

Определение фотосинтеза в люминостате при стандартных условиях (табл. 19) позволило судить о распределении фитопланктона по акватории водохранилища. Максимальное развитие водорослей наблюдалось в районе Среднего Двора в первых числах сентября и в начале мая–июня в районе Измайлова и Брейтова. Вообще же распределение фитопланктона по акватории было неравномерным, летний минимум наблюдался в июне и, по-видимому, был связан с отмиранием диатомовых водорослей и развитием планктона из цианобактерий (синезеленых водорослей).

При сравнении развития фитопланктона по данным интенсивности фотосинтеза при постоянном освещении с таковым в маловодных

Т а б л и ц а 17

Прозрачность воды по диску Секки в 1978 г., см

| Станция | 18 У | 1 V1 | 20 V1 | 4 VII | 20 VII | 2 VIII | 16 VIII | 4 IX | 21 IX | 4 X | 1 XI | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-----|------|---------|
| Коприно | 100 | 80 | 100 | 110 | 90,0 | 120 | 110 | 120 | 140 | 140 | 150 | 115 |
| Молога | 100 | 80 | 80 | 100 | 100 | 130 | 110 | 130 | 125 | 140 | 90 | 105 |
| Измайлово | 110 | 80 | 160 | 160 | 40 | 140 | 80 | 150 | 65 | 120 | 40 | 104 |
| Средний Двор | 115 | 110 | 125 | 170 | 110 | 150 | 100 | 110 | 100 | 120 | 90 | 118 |
| Наволоск | 100 | 80 | 130 | 150 | 120 | 130 | 150 | 140 | 120 | 100 | 60 | 115 |
| Брейтово | 90 | 80 | 120 | 125 | 130 | 150 | 110 | 100 | 140 | 120 | 60 | 110 |
| Средняя | 100 | 85 | 120 | 135 | 100 | 135 | 110 | 120 | 115 | 123 | 80 | - |

Пр и м е ч а н и е, $\bar{X} = 7340 : 66 = 111$.

Т а б л и ц а 18

Электропроводность воды в 1978 г., мкс/см

| Станция | 18 У | 1 V1 | 20 V1 | 4 VII | 20 VII | 2 VIII | 16 VIII | 4 IX | 21 IX | 4 X | 1 XI | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-----|------|---------|
| Коприно | 164 | 167 | 176 | 174 | 175 | 191 | 193 | 191 | 178 | 191 | 252 | 186 |
| Молога | 168 | 169 | 169 | 164 | 163 | 174 | 170 | 176 | 164 | 175 | 192 | 173 |
| Измайлово | 182 | 201 | 189 | 181 | 174 | 182 | 171 | 173 | 179 | 189 | 176 | 182 |
| Средний Двор | 198 | 204 | 198 | 191 | 181 | 184 | 176 | 171 | 180 | 171 | 178 | 185 |
| Наволоск | 176 | 181 | 177 | 172 | 180 | 175 | 177 | 175 | 178 | 182 | 180 | 178 |
| Брейтово | 123 | 150 | 156 | 164 | 170 | 169 | 174 | 175 | 181 | 182 | 178 | 166 |
| Средняя | 169 | 179 | 178 | 174 | 174 | 179 | 177 | 177 | 180 | 182 | 193 | - |

Пр и м е ч а н и е, $\bar{X} = 11769 : 66 = 178$.

Т а б л и ц а 19

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в 1978 г. при постоянном освещении 2500 лк, мкг С/л·ч⁻¹

| Станция | 18 У | 1 У1 | 20 У1 | 4 У11 | 20 У11 | 2 У111 | 16 У111 | 4 1Х | 21 1Х | 1 Х1 | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|---------|
| Коприно | 0.6 | 7.9 | 7.9 | 3.8 | 1.8 | 8.9 | 4.8 | 5.1 | 4.2 | 1.6 | 4.66 |
| Молога | 8.3 | 7.9 | 7.6 | 3.4 | 9.0 | 16.5 | 9.6 | 10.0 | 3.2 | 4.9 | 8.04 |
| Измайлово | 14.5 | 17.8 | 1.5 | 4.3 | 6.5 | 6.6 | 7.2 | 9.9 | 2.1 | 1.7 | 7.21 |
| Средний Двор | 6.1 | 9.4 | 1.9 | 5.7 | 2.9 | 8.6 | 2.6 | 25.4 | 3.0 | 1.6 | 6.52 |
| Наволоч | 3.1 | 14.6 | 1.3 | 1.9 | 1.9 | 9.5 | 3.7 | 3.2 | 1.0 | 1.6 | 4.18 |
| Брейгово | 13.3 | 23.4 | 2.3 | 2.2 | 2.7 | 11.9 | 5.4 | 7.5 | 2.3 | 0.8 | 7.16 |
| Средняя | 7.65 | 11.5 | 3.75 | 3.55 | 4.13 | 10.3 | 5.55 | 9.85 | 2.63 | 2.03 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 377.7 : 60 = 6.29$.

Т а б л и ц а 20

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в 1978 г., мг С/л·сут⁻¹

| Станция | 1 У1 | 20 У1 | 4 У11 | 20 У11 | 2 У111 | 16 У111 | 4 1Х | 21 1Х | 1 Х1 | Средняя |
|--------------|-------|--------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|-------|---------|
| Коприно | 0.083 | 0.008 | 0.014 | 0.022 | 0.190 | 0.059 | 0.033 | 0.030 | 0.008 | 0.049 |
| Молога | 0.082 | 0.004 | 0.013 | 0.114 | 0.353 | 0.118 | 0.065 | 0.023 | 0.010 | 0.135 |
| Измайлово | 0.185 | 0.0008 | 0.016 | 0.082 | 0.141 | 0.089 | 0.064 | 0.015 | 0.004 | 0.158 |
| Средний Двор | 0.097 | 0.0009 | 0.021 | 0.037 | 0.184 | 0.032 | 0.152 | 0.022 | 0.003 | 0.097 |
| Наволоч | 0.152 | 0.0007 | 0.007 | 0.024 | 0.203 | 0.046 | 0.021 | 0.007 | 0.003 | 0.068 |
| Брейгово | 0.243 | 0.0012 | 0.008 | 0.034 | 0.255 | 0.066 | 0.049 | 0.015 | 0.002 | 0.158 |
| Средняя | 0.140 | 0.003 | 0.013 | 0.052 | 0.221 | 0.068 | 0.064 | 0.015 | 0.005 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 4.941 : 54 = 0.091$.

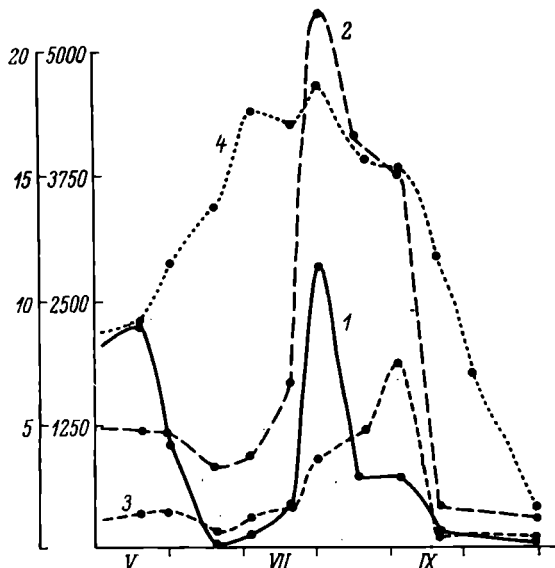


Рис. 5. Интенсивность биологических процессов в воде водохранилища в 1978 г.

1 - фотосинтез, 2 - деструкция, 3 - продукция бактериальной биомассы, 4 - температура воды. По оси ординат: слева - температура, °C, справа - органическое вещество, т С; по оси абсцисс - месяцы.

1972 и 1973 гг. (Кузнецов и др., 19776) четко видно, что в 1978 г. его было в 3-4 раза меньше. Наиболее интенсивно фотосинтез происходил в начале августа в районе затопленного г. Мологи, где соприкасаются волжские и моложские воды, и достигал $0,357 \text{ мг С/л.сут}^{-1}$. Средняя же величина по всему водохранилищу за 1978 г. равнялась $0,091 \text{ мг С/л.сут}^{-1}$ (табл. 20). В пересчете на все водохранилище она колебалась в широких пределах - от 35 в июне до 2840 т С за сутки в августе. Максимальных величин деструкция органического вещества достигала в августе и первой половине сентября, когда наблюдалась и наибольшая величина фотосинтеза (табл. 21). Как обычно, наибольшие величины деструкции при пересчете на 1 л воды были отмечены в волжской воде в районе Коприна ($0,240-0,308$) и в районе бывшего г. Мологи 2 августа ($0,300 \text{ мг С/л.сут}^{-1}$). Вообще же в среднем суточная деструкция органического вещества шла вдвое медленнее, чем в маловодные 1972 и 1973 гг., и втрое медленнее, чем в 1974 г. при нормальном режиме наполнения водохранилища. Резкое падение интенсивности процессов деструкции органического вещества наблюдалось во второй половине сентября (рис. 5).

Высокая численность бактерий отмечена в середине мая в районе Брейтова - 3 млн в 1 мл, максимальные величины наблюдались в период наибольшего уровня воды в первых числах июня, когда в районе Коприна и затопленного г. Мологи в 1 мл было более 4 млн бактерий. Второй подъем их численности произошел во второй половине августа - 2 млн, затем началось постепенное снижение, достигшее к осени 1,41 млн в 1 мл (табл. 22).

Темновая ассимиляция CO_2 в воде колебалась от 0,17 до $7,13 \text{ мкг С/л.сут}^{-1}$ (табл. 23). Высокие величины ее наблюдались

Деструкция органического вещества в воде в 1978 г., мг С/л·сут⁻¹

| Станция | 18 У | 1 У1 | 20 У1 | 4 У11 | 20 У11 | 2 У111 | 16 У111 | 4 1Х | 21 1Х | 1 Х1 | Средняя |
|--------------|-------|-------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|-------|---------|
| Коприно | 0.042 | 0.035 | 0.008 | 0.023 | 0.281 | 0.308 | 0.240 | 0.255 | 0.013 | 0.017 | 0.12 |
| Молога | 0.094 | 0.024 | 0.053 | 0.083 | 0.019 | 0.300 | 0.075 | 0.233 | 0.011 | 0.012 | 0.09 |
| Измайлово | 0.061 | 0.044 | 0.013 | 0.071 | 0.0 | 0.139 | 0.0 | 0.135 | 0.038 | 0.009 | 0.05 |
| Средний Двор | 0.042 | 0.047 | 0.038 | 0.014 | 0.054 | 0.075 | 0.615 | 0.098 | 0.020 | 0.011 | 0.10 |
| Наволоч | 0.020 | 0.086 | 0.056 | 0.045 | 0.041 | 0.191 | 0.060 | 0.161 | 0.009 | 0.013 | 0.07 |
| Брейтово | 0.073 | 0.078 | 0.038 | 0.0 | 0.0 | 0.266 | 0.0 | 0.015 | 0.014 | 0.009 | 0.05 |
| Среднее | 0.055 | 0.052 | 0.034 | 0.039 | 0.066 | 0.213 | 0.165 | 0.149 | 0.018 | 0.012 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 4.824 : 60 = 0.08$.

Общее количество бактерий в воде в 1978 г., млн кл./мл

| Станция | 18 У | 1 У1 | 20 У1 | 4 У11 | 20 У11 | 2 У111 | 16 У111 | 4 1Х | 21 1Х | 4 Х | 1 Х1 | Среднее |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|------|---------|
| Коприно | 2.01 | 4.17 | 1.37 | 1.55 | 1.16 | 1.79 | 1.01 | 2.63 | 2.05 | 1.87 | 0.95 | 1.87 |
| Молога | 1.48 | 4.42 | 1.80 | 1.25 | 1.31 | 1.52 | 1.80 | 1.62 | 2.18 | 1.28 | 0.85 | 1.77 |
| Измайлово | 2.17 | 2.94 | 2.36 | 1.00 | 3.14 | 0.99 | 3.15 | 1.07 | 1.90 | 1.17 | 2.09 | 1.99 |
| Средний Двор | 1.25 | 1.49 | 1.35 | 1.22 | 2.75 | 1.19 | 1.52 | 1.85 | 1.81 | 2.07 | 2.21 | 1.69 |
| Наволоч | 1.66 | 3.11 | 0.70 | 1.64 | 0.86 | 1.29 | 1.47 | 1.33 | 1.23 | 1.05 | 1.12 | 1.41 |
| Брейтово | 3.05 | 1.98 | 0.80 | 1.16 | 0.93 | 1.27 | 3.05 | 1.73 | 1.05 | 1.05 | 1.27 | 1.58 |
| Среднее | 1.93 | 3.02 | 1.39 | 1.30 | 1.69 | 1.34 | 2.00 | 1.70 | 1.70 | 1.41 | 1.41 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 113.32 : 66 = 1.72$.

Т а б л и ц а 23

Темновая ассимиляция CO_2 микрофлорой воды в 1978 г., мкг С/л·сут⁻¹

| Станция | 18 V | 1 VI | 20 VI | 4 VII | 20 VII | 2 VIII | 16 VIII | 4 IX | 21 IX | 1 XI | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|---------|
| Коприно | 0.79 | 0.66 | 0.28 | 1.95 | 0.43 | 2.09 | 2.65 | 1.90 | 0.24 | 0.31 | 1.13 |
| Молога | 1.76 | 0.45 | 0.70 | 0.97 | 1.03 | 2.75 | 2.94 | 4.15 | 0.21 | 0.22 | 1.52 |
| Измайлово | 1.14 | 0.83 | 0.17 | 0.47 | 3.58 | 2.11 | 2.94 | 6.94 | 0.70 | 0.18 | 1.91 |
| Средний Двор | 0.79 | 0.88 | 0.20 | 0.27 | 1.01 | 1.98 | 2.90 | 3.54 | 0.38 | 0.20 | 1.22 |
| Наволоч | 0.37 | 1.61 | 0.33 | 0.56 | 0.25 | 1.59 | 3.10 | 7.13 | 0.17 | 0.24 | 1.53 |
| Брейтово | 1.36 | 1.45 | 0.44 | 0.61 | 0.30 | 1.98 | 2.90 | 2.92 | 0.26 | 0.18 | 1.24 |
| Средняя | 1.04 | 0.98 | 0.35 | 0.81 | 1.10 | 2.08 | 2.90 | 4.43 | 0.33 | 0.22 | 1.41 |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 85.5 : 60 = 1.43$.

Т а б л и ц а 24

Продукция бактериальной биомассы в воде в 1978 г., мкг С/л·сут⁻¹

| Станция | 18 V | 1 VI | 20 VI | 4 VII | 20 VII | 2 VIII | 16 VIII | 4 IX | 21 IX | 1 XI | Средняя |
|--------------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|-------|-------|------|---------|
| Коприно | 12.9 | 10.9 | 4.65 | 32.4 | 7.13 | 34.7 | 43.9 | 31.5 | 3.98 | 5.15 | 18.7 |
| Молога | 29.2 | 7.47 | 11.6 | 16.1 | 17.1 | 45.6 | 48.8 | 68.9 | 3.49 | 3.65 | 25.2 |
| Измайлово | 18.9 | 13.8 | 2.82 | 7.80 | 59.4 | 35.0 | 48.8 | 115.0 | 11.6 | 2.99 | 31.6 |
| Средний Двор | 13.1 | 14.6 | 3.32 | 4.48 | 16.8 | 32.9 | 48.1 | 58.8 | 6.31 | 3.32 | 20.1 |
| Наволоч | 6.14 | 26.7 | 5.48 | 9.29 | 4.15 | 26.4 | 51.5 | 118 | 2.82 | 3.98 | 25.5 |
| Брейтово | 22.6 | 24.1 | 7.30 | 10.1 | 4.98 | 32.9 | 48.1 | 48.4 | 4.31 | 2.99 | 20.6 |
| Средняя | 17.1 | 16.3 | 5.86 | 13.4 | 18.3 | 34.6 | 48.2 | 73.4 | 5.42 | 3.68 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 1417 : 60 = 23.6$.

в сентябре после отмирания основной массы фитопланктона. С массовым развитием планктонных водорослей эта величина не совпадает.

Средняя величина гетеротрофной ассимиляции углекислоты равнялась 1.41 и была почти вдвое меньше, чем в маловодном 1972 г. (2.31 мкг С/л·сут⁻¹).

Продукция биомассы бактерий была максимальной в конце августа и первых числах сентября, т.е. в период отмирания фитопланктона, и достигала 118 мкг С/л·сут⁻¹ (табл. 24). Резкое снижение продуцирования бактерий – в среднем до 5.4 мкг С/л·сут⁻¹, произошло во второй половине сентября. Продукция их в среднем (23.6) была близка к таковой многоводного 1971 г. (27.2 мкг С/л·сут⁻¹). В противоположность этому в маловодном 1972 г. этот процесс летом шел вдвое интенсивнее и равнялся 50.7 мкг С/л·сут⁻¹.

Наиболее быстро удвоение количества бактерий происходило при высокой температуре воды в августе и начале сентября и в среднем равнялось 27.6–32.3 ч. В общем же размножение их происходило заметно медленнее, чем в маловодные 1972 и 1973 гг., что в какой-то степени было связано с более низкой температурой воды. В среднем за навигационный период $T = 148$ ч (табл. 25).

Отпечаток бактерий-обрастателей на предметном стекле был сфотографирован с помощью интерферирующего контраста на микроскопе „Zetopan“ при увеличении $\times 10 \times 6.3 \times 10$. Из рис. 6 и 7 видно, что за сутки на поверхности воды образуется бактериальная пленка толщиной в несколько мкм. Наиболее мощное обрастание наблюдалось весной в середине мая и во второй половине сентября, когда началось массовое отмирание водорослей. Большой разницы в обрастании стекол бактериями от того, на какой станции была взята вода для анализа, не наблюдалось.

Полученные в стандартных рейсах материалы позволили сделать пересчет продукции и деструкции органического вещества на все водохранилище (табл. 26). Приведенные цифры в пересчете на все водохранилище представляют собой порядок величин. В противоположность предыдущим годам очень большая продукция фитопланктона наблюдалась в мае, она почти превышала деструкцию органического вещества (табл. 26) и составляла 2230 т С на всю площадь водоема за сутки. В дальнейшем наблюдалось ее сильное снижение вплоть до второй половины июня. Так, 20 июня было синтезировано всего 70 т органического вещества, или при выражении в углероде 35 т на все водохранилище за 1 день. Второй подъем фотосинтеза фитопланктона наблюдался 2 августа и составлял 2840 т С за сутки. Интересно отметить, что в этот период в противоположность данным за май максимальных величин (5390 т С) на все водохранилище достигала и деструкция органического вещества. С начала августа до начала сентября возросла продукция биомассы бактерий (1859 т С·сут⁻¹). Она была в 2.5 раза больше первичной продукции органического вещества, которая к первым числам сентября уменьшилась с 2840 до 715 т С·сут⁻¹, из чего можно заключить, что в это время началось отмирание водорослей, которое и способствова-

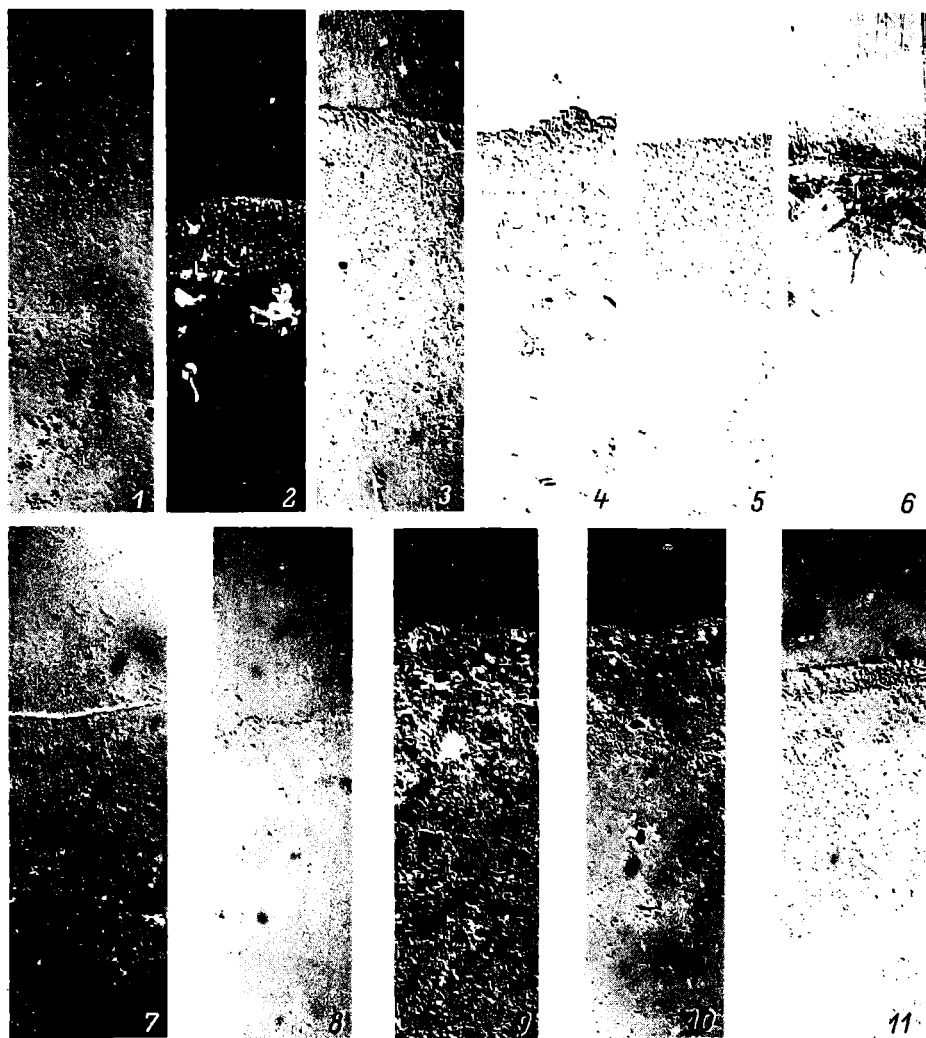


Рис. 6. Обрастание бактериями предметных стекол в поверхностной пленке воды на ст. Коприно.

1 - 18 мая, 2 - 1 июня, 3 - 20 июня, 4 - 4 июля, 5 - 20 июля, 6 - 2 августа, 7 - 16 августа, 8 - 4 сентября, 9 - 21 сентября, 10 - 4 октября, 11 - 1 ноября. Масштаб см. на рис. 7.

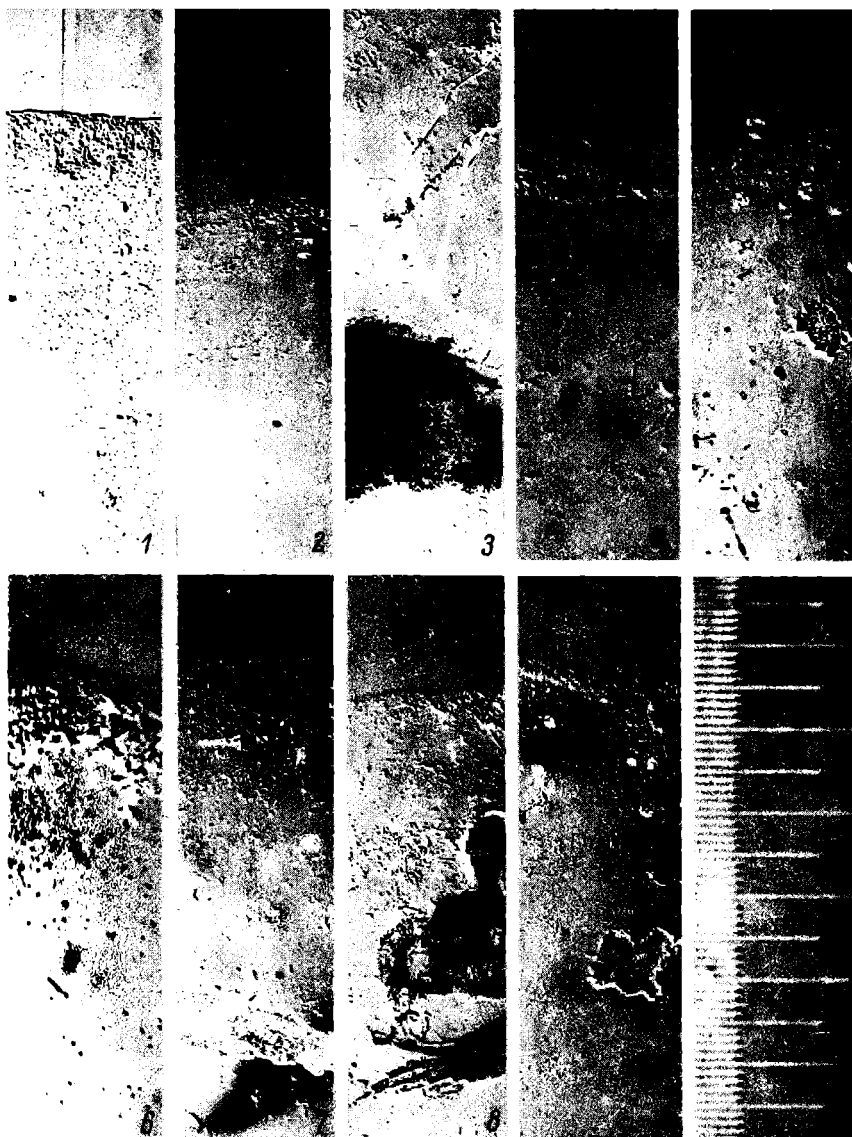


Рис. 7. Обрастание бактериями предметных стекол в поверхностной пленке воды на ст. Наволок.

1 - 18 мая, 2 - 1 июня, 3 - 20 июня, 4 - 4 июля, 5 - 20 июля,
6 - 16 августа, 7 - 4 сентября, 8 - 21 сентября, 9 - 1 ноября.
Одно деление масштабной линейки - 10 мкм.

Т а б л и ц а 25

Время удвоения численности бактерий в воде в 1978 г., ч

| Станция | 18 У | 1 У1 | 20 У1 | 4 УП | 20 УП | 2 УП | 16 УП | 4 1Х | 21 1Х | 1 Х | Среднее |
|--------------|------|------|-------|------|-------|------|-------|------|-------|-----|---------|
| Коприно | 112 | 267 | 180 | 37 | 113 | 39 | 22 | 61 | 160 | 116 | 111 |
| Молога | 39 | 450 | 103 | 59 | 55 | 28 | 33 | 22 | 423 | 150 | 136 |
| Измайлово | 80 | 138 | 600 | 86 | 41 | 25 | 55 | 12 | 110 | 240 | 139 |
| Средний Двор | 67 | 39 | 1800 | 189 | 104 | 31 | 26 | 27 | 184 | 514 | 298 |
| Наволоч | 185 | 80 | 106 | 124 | 141 | 39 | 25 | 14 | 200 | 189 | 110 |
| Брейтово | 92 | 59 | 76 | 76 | 128 | 32 | 46 | 30 | 144 | 267 | 95 |
| Среднее | 95,8 | 172 | 477 | 95,1 | 97 | 32,3 | 34,5 | 27,6 | 204 | 246 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 8890 : 60 = 148$.

Т а б л и ц а 26

Продукция и деструкция органического вещества в воде в 1978 г. в пересчете на весь водоем

| Показатель | 18 У | 1 У1 | 20 У1 | 4 УП | 20 УП | 2 УП | 16 УП | 4 1Х | 21 1Х | 4 Х | 1 Х1 |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Площадь водоема, км ² | 4275 | 4285 | 4362 | 4455 | 4545 | 4540 | 4510 | 4540 | 4435 | 4370 | 4425 |
| Интенсивность фотосинтеза, г С/м ² ·сут ⁻¹ | 1,094 | 0,250 | 0,008 | 0,037 | 0,109 | 0,626 | 0,158 | 0,161 | 0,036 | - | 0,012 |
| То же, т С на весь водоем·сут ⁻¹ | 2290 | 1070 | 35 | 165 | 495 | 2840 | 715 | 730 | 160 | - | 53 |
| Объем водоема, км ³ | 21,33 | 23,14 | 23,80 | 24,60 | 25,35 | 25,33 | 25,12 | 25,33 | 24,42 | 23,85 | 24,34 |
| Гетеротрофная ассимиляция СО ₂ , т С на весь водоем·сут ⁻¹ | 21,9 | 22,2 | 8,33 | 19,7 | 27,9 | 52,2 | 72,8 | 112,0 | 7,8 | 77,5 | 5,4 |
| Продукция бактерий, т С на весь водоем·сут ⁻¹ | 365 | 377 | 139 | 329 | 464 | 876 | 1210 | 1859 | 132 | - | 89 |
| Деструкция органического вещества, т С на весь водоем·сут ⁻¹ | 1170 | 1200 | 809 | 959 | 1670 | 5390 | 4150 | 3770 | 440 | - | 290 |

ло развитию микроорганизмов. Значительное количество органических соединений в этом году поступило с водосборной площади, о чем косвенно можно судить по высокому уровню воды осенью и большой суммарной величине деструкции по сравнению с продукцией.

Полученные материалы дали возможность суммировать интенсивность основных биологических процессов за 155 дней вегетационного периода.

| Процесс | На весь водоем, т С | Под 1 м ² , г С |
|---|---------------------|----------------------------|
| Интенсивность фотосинтеза | 171 000 | 39 |
| Деструкция органического вещества | 324 000 | 73 |
| Продукция бактериальной биомассы | 103 000 | 23 |
| Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ | 68 70 | 1.51 |

Из приведенных данных видно, что в 1978 г. продукция фитопланктона была в 2.5 раза меньше, чем в 1972 г., когда она равнялась 450 000 т С на все водохранилище. То же можно сказать и о деструкции органического вещества. В 1972 г. она составляла 540 000 т С, в 1978 г. – 324 000 т С. В эти годы более стабильной была продукция бактериальной биомассы – 128 000 и 103 000 т С соответственно.

Данные по солнечной радиации были пересчитаны в ккал на 1 м² поверхности водоема за отдельные месяцы с учетом альбеда. В ккал под 1 м² были переведены также результаты по первичной продукции органического вещества помесечно. Это позволило определить количество солнечной энергии, используемой фитопланктоном в процессе фотосинтеза (табл. 27). С мая по июль включительно солнечная радиация колебалась в пределах 123 300–113 000 ккал/м² за месяц. Особенно резкое уменьшение ее произошло в сентябре – до 45 100 ккал/м² за такой же период времени. Наиболее эффективно энергия солнца использовалась фитопланктоном в мае и августе, когда наблюдалась максимальная его продукция – около 0.14% от поступающей величины, что было значительно меньше, чем в 1972 г. (Кузнецов и др., 1977а). Средняя величина использования солнечной энергии за весь вегетационный период в 1978 г. равнялась 0.083%, в 1972 г. – 0.25%.

Таким образом, два года подряд максимальный уровень наполнения водохранилища выражался близкими величинами, но в 1977 г. сработка его шла более интенсивно. Эти годы заметно отличались по температуре воды. 1977 год был теплым, наиболее интенсивный прогрев воды наблюдался в первой декаде августа, температура у с. Коприна достигла 24°, а средняя величина ее с мая по ноябрь равнялась 13.86°. В противоположность этому 1978 год был холодным, максимальная температура также наблюдалась в начале августа, но не превышала 19°, а средняя за навигационный период равнялась 12.30°.

Т а б л и ц а 27

Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном
за вегетационный период 1978 г.

| Показатель | Месяцы | | | | | | Всего |
|--|--------|--------|--------|-------|-------|-------|--------|
| | V | VI | VII | VIII | IX | X | |
| Месячная суммарная радиация, ккал 1 м ² , минус альбедо | 123300 | 109000 | 113000 | 83300 | 45100 | 28300 | 502000 |
| Продукция фитопланктона, ккал 1 м ² за месяц | 178 | 31,8 | 84,3 | 122 | 37,2 | 6,4 | 459,7 |
| Эффективность использования энергии, % | 0,144 | 0,029 | 0,075 | 0,146 | 0,082 | 0,023 | - |

П р и м е ч а н и е. $\bar{X} = 0,083$.

Различие в прогреве воды при одинаковой ее минерализации, о чем можно судить по электропроводности, привело к тому, что биологические процессы продукции и деструкции органического вещества, а также активность бактерий в 1977 г. протекали намного интенсивнее.

| Параметры | 1977 г. | 1978 г. |
|--|---------|---------|
| Площадь водохранилища в период максимального наполнения, км ² | 4459 | 4578 |
| Объем воды при том же условии, км ³ | 24,95 | 25,42 |
| Электропроводность воды, мкс/см | 173 | 178 |
| Средняя температура воды за период наблюдения, °C | 13,86 | 12,30 |
| Прозрачность воды по диску Секки, см | 109 | 111 |
| Продукция фитопланктона при освещении 2500 лк, мкг С/л·ч ⁻¹ | 9,94 | 6,29 |
| Продукция фитопланктона при естественном освещении, мг С/л·сут ⁻¹ | 0,105 | 0,091 |
| Продукция фитопланктона за навигационный период, г С/м ² | 57 | 39 |
| Деструкция органического вещества, мг С/л·сут ⁻¹ | 0,143 | 0,08 |
| Деструкция органического вещества, г С/м ² | 162 | 73 |
| Общее количество бактерий в воде, млн/мл | 2,16 | 1,72 |

| | | |
|--|------|-------|
| Бактериальная ассимиляция CO_2 , мкг С/л.сут ⁻¹ | 1.98 | 1.43 |
| Эффективность использования солнеч- ной энергии фитопланктоном, % | 0.11 | 0.083 |

Следовательно, температура воды – важнейший фактор, влияющий на интенсивность биологических процессов в Рыбинском водохранилище. Ее влияние удалось вычлениить за эти годы, когда все остальные параметры были близкими. Естественно также, что в 1977 г. при более интенсивном развитии фито- и бактериопланктона прозрачность воды была несколько меньшей, чем в 1978 г.

Л и т е р а т у р а

- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. – В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 123–132.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Бакулина А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. – В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 5–18.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1972 г. – В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977а, с. 114–131.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Саралов А.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества и фиксации молекулярного азота в Рыбинском водохранилище в 1973 г. – В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977б, с. 131–148.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Карпова Н.С. Характеристика микробиологических и гидрологических процессов в Рыбинском водохранилище в 1974 г. – В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Рыбинск, 1977в, с. 149–162.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. – В кн.: Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979, с. 5–20.
- Лазумов А.С. Методы микробиологических исследований воды. М., ВОДГЕО, 1947, 60 с.

- Р о м а н е н к о В.И. Зависимость между количеством потребляемых гетеротрофными бактериями O_2 и CO_2 . - ДАН СССР, 1964, т. 167, № 1, с. 178-179.
- Р о м а н е н к о В.И. Сравнение кислородного и радиуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 54-60.
- Р о м а н е н к о В.И. Величина суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью C^{14} . - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 5, с. 18-22.
- Р о м а н е н к о В.И. Использование гетеротрофной ассимиляции CO_2 в микробиологических исследованиях. - Изв. АН СССР сер. биол., 1971, № 4, с. 565-572.
- Р о м а н е н к о В.И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 19, с. 15-18.
- Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Практическое руководство. Л., 1974.
- С о р о к и н Ю.И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами. - Ж. общ. биол., 1961, т. 22, № 4, с. 265-272.

ГРИБЫ РОДА *Saprolegnia* (PHYCOMYCETES)

Грибы рода *Saprolegnia* постоянно присутствуют в пресных водоемах, торфяниках, пойменной и заболоченной почвах, где развиваются на отмерших растительных и животных субстратах. Некоторые его представители (*S. diclina*, *S. ferax*, *S. parasitica*) являются факультативно биотрофными формами и соответственно этому поражают рыб, нематод, личинок насекомых, икру земноводных и рыб. *Saprolegnia* обладают разнообразной ферментативной способностью (протеиназная, хитиназная и др.), обычно обильно спороносят, быстро развиваются и образуют большое количество биомассы, в связи с чем играют важную роль в природе. Особенно велика их роль в биологических процессах, протекающих в пресных водоемах (продуктивность, минерализация органических веществ, самоочищение, формирование качества воды, регуляция численности насекомых и т.д.).

Несмотря на широкое распространение и большое практическое значение грибов рода *Saprolegnia*, вопросам его систематики уделено неоправданно мало работ (Coker, 1923; Cejp, 1959; Seymour, 1970; Милько, 1979). Последняя из них, хотя и является наиболее полной по видовому составу, но ограничивается только характеристикой рода, ключом для определения видов и их синонимами, поэтому существуют трудности с идентификацией видов этого рода.

Настоящая работа представляет собой полный определитель рода *Saprolegnia*. Она основана на критическом анализе первоисточников и результатах изучения морфолого-биологических особенностей около 900 культур. Последние были выделены из воды, торфа и почвы в различных пунктах СССР, а также получены из коллекций Великобритании — Commonwealth Mycological Institute (CMI), University of Reading (UR).

Nees, Nova Acta acad. Leop.-Carol., 1823, 11 : 513; Seymour, the genus *Saprolegnia*, 1970 : 19. Syn.: *Diplanes* Leitgeb, Bot. Z., 1868, 26 : 503; - *Isoachlya* Kauffman, Amer. J. Bot., 1921, 8 : 231; - *Cladolegnia* Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 211; - *Scoliolegnia* Dick, Bot. J. Linn. Soc., 1969, 62 : 255.

Колонии неокрашенные, войлочные или тяжевидно-войлочные, 0,2-0,7 см высотой, быстро- или сравнительно быстрорастущие, обычно жесткие на разрыв. Гифы нитевидные и (или только) нитевидно-цилиндрические, разветвленные (чаще слабо), без поперечных перегородок, нередко быстро лишаются содержимого. Геммы от шаровидной до булавовидной или неправильной формы, с коричневатобледно-оливковым мелкозернистым содержимым, гладкие, без пор; верхушечные, реже промежуточные или боковые, в последнем случае они на ножке; одиночные или собраны в короткие цепочки, прорастают вегетативно или функционируют как зооспорангии или оогонии; развиваются с различной интенсивностью. Зооспорангии цилиндрические, булавовидно-цилиндрические, верхушечные, частично боковые, обычно прямые и с верхушечной выводной порой, чаще многочисленны; первичные развиваются из верхушки гиф, вторичные и последующие внутренней пролиферацией, реже (при старении культуры) ветвлением в симподиальной последовательности, чаще неправильно. Зооспоры диморфные, моно-, ди- или полипланетичные (инцистируются одно-, дву- или многократно); первичные - грушевидные, с двумя верхушечными жгутиками, выходят из зооспорангия в виде струи и отплывают (удаляются) поодиночке, после чего инцистируются (лишаются жгутиков, приобретают шаровидную форму и более толстую оболочку); вторичные - бобовидные, с двумя боковыми жгутиками, выходят по одной из инцистированной, прорастают вегетативно или снова инцистируются. Иногда (во вторичных и последующих зооспорангиях) зооспоры ведут себя по диктиоидному, аклиоидному и (или) апланоидному типу. Оогонии от шаровидной до грушевидной или (промежуточные) эллиптически-цилиндрической формы, боковые, на ножке, реже верхушечные и (или) промежуточные; чаще одиночные, гладкие, реже с бородавчатыми, коническими или пальцеобразными выступами, с порами (до 14 мкм в диаметре) или без них, иногда абортивные (без ооспор или они несозревшие); развиваются с различной интенсивностью. Ножки оогониев прямые или изогнутые, чаще дуговидно, до 250 мкм длиной, одиночные, простые. Ооспоры шаровидные, эллиптически- или неправильно-шаровидные, центричные, эксцентричные или субэксцентричные; с толстой оболочкой и коричневатосветло-оливковым содержимым, по одной или несколько в оогонии и обычно не заполняют полость последнего, иногда не созревают; прорастают вегетативно или фруктифицируют (короткой гифой, заканчивающейся зооспорангием). Антеридии

сосисковидные, грушевидные или короткобулавовидные, с более или менее выраженными присосками, развивающие оплодотворяющие трубки; по одному или несколько у оогония, на веточках, реже гипогинные (представлены верхней клеткой ножки оогония); имеются у большинства видов. Веточки антеридиев нитевидные, чаще разветвленные и извилистые, моно- или диклинные, реже андрогинные и тогда они короткие. Гомоталличные. Мезофильные или термотолерантные. Олигогалинные.

Тип. *S. ferax* (Gruith.) Thuret.

Распространены в пресных водоемах, устьях рек с соленостью воды до 50/00, торфяниках, пойменных и заболоченных почвах. Сапрофиты на субстратах животного и растительного происхождения или факультативные биотрофы, поражающие рыб, нематод, личинок насекомых, икру земноводных и рыб.

Грибы рода *Saprolegnia* хорошо развиваются на большинстве органических агаровых средах. Однако на них они обычно не споруют; иногда образуют только геммы и (или) абортивные оогонии. Нормальное развитие спороношения (половое и бесполое) у этих грибов достигается выращиванием их на блоках агаровой среды или на прокипяченных семенах конопли, льна, помещенных в чашки Петри, содержащие стерильную воду, налитую слоем 0.2–0.4 см. При этом лучше брать прудовую или речную воду, и в каждую чашку следует помещать по 3–5 семян или блоков агаровой среды.

Ключ для определения видов

- 1а. Оогонии в массе гладкие, часто с порами; ооспоры по 1–40 в оогонии 4а.
- 1б. Оогонии с выступами, без пор; ооспоры чаще по 1–3 в оогонии 2а.
- 2а. Оогонии с многочисленными, обычно однородными выступами; антеридии имеются, хотя бы у небольшого числа оогониев; ооспоры обычно созревают 3а.
- 2б. Оогонии чаще с немногочисленными неоднородными (бородчатые, конические, пальцеобразные) выступами; антеридии отсутствуют; ооспоры часто не созревают (оогонии абортивные) *S. blelhamensis* (с. 39).
- 3а. Ооспоры по 1–3–(5) в оогонии, обычно субэцентричные, до 35–(45) мкм в диаметре; зооспорангии немногочисленные и развиваются редко *S. asterophora* (с. 37).
- 3б. Ооспоры по 1–(2) в оогонии, обычно субэксцентричные, до 40–(50) мкм в диаметре; зооспорангии многочисленные *S. subéccentrica* (с. 39).
- 4а(1а). Антеридии имеются у всех или у большинства оогониев 5а.

- 4б. Антеридии отсутствуют, а если имеются, то у небольшого числа оогониев 20а.
- 5а. Антеридии гипогинные 6а.
- 5б. Антеридии на веточках 7а.
- 6а. Оогонии довольно однородные – шаровидные, обратного-шевидные; ооспоры обычно до 20 мкм в диаметре и по 5–10 в оогонии S. hypogyna (с. 40).
- 6б. Оогонии неоднородные – от шаровидной до цилиндрической или неправильной формы; ооспоры превышают 20 мкм в диаметре, по 1–40 в оогонии S. irregularis (с. 40).
- 7а. Ооспоры эксцентричные 8а.
- 7б. Ооспоры центричные и (или) субцентричные 10а.
- 8а. Ооспоры по 1–(3) в оогонии, превышают 35 мкм в диаметре S. luxurians (с. 41).
- 8б. Ооспоры по (1)–2–3 в оогонии, не превышают 35 мкм в диаметре 9а.
- 9а. Ооспоры 16–27 мкм в диаметре; веточки антеридиев чаще моноклинные; зооспоры одинаковых размеров, не превышают 15 мкм в диаметре S. richteri (с. 41).
- 9б. Ооспоры 20–30–(35) мкм в диаметре; веточки антеридиев чаще диклинные; зооспоры различные по размерам, превышают 20 мкм в диаметре S. anisospora (с. 42).
- 10а. Ооспоры обычно по 1–2 в оогонии 11а.
- 10б. Ооспоры в большем числе в оогонии 12а.
- 11а. Гифы нитевидные, до 20 мкм в диаметре; веточки антеридиев андрогинные S. subterranea (с. 42).
- 11б. Гифы нитевидно-цилиндрические, превышают 25 мкм в диаметре; веточки антеридиев чаще моноклинные S. megasperma (с. 43).
- 12а. Боковые оогонии на очень короткой ножке, из-за чего они кажутся сидячими или почти сидячими 13а.
- 12б. Боковые оогонии на длинной ножке (превышает 50 мкм длины) 14а.
- 13а. Ооспоры не превышают 28 мкм в диаметре; веточки антеридиев чаще диклинные S. turfosa (с. 44).
- 13б. Ооспоры превышают 30 мкм в диаметре; веточки антеридиев чаще моноклинные S. uliginosa (с. 44).
- 14а. Веточки антеридиев обычно диклинные; антеридии по 3–7 у оогония; ооспоры чаще субцентричные 15а.
- 14б. Веточки антеридиев обычно андрогинные и (или) моноклинные, по 1–3 у оогония; ооспоры чаще центричные... 17а.
- 15а. Оогонии развиваются очень редко и обычно при старении культуры; ооспоры субцентричные; геммы многочисленные S. parasitica (с. 46).
- 15б. Оогонии развиваются обычно постоянно, во всяком случае у свежевыведенных культур; ооспоры центричные или субцентричные; геммы образуются с различной интенсивностью 16а.

- 16а. Ооспоры чаще центричные; оогонии обычно без выраженных пор S. diclina (с. 46).
- 16б. Ооспоры субцентричные; оогонии с выраженными порами S. australis (с. 47).
- 17а. Гифы и (или) веточки антеридиев со стерильными короткоразветвленными, обычно изогнутыми шиповидными ответвлениями, собранными часто в пучки S. glomerata (с. 47).
- 17б. Гифы и веточки антеридиев без указанных ответвлений... 18а.
- 18а. Ооспоры не превышают 30 мкм в диаметре; ножка оогониев часто изогнута в виде рыхлой спирали S. furcata (с. 48).
- 18б. Ооспоры превышают 30 мкм в диаметре; ножка оогониев прямая или только слегка дуговидно изогнутая ... 19а.
- 19а. Оогонии с выраженными порами; ооспоры чаще центричные S. litoralis (с. 48).
- 19б. Оогонии без пор или они слабо выражены; ооспоры чаще субцентричные S. terrestris (с. 49).
- 20а(4б). Ооспоры эксцентричные S. eccentrica (с. 54).
- 20б. Ооспоры центричные и (или) субцентричные 21а.
- 21а. Оогонии часто расположены в цепочке гемм, сидячие ... S. torulosa (с. 50).
- 21б. Оогонии одиночные, на ножке 22а.
- 22а. Ооспоры по 1-2 в оогонии; антеридии отсутствуют S. unispора (с. 53).
- 22б. Ооспоры в большем числе в оогонии; антеридии имеются, хотя бы у небольшого числа оогониев S. ferax (с. 51).

S. asterophora de By., Jahrb. wiss. Bot., 1860, 2 : 189 (рис. 1). Syn.: *Cladolegnia asterophora* de By.) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 215; - *Scoliolegnia asterophora* (de By.) Dick, Bot. J. Linn. Soc., 1969, 62 : 257.

Гифы до 30-(40) мкм в диаметре, иногда с короткими сосисковидными боковыми ответвлениями. Геммы от обратногрушевидной до неправильной формы, обычно одиночные и верхушечные; образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 500-(800) x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также и в симподиальной последовательности; чаще немногочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии обычно шаровидные, 30-50-(70) мкм в диаметре, густо усеяны бородавчатыми выступами, без пор, в массе боковые, на ножке; развиваются с различной интенсивностью. Ножка оогониев различной длины, прямая. Ооспоры шаровидные, эллиптически-шаровидные, (20)-28-35-(45) мкм в диаметре, субцентричные, иногда также и субэксцентричные, по 1-2-(6) в оогонии; нередко развиваются партеногенетически. Антеридии



Рис. 1. *S. asterophora* de By. - оогонии и антеридии на андрогинной (а) и диклиной веточках (б), 400 х.

Рис. 2. *S. blelhamensis* (Dick) Milko.

а - abortивный оогоний, 450 х, б - нормальные оогонии, 300 х.

Рис. 3. *S. anisospora* de By. - оогоний и антеридии, 350 х.

Рис. 4. *S. megasperma* Coker - оогонии, 200 х.

сосисковидные, по 1-3-(5) у оогония, на веточках, имеются у большинства оогониев. Веточки антеридиев андрогинные, частично также моно- и диклинные.

Изучены культуры MWD - 291a, полученная из Великобритании (UR) под названием *Scoliolegnia asterophora*, ВКМФ-2080 и 3125, выделенные из рек Днепра и Днестра.

Европа, Япония, США; кислые почвы, торфяники, пресные водоемы; чаще ацидофильные; сапрофит.

S. subeccentrica (Dick) Milko, Милько, Микол. и фитопатол., 1979, 13 : 290. Syn.: *Scoliolegnia subeccentrica* Dick., Bot. J. Linn. Soc., 1969, 62 : 257.

Зооспорангии чаще многочисленны. Ооспоры субэксцентричные, по 1-(2) в оогонии. Антеридии имеются у небольшого числа оогониев. Веточки антеридиев андрогинные. В остальном как и предыдущий вид.

Изучена культура MWD-292a, полученная из Великобритании (UR) как типовая *Scoliolegnia subeccentrica*.

Великобритания; почва, загрязненные пресные водоемы; сапрофит.

S. blelhamensis (Dick) Milko, Милько, Микол. и фитопатол., 1979, 13 : 290 (рис. 2). Syn.: *Scoliolegnia blelhamensis* Dick, Bot. J. Linn. Soc., 1969, 62 : 256; - *Saprolegnia asterophora* de By. sensu Dick (p.p.), J. Gen. Microbiol., 1966, 42 : 257.

Гифы до 60 мкм в диаметре. Геммы от шаровидной или обратно-грушевидной до неправильной формы, одиночные, верхушечные и боковые, чаще с несколькими бородавчатыми или тупоконическими выступами или пальцевидными выростами; способны развиваться в оогонии, образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 200-(300) x 60 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также и в неправильно симподиальной последовательности; чаще немногочисленные и развиваются редко. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, частично и по апланоидному. Оогонии в массе шаровидные или неправильно шаровидные, (25)-30-55-(80) мкм в диаметре, с несколькими или многочисленными, густорасположенными бородавчатыми, коническими или пальцевидными выростами; без пор, в массе верхушечные или боковые, в последнем случае они на ножке; развиваются с различной интенсивностью; нередко абортивные и тогда морфологически не отличаются от гемм. Ножка оогониев чаще длинная и изогнута червеобразно или в виде спирали, образуя 1-3 завитка. Ооспоры шаровидные, неправильно шаровидные, (20)-25-35-(40) мкм в диаметре, субэксцентричные, иногда и субцентричные, по 1-3-(8) в оогонии; развиваются партеногенетически. Антеридии неизвестны.

Изучено 6 культур (ВКМФ-2052, ВКМФ-2065 и др.), выделенные из воды р. Волги, и MWD-293a, полученная из Великобритании (UR) как типовая *Scoliolegnia blehamensis*.

Великобритания, СССР; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. hypogyna (Pringsh.) de By., Bot. Z., 1883, 41 : 56. Syn.: *S. ferax* (Gruith.) Thuret var. *hypogyna* Pringsh., Jahrb. wiss. Bot., 1873, 9 : 198; - *S. hypogyna* (Pringsh.) de By. var. I-V Maur., Flora, 1894, 79 : 126-132; - *S. intermedia* Maur., Jahrb. wiss. Bot., 1896, 29 : 97; - *S. hypogyna* (Pringsh.) de By. var. *coregoni* Maur., Mitt. Deutsch. Fischer.-Ver., 1899, 7 : 55.

Гифы до 30-(40) мкм в диаметре. Геммы чаще обратногрушевидные, верхушечные и одиночные; способны развиваться в зооспорангии, образуются спорадически и с различной интенсивностью. Зооспорангии до 450 x 60 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также в симподиальной последовательности, обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии обратногрушевидные, (30)-60-80-(100) мкм в диаметре, гладкие, без пор, в массе боковые, на ножке. Ножка оогониев прямая или слегка изогнутая. Ооспоры шаровидные, 18-25-(40) мкм в диаметре, центричные, по (1)-5-10-(20) в оогонии, иногда развиваются партеногенетически и тогда не все они созревают. Антеридии гипогинные.

Изучены культуры MWD-206a, полученная из Великобритании (UR), и 2735, выделенная из р. Днепра.

Европа, США; почвы, пресные водоемы; сапрофит.

По данным ряда авторов (Kauffman, 1908; Maurizio, l.c.; Дудка, Логвиненко, 1968), антеридии иногда также на андрогинных или диклиных веточках.

S. irregularis Johnson et Seymour, Svensk. Bot. Tidskr., 1975, 69 : 90.

Гифы тонкие. Геммы от цилиндрической до неправильной формы, часто с лопацевидными выступами или собраны в короткие цепочки, многочисленные. Зооспорангии 60-380 x 17-35 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также в симподиальной последовательности. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии различные по форме и размерам - от шаровидной до цилиндрической или неправильной формы, (50)-90-160 x (20)-60-140 мкм, нередко с тупоконическими выступами или они неправильной формы; верхушечные и промежуточные, с выраженными порами. Ооспоры шаровидные, эллиптически-шаровидные, (18)-23-27-(33) мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по 1-40 в оогонии, часто развиваются партеногене-

тически, и тогда не все они созревают. Антеридии гипогинные, имеются не у всех оогониев (Johnson, Seymour, l.c.).

Исландия; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. luxurians (Bhargava et Sirvastava) Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 55. Syn.: *Isoachlya luxurians* Bhargava et Sirvastava, Trans. Brit. mycol. soc., 1966, 49 : 269.

Гифы до 52 мкм в диаметре. Геммы чаще неправильной формы и верхушечные, образуются спорадически и с различной интенсивностью; способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 900 x 60 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, реже также и в симподиальной последовательности, многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии обычно шаровидные, обратнотрушевидные, 40-60-(74) мкм в диаметре, гладкие, реже с несколькими сосочковидными выступами; с порами или без них, боковые, на ножке, иногда также верхушечные и промежуточные. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая. Ооспоры обычно шаровидные, (24)-35-38-(55) мкм в диаметре, эксцентричные, по 1-(3) в оогонии. Антеридии короткобулавовидные, по 2-5 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, андрогинные, частично и диклинные (Bhargava, Sirvastava, l.c.; Seymour, l.c.).

Индия; пресные водоемы; сапрофит.

S. richteri Richter ex Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 53. Syn.: *Isoachlya terrestris* Richter, Flora, 1937, 131 : 242; - *Cladolegnia terrestris* (Richter) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 216.

Гифы 18-30-(48) мкм в диаметре, часто изогнутые в виде рыхлой спирали и с короткими шиповидными ответвлениями. Геммы немногочисленные, образуются редко. Зооспорангии до 500-(600) x x 20-40 мкм, с шероховатой или мелкоточечной оболочкой, возобновляются внутренней пролиферацией, часто также и в симподиальной последовательности. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии шаровидные, частично и обратнотрушевидные или неправильной формы, 30-50 мкм в диаметре, гладкие, реже с несколькими неправильными выступами, до 12 мкм длиной, без пор; боковые, на ножке, иногда также верхушечные или промежуточные. Ножка оогониев различной длины, чаще прямая. Ооспоры шаровидные, эллиптически-шаровидные, 15-28-(30) мкм в диаметре, эксцентричные, по (1)-2-3-(5) в оогонии, нередко развиваются партеногенетически. Антеридии короткобулавовидные, по 1-3 у оогонии, на веточках, имеются не у всех оогониев. Веточки антеридиев различной длины, моноклинные, реже диклинные.

Изучена культура 25431, выделенная из заболоченной почвы в СССР (УССР).

ФРГ, ГДР, СССР; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. anisospora de By., Bot. Z., 1888, 46 : 619 (рис. 3). Syn.: *Isoachlya anisospora* (de By.) Coker et Matthews, North Amer. fl., 1937, 2 : 26.

Гифы до 40 мкм в диаметре. Геммы чаще обратногрушевидные и собраны в короткие цепочки, способны развиваться в зооспорангии; образуются с различной интенсивностью. Зооспорангии до 200 x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, нередко и в симподиальной последовательности; многочисленные. Зооспоры ведут себя по сапролегнивому типу, частично и по диктиоидному, неоднородные: крупные — 25–33 x 10–12 мкм, мелкие — 11–14 x 8–11 мкм, промежуточные — 20–24 x 10–13 мкм, образуются чаще в разных зооспорангиях. Оогонии шаровидные, обратногрушевидные, частично и эллиптически-цилиндрические, 35–75–(90) мкм в диаметре, гладкие, обычно без пор, и боковые, на ножках, многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая. Ооспоры шаровидные, (15)–20–30–(35) мкм в диаметре, эксцентричные, по (1)–4–8–(20) в оогонии. Антеридии короткобулавовидные, по (1)–2–5 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, иногда также моноклинные и андрогинные, иногда закручены вокруг ножки оогония в виде рыхлой спирали.

Изучена культура ВКМФ-2077 (–MWD 201a), полученная из Великобритании (UR).

Европа, Австралия, Южная Африка, Япония, США; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит.

S. subterranea (Disssm.) Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 59. Syn.: *Pythiopsis intermedia* Coker et Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1925, 41 : 157; – *Isoachlya subterranea* Disssm., Beih. Bot. Cent., 1931, 48 : 110; – *I. itoana* Nagai, J. fac. agr. Hokkaido imp. Univ., 1931, 32 : 11; – *I. glomerata* Richter, Flora, 1937, 131 : 241; – *I. intermedia* (Coker et Harvey) Coker et Matthews, North Amer. fl., 1937, 2 : 27; – *Cladolegnia itoana* (Nagai) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 213; – *C. subterranea* (Disssm.) Johannes, ib.: 213; – *C. glomerata* (Richter) Johannes, ib. : 214; – *C. intermedia* (Coker et Harvey) Johannes, ib.: 214.

Гифы 10–20 мкм в диаметре. Геммы различной формы, но чаще шаровидные и обратногрушевидные; верхушечные, промежуточные, одиночные или собраны в короткие цепочки, способны развиваться в зооспорангии; образуются с различной интенсивностью. Зооспо-

рангии до 500–(600) x 60–(80) мкм, часто изогнутые, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда и в симподиальной последовательности, многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, реже по диктиоидному. Оогонии шаровидные, обратнотрушевидные, нередко и эллиптически-цилиндрические, (20)–40–50–(60) мкм в диаметре, обычно гладкие, с порами или без них; боковые, на ножке, частично также верхушечные и промежуточные, многочисленные. Ножки оогониев различной длины, чаще прямые и простые, нередко скученно расположены на гифах. Ооспоры шаровидные или неправильно шаровидные, (20)–30–40–(46) мкм в диаметре, центричные, субцентричные, по 1–2–(4) в оогонии; иногда развиваются партеногенетически. Антеридии короткобулавовидные, по 1–3–(5) у оогония, на веточках, имеются не у всех оогониев. Веточки антеридиев андрогинные, реже моно- или диклинные.

Изучена культура MWD-253a, полученная из Великобритании (UR) под названием *I. subterranea*.

США, Великобритания, ФРГ, Япония; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. subterranea очень близкий к *S. unispора*, от которого отличается наличием антеридиев. Однако они имеются не у всех оогониев. Это указывает на то, что *S. subterranea* правильнее было бы установить разновидностью вида *S. unispора*. Однако данный вопрос может быть решен после сравнительного изучения большего числа культур.

S. megasperma Coker, *The Saprolegniaceae*, 1923 : 56 (рис. 4).

Гифы до 40 мкм в диаметре. Геммы от обратнотрушевидной до неправильной формы, в массе верхушечные и одиночные, чаще многочисленные, способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 450 x 70 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, частично и в симподиальной последовательности; образуются с различной интенсивностью. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по диктиоидному и аплаоидному. Оогонии шаровидные, обратнотрушевидные, (35)–40–60–(80) мкм в диаметре, гладкие, реже с одним или несколькими крупными бородавчатыми выступами; с порами или без них, в массе боковые, на ножке, многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая или извилистая. Ооспоры шаровидные, (25)–30–40–(50) мкм в диаметре, субцентричные, центричные, по 1–2–(6) в оогонии; иногда развиваются партеногенетически. Антеридии булавовидные, по 1–3 у оогонии, на веточках; имеются у большинства оогониев. Веточки антеридиев моноклинные, иногда также диклинные и андрогинные.

Изучена культура MWD-208a, полученная из Великобритании (UR).

США, Австралия, Великобритания, Япония, СССР; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. turfosa (Minden) Gaum., Bot. Not., 1918 (1919): 154. Syn.: *S. paradoxa* Peters., Bot. Tidskr., 1909, 29 : 379 (non *S. paradoxa* Maur.); - *S. monoica* Pringsh. var. *turfosa* Minden, Kryptogamenfl. Mark Brandenburg, 1912, 5 : 516; - *Aplanes turfosa* (Minden) Coker, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1927, 42 : 216; - *A. Ozeensis* Kobayasi, J. Jap. bot., 1952, 27 : 181.

Гифы до 30-(40) мкм в диаметре. Геммы чаще верхушечные и от цилиндрической до обратногрушевидной формы, образуются спорадически, немногочисленные. Зооспорангии до 600 x 35-(50) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, развиваются с различной интенсивностью. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии шаровидные, обратногрушевидные, частично и эллиптически-цилиндрические, (20)-30-100-(125) мкм в диаметре, обычно гладкие и с порами; боковые, на ножках, иногда также верхушечные и (или) промежуточные; чаще многочисленные. Ножка оогониев короткая, из-за чего оогонии кажутся сидячими или почти сидячими; прямая. Ооспоры шаровидные, реже и эллиптически-шаровидные, (20)-25-28-(30) мкм в диаметре, центричные, по (1)-6-15-(20) в оогонии. Антеридии сосисковидные или булабовидные, по 1-2-(3) у оогонии, на веточках. Веточки антеридиев различной длины, андрогинные, иногда и моноклинные (Minden, l.c.; Gäumann, l.c.; Seymour, l.c.).

Европа, Япония, США; кислые почвы, торфяники, пресные водоемы, чаще ацеофильные; сапрофит.

S. uliginosa Johannes, Arch. Mikrobiol., 1950, 14 : 594.

Гифы до 40 мкм в диаметре, часто извилистые. Геммы различной формы, обычно немногочисленные. Зооспорангии до 250 x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, чаще многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии в массе шаровидные или обратногрушевидные, (40)-60-70 мкм в диаметре, гладкие, без пор, с толстой оболочкой; верхушечные и боковые, на ножке, развиваются с различной интенсивностью. Ножка оогониев короткая, из-за чего оогонии кажутся сидячими или почти сидячими. Ооспоры шаровидные, 30-35 мкм в диаметре, центричные, нередко и субцентричные, по (3)-5-7-(10) в оогонии. Антеридии короткобулабовидные или сосисковидные, на веточках. Веточки антеридиев моноклинные, частично и диклинные (Johannes, l.c.; Seymour, 1970).

ФРГ, Исландия, США, Япония; почва, пресные водоемы; сапрофит.

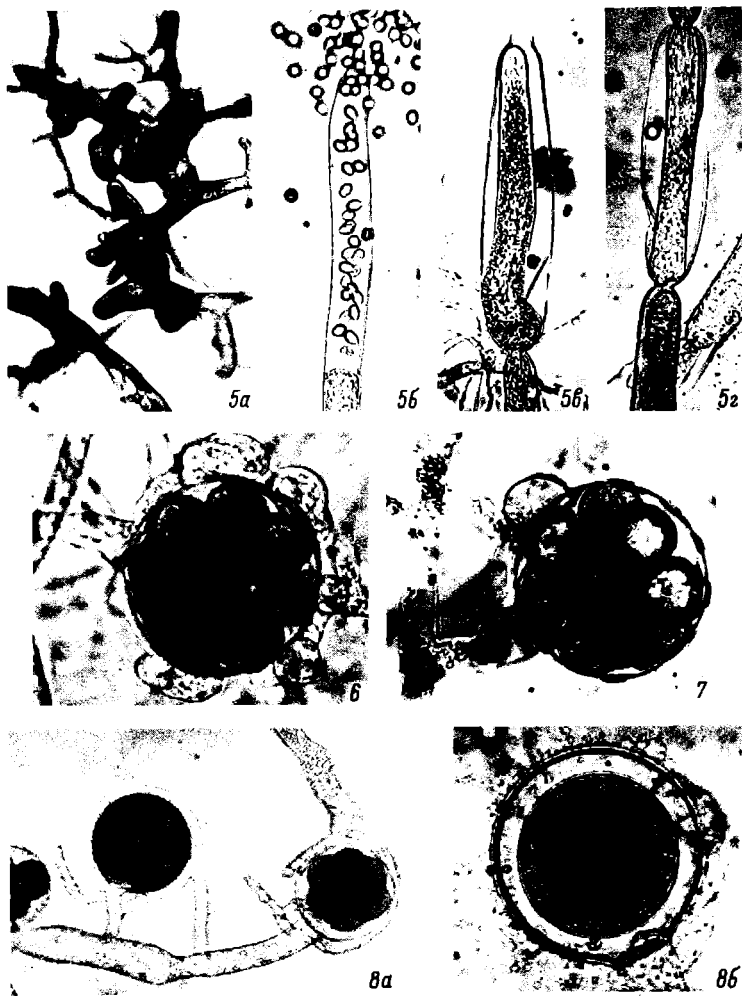


Рис. 5. *S. parasitica* Coker.

а - геммы, 300 х, б - выход зооспор из зооспорангия, 400 х, в, г - различные стадии пролиферации зооспорангия, 400 х.

Рис. 6. *S. diclina* Hymphrey - оогоний с антеридиями на диклиной веточке, 450 х.

Рис. 7. *S. litoralis* Coker - оогоний с антеридием на моно-клиной веточке, 400 х.

Рис. 8. *S. terrestris* Cookson ex Seymour.

а - оогонии с антеридиями на андрогинной, моно- и диклиной веточках, 250 х, б - оогоний с одной ооспорой, 450 х.

S. parasitica Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 27 (рис. 5).

Syn.: *Isoachlya parasitica* (Coker) Nagai, J. fac. agr. Hokkaido imp. Univ., 1931, 32 : 12; - *Saprolegnia parasitica* Coker var. *kochhari* Chaudhuri et Kochhar, Proc. Indian Acad. Sci., 1935, 2 : 139.

Гифы до 80 мкм в диаметре. Геммы от обратногрушевидной до неправильной формы, в последнем случае они часто короткораздвоенные, многочисленные; способны развиваться в оогонии или зооспорангии. Зооспорангии до 600-(1000) x 50-(70) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также в неправильно симподиальной последовательности; обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда и по апланоидному. Оогонии чаще обратногрушевидные, 50-100-(150) мкм в диаметре, гладкие, без пор, в массе боковые, на ножке; образуются редко и обычно при старении культуры. Ножка оогониев различной длины, прямая. Ооспоры шаровидные, (15)-18-25-(30) мкм в диаметре, субцентричные, по (1)-6-18-(25) в оогонии. Антеридии сосисковидные, по (1)-2-5-(7) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично и андрогинные.

Изучено более 100 культур (ВКМФ-945, ВКМФ-1802 и др.), выделенных из почвы, торфа, воды, рыб, водных беспозвоночных и других субстратов животного происхождения.

Распространен повсеместно; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит или паразит на водных насекомых, нематодах, рыбах, икре рыб и земноводных.

S. diclina Humphrey, Trans. Amer. Phil. Soc., 1893?, 17 : 109 (рис. 6). Syn.: *S. dioica* de By., Bot. Z., 1883, 41 : 56 (non *S. dioica* Pringsh. vel. al. autor); - *S. crustosa* Maur. var. I-III Maur., Mitt. Deutsch. Fischer-Ver., 1899, 7 : 52-54; - *S. stagnalis* Tiesenhaus., Arch. Hydrobiol. Planktonkund., 1912, 7 : 276; - *S. kauffmaniana* Pieters, Bot. Gaz., 1915, 60; - *S. delica* Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 30; - *S. pseudocrustosa* Lund., Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift., 1934, 9 : 9; - *Isoachlya anisospora* Kauffman var. *indica* Saksena et Bhargava, Curr. Sci., 1944, 13 : 79; - *Cladolegnia stagnalis* (Tiesenhaus.) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 212; - *Saprolegnia diclina* Humphrey var. *numerosa* Cejp., Fl. CSR. Oomycetes, 1959, 1 : 219; - *S. crustosa* Maur. var. *similis* Cejp., ib. : 224; - *S. crustosa* Maur. var. *punctulata* Cejp., ib. : 225.

Гифы до 60 мкм в диаметре. Геммы чаще обратногрушевидные, одиночные или собраны в короткие цепочки, образуются с различной интенсивностью, способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии

до 400–(500) x 60 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, нередко и в симподиальной последовательности; обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии в массе обратногрушевидные, шаровидные, (30)–50–80–(120) мкм в диаметре, гладкие, без пор (имеются только в местах прикрепления присосок антеридия), чаще боковые, на ножке; обычно многочисленные и развиваются при старении культуры. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая. Ооспоры шаровидные, (18)–22–26–(35) мкм в диаметре, центричные, иногда и субцентричные, по (1)–4–12–(26) в оогонии. Антеридии сосисковидные, по (1)–3–7 у оогония, на веточках. Веточки антеридиев диклинные, реже также моноклинные или андрогинные.

Изучено более 70 культур (ВКМФ–947, ВКМФ–1855 и др.), выделенных из почвы, торфа, воды, рыб, водных беспозвоночных и других субстратов животного происхождения.

Распространен повсеместно; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит или паразит на водных насекомых, нематодах, рыбах, икре рыб и земноводных.

S. australis Elliott, New Zealand J. Bot., 1968, 6 : 103.

Гифы до 35 мкм в диаметре. Геммы от обратногрушевидной до неправильной формы, обычно многочисленные. Зооспорангии до 600 x x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, частично и в симподиальной последовательности; развиваются обильно. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии обратногрушевидные, иногда и неправильно цилиндрические, 50–90–(110) мкм в диаметре, в массе боковые, на ножке; гладкие, с выраженными порами, многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая. Ооспоры шаровидные, (15)–22–28–(30) мкм в диаметре, субцентричные, по (1)–6–12–(20) в оогонии. Антеридии короткобулавовидные, обратногрушевидные, иногда и промежуточные, по 1–5 у оогония; на веточках. Веточки антеридиев диклинные, частично также моноклинные или андрогинные (Elliott, l.c.; Seymour, 1970; Padgett, 1976).

Новая Зеландия, США; пресные водоемы; сапрофит.

S. glomerata (Tiesenhous.) Lund, Kgl. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrift., 1934, 6 : 14. Syn.: *S. monoica* Pringsh. var. *glomerata* Tiesenhous., Arch. Hydrobiol., Planktonkung., 1912, 7 : 277.

Гифы до 40 мкм в диаметре, часто с густо расположенными короткоразветвленными боковыми шиповидными ответвлениями; нередко ко извилистые или изогнутые в виде рыхлой спирали. Геммы обыч-

но обратнотрушевидные и верхушечные, способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 220 x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, частично и по апланоидному. Оогонии шаровидные, обратнотрушевидные, иногда также эллиптически-цилиндрические, (35)–40–65–(90) мкм в диаметре, гладкие, с порами или без них; в массе боковые, на ножке, обычно многочисленные. Ножка оогониев различной длины, чаще изогнута крючковидно или извилистая. Ооспоры шаровидные, (20)–23–26–(30) мкм в диаметре, центричные, нередко и субцентричные, по 1–8–(20) в оогонии. Антеридии короткобулавовидные, по 1–3–(5) у оогония; на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, моноклинные, частично и диклинные, иногда с густо расположенными короткими стерильными ответвлениями (Tiesenhausen, l.c.; Seymour, 1970).

Западная Европа, США; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит.

S. burcata Maur., Mitt. Deutsch. Fischer.-Ver., 1899, 7 : 48. Syn.: *S. retorta* Horn., Ann. Mycol., 1904, 2 : 234.

Гифы до 45 мкм в диаметре. Геммы в массе обратнотрушевидные, верхушечные, одиночные, способны развиваться в зооспорангии или оогонии; чаще немногочисленные. Зооспорангии до 420 x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда и в симподальной последовательности, многочисленные или сравнительно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу. Оогонии обратнотрушевидные, частично также шаровидные, эллиптически-цилиндрические, (25)–35–50–(80) мкм в диаметре, гладкие, с порами или без них; обычно боковые, на ножке, многочисленные. Ножка оогониев различной длины, изогнута в виде рыхлой спирали, образуя 1–2 завитка, реже только извилистая. Ооспоры шаровидные, 20–22–(30) мкм в диаметре (по: Apinis, 1929, они 22–26–(28) мкм), центричные, иногда и субцентричные, по (1)–3–9–(15) в оогонии. Антеридии короткобулавовидные, по 1–2–(3) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, частично также моно- и диклинные (Maurizio, l.c.; Apinis, 1929; Seymour, l.c.).

Западная Европа, СССР, США; заболоченные почвы, торфяники, пресные водоемы; сапрофит.

S. litoralis Coker, The Saprolegniaceae, 1923 : 54 (рис. 7).

Гифы до 25–(30) мкм в диаметре. Геммы различной формы, но в массе обратнотрушевидные, обычно верхушечные, одиночные и многочисленные. Зооспорангии до 500–(650) x 50–(65) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, частично и в симподальной

последовательности, обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по алантоидному, диктоидному и (или) ахлиоидному. Оогонии в массе шаровидные, обратнотрушевидные, (40)–50–60–(80) мкм в диаметре, гладкие, реже с верхушечным сосочковидным выступом, обычно с выраженными порами; боковые, на ножке, нередко также и верхушечные или промежуточные, развиваются с различной интенсивностью. Ножка оогониев различной длины, чаще прямая и простая. Ооспоры шаровидные, неправильно шаровидные, (20)–30–35–(50) мкм в диаметре, центричные, по (1)–2–8–(15) в оогонии. Антеридии булабовидные, обратнотрушевидные, по 1–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, моноклинные, частично и диклинные.

Изучено 16 культур, из которых 15 выделены из воды рек Десны, Волги, Сев. Донца, а одна – ВКМФ 1813 (=СМІ 137393) – была получена из Великобритании (СМІ).

Европа, Сев. Америка, Индия; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. terrestris Cookson ex Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 37 (рис. 8). Syn.: *S. terrestris* Cookson, Proc. Roy. Soc. Victoria, 1937, 49 : 235 (sine diagnosi latina).

Гифы до 30–(40) мкм в диаметре. Геммы от обратнотрушевидной до неправильной формы, в последнем случае они часто короткоразветвленные; образуются с различной интенсивностью, способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 500–(600) x 50–(65) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, частично и в симподиальной последовательности; обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по ахлиоидному, апланоидному и диктоидному. Оогонии в массе обратнотрушевидные, (36)–50–80–(100) мкм в диаметре, гладкие, частично с несколькими сосочковидными или тупоконическими выступами, с порами или без них; боковые, на ножке, нередко также верхушечные и промежуточные, обычно многочисленные. Ножка оогониев прямая или крючковидно изогнутая (по: Elliott, 1968, она изогнута в виде спирального завитка); с поперечной перегородкой, выпуклой в полость оогония, или формирует короткую гифу, имитируя оплодотворяющую трубку гигогинного антеридия; различной длины. Ооспоры шаровидные, эллиптически-шаровидные, (20)–25–40–(50) мкм в диаметре, субцентричные, частично и центричные, по (1)–2–8–(12) в оогонии. Антеридии булабовидные, сосисковидные, по 1–3–(5) у оогония, на веточках. Веточки антеридиев андрогинные, иногда также моно- и диклинные.

Изучены культуры MWD-212a, полученная из Великобритании (UR), ВКМФ-2079 и 2973, выделенные из воды рек Волги и Днепра.

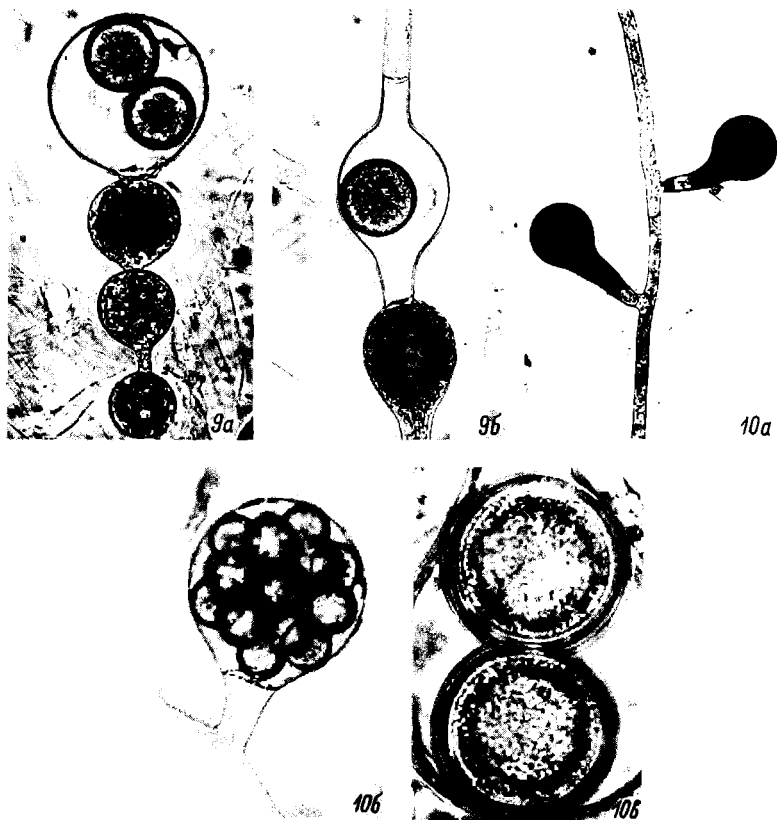


Рис. 9. *S. torulosa* de By.

а - цепочка гемм с оогонием на верхушке, 300 х, б - гемма и промежуточный оогоний, 300 х.

Рис. 10. *S. ferax* (Gruith.) Thuret.

а - развивающиеся оогонии, 300 х, б - созревший оогоний, 400 х, в - ооспоры, 800 х.

Австралия, Япония, Западная Европа, СССР; почва, пресные водоемы; сапрофит.

S. torulosa de By., Abhandl. Sensk. Naturforsch. Ges., 1881, 12 : 255 (рис. 9). Syn.: *S. monilifera* de By., Bot. Z., 1883, 41 : 56; - *S. rhaetica* Maur., Flora,

1894, 79:112; - *S. variabilis* Minden, Kryptogamenfl. Mark Brandenburg, 1912, 5 : 524; - *Isoachlya toruloides* Kauffman et Coker, Amer. J. Bot., 1921, 8 : 231; - *I. monilifera* (de By.) Kauffman, ib. : 231; - *I. torulosa* (de By.) Cejp var. *paucispora* Moreau, Bull. Soc. Mycol. Fr., 1948, 64 : 227; - *I. rhaetica* (Maur.) Cejp, Fl. CSR. Oomycetes, 1959, 1 : 201; - *I. torulosa* (de By.) Cejp, ib. : 205.

Гифы до 30-(40) мкм в диаметре. Геммы шаровидные, обратно-грушевидные, в массе верхушечные и собраны в короткие цепочки; многочисленные, способны развиваться в оогонии. Зооспорангии до 300-(400) x 40-(60) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, частично также в симпоидальной последовательности, развиваются спорадически, но чаще обильно. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по ахлиоидному и аплааноидному. Оогонии шаровидные, обратно-грушевидные, (35)-40-70-(100) мкм в диаметре, гладкие, с порами или без них; верхушечные, собраны в короткие цепочки или по 1-2 в цепочке гемм, нередко также одиночные и тогда они чаще боковые, на ножке; многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая. Ооспоры шаровидные, (20)-25-35-(40) мкм в диаметре, центричные, по 1-4-(12) в оогонии, развиваются обычно партеногетически и часто не созревают. Антеридии сосисковидные, на веточках, имеются у небольшого числа оогоний. Веточки антеридиев различной длины, диклинные, реже андрогинные.

Изучены культуры 3251, выделенная из воды р. Днестра, MWD-252a и MWD-254a, полученные из Великобритании (UR) под названием *S. (I.) monilifera* и *S. (I.) toruloides* соответственно.

Европа, Азия, Сев. Америка; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит.

S. ferax (Gruith.) Thuret, Ann. Sci. Nat. Bot., 1850, ser. 3, 14 : 214 (рис. 10). Syn.: *Conferva ferax* Gruith., Nova acta acad. Leop.-Carol., 1921, 10 : 445; - *Saprolegnia malluscorum* Nees, Nova acta acad. Leop.-Carol., 1823, 11 : 514; *Achlya prolifera* Pringsh, Nova acta acad. Leop.-Carol., 1851, 23 : 395 (non *A. prolifera* Nees); - *Saprolegnia monoica* Pringsh., Jahrb. wiss. Bot., 1858, 1 : 292; - *S. dioica* Pringsh., ib.: 1860, 2 : 206 (non *S. dioica* de By.); - *Achlya intermedia* Bail., Amtl. Ber. 35-Versamml. Deutsch. Naturf. Arzete, Königsberg, 1860 (1861) : 257; - *Diplanes saprolegnioides* Leitgeb, Jahrb. wiss. Bot., 1869, 7 : 385; - *Saprolegnia dioica* Pringsh. var. *racemosa* De la Rue, Bull. Soc. imp. Nat. Moscou, 1869, 42 : 469; - *S. dioica* Schroet., Jahrb.-bericht Schles. Ges. Vaterland. Cul-

tur, 1870, 47 : 143; - *Achlya ferax* (Gruith.) Duncan, Proc. Roy. Soc. London, 1876, 25 : 253; - *Saprolegnia thureti* de By., Abhandl. Sensk. Naturforsch. Ges., 1881, 12 : 326; - *S. mixta* de By., Bot. Z., 1883, 41 : 56; - *S. monoica* Pringsh. var. *montana* de By., ib. 1888, 46 : 617; - *S. divisa* Pringsh., in Sacc. Syll. Fung., 1888, 7 : 269; - *S. esocina* Maur., Jahrb. wiss. Bot., 1896, 29 : 82; - *S. heterandra* Maur., ib.: 87; - *S. bodanica* Maur., ib.: 107; - *S. paradoxa* Maur., Mitt. Deutsch. Fischer.-Ver., 1899, 7 : 46 (non *S. paradoxa* Peters.); - *S. floccosa* Maur., ib.: 50; - *S. semidioica* Pringsh. var. *vexans* Peters., Bot. Caz., 1915, 60 : 489; - *S. mixta* de By. var. *asplundii* Gaum., Bot. Not., 1918 (1919) : 155; - *S. lapponica* Gaum., ib.: 156; - *S. takugawana* Emoto, Bot. Mag., 1923, 37 : 15; - *S. ferax* (Gruith.) Thuret f. *mixta* (de By.) Farbes, Trans. Brit. Mycol. Soc., 1935, 19 : 221; - *S. invaderis* Davis et Lazar, Trans. Amer. Fish. Soc., 1940, 70 : 267; - *S. bernardensis* Harvey, J. Elisha Mitchell Sci. Soc., 1942, 58 : 22; - *S. monoica* Pringsh. var. *floccosa* (Maur.) Cejp, Fl. CSR. Oomycetes, 1959, 1 : 234; - *S. ferax* (Gruith.) Thuret var. *lapponica* (Gaum.) Cejp., ib.: 245; - *S. ferax* (Gruith.) Thuret var. *esocina* (Maur.) Cejp., ib.: 246; - *S. monoica* Pringsh. var. *acidamica* Suzuki, J. Jap. Bot., 1961, 36 : 234.

Гифы до 50 мкм в диаметре. Геммы в массе обратнотрушевидные или короткобулавовидные, верхушечные, одиночные или собранные в короткие цепочки, образуются спорадически и с различной интенсивностью; способны развиваться в зооспорангии или оогонии. Зооспорангии до 500-(650) x 50-(65) мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, иногда также в симподиальной последовательности; обычно многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегниному типу, иногда также по алантоидному, диктиоидному или ахлиоидному. Оогонии в массе обратнотрушевидные, (30)-50-100-(150) мкм в диаметре или до 200 мкм длиной, гладкие, с выраженными порами, чаще боковые, на ножке, многочисленные. Ножка оогониев различной длины, изогнута дуговидно или слегка крючковидно, реже прямая; с поперечной перегородкой, часто выпуклой в полость оогония, или формирует короткую гифу, иммитируя оплодотворяющую трубку гипогинного антеридия. Ооспоры шаровидные, (15)-20-27-(35) мкм в диаметре, центричные, нередко и субцентричные, по (1)-4-16-(28) в оогонии, развиваются чаще партеногенетически. Антеридии сосисковидные или короткобулавовидные, по (1)-2-5 у оогония, на веточках, имеются у небольшого числа оогоний (до 25%). Веточки антеридиев моноклинные или андрогинные, реже диклинные.

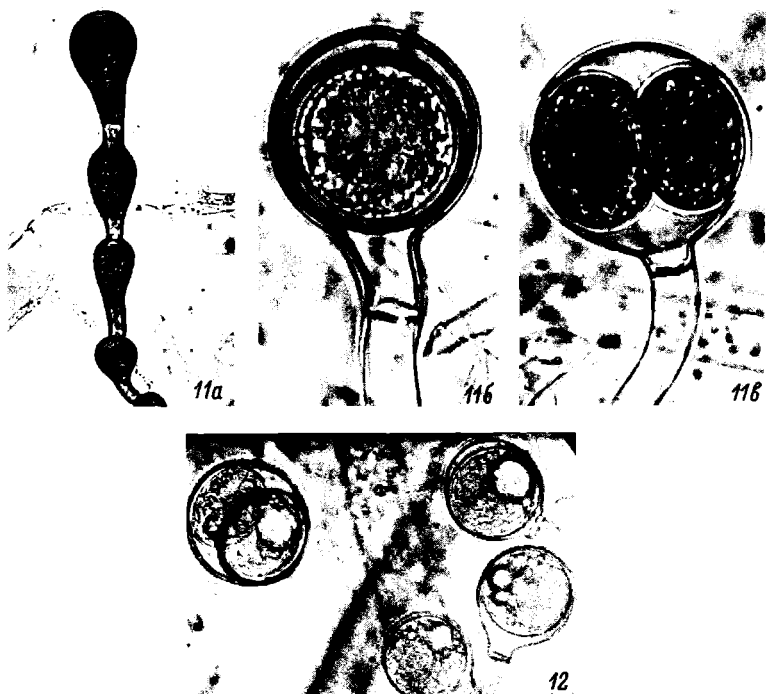


Рис. 11. *S. unispora* (Coker et Couch) Seymour.

а – цепочка гемм, 250 х, б, в – оогонии с одной (б) и двумя (в) ооспорами, 350 х.

Рис. 12. *S. eccentrica* (Coker) Seymour – оогонии, 250 х.

Изучено более 300 культур (ВКМФ-946, ВКМФ-1724 и др.), выделенные из торфа, заболоченной почвы, воды рек и прудов, из рыб, водных насекомых и гниющих растительных остатков; одна культура – MWD-209а (=ВКМФ-2078) – была получена из Великобритании (UR) под названием *S. mixta*.

Распространены повсеместно; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит или паразит на рыбах, водных насекомых, нематодах, икре рыб и земноводных.

S. unispora (Coker et Couch) Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 57 (рис. 11). Syn.: *Isoachlya unispora* Coker et Couch, in Coker, The *Saprolegnia*-

ceae, 1923 : 85; - *Cladolegnia unispora* (Coker et Couch) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 217.

Гифы до 36 мкм в диаметре. Геммы в массе обратногрушевидные и собраны в короткие цепочки, образуются с различной интенсивностью, способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 300 x 40 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, нередко и в симподиальной последовательности; чаще многочисленные. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по апляноидному или диктиоидному. Оогонии обычно шаровидные, обратногрушевидные, (25)–35–50–(65) мкм в диаметре, одиночные, гладкие, очень редко с 1–2 шиповидными или сосочковидными выступами, с порами или без них, в массе боковые, на ножке; многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая; с поперечной перегородкой, часто выпуклой в полость оогония, и одной или несколькими стерильными веточками в средней части. Ооспоры шаровидные, иногда также и эллиптически-шаровидные, (20)–25–35–(45) мкм в диаметре, центричные или субцентричные, по 1–2–(4) в оогонии; развиваются партеногенетически. Антеридии отсутствуют.

Изучено 8 культур, из которых MWD-256a была получена из Великобритании (UR) под названием *S. intermedia*, а 7 (ВКМФ-2058, ВКМФ-2059 и др.) выделены из воды рек Волги, Дуная, Сев. Донца.

Распространен повсеместно, но встречается нечасто; почва, торфяники, пресные водоемы; сапрофит.

S. eccentrica (Coker) Seymour, The genus *Saprolegnia*, 1970 : 53 (рис. 12). Syn.: *Isoachlya eccentrica* Coker, The *Saprolegniaceae*, 1923 : 87; - *Cladolegnia eccentrica* (Coker) Johannes, Repert. sp. nov. reg. veg., 1955 : 217.

Гифы до 50 мкм в диаметре. Геммы от обратногрушевидной до цилиндрической или неправильной формы, многочисленные; способны развиваться в зооспорангии. Зооспорангии до 400 x 45 мкм, возобновляются внутренней пролиферацией, нередко и в симподиальной последовательности; образуются спорадически, но чаще обильно. Зооспоры однородные, до 14 мкм в диаметре или в длину, ведут себя по сапролегнивому типу, иногда также по диктиоидному или апляноидному. Оогонии в массе обратногрушевидные, (20)–30–40–(45) мкм в диаметре, обычно гладкие, с порами или без них, чаще боковые, на ножке, и одиночные; многочисленные. Ножка оогониев различной длины, прямая или слегка дуговидно изогнутая, с поперечной перегородкой, часто выпуклой в полость оогония. Ооспоры шаровидные, иногда также и эллиптически-шаровидные, (15)–20–30–(35) мкм в диаметре или до 35 x 25 мкм, эксцентричные, по

1-2-(7) в oogонии; развиваются партеногенетически. Антеридии отсутствуют.

Изучены культуры MWD-251a, полученная из Великобритании (UR) под названием *I. eccentrica*, и 3424, 3753, 3762, выделенные из воды рек Десны, Днестра, Сев. Донца.

США, Центральная Европа, СССР, ЧССР, Япония; почва, пресные водоемы; сапрофит.

Название таксонов, сомнительных или исключенных
из рода *Saprolegnia*

S. minor Kutz., *S. xylophila* Kutz., Phycol. Gen., Leipzig, 1846 - nom. dubium et non *Saprolegniales* (? = *Entomophthorales*).

S. candida Kutz., *S. tenuis* Kutz., *S. saccata* Kutz., *S. libertiae* (Agardh) Kutz.)Syn.: *Leptomitius libertiae* Agardh), *S. algarum*. Leipzig. ? = *Leptomitius lacteus* (Roth) Agardh.

S. capitulifera Braun, Beitr. Erschein. Verjüng. Natur., Leipzig, 1851 : 201 - nom. dubium.

S. lactea (Roth) Braun, ib.: 287. - *Leptomitius lacteus*.

S. androgyna Archer, Quart. J. Micro. Sci., 1867, 7 : 123. = *Aplanes androgynus* (Archer) Humphrey.

S. dedaryi Walz., Bot. Z., 1870, 28 : 537. - non *Saprolegniales* (? = *Pythium*).

S. spiralis Cornu, Ann. Sci. Nat. Bot., 1872, ser. 5, 15 : 10. (Syn.: *Cladolegnia spiralis* (Cornu) Johannes). - nom. dubium.

S. siliqueformis Reinsch., Jahrb. wiss. Bot., 1878, 11 : 293. (Syn. *Gonapodya siliqueformis* (Reinsch.) Thaxter). ? = *Gonapodya prolifera* (Cornu) Fischer.

S. schachtii Frank, in: Schek, Handbuch Bot., 1881, 1 : 384. ? = *Pythium debaryanum* Hesse.

S. philomukes Smith, *S. mycophagus* Smith, Gard. Chron., 1884, 22 : 245. - non *Saprolegniales* (? = *Pythium*).

S. corcagiensis Hartog, Quart. J. Micro. Sci., 1887, 27 : 429. - non. dubium (? = *Leptomitius*).

S. elongata Mass., Brit. Fungi, 1891 : 217. - nom. dubium.

S. quisquiliarum Roum., Fungi select. exiceati cent. No 5932. 1891. - nom. dubium et non *Saprolegniales*.

S. dichotoma Suhr., in: Brentel, Fl. Germ. Exiccat. No 206. - nom. dubium (? = *Leptomitius lacteus*).

Isoachlya curvata (Minden) Cejp, Fl. CSR. Oomycetes, 1959, 1 : 197. (Syn.: *Achlya curvata* Minden). - nom. dubium.

Saprolegnia monolca Pringsh. var. *ocellata* Schorbat.,
S. monoica Pringsh. var. *tortipes* Schorbat., *S. variabi-*
lis Minden var. *charkovens* Schorbat., Шкорбатов, Бот.
матер., 1923, 2 : 35. - nom. dubium.

S. papillosa (Humphrey) Apinis, Acta Horti Bot.
Univ. Latv., 1929, 4 : 218. (syn.: *Achlya papillosa*
Humphrey sensu Apinis). - nom. dubium.

S. latvica (=latviaca) Apinis, ib. : 211. (=Archileg-
nia latvica (Apinis) Apinis, ib., 1935, 8 : 103). - nom.
dubium et non *Saprolegniales*.

S. exigua Murgoci, Bull. Acad. Roum., 1947, 30 : 158. -
nom. dubium et sine diagnosi latina.

Scoliolegnia depauperta Dick, J. Gen. Microbiol.,
1971, 65 : 326. - nom. nudum.

Л и т е р а т у р а

Д у д к а И.А., Л о г в и н е н к о Л.И. Микрофлора горных
рек и ручьев Крымского заповедника. - Микол. и фитопатол.,
1968, т. 2, с. 269-274.

М и л ь к о А.А. Систематика рода *Saprolegnia*. - Микол.
и фитопатол., 1979, т. 13, с. 290-294.

А р и н и с А. Untersuchungen über die in Lettland
gefundenen *Saprolegniaceen* nebst Bemerkungen über
eine andere Wasserpilze. - Acta horti Bot. Univ.
Latv., 1929, vol. 4, p. 201-241.

С е j p. K. Flora CSR. Oomycetes, 1. Praha, Ces-
koslovenske Akad. ved, 1959.

С o k e r W.C. The *Saprolegniaceae*. Chapel Hill
Univ. North Carolina Press, 1923.

E l l i o t t R.F. Morphological variation in New
Zealand *Saprolegniaceae*. II. *Saprolegnia terrestris*
Cookson and *S. australis* sp. nov. - N. Z. J. Bot.,
1968, vol. 6, p. 94-105.

K a u f f m a n C.H. A contribution to the physio-
logy of the *Saprolegniaceae*, with special reference
to the variation of the sexual organs. - Ann. Bot.,
1908, vol. 22, p. 361-387.

P a d g e t t D.E. An isolation of *Saprolegnia*
australis from Southeastern North Carolina. - Myco-
logia, 1976, vol. 68, p. 1258-1260.

S e y m o u r R.L. The genus *Saprolegnia*. Lehre,
Verlag von J. Cramer, 1970.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О СКОРОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение сезонной динамики фитопланктона и связей между первичным и вторичным трофическими уровнями, выяснение роли отдельных водорослей в создании первичной продукции и прогнозирование качества воды требуют знания скоростей деления клеток. Литературные сведения по этому вопросу в отношении массовых видов пресноводных планктонных водорослей весьма ограничены (Hoogenhout, Ames, 1965; Canale, Vogel, 1974). Большинство получено при лабораторном изучении монокультур или в опытах *in situ* с целиком изолированными пробами фитопланктона, что значительно ограничивает распространение результатов на естественные популяции. Поскольку выедание водорослей зоопланктоном и нагонные явления препятствуют учету интенсивности размножения непосредственно в водоеме, то опытные условия должны быть максимально приближены к природным. Этого можно добиться в эксперименте *in situ* с фитопланктоном, заключенным в сосуды с полупроницаемыми стенками (Кондратьева, 1961, 1977; Pierr, 1969; Owens et al., 1977). Последние позволяют изолировать клетки в контролируемом объеме воды, уравновешенном в физико-химическом отношении с окружающей водной массой.

Отечественная литература о скорости деления пресноводных фитопланктонов ограничивается единичными работами, посвященными руководящим видам байкальского фитопланктона (Кожова, 1964; Поповская, 1964; Глазунов, Кожова, 1966; Антипова, Загоренко, 1971).

В настоящем сообщении приводятся первые результаты изучения (*in situ* в цилиндрах объемом 600 мл из прозрачного оргстекла с мембранными фильтрами) скорости размножения природных популяций планктонных водорослей в Рыбинском водохранилище.

Опыты проводились с естественным фитопланктоном и лабораторными культурами планктонных водорослей в мае, июле и октябре 1978 г. в полужащищенном прибрежье, не заросшем макрофитами, глубиной 1,7 м в районе пос. Борок.

Т а б л и ц а 1

Прозрачность по диску Секки (Z_c , м)
и температура (T , °C) воды в прибрежье
в период опытов *in situ*

| Показатель | 23 V | 24 V | 25 V | 26 V | 24 VII | 25 VII | 27 VII | 3 X | 4 X | 5 X | 6 X |
|------------|------|------|------|------|--------|--------|--------|-----|-----|-----|-----|
| Z_c | 0.5 | 0.5 | 0.6 | 0.7 | 1.0 | 0.5 | 0.3 | 0.3 | 0.5 | 0.9 | 0.6 |
| T | 13.2 | 13.5 | 14.8 | 16.0 | 16.9 | 17.1 | 15.1 | 2.8 | 3.2 | 4.4 | 5.2 |

Перед употреблением в течение месяца цилиндры вымачивались в кипяченой водопроводной воде, менявшейся 2 раза в неделю с целью предупреждения возможного токсического воздействия орг-стекла на водоросли. Мембранные фильтры марки „Синпор-2“, закрывающие оба конца цилиндров, имели диаметр 60 мм. На месте работы сосуды заполнялись поверхностной водой, предварительно отфильтрованной от крупного зоопланктона через планктонный газ № 39. Прошедшие через сито тонкие фильтраторы – коловратки *Synchaeta tremula*, *Polyarthra remata* и некоторые тинтиниды¹ – не влияли на численность водорослей. Предварительная фильтрация воды, как и следовало ожидать, снижала начальную биомассу фитопланктона. Однако это снижение было существенным (на 65%) только в отношении синезеленых (летний опыт). Биомасса диатомовых уменьшалась всего на 2–12%.

12 цилиндров с прибрежной водой и 3 с адаптированной к росту на ней тест-культурой *Diatoma elongatum* (весной и осенью) или *Anabaena spiroides* (летом) укреплялись горизонтально в специальном приспособлении, которое подвешивалось с помощью лебедки, установленной на будке, на глубине 0.25 м, где создаются близкие к оптимальным условия для протекания фотосинтеза. Прозрачность воды по диску Секки в период опытов составляла 0.5–1 м, и только дважды, после шторма, она снижалась до 0.3 м (табл. 1).

Встряхивание содержимого цилиндров, необходимое для адекватного водного обмена через мелкопористые (1.2 мкм) мембранные фильтры и поддержания водорослей во взвешенном состоянии, обеспечивалось действием волн.

Сосуды вынимались из водоема через 1, 2 и 3 сут по 5 шт. (4 с фитопланктоном и 1 с культурой). В опытной воде двух цилиндров учитывались состав и количество (численность и биомасса) фитопланктона, а общее содержимое двух других сосудов расходовалось на анализ фотосинтетических пигментов.

¹ Просмотр зоопланктона в опытной воде произведен И.К. Ривьер и Г.И. Маркевичем.

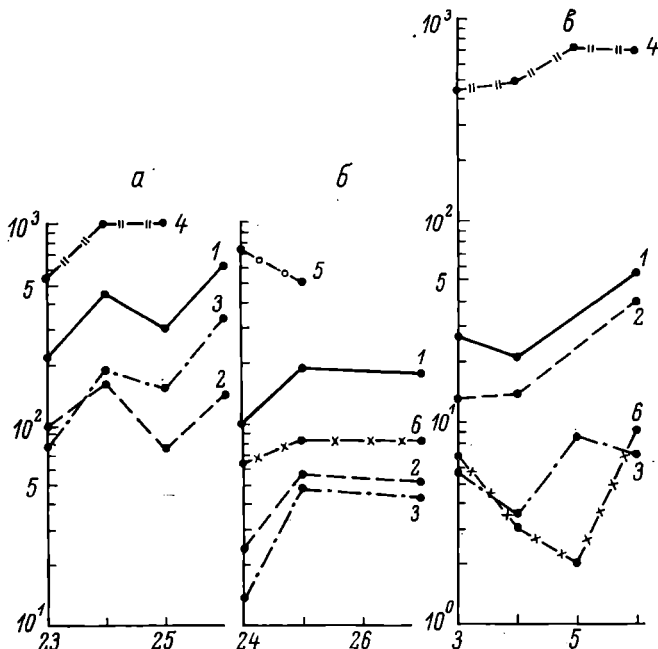


Рис. 1. Численность фитопланктона в цилиндрах.

а - май, б - июль, в - октябрь. 1 - общая, 2 - диатомовые, 3 - зеленые, 4 - культура диатомы, 5 - культура анабены, 6 - сине-зеленые. По оси ординат - численность, 10^5 кл./л; по оси абсцисс - дата.

Скорость роста суммарного фитопланктона или отдельных популяций выражалась как число делений в сутки и вычислялась по формуле

$$\frac{1}{\ln 2} \cdot \frac{\ln N_K - \ln N_0}{t},$$

где N_0 - численность клеток перед экспозицией, N_K - численность клеток после экспозиции, t - время экспозиции цилиндров, сут.

Суточный Р/В - коэффициент рассчитывался по приросту на единицу начальной биомассы водорослей (общей или одного вида).

Клетки просчитывались в камере типа Учинская объемом 0.01 мл в консервированном кислым иодно-формалиновым фиксатором (Кузьмин, 1975) материале, сгущенном до 5 мл при помощи мембранного фильтра марки „Сынлор-2“. Довольно высокая плотность культур не требовала концентрирования суспензии.

Показатели физиологического состояния фитопланктона
в опытной воде

| Показатель | 23 У | 24 У | 25 У | 26 У | 24 VII | 25 VII | 3 X | 4 X | 5 X |
|------------|------|------|------|------|--------|--------|-----|-----|-----|
| к/хл | 0.9 | 1.0 | 1.2 | 1.2 | 0.9 | 0.8 | 0.9 | 0.8 | 0.8 |
| ф | 19 | 14 | 27 | 26 | 17 | 43 | 75 | 49 | 52 |

П р и м е ч а н и е. ф – содержание феопигментов, % от суммы с „чистым” хлорофиллом „а”.

Статистическая достоверность подсчета всего состава фитопланктона достигалась набором приблизительно 800, доминирующих видов – 100–200 клеток (Вельдре, 1963). Следует заметить, что эти цифры являются общими для обеих повторностей. В каждой же из них счет производился до тех пор, пока не набиралось около 400 клеток различных водорослей.

Биомасса определялась общепринятым способом, принимая, что 10^9 мкм³ соответствует 1 мг/л.

Физиологическое состояние фитопланктона в цилиндрах оценивалось по изменению величины к/хл – отношения растительных каротиноидов (расчет по: Parsons, Strickland, 1963) к хлорофиллу „а” (расчет по: Jeffrey, Humphrey, 1975), и относительного содержания феопигментов (расчет по: Lorenzen, 1967) – продуктов распада хлорофилла „а”.

Окружающая вода анализировалась параллельно с опытной.

Прежде чем рассчитывать скорости деления водорослей, необходимо было решить вопрос о продолжительности экспозиции цилиндров. Выяснилось, что постоянной скорости роста водорослей в течение 3 сут пребывания цилиндров в водоеме не было ни в одном опыте. На это указывает расположение точек, отражающих данные по численности, нанесенные на логарифмическую ординату (рис. 1). Они не легли на прямую линию. Причины спадов численности, обнаруженные в каждом эксперименте, оказались разными.

Весной снижение количества фитопланктона, особенно диатомовых водорослей, выявилось на 2-е сут после погружения сосудов (рис. 1). Оно сопровождалось значительным повышением содержания феопигментов и величины к/хл, тогда как в моменты активного продуцирования новых клеток (1-е и 3-и сут экспонирования) уровень этих показателей не менялся (табл. 2).

Отмирание диатомей в весеннем опыте не было связано с неблагоприятными условиями их существования в цилиндрах, такими как токсичность оргстекла или „перенаселение”. Об этом свидетельст-

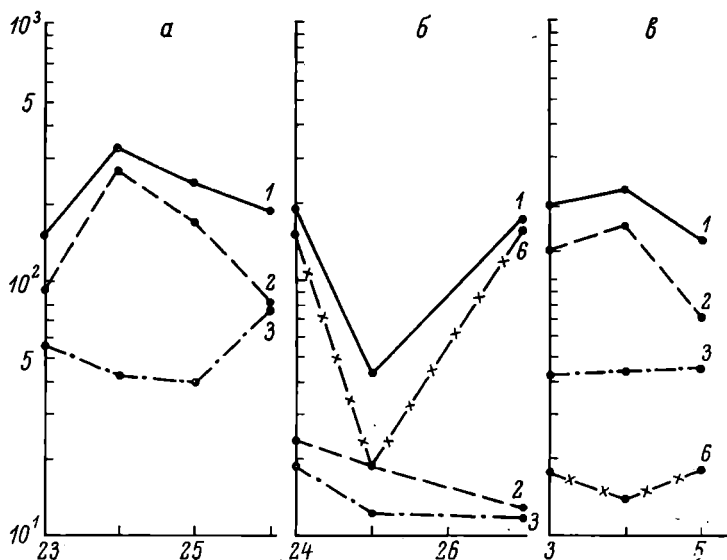


Рис. 2. Численность фитопланктона в прибрежье.

Обозначения те же, что на рис. 1.

вует состояние тест-культуры *Diatoma elongatum*, которое по сравнению с исходным даже улучшилось, судя по приобретению колониями характерной для природных популяций данного вида зигзагообразной формы. Предполагаемый в цилиндрах с культурой эффект „перенаселения“ не сопровождался гибелью клеток, а выражался лишь в стабилизации численности живых клеток (рис. 1).

Уменьшение в цилиндрах численности фитопланктона, в первую очередь руководящих видов *Stephanodiscus tenuis* и *Diatoma elongatum*, обусловлено скорее всего изменениями во внешней среде — главным образом переходом температуры воды через критический для развития весеннего комплекса фитопланктона $10-13^{\circ}$ -ный уровень. В это же время началось падение численности фитопланктона в основном за счет указанных видов и в водоеме (рис. 2; табл. 3).

Летом отсутствие прироста водорослей основных отделов — синезеленых, диатомовых, зеленых — в конце опыта² можно объяснить травмированием клеток при взбалтывании воды в сосудах штормовыми волнами. Отрицательное влияние механического действия волн на рост синезеленых в цилиндрах проявилось уже в 1-е сут

² Через двое суток опыт не снимался из-за сильного шторма.

Т а б л и ц а 3

Численность доминирующих водорослей
в цилиндрах и в водоеме весной, тыс. кл./л

| Водоросли | 23 У | 24 У | 25 У | 26 У |
|------------------------------|------|-------|------|------|
| В цилиндрах | | | | |
| <i>Stephanodiscus tenuis</i> | 6705 | 7947 | 4373 | 7371 |
| <i>Diatoma elongatum</i> | 2176 | 4617 | 1665 | 3063 |
| В водоеме | | | | |
| <i>Stephanodiscus tenuis</i> | 5906 | 12076 | 8392 | 3907 |
| <i>Diatoma elongatum</i> | 2153 | 10893 | 5771 | 2264 |

эксперимента, когда диатомовые и зеленые еще размножались (рис. 1). Оно выразилось в сокращении плотности доминирующего среди синезеленых водорослей *Aphanizomenon flos-aquae* (табл. 4) и тест-культуры *Anabaena spiroides* (рис. 1).

Незначительному увеличению в сосудах общей численности синезеленых через сутки экспозиции (рис. 1) способствовало обнаружение *Aphanizomenon clathrata*, хотя ни в исходной воде, ни в конце опыта он не встречался. Свидетельством массовой гибели нитей *Aphanizomenon* служит увеличение содержания феофитментов более чем вдвое против исходного (табл. 2).

Резкое сокращение численности синезеленых в свободной воде (рис. 2), в том числе и доминанта *Aphanizomenon flos-aquae* (табл. 4), происходит за счет рассеяния клеток во время шторма по всей толще водного столба. К концу опыта с прекращением шторма и наступлением солнечной погоды они снова сконцентрировались у поверхности, достигнув исходной плотности (рис. 2; табл. 4).

Осенью прирост фитопланктона в цилиндрах начался лишь со вторых суток инкубирования (рис. 1), когда вода, охлажденная накануне опыта сильным снегопадом, прогрелась до 4–5° (табл. 1). Правда, в 1-е сут опыта незначительно увеличилась численность диатомовых (рис. 1), что зарегистрировано и во внешней воде (рис. 2). Отмирание в цилиндрах зеленых и синезеленых в этом эксперименте, казалось бы, не подтверждалось увеличением содержания продуктов распада хлорофилла, как это было ранее. Наоборот, доля феофитментов стала гораздо меньше, чем в исходной воде (табл. 2). Можно полагать, что новообразование дериватов хлорофилла все же происходило, но оно маскировалось убылью за счет фотоокисления их части, которая поступила в исходную воду с интенсивно взмученными донными отложениями (прозрачность 0,3 м).

Т а б л и ц а 4

Численность *Aphanizomenon flos-aquae*
в цилиндрах и в водоеме летом, тыс. кл./л

| Местонахождение водоросли | 24 VII | 25 VII | 27 VII |
|------------------------------|--------|--------|--------|
| В цилиндрах | 5983 | 3463 | 3271 |
| В водоеме | 12521 | 1701 | 13897 |

Учитывая результаты опытов при 3-суточной экспозиции цилиндров, время экспозиции для расчета скоростей деления выбрано нами продолжительностью в одни сутки, в течение которых происходило нарастание количества клеток и не было заметного их отмирания.

Согласно полученным результатам (табл. 5), скорость размножения фитопланктона в целом составляла 0,7–1 деление сут⁻¹. Весной она была самой высокой, осенью – самой низкой. Летом этот показатель снизился из-за отсутствия прироста синезеленых, доминирующих в исходной воде. Представители же других отделов в летнем фитопланктоне – диатомовые и зеленые – делились с максимальной за вегетационный период скоростью (табл. 5). Способность синезеленых расти в нормальных условиях тоже высокими темпами, даже превышающими таковые зеленых, известна из литературных источников (Арендарчук, 1971). Например, скорость размножения одного из возбудителей „цветения” воды Рыбинского водохранилища – *Microcystis aeruginosa* – равняется 1,6 делений сут⁻¹ (McLachlan, Gorham, 1961). Все это дает основание предполагать, что летом фитопланктон в исследуемом водоеме может расти значительно интенсивнее, чем весной и осенью.

Частота размножения всего состава диатомовых оказалась равной 0,7–0,9 делениям·сут⁻¹ весной и осенью и 1,3 – летом. Летний максимум в первую очередь связан с повышенной температурой воды (Федоров и др., 1974). Кроме того, его обусловило присутствие довольно многочисленной *Skeletonema subsalsum*, нараставшей со скоростью 1,7 делений·сут⁻¹. В остальные сезоны руководящие диатомеи делились медленнее, не чаще 1,2 делений·сут⁻¹ (табл. 5).

Деление зеленых водорослей в целом происходило примерно в 1,5 раза интенсивнее, чем диатомовых, но с тем же характером сезонных колебаний.

Скорость роста отдельных видов диатомовых оказалась порядка 0,3–1,7 делений·сут⁻¹ (табл. 5). Следует отметить, однако, что величина 0,3 деления·сут⁻¹ характеризует популяции *Stephanodiscus tenuis* и *S. binderanus* в стадии спада. Между тем и значение 0,7 делений·сут⁻¹ для *Stephanodiscus tenuis* представительно лишь для довольно крупных клеток, с диаметром 22–24 мкм, а не наиболее типичных – 12–18 мкм в поперечнике.

Т а б л и ц а 5

Скорость размножения фитопланктона и тест-культуры
Diatoma elongatum по данным опытов *in situ*,
 делений $\cdot \text{сут}^{-1}$

| Сообщество или популяция | 23-24 V | 25-26 V | 24-25 VII | 4-5 X | 5-6 X |
|------------------------------|---------|---------|-----------|-------|-------|
| Весь состав фитопланктона | 1.0 | 1.0 | 0.9 | 0.7 | 0.7 |
| Диатомовые в целом | 0.7 | 0.9 | 1.3 | 0.7 | 0.7 |
| <i>Stephanodiscus tenuis</i> | 0.3 | 0.7 | - | - | - |
| <i>S. binderanus</i> | - | - | - | 1.0 | 0.3 |
| <i>Diatoma elongatum</i> | 1.2 | 0.9 | - | - | - |
| <i>Asterionella formosa</i> | - | - | 1.0 | - | - |
| <i>Skeletonema subsalsum</i> | - | - | 1.7 | - | - |
| Зеленые в целом | 1.3 | 1.2 | 1.9 | 1.3 | - |
| Тест-культура | 0.9 | - | - | 0.6 | - |

По принятому же представлению крупные клетки делятся медленнее. В оз. Эри, например, удвоение численности клеток *Stephanodiscus tenuis*, имеющих ширину 80 мкм, происходило только за 23 дня (Verduin, 1952).

Сведения о частоте деления природных популяций или монокультур *Stephanodiscus tenuis* нам неизвестны. Однако интенсивность размножения других представителей сем. *Thalassiosiraceae* - *Cyclotella meneghiniana* (McLachlan, 1959) и *Th. nordenskioldii* (Jitts et al., 1964) - в культуре при температуре 10-16° того же порядка, что и для *Stephanodiscus tenuis*, - 0.34 и 0.52, 0.77 делений $\cdot \text{сут}^{-1}$ соответственно. Отсутствует информация и о скорости роста *Skeletonema subsalsum* - наиболее продуктивной среди изученных нами диатомей. Но темп роста морского фитопланктона из рода *Skeletonema* - *S. costatum* - в условиях диализного сосуда с перемешиванием тоже высокий - 1.8-2.5 деления $\cdot \text{сут}^{-1}$ (Skoglund, Jensen, 1976).

Полученная скорость деления естественной популяции *Diatoma elongatum* - 0.9 и 1.2 генерации $\cdot \text{сут}^{-1}$ - близка к действительной. С такой же интенсивностью размножалась весной и тест-культура этой водоросли (табл. 5) из Рыбинского водохранилища, адаптированная к росту на воде из района работ и использованная в логарифмической фазе. Снижение темпа деления культуры осенью (табл. 5) связано скорее всего с низкой температурой воды. Величины 0.7 и 1.2 делений $\cdot \text{сут}^{-1}$ отмечены также для лабораторной культуры *Diatoma elongatum*, изолированной из оз. Мичиган (Kilham et al., 1977).

Т а б л и ц а 6

P/B - коэффициент и время оборота биомассы
(t.O., сут) фитопланктона по данным опытов in situ

| Водоросли | 23-24 V | | 25-26 V | | 24-25 VII | | 4-5 X | |
|------------------------------|---------|------|---------|------|-----------|------|-------|------|
| | P/B | t.O. | P/B | t.O. | P/B | t.O. | P/B | t.O. |
| Весь состав фитопланктона | 0.71 | 1.4 | 0.80 | 1.2 | 1.11 | 0.9 | 0.48 | 2.1 |
| Диатомовые в целом | 0.62 | 1.6 | 0.74 | 1.4 | 1.27 | 0.8 | 0.46 | 2.2 |
| <i>Stephanodiscus tenuis</i> | 0.45 | 2.2 | 0.55 | 1.8 | - | - | - | - |
| <i>S. binderanus</i> | - | - | - | - | - | - | 0.96 | 1.0 |
| <i>Diatoma elongatum</i> | 0.75 | 1.3 | 1.35 | 0.7 | - | - | - | - |
| <i>Asterionella formosa</i> | - | - | - | - | 1.23 | 0.8 | - | - |
| <i>Skeletonema subsalsum</i> | - | - | - | - | 1.78 | 0.6 | - | - |
| Зеленые в целом | 2.21 | 0.4 | 1.15 | 0.9 | 2.56 | 0.4 | 2.91 | 0.3 |

Вычисленная скорость деления *Asterionella formosa* характерна для летней популяции данного вида в планктоне водохранилища. В планктоне английских озер (Lund, 1949) эта водоросль размножается вдвое быстрее (2,2-2,4 деления · сут⁻¹), что согласуется с данными, полученными при инкубировании in situ при 18,5° культуры *Asterionella formosa* в оз. Виндермер (Talling, 1955).

Время генерации изученных нами планктонных диатомей - 20 и 27 ч для *Diatoma elongatum*, 34 ч для *Stephanodiscus tenuis*, 24 ч для *S. binderanus* при интенсивном нарастании популяции, 14 ч для *Skeletonema subsalsum* - укладывается в пределы этого показателя (8-48 ч), констатируемые у представителей морского диатомового фитопланктона (Федоров и др., 1974).

Суточный P/B-коэффициент суммарного фитопланктона составлял 0,48-1,11 сут⁻¹ (табл. 6). Его величина в естественных незагрязненных водах умеренных широт, прежде всего в озерах и водоемах озерного типа, рассчитываемая по приросту фотосинтеза, колеблется в тех же пределах - от 0.2 до 1.5, редко выходя за 2 · сут⁻¹ (Михеева, 1970, 1977).

Сопоставление значений P/B-коэффициента, а также обратной ему величины - времени оборота биомассы, диатомовых и зеленых водорослей указывает на явное превосходство зеленых (табл. 6).

Обращает на себя внимание и сама величина P/B -коэффициента у зеленых. Она, как правило, превышала $2 \cdot \text{сут}^{-1}$. Это должно означать, что водоросли делились более одного раза в сутки. И действительно, такая скорость отмечалась у них постоянно (табл. 5).

Основные результаты настоящего исследования показали, что скорость размножения всего состава прибрежного фитопланктона составляла $0,7-1$ деление $\cdot \text{сут}^{-1}$.

Зеленые водоросли в целом росли в 1,5 раза интенсивнее, чем диатомовые. Максимум темпа размножения диатомовых и зеленых водорослей приходился на летний период. Скорость роста природных популяций *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum*, *Stephanodiscus tenuis*, *S. binderanus* составляла $0,7-1,2$ делений $\cdot \text{сут}^{-1}$. Повышенной продуктивностью выделялась *Skeletonema subsalsum* - $1,7$ делений $\cdot \text{сут}^{-1}$. P/B - коэффициент суммарного фитопланктона колебался от $0,5$ до $1,1 \cdot \text{сут}^{-1}$, а время оборота биомассы - от 1 до 2 сут. P/B - коэффициент диатомовых, как правило, не достигал 1, а у зеленых превышал $2 \cdot \text{сут}^{-1}$.

Л и т е р а т у р а

- Антипова Н.Л., Загоренко Г.Ф. К вопросу об определении суточной продукции некоторых видов байкальского фитопланктона. - Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркутск. ун-те, 1971, т. 25, с. 20-29.
- Арендарчук В.В. Интенсивность роста некоторых синезеленых водорослей в условиях культуры. - Гидробиол. ж., 1971, т. 7, вып. 5, с. 87-90.
- Вельд्रे С.Р. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. - В кн.: Применение математических методов в биологии. Л., 1963, т. 2, с. 124-131.
- Глазунов И.В., Кожова О.М. Определение продукции фитопланктона в районе Селенгинского мелководья Байкала. - Изв. СО АН СССР, сер. биол.-мед. наук, 1966, № 8, вып. 2, с. 40-52.
- Кожова О.М. Фитопланктон Иркутского водохранилища. - Тр. Лимнол. ин-та, 1964, т. 11(31), с. 90-97.
- Кондратьева Т.М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте. - В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 77-82.
- Кондратьева Т.М. Роль отдельных видов и размерных групп планктонных водорослей в первичной продукции тропической зоны Атлантического океана. - В кн.: Биология моря. Киев, 1977, № 42, с. 73-82.
- Кузьмин Г.В. Методы сгущения и консервации фитопланктона. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 77-80.

- М и х е е в а Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. - В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50-70.
- М и х е е в а Т.М. О показателях удельной активности фитопланктона и некоторых причинах, их определяющих. - Гидробиол. ж., т. 13, № 3, 1977, с. 11-15.
- П о п о в с к а я Г.И. Фитопланктон Байкала и его значение в создании автохтонного органического вещества. - Тез. докл. на совещ. по вопросам круговорота вещества и энергии в озерных водоемах. Лиственичное на Байкале, 1964, с. 63-64.
- Ф е д о р о в В.Д., Д а у д а Т.А., К о л ь ц о в а Т.И. О связи между временем генерации и биомассой фитопланктонных организмов. - Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 1974, № 5, с. 128-136.
- C a n a l e R.P., V o g e l A.H. Effects of temperature phytoplankton growth. - J. Environ. Eng. Div. Proc. Amer. Soc. Civ. Eng., vol. 100, N 1, 1974, p. 231-241.
- H o o g e n h o u t H., A m e s z J. Growth rates of photosynthetic microorganisms in laboratory culture. - Arch. Microbiol., 1965, Bd 50, S. 10-24.
- J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c_1 and c_2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. - Biochem. Physiol. Pflanzen, 1975, vol. 167, p. 191-194.
- J i t t s H.R., M c A l l i s t e r C.D., S t e p h e n s K., S t r i c k l a n d J.D.H. The cell division rates of some marine phytoplankters as a function of light and temperature. - J. Fish. Res. Board Canada, 1964, vol. 21, N 1, p. 139-157.
- K i l h a m S.S., K o t t C.L., T i l m a n D. Phosphate and silicate kinetics for the lake Michigan diatom *Diatoma elongatum*. - J. Great Lakes Res., 1977, vol. 3, N 1-2, p. 93-99.
- L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and phae-pigments: spectrophotometric equations. - Limnol. Oceanogr., 1967, vol. 12, N 2, p. 343-346.
- L u n d J.W.G. Studies on *Asterionella formosa* Hass. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. - J. Ecology, 1949, vol. 37, p. 389-419.
- M c L a c h l a n J. The growth of unicellular algae in artificial and enriched sea water media. - Canad. J. Microbiol., 1959, vol. 5, p. 9-15.
- M c L a c h l a n J., G o r h a m P.R. Growth of *Microcystis aeruginosa* Kütz. in a precipitate -

- free medium buffered with tris. - *Canad. J. Microbiol.*, 1961, vol. 7, p. 869-882.
- O w e n s O.V.H., D r e s l e r P., G r a w - f o r d C.C., T y l e r M.A., S e l i g e r H.H. Phytoplankton cages for the measurment in situ of the growth rates of mixed natural populations. - *Chesapeake Sci.*, 1977, vol. 18, N 4, p. 325-333.
- P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d J.D.H. Discussion of spectrophotometric determination of marine - plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. - *J. Marine Res.*, 1963, vol. 21, N 3, p. 155-163.
- P i e r r J.F. Etude expérimental du comportement in situ d'une population diatomique maintenue en enceinte dialysante. - *Hydrobiologia*, 1969, vol. 33, N 3-4, p. 364-368.
- S k o g l u n d L., J e n s e n A. Studies on N-limited growth of diatoms in dialysis culture. - *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 1976, vol. 21, N 2, p. 169-178.
- T a l l i n g J.F. The relative growth rates of three plankton diatoms in relation to underwater radiation and temperature. - *Ann. Bot.*, 1955, vol. 19, N 75, p. 329-341.
- V e r d u i n J. Photosynthesis and growth rates of two diatom communities in western lake Erie. - *Ecology*, 1952, vol. 33, N 2, p. 163-168.

О СТАЯХ POLYPHEMUS PEDICULUS (L.)
(CRUSTACEA, CLADOCERA)

В последнее время все чаще появляются работы об агрегированности водных беспозвоночных. Исследователи отмечают неоднородность распределения гидробионтов, их концентрацию в определенных участках водоема, которая наблюдается у некоторых животных постоянно, а у других кратковременно под воздействием определенных факторов среды.

Агрегированность водных беспозвоночных — явление, открытое сравнительно недавно. Если для позвоночных животных оно строго разграничено и относительно хорошо изучено, особенно для наземных, то для водных беспозвоночных мало исследовано, а терминология еще не разработана. Агрегированность водных беспозвоночных каждый автор понимает по-своему и называет по-разному даже в пределах одной и той же статьи (Буторина, 1969б, 1971а; Зеликман, 1975а, б; Павлов, 1978; Чиркова, Смуров, 1978). Чаще всего она обозначается как скопления (Зеликман, 1973, 1975б; Зеликман и др., 1978; Брызгин и др., 1975; Чиркова, Смуров, 1978), агрегации, группировки (Зеликман, 1974; Зеликман и др., 1978; Чиркова, Смуров, 1978), рои (Зуев, Нигматуллин, 1975), стаи (Буторина, 1969а, б, 1971в, 1972б, 1976, 1978; Clutter, 1969; Mauchline, 1971; Абросимова, 1975; Зеликман, 1975а; Зуев, Нигматуллин, 1975; Олейникова, 1975; Цимдинь, 1975; Dodswell, 1975; Зеликман и др., 1978; Павлов, 1978; Чиркова, Смуров, 1978).

Большинство авторов не обосновывает приводимого им термина. Исключение составляет Э.А. Зеликман, которая считает обязательным для термина „стая“ у водных беспозвоночных „опознание особей своего вида с помощью одного из каналов коммуникации — зрительного, химического или вибротактильного“ (1975а, с. 28).

Агрегированность гидробионтов — явление широко распространенное. Однако, если судить по литературным источникам, она регистрируется и ее учитывают как самостоятельный факт лишь при изучении поведения, распределения и суточных миграций животных, да и то не всегда. При постановке экспериментов не принимают во внима-

ние способности животных создавать те или иные агрегации и влияние данного явления на получаемые результаты. Тем не менее агрегированность водных беспозвоночных – установленный факт, по всей вероятности, обусловленный врожденным поведением, и часто достигает своей высшей формы – стайности. Это явление необычайно важно, имеет большое значение в жизни каждого организма и всей популяции. Его наличие или вынужденное отсутствие в эксперименте в корне меняет поведение и физиологические процессы в организме.

Многолетние работы по биологии *P. pediculus* убедили нас в том, что рачок в естественных условиях обитает только скоплениями, которые, по терминологии Д.В. Радакова (1972), можно называть стаями без доминирования. Согласно этому определению, данная стая представляет собой „временное объединение особей одного вида, которые находятся (все или большей частью) в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживают взаимный контакт и проявляют или могут проявить в любой момент организованность действий, биологически полезную, как правило, для всех особей данного вида” (там же, с. 5). Эта трактовка разработана для пелагических рыб, однако согласуется с определением стай водных беспозвоночных Э.А. Зеликман (1975а, 1977).

Форма и местоположение стай

Стаи *P. pediculus* встречаются в прибрежной зоне всех пресных водоемов северной и средней полосы европейской части СССР (Буторина, 1971а, 1976). В толще воды они имеют строго очерченные контуры, по форме напоминают гриб с некоторыми вариациями в размерах и большим или меньшим расширением у поверхности (1969а, б, 1971в, 1976, 1978). Наибольшая плотность рачков в стаях отмечается в верхнем 5–15-сантиметровом слое воды (1971в, 1976).

По водной глади водоемов стаи разбросаны резко очерченными округлыми пятнами, размер которых весьма разнообразен. Наряду с небольшими, диаметром около 6 см, встречаются пятна диаметром 17–25 см и более 30 см. В овальных поверхностных пятнах длина малой и большой осей составляет 3 и 6.17 и 48.12 и 100 см. Наиболее часто встречаются овальные стаи с осями размером 9–12 и 17–19 см, а круглые диаметром 18–20 см. На 1 м² водной поверхности приходится от 2 до 20, в среднем 7 стай. Расстояние между ними колеблется от нескольких сантиметров до 5 м (в среднем 20–22 см). В стоячих водоемах поверхностные пятна стай обычно крупные и круглые, их меньше на 1 м² и расстояние между ними больше. В проточных водах поверхностные пятна стай более мелкие, плотные, в различной степени овальные или вытянутые. Расстояние между ними небольшое, на 1 м² их больше.

Размер, форма и плотность стай полифема подвержены суточной и сезонной изменчивости, зависят от числа и пола входящих в нее

состав особей (ц.а., 1969б, 1971в, 1976). Они меняются под воздействием течений, направления ветра, изменения метеорологических условий, положения солнца над горизонтом. В ветреную погоду стаи уплотняются, их поверхностные пятна удлиняются, в пасмурную – разрыхляются и округляются, в дождливую и при слишком ярком солнечном освещении стаи уплотняются, округляются и опускаются в средние слои воды.

Поверхностные пятна стай уменьшаются, разрыхляются и вытягиваются с сокращением светового дня, температуры окружающей среды и общей численности рачков в водоеме. Стаи, состоящие из большого числа рачков, имеют округлые и плотные поверхностные пятна. При небольшом количестве полифемов возникают рыхлые стаи, образующие вытянутые поверхностные пятна. Появление самцов и необходимость отыскания ими гамогенетических самок сбивают стаю в плотный комок округлой формы с небольшим круглым поверхностным пятном (ц.а., 1972а, б).

Стаи полифемов занимают постоянное местоположение. Оно сохраняется неизменным на протяжении не только одного дня, но часто даже всего вегетационного сезона вплоть до высыхания или замерзания водоема. Порою могут наблюдаться небольшие перемещения стай в водоемах в течение дня, но только в тех случаях, когда на стаю падает тень от мостков или других предметов, около которых она находится. Тогда стая передвигается от этой тени вместе с солнцем от восхода к закату в пределах 0,5 м, но к следующему восходу возвращается в исходное положение (ц.а., 1969б, 1971в, 1976).

Местоположение стаи в водоеме зависит от его глубины, скорости течения и развития высшей водной растительности. Сосредоточение стаяк в отдельных местах определяется в первую очередь, по-видимому, глубиной и защищенностью пространства от волнений и течений. Оптимальные глубины обитания *P. pediculus* 10–40 см, глубже 80–100 см он встречается редко (ц.а., 1963). Рачки предпочитают стоячие водоемы с хорошо развитой высшей водной растительностью. В таких водоемах стаи располагаются между стеблями или листьями растений на глубине 3–5 см от поверхности. В реках с относительно быстрым течением и значительной глубиной стайки сосредоточиваются вдоль берегов близ уреза воды непосредственно под ее поверхностью.

Структура стай

Многочисленные рачки внутри стаи находятся в постоянном движении, не нарушая ее строгих контуров. Его направление у различных особей неодинаково, так что головы рачков в стае ориентированы по-разному. Особи в зависимости от пола, возраста, физиологического состояния, местоположения внутри и вне стаи имеют свой тип и характер движения, длину и скорость пробега. У одного и

того же рачка скорость движения, направление и характер перемещения меняются не только на протяжении жизненного цикла, но даже в течение одного часа. Поскольку стая полифемов в естественных условиях состоит из разнородных и различных особей, т.е. представляет собой смешанную по составу стаю, перемещение особей внутри нее напоминает „броуновское“ движение частиц.

В вытянутых стаях перемещение рачков более упорядочено, чем у округлых. Большая часть особей в них движется вдоль большой оси овала поверхностного пятна стаи. Соответственно более упорядочена в них и ориентация рачков: головным концом вдоль преобладающего пути в одну или другую сторону. В ветреную погоду рачки также строже ориентированы внутри стаи. У большинства особей голова направлена против ветра и вызванного им движения воды. Аналогично ориентируются рачки и в текучей воде: головным концом против течения. Активными движениями антенн II они противостоят воздействию течения до определенной его скорости, что позволяет стае оставаться на одном месте.

Таким образом, судя по взаимному положению рачков в пространстве, стаи *P. pediculus* имеют хаотическую структуру, характерную, по классификации Д.В. Радакова (1972), для стаи при питании ее особей. Однообразное расположение рачков или однородная ориентация и одинаковые движения полифемов в стае наблюдаются лишь при опасности, грозящей всей стае в целом.

При детальном изучении структуры стаи полифемов в лаборатории под биноклем прослеживаются некоторые закономерности и упорядоченность взаимоотношений ее отдельных особей. Рачки не просто передвигаются в пределах стаи, каждый сам по себе, а постоянно вступают в активный контакт друг с другом, создавая небольшие, временные и очень недолговечные микрогруппировки для совместной ловли добычи (Буторина, 1972а,б, 1976). Количество группировок, характер и скорость передвижения рачков в стаях зависят от числа составляющих их особей.

Лабораторными опытами установлено, что одиночные полифемы плавают только в одном месте чаши Петри. 2 рачка уже меняются своими местами, изредка и ненадолго сближаются (около 0,5 мин), плавают вместе, затем ненадолго расходятся и ведут себя как одиночки. При встречах они делают небольшие, как бы ознакомительные, круги друг около друга, далее следуют парение, пробежка, сближение головами, опять круги (3-4), пробежка и т.д. Уже в группе из 3 особей сближаются 2 рачка, а один всегда находится в стороне. При наличии 5 рачков стая постепенно собирается в тесный комок. Сначала сближаются 2 рачка, делают круги под и около друг друга, потом подплывает третий, а еще через 0,5 мин все 5 рачков собираются в одном месте у края чашки. Образуется маленький тесный комок, в котором рачки находятся не более 1 мин. Далее стайка распадается, особи расходятся в разные стороны по всей чашке, а затем снова собираются вместе в тесный комок у края чашки и все повторяется сначала.

Подобные „приливно-отливные” явления в стаях характерны для всех особей полифема и наблюдаются в естественных условиях в скоплениях любой численности. Это процесс создания и распада недолговечных охотничьих микрогруппировок, из которых состоит любая стая полифемов и которые являются ее структурной основой и характерной чертой. В микрогруппировки обычно объединяются особи одного пола и физиологического состояния (ц.а., 1972а, б, 1976). Рачки в них обычно располагаются как бы по внешнему кругу по отношению к жертве, а потому головы животных, ориентированные всегда к жертве, направлены в разные стороны и различно направление их движения к единой цели — жертве. В результате особи произвольно помогают друг другу загонять и схватывать жертву. После схватывания добычи одним или несколькими рачками группа распадается. Полифемы расходятся в разные стороны и через некоторое время вновь собираются, но уже в другом составе. Численность охотничьих микрогруппировок не превышает 15 особей, в среднем они состоят из 8—9 особей. В большой стае часть рачков всегда остается вне группировок. Это так называемые „бродячие” или свободные особи, которые, очевидно, либо только что поймали добычу и не нуждаются в пище и, следовательно, в микрогруппе, либо только что вошли в пределы стаи. Чем крупнее стая, тем больше в ней группировок и „бродячих” особей. Так при наличии 15 полифемов возникает одна группировка и от 1 до 6 „бродячих” рачков. В группировках обычно увеличивается скорость движения рачков, меняется его характер и резко сокращается длина одного пробега. У „бродячих” особей скорость передвижения меньше, длина одного пробега больше, их путь в основном прямолинеен. Пробеги „бродячих” особей значительно реже, чем в группировках, чередуются с парением на одном месте, челночными пробежками и поворотами. Рачки не толкуются на одном месте, как в микрогруппировках, они заметно передвигаются по стае. Круги, повороты в сторону, кувырки и мелкие пробежки появляются у рачков лишь при встрече с другими особями во время объединения их в группировку.

При наличии 20 полифемов не образуется постоянного числа группировок, их 1—2 и от 4 до 10 „бродячих” рачков. Как отдельные рачки, так и микрогруппировки находятся в беспрестанном движении. Они то собираются в плотный комок, то распадаются, равномерно распределяясь по всей чашке, через минуту снова собираются и т.д. Количество групп чередуется от 1 до 2.

При наличии 50 полифемов, как правило, образуются 2 постоянные микрогруппы, придерживающиеся одних и тех же мест в чашке Петри. „Приливно-отливные” явления выражены менее резко, так как велико число „бродячих” особей. Микрогруппы то уплотняются, отделяясь друг от друга, то рассеиваются, образуя равномерную стаю. В каждой микрогруппе постоянно находится от 8 до 12 рачков и 15—20 бродят, не входя ни в одну из микрогрупп.

Микрогруппировки и „бродячие” особи в пределах стаи расположены также неравномерно. В силу этого любая по численности и

составу стая *P. pediculus* всегда состоит из плотного ядра и рыхлого ореола. Рачки, находящиеся в центральном ядре, передвигаются быстрее, длина одного пробега у них короче, расстояние между особями меньше. В ореоле стаи рачки расположены рыхло, их движения более спокойны, скорость меньше, а длина пробега и расстояние между особями увеличены.

Форма ядра, ореола стаи, плотность расположения в ней рачков и, следовательно, характер и скорость движения особей внутри стаи, длина их пробегов зависят прежде всего от пола и физиологического состояния особей, образующих стаю.

Стаи, состоящие из одних взрослых партеногенетических самок, удлинены, занимают в толще воды пространство от поверхностной пленки до середины. По конфигурации стая представляет собой конус, суженный конец которого направлен ко дну (рис. 1). Рачки расположены на сравнительно большом расстоянии друг от друга. В силу этого структура стаи рыхлая, ядро ее удлиненное, относительно рыхлое, но более плотное, чем ореол. Большая часть самок стаи находится в ядре. Ореол очень рыхлый, сравнительно небольшой, узкий. Он полукругом охватывает удлиненное ядро, расширяясь в нижних слоях воды.

Самки в стае перемещаются преимущественно в поверхностном пятне и по вертикали. Ось тела самки образует с поверхностью воды угол, размер которого увеличивается по мере созревания зародышей в выводковой камере. У самок с дробящимися яйцами в камере ось тела почти параллельна поверхности воды. При созревании эмбрионов происходят разрастание и утяжеление выводковой камеры. Она постепенно опускается вниз, изменяя направление оси тела, в результате чего самки со зрелыми рачками плавают головой почти перпендикулярно к поверхности воды. Большую часть времени партеногенетические самки находятся внутри ядра стаи, особенно в его поверхностных слоях. Они двигаются медленно, спокойно, так что можно легко проследить перемещения отдельных особей. Путь их удлинен, но не прямолинеен. Самки, продвигаясь вперед, совершают беспрестанные челночные движения, в которых последовательно чередуются пробежки вперед, вправо, влево, парение на одном месте и рывки за добычей (Буторина, Иванова, 1975). Челночные движения характерны только при питании рачка. Партеногенетические самки совершают их как в ядре, так и в ореоле стаи. На основании этого однородные стаи можно рассматривать как объединения рачков с целью поиска и ловли пищи.

В рассветные часы стаи партеногенетических самок ненадолго превращаются в плотные округлые комки, расположенные в поверхностных слоях воды. Они почти лишены ореола. В этих стаях сосредоточиваются самки, готовые к отрождению молоди (Буторина, 1971б). Видимо, при совместном отрождении обеспечивается лучшее сохранение молоди от хищников и в том числе от самих полифемов. Кроме того, при совместном отрождении новорожден-

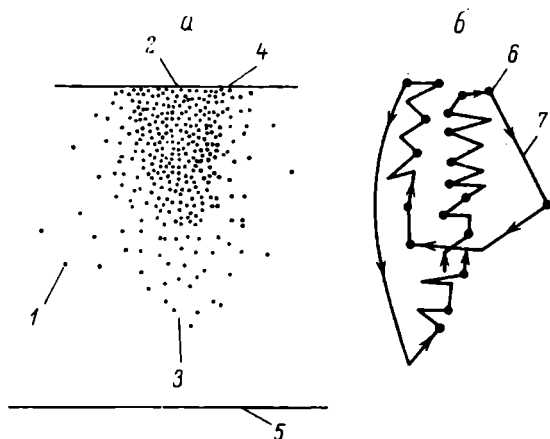


Рис. 1. Стая и характер движения партеногенетических самок.

а - вертикальная форма стаи, б - путь отдельной особи в стае.
1 - отдельные рачки, 2 - ядро стаи, 3 - ореол стаи, 4 - поверхность, 5 - дно, 6 - парение на месте, 7 - пробег.

ные рачки легко находят друг друга, быстро объединяются и уходят от взрослых, образуя самостоятельные стайки.

Стаи молодых рачков в естественных условиях обычно состоят только из неполовозрелых особей. Они небольшие, рыхлые, шарообразные и расположены всегда ниже или чуть в стороне от материнской стаи. В лабораторных условиях стайки новорожденных находятся в средних слоях воды. Они не имеют ядра, однородны по плотности расположения в них особей (рис. 2). Движения молоди в стаях спокойные, но быстрые. Ось тела каждой особи образует с поверхностью воды небольшой угол, величина которого слегка изменяется в зависимости от скорости движения. Рачки двигаются по кругу или спирали в пределах стаи. В перемещениях молоди отсутствуют характерные для взрослых снующие челночные движения, „кувырки” и броски. Спокойные пробеги часто чередуются с длительными парениями на одном месте. Очевидно, подобный характер движений обусловлен способом питания молоди. Они не охотятся и не хватают добычу как взрослые. В спектр их питания входят бактерии, водоросли, мелкие простейшие, которые молодь спокойно выбирает из толщи воды (ц.а., 1971б).

Стая, состоящая из одних самцов или одних гамогенетических самок, по внешнему облику и характеру поведения рачков в ней напоминает однородную стаю партеногенетических самок. Она рыхлая и округлая, движения рачков в ней спокойные, ровные. При парении ось тела образует с поверхностью воды прямой угол. Рачок как бы повисает в воде. Во время движения ось тела образует

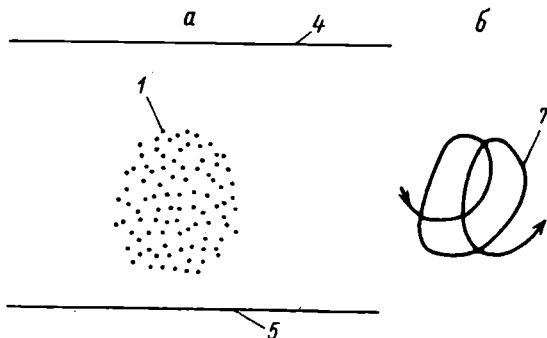


Рис. 2. Стая и характер движения новорожденных особей.

Обозначения те же, что на рис. 1.

небольшой угол с поверхностью воды, тем меньший, чем больше скорость движения. Парение на одном месте чередуется в стаях однородного состава с длинными пробегами и поворотами. У самцов в однородных стаях преобладает парение с незначительными перемещениями.

В утренние часы суток (6–8) в верхних слоях воды ненадолго появляются круглые стаи – ядра особой плотности, состоящие из одних гамогенетических самок со зрелыми латентными яйцами в выводковой камере. В эти стаи объединяются самки для совместной откладки покоящихся зимних яиц (ц.а., 1972а, 1976). Откладка в основном происходит быстро, после чего самки погибают. Подобная откладка яиц способствует сохранению вида, появляющегося ранней весной в массовом количестве из года в год в одних и тех же местах, в которых предыдущие поколения благополучно процветали в течение всего предшествующего вегетационного сезона.

При совместном содержании в опыте гамогенетических самок и самцов они образуют у дна сосуда полусферическое плотное скопление (рис. 3, а). Среол его шире, чем в стаях партеногенетических самок, а ядро необычайно плотное. Рачки в пределах ядра стаи не совершают челночных движений. Их путь состоит из резких поворотов и коротких пробежек (рис. 3, б). Они как бы ударяются, толкуются друг около друга. Однако рачки быстро покидают ядро стаи, переходя в ее ореол. При этом скорость их движения замедляется, пути удлиняются, появляется челночный характер движения. Но и в ореоле они остаются недолго, вновь возвращаются в ядро, а потом покидают его. Это происходит многократно, затем они переходят в другую стаю. Очевидно, внутри ядра происходят поиск и встреча половых партнеров, тогда как в ореоле – питание.

Следовательно, стая гамогенетических самок и самцов – объединение особей с более широкими функциями, чем у партеногенетических самок и молоди.

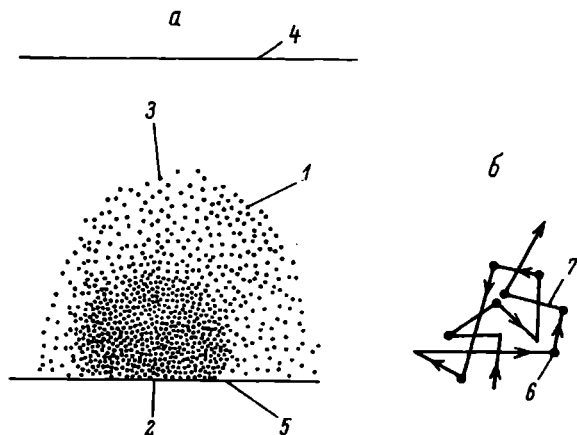


Рис. 3. Стая и характер движения гамогенетических самок и самцов.

Обозначения те же, что на рис. 1.

В стаях, состоящих из одних самцов, особи проводят большую часть времени в парении на одном месте, чередуя его с редкими и длинными пробегами. Движения их спокойные, медленные, скорость перемещения невелика.

При появлении в стае самок самцы резко меняют свое поведение. Движения их становятся резкими, быстрыми, скорость увеличивается, значительно превышая таковую других особей. Самцы в таких стаях находятся в постоянном движении, длина их пробегов резко сокращается – от самки к самке. Чем больше самок в стае, тем короче путь одного пробега самца и суетливей его движения. Парения на месте почти исчезают. Данная особенность поведения самцов имеет большое значение при двуполом размножении. Самцам приходится отыскивать в большой стае самок, способных к копуляции, и, кроме того, спастись от их нападения после спаривания (ц.а., 1968).

Самки находятся в постоянном движении при любом составе стаи. В однородных стаях, состоящих только из тех или других самок, скорость перемещения гамогенетических и партеногенетических самок приблизительно одинакова. С появлением самцов гамогенетические самки развивают большую скорость движения.

Длина пробега самки до остановки или изменения направления движения в стаях, состоящих из одних самок, составляет 0.7–0.9 см, самцов в „самцовых“ стаях и молоди – 1.0–1.3 см. Это в среднем превышает длину тела неполовозрелых особей в 3.3–4.3 раза, самцов – в 1.4–1.9, а у самок либо равно, либо лишь на 1/3 больше длины тела без хвостового придатка.

Скорость движения отдельных особей

| Особи | Количество в опыте | Скорость, см/с | | |
|--------|-----------------------|----------------|-----------|------|
| | | n | \bar{M} | Mx |
| Молодь | 10 | 10 | 0.35 | 0.75 |
| | 60 | 10 | 0.67 | - |
| Самки: | | | | |
| | парте-ноге- | 10 | 0.54 | 1.30 |
| | нетические | 60 | 1.02 | - |
| | гамогене- | 10 | 0.56 | 1.09 |
| | тические | 60 | 0.97 | - |
| Самцы | 10 | 10 | 1.76 | 3.50 |
| | 60 | 10 | 1.93 | - |

Характер движения особей

Скорость движения и длина пробега полифема меняются в зависимости от количества рачков, входящих в состав стаи. Были проведены специальные наблюдения под биноклем за поведением, скоростью и характером передвижения рачков в чашках Петри при увеличении их численности от 1 до 100. Скорость передвижения растет постепенно вместе с численностью рачков, достигая максимума в стае из 10 особей. При этом у партеногенетических самок и молоди она возрастает в 1,9 раза, у гамогенетических самок - в 1,7, у самцов - в 1,1 раза (см. таблицу). Далее скорость практически не изменяется, несмотря на значительное уплотнение стаи. Одиночная особь двигается с минимальной скоростью.

Длина пробега особей также меняется вместе с увеличением численности рачков. Она постепенно уменьшается, и чем больше рачков в стае, тем короче их путь. Так, при увеличении количества рачков в стае от 10-20 до 60-80 длина пробега отдельных особей сокращается в среднем на 0,3-0,5 см. При этом исчезают парения на одном месте.

Характер движения рачков зависит от места нахождения особи. Нам удалось проследить у полифемов 4 типа передвижений.

Первый тип проявляется при передвижении особей вне стаи, т.е. при горизонтальных миграциях рачков из стаи в стаю (Буторина, 1976, 1978). Путь рачков только прямолинеен, скорость и длина одного пробега максимальны. Ось тела параллельна поверхности воды. При таком перемещении рачки только двигаются вперед и не питаются.

Второй тип передвижения появляется у рачков при перемещениях в ореоле стаи. Путь особей прямолинеен, но чередуется с частыми

парениями на одном месте, небольшими рывками и поворотами. Скорость движения рачков минимальна, длина одного пробега средняя. Ось тела составляет угол с поверхностью воды, величина его зависит от скорости. При парении этот угол прямой. Такое передвижение особей в пределах ореола сочетается с их питанием.

Третий тип проявляется при перемещениях рачков в пределах стаи, когда они находятся в составе охотничьей микрогруппировки. Путь рачка кругообразный и челночный, чередуется с рывками в стороны, бросками за добычей, кувырками через голову и небольшими парениями. Скорость движения особей выше средней, иногда приближается к максимальной, длина одного пробега минимальная. Ось тела расположена под некоторым углом к поверхности воды, часто и резко меняется в зависимости от скорости движения рачка. При этом передвижении рачки практически остаются на месте, осуществляя только охоту и питание.

Четвертый тип движения наблюдается при перемещении рачков также в ядре стаи, но когда они находятся не в микрогруппе, а переходят в состав „бродячих“ особей. Путь рачков в основном прямолинейный, изредка чередуется с парением на одном месте, поворотами и рывками в стороны. Скорость движения особей снижается до средней, длина одного пробега увеличивается, но остается меньше, чем в ореоле стаи. Этот тип перемещения занимает промежуточное положение между движениями рачков в охотничьих микрогруппировках ядра и в ореоле стаи. Он наблюдается при переходе особей из одной микрогруппы в другую, либо при выходе из ядра в ореол стаи. При этом рачки только передвигаются и не питаются.

Сезонные и суточные изменения состава стаи

Для *P. pediculus*, имеющих короткий жизненный цикл, характерна синхронность развития однотипных особей, как у всех *Cladocera* и многих стайных рыб. Ранней весной и глубокой осенью их стаи в водоемах однородны. Весной они состоят из многочисленных партеногенетических самок, осенью – из гамогенетических самок приблизительно одного возраста и размера с яйцами, находящимися на одной стадии развития (Буторина, 1971а). С конца мая по начало сентября стаи полифема в различной степени смешанные. В них встречаются различные особи с резким преобладанием партеногенетических самок, но рачки одного типа находятся в одной фазе жизненного цикла. К осени число гамогенетических самок возрастает. Они постепенно заменяют партеногенетических самок, которые вымирают. При этом резко снижается общая численность особей в стаях.

При смене однородных партеногенетических стай на летние смешанные, т.е. с появлением в стаях самцов и гамогенетических самок, резко меняются размер, форма и плотность стай за счет из-

менения характера путей перемещения отдельных особей и их скорости движения. Стаи уплотняются, их поверхностные пятна округляются. Скорость движения рачков в пределах стаи резко увеличивается, а длина их пробегов и расстояния между особями в стае сокращаются до минимума (ц.а., 1971а, 1972а,б), так что проследить перемещение отдельных особей в пределах стаи становится почти невозможно.

При переходе от летних смешанных стай к поздним осенним однородным (гамогенетическим) происходят и соответствующие изменения как самой стаи, так и поведения отдельных особей. Снижаются общая численность стаи, ее размер, форма, плотность. Поверхностное пятно стаи разрыхляется и удлиняется. Уменьшается скорость движения рачков в стае, удлиняются их прямолинейные пробеги, резко увеличивается расстояние между особями.

Состав стаи полифема отличается непостоянством не только в течение вегетационного сезона, но даже в пределах суток. Переформирование состава стаи происходит в результате горизонтальных и вертикальных миграций рачков.

Опытами с применением радиоуглеродного метода непосредственно в водоеме было установлено, что одиночные рачки совершают беспрестанные горизонтальные хаотические миграции (ц.а., 1978). Они осуществляются только в светлое время суток отдельными особями, перемещающимися с большой скоростью из стаи в стаю. Неопределенное число рачков одновременно с разных сторон входит и покидает стаю. Попадая в новую стаю, рачки сразу проникают в ядро, где последовательно вливаются в ряд микрогруппировок пока не поймут добычу. Затем они переходят из ядра в ореол стаи и через некоторое время совсем покидают ее пределы, переходя в соседнюю стаю. Рачки недолго задерживаются в пределах одной стаи. Рачок за 2 ч посещает до 13 стай, проделывая при этом путь в 25 м (ц.а., 1978). Другими словами, полифем затрачивает на одну стаю около 9 мин, включая сюда и время, потраченное на переход из стаи в стаю.

Таким образом, при горизонтальной миграции общая форма стаи, плотность и ее местоположение в водоеме остаются неизменными. Однако состав стаи испытывает постоянную текучесть, в результате чего в течение светлого времени суток он быстро и многократно обновляется.

Вертикальные миграции осуществляются стаями в течение суток при изменении освещенности водной толщи (ц.а., 1969б, 1971в). Они носят целенаправленный характер, происходят постепенно, с небольшой скоростью. При этом меняются форма стай, ее размер, плотность и местоположение в водоеме. Наиболее значительный и одновременный обмен состава стаи происходит в темное время суток. С наступлением сумерек длина пробегов рачков и расстояния между ними увеличиваются. Стаи разрыхляются и растягиваются (ц.а., 1971в). С заходом солнца они рассеиваются в верхних слоях водоема настолько, что стаи, расположенные наиболее близко, сли-

ваются. В полной темноте рачки опускаются на дно, где они, смешиваясь и соединяясь, распределяются ровным слоем над дном водоема или аквариума. С увеличением освещенности водной толщи полифемы поднимаются к поверхности, собираясь в основном в прежних местах, но в обновленном составе.

Согласованность действий особей в стае

Основным из признаков стайного поведения животных является их способность тем или иным способом передавать информацию, в результате чего стая совершает совместные организованные действия (Радаков, 1972; Зеликман, 1975а, 1977). С целью выявления данных способностей в лабораторных условиях были проведены следующие опыты.

Кристаллизаторы диаметром 30–35 см и высотой 10–15 см заполняли водой из водоема, профильтрованной через мельничный газ № 68. В них помещали стайки полифемов, принесенные из водоема непосредственно перед опытом. Кристаллизаторы с водой и животными ставили на розовую миллиметровую бумагу (Буторина, 1972а,б) при ровном дневном освещении без прямого действия солнечных лучей. Рачки в данных условиях находились в течение 2–3 ч до начала опыта. За это время полифемы создавали в кристаллизаторе скопления устойчивой формы: чаще всего овал размером 1,5–3,5 x 2,0–5,0 см (рис. 4, а). По истечении срока адаптации в край или центр скопления полифемов вставляли плексиглазовые стержни разного цвета длиной 8–10 см и диаметром 0,5–1,0 см. Всего было использовано 7 стержней: прозрачный, белый, желтый, красный, зеленый, темно-синий, черный. Опыт с каждым стержнем проводили на 3–5 стаях. На одной и той же стае цвет вводимых стержней менялся. Повторность опыта на одной стае не превышала 5–7 раз подряд во избежание привыкания. Во время опыта секундомером регистрировали начало и конец реакции животных на введенный предмет.

Было установлено, что полифемы реагируют на все цветные стержни, кроме белого и прозрачного, одинаково. Сразу после введения стержня рачки, находящиеся в непосредственной близости от него, моментально поворачиваются головой в сторону от стержня и начинают отодвигаться от него. Уже через 0,5–1,0 с от начала опыта вокруг стержня образуется пустота диаметром 1,0–1,5 см (рис. 4,б). Стая, округлая до опыта, приобретает форму полукольца с более плотным расположением особей по внутреннему периметру в результате перемещения сюда рачков, находившихся в непосредственной близости от стержня. В это время полифемы, расположенные по внешнему краю стаи и на некотором расстоянии от него, остаются на своих местах, ведут себя без изменений, не реагируя на введенный стержень, продолжают обычные спокойные хаотические перемещения. Однако через 1 с после введения стержня и перемещения части рачков, находившихся в непосредственной близости от

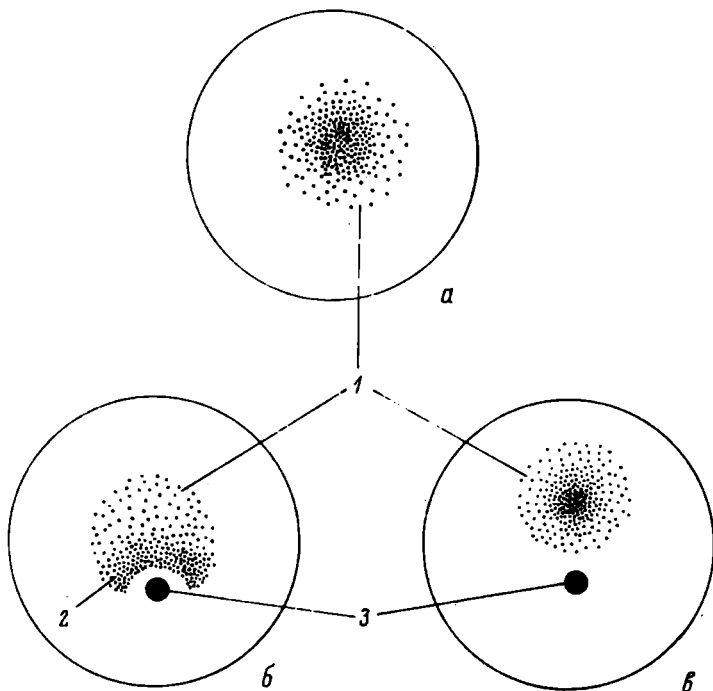


Рис. 4. Постепенное движение стаи от опасности.

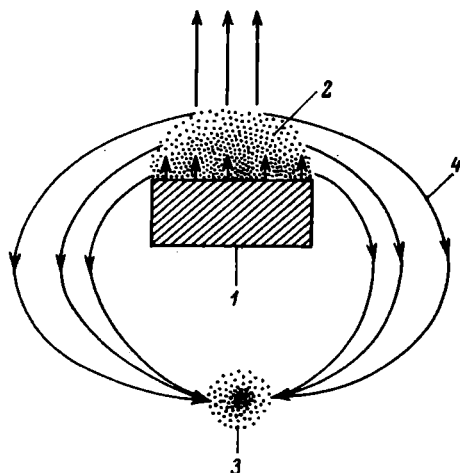
а - положение стаи до начала опыта, б - первое движение рачков в стае, в - перемещение всей стаи. 1 - нормальная структура стаи, 2 - уплотненная полоса особей, 3 - неподвижный предмет.

него, начинается общее движение всей стаи в сторону от стержня. Если стержень поместить в центр стаи, рачки разбегаются по радиусам во все стороны от него. При введении стержня в край или около края стаи рачки уходят в сторону, противоположную введенному стержню (рис. 4). При этом головы всех рачков ориентируются в одну сторону (от стержня), и в том же, едином, направлении движется вся стая. Движения полифемов быстрые, резкие, скорость выше обычной. Через 4-10 с после введения стержня в стаю диаметр пустоты вокруг него достигает максимума (1.5-3.0 см). Через 7-15 с от начала опыта стая целиком переключивается на новое место, расположенное недалеке от стержня (рис. 4, в).

При введении белого стержня движение первых особей в стае начинается только через 14-16 с после начала опыта. При введении же прозрачного стержня или стеклянной палочки вся стая остается на месте, не двигаются даже рачки, находящиеся в непосредственной близости от вводимого предмета. Иногда все же наблюдается движение в стае, но лишь через 30-35 с после начала опыта.

Рис. 5. Перемещение стаи от надвигающейся тени (вид сверху).

1 - тень, 2 - убегающая стая, 3 - прежнее место стаи, 4 - пути перемещения рачков по внешнему краю стаи.



Ни в одном из поставленных экспериментов мы не наблюдали одновременного движения всех членов стаи от введенного предмета. Во всех случаях движение особей в стае и перемещение всей стаи носили волнообразный поэтапный характер. Поскольку предыдущими исследованиями по проверке зрительных способностей рачка установлено, что полифемы хорошо различают особей своего вида и реагируют на них сообразно своему полу, возрасту и физиологическому состоянию (ц.а., 1976, 1979), можно сделать предположение о преимуществе зрительного канала связи между особями стаи.

Способность полифемов воспринимать информацию, в результате которой происходят согласованные действия стаи, наиболее четко проявляется в случае опасности. В этой ситуации стая действует как единое целое, ее особи одинаково ориентируют тело и начинают двигаться с одной скоростью в одном направлении.

Были поставлены опыты, подтверждающие способность рачков воспринимать, передавать информацию и совершать организованные действия всей стаей. Для этого над краем стаи, находящейся в водоеме, поместили предмет, отбрасывающий плотную тень (рис. 5). Рачки, попавшие в зону тени, моментально повернулись в сторону, противоположную опасности, и тотчас же начали двигаться от нее по направлению к центру стаи. В результате этого произошло некоторое уплотнение стаи, находящейся в непосредственной близости от тени. Рыхлая овальная стая превратилась в полуовал с плотной полосой рачков вдоль края тени и рыхлым наружным овалом. В следующий момент произошла перестройка и началось общее движение стаи. Из-за центростремительного перемещения рачков, находящихся на краю стаи, стая, оставшаяся на месте, приобрела форму плотной широкой полосы или квадрата, равного по ширине тени. Рачки в ней были сориентированы одинаково — головой от опасности. Движения их стали резкими, быстрыми, все особи перемещались в одном на-

правлении — от опасности. Стая моментально как бы единым броском перешла на новое место, расположенное недалеко от старого. Между тенью и стаей образовалось свободное пространство шириной 2–3 см. На новом месте сразу же началась обратная перестройка стаи. Сначала пропала однородная ориентация тела особей, движения их стали более спокойные, пробеги удлинились. У каждого рачка появились свой путь и характер передвижения. В результате стая превратилась в овал с рыхлым расположением особей, совершающих хаотические перемещения в разных направлениях в пределах стаи.

Если тень все время надвигать на край стаи, то можно вызвать быстрое бегство перестроившейся и уплотнившейся стаи от опасности. Рачки стремительно уходят от преследующей их тени. Однако без остановки передвигаются только особи, расположенные в центре стаи (рис. 5). Рачки, находящиеся по ее бокам, отплывают в сторону от тени и возвращаются назад на прежнее место. Если до него уже далеко, то они присоединяются к любой стае, встречающейся на их пути. До нового местоположения обычно доходит небольшая часть рачков, начавших путь. Нам удалось, действуя таким образом, переместить стаю по прямой линии на 2 м от прежнего местоположения. При резком изменении направления теневого воздействия стая проявляет необычайную маневренность. Она моментально меняет направление своего движения часто на диаметрально противоположное и с необычайной быстротой уходит от надвигающейся и как бы подгоняющей ее тени. Скорость движения стаи всегда превышает скорость передвижения искусственной тени над ее поверхностью. Точно так же уходит стая, покидая свое место, и при любой другой опасности, однако ненадолго и при условии, что опасность исходит сверху, со стороны поверхности воды. Только в этом случае стая реагирует на нее. Стая не уходит от хищника (например, рыб, клещей), если он внедряется в нее снизу, со дна водоема или с тех же слоев горизонта, в которых находится стая. Если хищники нападают на стаю с поверхности воды, рачки разбегаются в разные стороны, но тут же быстро собираются на прежнем месте. Точно так же ведут себя полифемы, если ударить по воде в том месте, где находится стая, или поместить над ней предмет, дающий тень.

Заключение

Проведенные опыты и наблюдения показывают, что скопления *P. pediculus* представляют собой, согласно принятому определению, стаю (Радаков, 1972; Шовен, 1972; Зеликман, 1975а, 1977; БСЭ, 1976).

В стаях нет вожаков и нет особей второстепенного значения. Стая как несемейная группировка не имеет иерархии. Ее состав отличается крайним непостоянством, быстро и многократно обновляется в течение суток и изменяется на протяжении вегетационного сезона. Стая полифема не носит замкнутого характера. Особи

одного пола и типа, входящие в ее состав, всегда находятся в одной фазе жизненного цикла. Рачки стаи хорошо различают особей своего вида и реагируют на их присутствие изменением поведения и скорости обмена (Буторина, 1976а, 1979). Члены стаи постоянно вступают в активный контакт друг с другом, образуя в ее пределах временные охотничьи микрогруппировки. Перемещение стаи от возбуждающего стимула всегда носит постепенный волновой характер. Это позволяет высказать предположение о наличии у полифемов способности передавать информацию от особи к особи, совершая согласованные действия всей стаей. Вполне вероятно, что в передаче информации преобладает зрительный канал связи.

У *P. pediculus* имеется цветовое зрение. На цвет рачки реагируют моментально. На бесцветные стимулы реакция рачков замедленная или отсутствует вовсе.

Стая полифемов всегда имеет более плотное ядро и рыхлый ореол. Ее размер, форма и плотность зависят от числа и типа преобладающих в стае особей, а характер, путь, скорость движения и расстояние между рачками – от типа особей, их числа, места нахождения в стае и вне ее.

Стая *P. pediculus*, судя по расположению особей в пространстве, имеет хаотическую структуру, которую по терминологии Д.В. Радакова можно охарактеризовать как „структуру при питании” (Радаков, 1972, с. 68). Ее особенности заключаются в том, „что особи в стае быстро меняют ориентацию и положение относительно друг друга”. В стае у рачков увеличивается скорость роста, уменьшается потребление кислорода, увеличиваются продолжительность жизни, интенсивность питания и размножения и некоторые другие показатели метаболизма каждой особи.

Стаи полифемов образуются и существуют в сложном комплексе взаимодействующих абиотических и биотических факторов, воздействующих на рачка. Они выработались как приспособительная реакция на окружающую среду, обеспечивающая сохранение вида в его единстве со средой обитания.

Черты, характерные для стаи и стайного поведения *P. pediculus*, во многом повторяют общий характер стай некоторых других беспозвоночных (Зеликман, 1974, 1975а, 1977), пелагических рыб (Радаков, 1972), а в более общих чертах и позвоночных животных, водных наземный образ жизни, таких как птицы (Шовен, 1972; БСЭ, 1976). Вполне возможно, что определение стаи, даваемое для этих животных (Радаков, 1972; Шовен, 1972; БСЭ, 1976), имеет более широкое и общее значение и в какой-то степени может быть распространено на всех беспозвоночных.

- А б р о с и м о в а Н.А. Некоторые особенности поведения мизид, интродуцированных в пресные водоемы. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 5-7.
- Б о л ь ш а я С о в е т с к а я Э н ц и к л о п е д и я. М., 1976, т. 24, с. 465.
- Б р я з г и н В.Ф., С е р е б р о в Л.И., Т а р а с о в Г.П. Изучение поведения глубоководной креветки *Pandalus borealis* Kr. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 7-9.
- Б у т о р и н а Л.Г. Некоторые данные по распределению и жизненному циклу *Polyphemus pediculus*. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. Л., 1963, с. 143-152.
- Б у т о р и н а Л.Г. Об органах размножения *Polyphemus pediculus* (L.). - В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 41-57.
- Б у т о р и н а Л.Г. О причинах образования стай у *Polyphemus pediculus* (L.). - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1969а, № 3, с. 68-71.
- Б у т о р и н а Л.Г. Распределение *Polyphemus pediculus* (L.) в зависимости от освещенности. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969б, с. 158-164.
- Б у т о р и н а Л.Г. Биология и жизненный цикл *Polyphemus pediculus* (L.). - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971а, с. 155-179.
- Б у т о р и н а Л.Г. О способности *Polyphemus pediculus* (L.) питаться бактериями и простейшими. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1971б, № 11, с. 47-48.
- Б у т о р и н а Л.Г. О суточных миграциях *Polyphemus pediculus* (L.). - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971в, с. 94-105.
- Б у т о р и н а Л.Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.). - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972а, с. 31-37.
- Б у т о р и н а Л.Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus* (L.). - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972б, № 16, с. 19-22.
- Б у т о р и н а Л.Г. К характеристике стайного поведения *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera). - В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976, с. 35-37.
- Б у т о р и н а Л.Г. О применении ^{14}C для изучения горизонтальных миграций *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera). - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1978, № 37, с. 42-45.
- Б у т о р и н а Л.Г. Зависимость скорости обмена *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) от зрительного восприятия условий окружающей среды. - Экология, Свердловск, 1979, № 5, с. 66-72.

- Б у т о р и н а Л.Г., И в а н о в а Н.В. Стайное поведение *Polyphemus pediculus* (L.). - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 11-13.
- З е л и к м а н Э.А. Структура скоплений и распределение неретических мизид. - В кн.: Всесоюзное совещание по макропланктону морей и океанов. М., 1973, с. 22-24.
- З е л и к м а н Э.А. (Zelickman E.A.). Group orientation in *Neomysis mirabilis* (Mysidacea, Crustacea). - *Marine biol.*, 1974, vol. 24, N 3, p. 251-258.
- З е л и к м а н Э.А. Стаеобразование как форма нетрофических связей у ракообразных. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975а, с. 27-30.
- З е л и к м а н Э.А. Структура придонных скоплений неретических мизид и микрораспределение мизид в эксперименте. - В кн.: Вопросы зоопсихологии и сравнительной психологии. М., 1975б, с. 39-41.
- З е л и к м а н Э.А. Нетрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных. - В кн.: Биология океана, т. 2. М., 1977, с. 23-33.
- З е л и к м а н Э.А., Л у к а ш е в и ч И.П., Д р о б ы ш е в а С.С. Агрегированность баренцевоморских эвфаузий и характер их суточных вертикальных миграций. - В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борок, 1978, с. 12-14.
- З у е в Г.В., Н и г м а т т у л и н Ч.П. Особенности стайного поведения крылорукого кальмара *Stenoteuthis pteropus* (Stenestrop, 1855) и кальмара Бартрам *Ommastrephes bartramii* (Lesueur, 1821) в связи с их условиями обитания. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 32-34.
- О л е й н и к о в а Ф.А. К вопросу о поведении рачка артемии в водоемах. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 53-55.
- П а в л о в П.Я. Некоторые черты поведения ракообразных, связанные со строением и функционированием пищедобывательного аппарата. - В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борок, 1978, с. 35-36.
- П а д а к о в Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.
- Ц и м д и н ь П.А. Некоторые наблюдения по распределению *Daphnia pulex* de Gur в мелких загрязненных водоемах. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 95-96.
- Ч и р к о в а З.Н., С м у р о в А.В. Изучение пространственного размещения бентических Cladocera (Crustacea) с применением статистических методов. - В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борок, 1978, с. 47-49.
- Ш о в е н Р. Поведение животных. М., 1972.

- D o d s w e l l M.J. Some on Schooling behaviour and growth of *Mysis gossensii* (Mysidacea) in a small Newfoundland estuary. - *Canad. J. Zool.*, 1975, vol. 53, N 4, p. 374-377.
- C l u t t e r R.J. The microdistribution and social behaviour of some pelagic *Mysis*. - *J. Experim. marine Biol. Ecol.*, 1969, vol. 3, N 2, p. 125-155.
- M a u c h l i n e J. Seasonal occurrence of mysids Crustacea and evidence of social behaviour. - *J. Marine Biol. Assoc. U.K.*, 1971, vol. 51, N 4, p. 809-825.

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
DACTYLOGYRUS ANCHORATUS
И *D. CHRANIOWI* [MONOGENOIDEA (BENEDEN)
BYCHOWSKY, 1937; DACTYLOGYRIDEA BYCHOWSKY,
1937] НА ЖАБРАХ КАРЕЯ, КАРПА И СИНЦА

Популяционные аспекты изучения гельминтов в пресноводных биоценозах приобретают сейчас все большее значение в исследованиях паразитологов. К сожалению, материалов, касающихся пространственного расселения моногеней пресноводных рыб, крайне мало. Совсем нет данных о характере распределения популяций дактилогирид на жабрах своих хозяев.

Работами ряда авторов установлено, что большинство жаберных паразитов локализуется в строго определенном месте жабр и приурочено к определенным жаберным дугам. Впервые этот феномен был отмечен Серфонтеном (Serfontaine, 1896, 1898) для моногеней *Diclidophora denticulata* - жаберного паразита сайды (*Pollachius virens*). Автор установил, что *D. denticulata* паразитирует главным образом на средних участках жабр. В дальнейшем Гробен (Grobe, 1940), изучавший представителей родов *Diclidophora* и *Dactylogyrus*, также выявил, что паразиты, относящиеся к этим систематическим группам, чаще всего заселяют средние участки жабр.

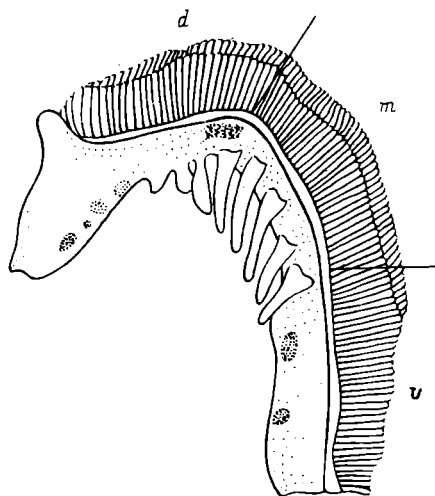
До настоящего времени сведения о расселении жаберных паразитов, в частности моногеней, на жаберных дугах очень незначительны и принадлежат только зарубежным авторам. Франкланд (Frankland, 1955) установил, что *Dactylocotyle denticulata* чаще всего встречается на внутренней стороне 1-й жаберной дуги и в средней части жаберных лепестков *Gadus virens*. Кроме того, он отметил, что неполовозрелые особи *D. denticulata* способны к ограниченному передвижению на жаберных дугах, но с увеличением возраста паразитов эта способность уменьшается. Льюеллин (Llewellyn, 1956, 1972) обнаружил, что *Diclidophora merlangi* в основном приурочена к 1-й жаберной дуге *Gadus merlangus*, а *D. luscae* - ко 2-й и 3-й *G. luscae*.

Левеллин исследовал 18 видов моногеней из 17 видов рыб и выявил для большинства паразитов явную приуроченность к средним (2-я и 3-я пары) жаберным дугам. Вайлс (Wiles, 1968), изучавший распределение *Diplozoon paradoxum* на жабрах хозяев, установил, что этот паразит заселяет главным образом 1-ю и 2-ю жаберные дуги у леща (*Abramis brama*), внутренние полужабры у леща и гольяна (*Phoxinus phoxinus*) и средние участки жаберных дуг у гольяна и плотвы (*Rutilus rutilus*). Ктари (Ktari, 1969) отметил, что *Kuhnia scombri* у скумбрии (*Scomber scombrus*) встречается преимущественно в средней части 1-й жаберной дуги. Сьюдем (Suydam, 1971) установил, что *Diclidophora massallumi* в наибольшем количестве поселяются на средних участках жаберных филламентов *Urophycis regius*, а по жаберным дугам распределяются в порядке убывания численности - 2, 3, 1, 4. Ханек (Hanek, 1973) выявил, что у солнечной рыбы *Lepomis gibbosus* моногеней (всего им было обнаружено 7 видов) в основном приурочены ко 2-й и 3-й жаберным дугам. Ламберт и Майлард (Lambert, Maillard, 1975), изучавшие расселение двух видов моногеней - *Diplectanum aequans* и *D. laubieri*, паразитирующих на жабрах морского окуня (*Dicentrarchus labrax*), заметили, что эти черви в зависимости от возраста занимают определенное место на жабрах. Наибольшая численность *D. aequans* авторами зарегистрирована на 1-й жаберной дуге, *D. laubieri* - на 3-й и 4-й. Роде (Rohde, 1978), исследовавший распределение на жабрах *Scomberomorus commersoni* 5 видов моногеней, обнаружил, что *Pseudothoracocotyle gigantea* встречается только на 3-й жаберной дуге, *Gotocotyla bivaginalis* чаще всего на 3-й и 4-й, *Gotocotyla secunda* - на 1-й и 2-й. Ктари (Ktari, 1969) заметил, что при одновременном паразитировании на жабрах *Echeneis naucrates* двух видов моногеней - *Dionchus agassizi* и *D. remore*, первый вид распределяется преимущественно на задних (3, 4) жаберных дугах, а второй - на передних (1, 2). Ханек и Фернандо (Hanek, Fernando, 1978) установили, что наиболее благоприятным местом для обитания моногеней *Urocleidus ferox* являются средние участки 2-й и 3-й жаберных дуг *L. gibbosus*, а для моногеней *Cleidodiscus stentor* - 2-я жаберная дуга того же хозяина.

Из обзора литературных данных видно, что многие из изученных видов моногеней строго приурочены к определенным местам обитания на жабрах. Не найдено видов, предпочитающих правую или левую стороны жабр. Имеющиеся сведения свидетельствуют о том, что жабры являются комплексом экологически разнообразных биотопов и с этой точки зрения представляют интересную область исследования. Кроме того, данные о приуроченности жаберных паразитов к определенным жаберным дугам очень важны, так как по ним можно судить о механизме дыхания рыб, а также о способе заражения их жаберными паразитами.

Рис. 1. Деление жаберной дуги на секторы.

d - дорсальный, m - медиальный, v - вентральный.



Цель работы - изучение особенностей расселения на жабрах некоторых представителей рода *Dactylogyrus* Diesing, 1850, паразитирующих на карповых рыбах: карасе (*Carassius auratus*), карпе (*Cyprinus carpio*), синце (*Abramis ballerus*). Выбор указанных рыб в качестве объекта исследования был

обусловлен тем, что они отличаются друг от друга некоторыми чертами биологии, принадлежат к разным фаунистическим комплексам и занимают разные экологические ниши в водоеме. Отношение этих рыб к температурному и кислородному режимам, скорости течения, освещенности, активной реакции среды (pH) и другим экологическим факторам различно. Известно, что биология паразитов тесно связана с биологией хозяев. Следовательно, дактилогирусы, обитающие на указанных рыбах, также испытывают влияние и адаптированы к различным условиям среды.

Кроме того, различный образ жизни у карасей и карпов (главным образом в стоячих водоемах или в водоемах с низкой проточностью) и синцов (в условиях постоянной проточности) сказывается на особенностях механизма дыхания этих рыб, что в свою очередь, очевидно, влияет на заражение и пространственное расселение паразитов на жабрах рыб. Так, например, известно (Строганов, 1962), что рыбы, живущие в текучих водах или в пелагической части больших водоемов (синец), при движении приоткрывают рот и вода из ротовой полости проходит через жаберные щели между жаберными лопастками наружу, т.е. дыхание происходит в основном пассивно. У карася и карпа, обитающих в условиях незначительной проточности или полного ее отсутствия, работа жаберных крышек и рта резко выражена, т.е. жабры омываются водой активно.

Интересно было проследить, сказываются ли различия биологии хозяев (карася, карпа, синца) на распределении дактилогирусов на жабрах рыб. Работу проводили с использованием годовиков карася, зараженных *D. anchoratus*, годовиков карпа, также инвазированных *D. anchoratus*, и годовиков синца, на которых обитает один вид - *D. chranilowi*. Рыб исследовали в течение мая-июня,

Т а б л и ц а 1

Распределение *D. anchoratus* на секторах жаберных дуг карпа и карася

| Вид рыб | Сектор | | |
|-----------------------|------------|------------|-------------|
| | дорсальный | медиальный | вентральный |
| Карп: | | | |
| всего обнаружено 1155 | 21.5 | 71.0 | 23.0 |
| паразитов | 18.6 | 61.5 | 19.9 |
| Карась: | | | |
| всего обнаружено 962 | 16.4 | 62.4 | 17.4 |
| паразита | 17.0 | 64.9 | 18.1 |

П р и м е ч а н и е. Числитель – численность паразитов, знаменатель – численность паразитов, % от общего числа обнаруженных.

августа–сентября 1977–1978 гг. Синцов отлавливали в водохранилище, карасей и карпов – из прудов.

Жаберные дуги пронумеровывались от 1–й до 4–й спереди назад, причем каждая из них была разделена примерно на равные участки – секторы (рис. 1). Учитывали численность паразитов на каждой жаберной дуге с правой и левой сторон. Вскрытие рыб, сбор и подсчет численности червей проводили по общепринятой методике (Гусев, 1978). Всего за время исследования просмотрены жабы 169 рыб.

С целью выяснения локализации *D. anchoratus* на секторах жаберных дуг у карася и карпа было вскрыто по 10 экз. годовиков того и другого видов. Интенсивность инвазии карасей равнялась 90–100, карпов – 120 паразитам на рыбе.

Как видно, распределение *D. anchoratus* на секторах жаберных дуг карпа практически не отличается от такового у карася (табл. 1). Наибольшая численность паразитов зарегистрирована на медиальном секторе – 61.5% у карпа и 64.9 % у карася. На дорсальном и вентральном секторах обнаружено соответственно 18.6 и 19.9% у карпа и 17.0 и 18.1% паразитов у карася. Установлено, что у карася и карпа *D. anchoratus* чаще всего заселяет средние участки жаберных лепестков. Замечено, что личиночные формы локализуются у основания филламентов, а по мере увеличения возраста черви передвигаются вдоль жаберных лепестков, занимая их среднюю часть.

При исследовании расселения *D. anchoratus* по жаберным дугам карася вскрыто 52 экземпляра рыб, обнаружено 3276 паразитов.

Т а б л и ц а 2

Распределение *D. anchoratus*
на жабрах годовиков карася

| Численность паразитов | Жабры | | | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|------------------|-------------------|
| | 1-я пара | 2-я пара | 3-я пара | 4-я пара | левая сторона | правая сторона |
| Общая | 830 | 956,8 | 833 | 655,2 | 1658,8 | 1617,2 |
| В среднем на од- ной рыбе | 15,9 | 18,4 | 16,0 | 12,6 | 31,9 | 31,1 |
| Процент от общего числа обнаружен- ных | 25,3 | 29,3 | 25,4 | 20,0 | 50,6 | 49,4 |

Т а б л и ц а 3

Степень достоверности различий (t_{st} - Стьюдента)
численности *D. anchoratus* на жаберных дугах
годовиков карася

| | Пары жабр | | | | | |
|------------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1-2-я | 1-3-я | 1-4-я | 2-3-я | 2-4-я | 3-4-я |
| Критерий Стьюдента (t_{st}) | 3,13 | 0,078 | 4,77 | 2,8 | 7,2 | 4,4 |

Наибольшее количество паразитов (табл. 2; рис. 2) обнаружено на 2-й паре жаберных дуг - 29,3%. Практически одинаковая численность дактилогирiusов отмечена для 1-й и 3-й жаберных дуг - 25,3 и 25,4% соответственно. Меньше всего паразитов зарегистрировано на 4-й жаберной дуге - 20% от общего числа обнаруженных на всех жабрах.

Выявлены статистически достоверные различия (табл. 3) численности дактилогирiusов на различных жабрах. Так, степень достоверности различий (критерий Стьюдента) численности червей на 1-й и 2-й дугах составила 3,13 при уровне значимости $p=0,05$, что свидетельствует о достоверности различия 95%.

В заселении паразитами левой и правой сторон жабр не отмечено существенной разницы. На левой стороне зарегистрировано 50,6, на правой 49,4% дактилогирiusов от общего числа всех найденных.

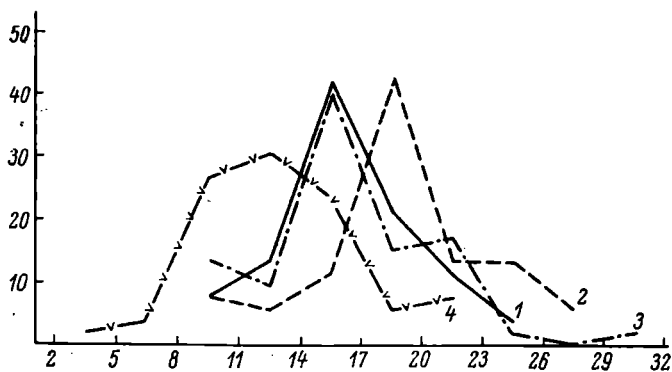


Рис. 2. Распределение *D. anchoratus* на жабрах годовиков карася.

1 - 1-я пара жабр, 2 - 2-я пара, 3 - 3-я пара, 4 - 4-я пара жабр. По оси ординат - численность паразитов, % от общего количества; по оси абсцисс - число паразитов, экз.

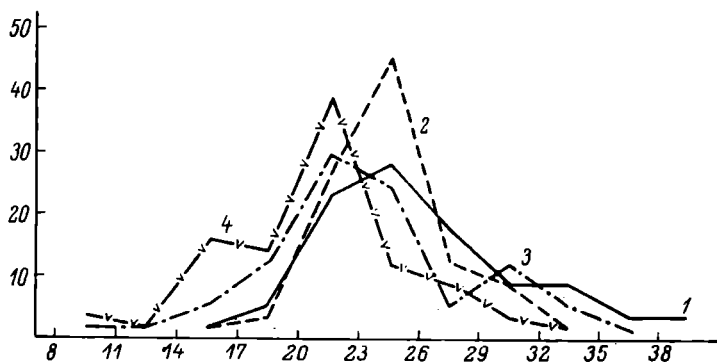


Рис. 3. Распределение *D. anchoratus* на жабрах годовиков карпа.

Обозначения те же, что на рис. 2.

При исследовании 57 карпов обнаружено 5273 паразита. Выявлено (табл. 4; рис. 3), что *D. anchoratus* заселяют жаберные дуги годовиков карпа следующим образом в порядке убывания численности: 1-я пара - 27.7%, 2-я - 25.7, 3-я - 24.8, 4-я пара - 21.8% паразитов от всех обнаруженных.

Т а б л и ц а 4

Распределение *D. anchoratus* на жабрах годовиков карпа

| Численность паразитов | Жабры | | | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|-------------|------------------|-------------------|
| | 1-я пара | 2-я пара | 3-я пара | 4-я пара | левая сторона | правая сторона |
| Общая | 1459.2 | 1356.6 | 1305.3 | 1151.4 | 2650.5 | 2622.0 |
| В среднем на од- ной рыбе | 25.6 | 23.8 | 22.9 | 20.2 | 46.5 | 46.0 |
| Процент от обще- го числа обна- руженных | 27.7 | 25.7 | 24.8 | 21.8 | 50.5 | 49.5 |

Т а б л и ц а 5

Степень достоверности различий (t_{st} - Стьюдента)
численности *D. anchoratus* на жаберных дугах
годовиков карпа

| | Пары жабр | | | | | |
|--------------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1-2-я | 1-3-я | 1-4-я | 2-3-я | 2-4-я | 3-4-я |
| Критерий Стью- дента (t_{st}) | 2.2 | 2.7 | 5.7 | 1.0 | 4.5 | 2.7 |

Статистически достоверны (табл. 5) различия заселения парази-
тами различных жаберных дуг годовиков карпа, за исключением
2-й и 3-й пар.

Отмечено, что распределение червей по левой и правой сторонам
жабр происходит практически одинаково. На жабрах с левой стороны
обнаружено 50.5, с правой - 49.5% паразитов.

При изучении особенностей распределения *D. chranilowi* на
жабрах годовиков синца было установлено, что половозрелые черви
чаще всего встречаются на средних участках жаберных филamentos,
половозрелые заселяют основания жаберных лепестков. Кроме то-
го, замечено, что локализация *D. chranilowi* зависит от их чис-
ленности на жабрах рыб. При незначительной интенсивности инвазии,
когда на жаберных лепестках имеются незаселенные участки, черви
приближаются для обитания среднюю часть жаберных лепестков. С уве-
личением численности паразиты начинают поселяться сначала ближе
к основанию филamentos, а затем при еще большем возрастании ин-

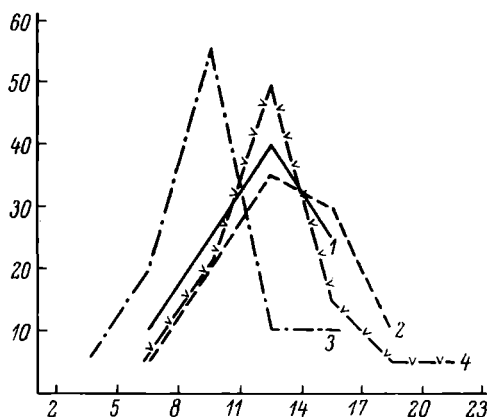


Рис. 4. Распределение *D. chranilowi* на жабрах годовиков синца.

Обозначения те же, что на рис. 2.

вазии занимают концевые участки жаберных лепестков. В результате последние оказываются заселенными паразитами почти равномерно.

Замечено, что у годовиков синца, так же как у годовиков карася и карпа, основная масса червей концентрируется в медиальном секторе жаберных дуг.

Наибольшая численность (на 20 вскрытых рыбах обнаружено 908 червей) дактилогирусов (табл. 6; рис. 4) зарегистрирована на 2-й паре жаберных дуг — 28% от общего количества всех паразитов, на 4-й — 27.2%, на 1-й — 24.9%. Наименьшая численность червей отмечена для 3-й пары жаберных дуг — 19.9% паразитов от общего числа всех найденных.

Одинаковая численность *D. chranilowi* зарегистрирована на левой и правой сторонах жабр годовиков синца — 50%.

Статистически достоверны (табл. 7) различия численности дактилогирусов на 1-й и 3-й, на 2-й и 3-й, на 3-й и 4-й жаберных дугах. Различия распределения *D. chranilowi* на 1-й и 2-й, на 1-й и 4-й, на 2-й и 4-й дугах недостоверны.

Сравнивая данные, полученные при исследовании распределения дактилогирусов на жабрах годовиков карася, карпа и синца, можно отметить определенные различия. У карася наибольшая численность паразитов зарегистрирована на 2-й паре жаберных дуг, у карпа — на 1-й, у синца — на 2-й. Разницы в заселении дактилогирусами левой и правой сторон жабр не обнаружено.

В ходе изучения особенностей расселения *D. anchoratus* и *D. chranilowi* на жабрах хозяев было установлено, что у годовиков карася, карпа и синца паразиты в наибольшем количестве заселяют медиальный сектор жаберных дуг. Для выяснения причин этого явления было изучено направление потока воды, проходящего через жаберную полость этих рыб. Наблюдения проводили с помощью водной взвеси туши. Выявлено, что у годовиков этих рыб вода, проходящая через жабры, четко делится на 3 потока (рис. 5). Через медиальную часть жаберных дуг проходит водный поток меньшей силы, через вентральный и дорсальный секторы идут токи большей мощности. Очевидно, различия скорости прохождения воды через секторы жаберных дуг создают неодинаковые условия для обитания

Т а б л и ц а 6

Распределение *D. chranilowi* на жабрах годовиков синца

| Численность паразитов | Жабры | | | | | |
|--------------------------------------|----------|----------|----------|----------|---------------|----------------|
| | 1-я пара | 2-я пара | 3-я пара | 4-я пара | левая сторона | правая сторона |
| Общая | 226 | 254 | 180 | 246 | 454 | 454 |
| В среднем на одной рыбе | 11.3 | 12.7 | 9.0 | 12.3 | 22.7 | 22.7 |
| Процент об общего числа обнаруженных | 24.9 | 28.0 | 19.9 | 27.2 | 50.0 | 50.0 |

Т а б л и ц а 7

Степень достоверности различий (t_{st} - Стьюдента) численности *D. chranilowi* на жаберных дугах годовиков синца

| | Пары жабр | | | | | |
|---------------------------------|-----------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | 1-2-я | 1-3-я | 1-4-я | 2-3-я | 2-4-я | 3-4-я |
| Критерий Стьюдента (t_{st}) | 1.6 | 2.6 | 1.1 | 4.2 | 0.6 | 3.7 |

на них паразитов. Наиболее благоприятным местом для червей, по всей видимости, оказывается медиальный сектор, чем и объясняется наибольшая численность дактилогирусов, поселяющихся на нем.

Отмечено, что локализация дактилогирусов на жаберных лепестках зависит от возраста червей. Молодые особи с неокончательно сформированным прикрепительным аппаратом, как правило, занимают основания филamentos, где, по всей видимости, воздействие потока воды, омывающего жабры, минимальное. Для половозрелых *D. anchoratus* и *D. chranilowi* обычным местом обитания являются средние участки жаберных лепестков.

Замечено, что у исследованных видов рыб (годовики карася, карпа и синца) *D. anchoratus* и *D. chranilowi* в наибольшем количестве заселяют 2-ю и 1-ю пары жаберных дуг, в наименьшем - 4-ю. На основании имеющихся к настоящему времени научных публикаций о механизме дыхания рыб выдвинуто предположение, что у большинства пресноводных рыб через внутренние жабры (3-4) про-

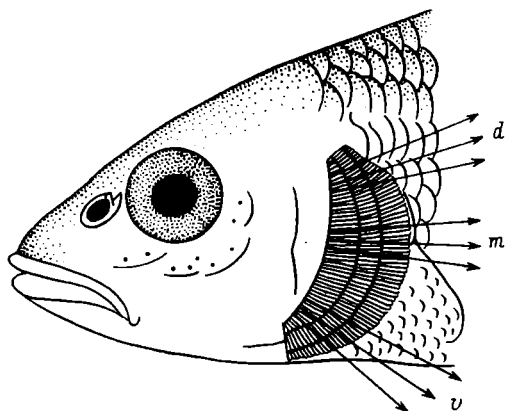


Рис. 5. Деление воды, проходящей через жабры годовиков карася, карпа и синца, на потоки.

d - дорсальный сектор, m - медиальный, v - вентральный сектор.

ходят водные потоки меньших объемов, чем через наружные (1-2). Согласно Хьюгесу и Моргану (Hughes, Morgan, 1973),

степень инвазии жаберных дуг паразитами, вероятно, находится в прямой зависимости от объемов водных потоков, проходящих через них. Экспериментальные исследования ряда зарубежных авторов (Paling, 1968; Hanek, 1973) подтверждают правильность этого высказывания. Принимая во внимание сведения о величинах водных потоков, проходящих через разные жаберные дуги у пресноводных рыб, полученные нами результаты можно рассматривать как еще одно подтверждение правильности гипотезы Хьюгеса и Моргана.

Установлено, что заселение дактилогирусами жаберных дуг у рыб, ведущих различный образ жизни (синец и карп), происходит неодинаково.

Отмечены некоторые различия распределения *D. anchoratus* по жабрам годовиков карася и карпа. У карася наибольшее количество паразитов зарегистрировано на 2-й жаберной дуге, наименьшее - на 4-й. На 1-й и 3-й жаберных дугах обнаружена практически одинаковая численность червей. У годовиков карпа распределение паразитов по жаберным дугам происходит в порядке убывания численности - 1, 2, 3, 4. Отмеченные различия заселения одним и тем же видом дактилогирусов (*D. anchoratus*) жаберных дуг у одновозрастных рыб, ведущих сходный образ жизни, вероятно, можно объяснить некоторыми особенностями строения жаберного аппарата серебряного карася и карпа. Известно (Шпет и др., 1961), что серебряный карась адаптирован к питанию более мелкой пищей (планктоном), карп - к более крупной бентической пище, что привело к некоторым различиям в строении жаберного аппарата обоих видов. Так, например, количество тычинок на жаберных дугах у карася значительно больше и они длиннее, чем у карпа.

Существенных различий в распределении *D. chranilowi* и *D. anchoratus* по правой и левой сторонам жабр у исследованных рыб не выявлено.

- Г у с е в А.В. Методика сбора материалов по моногенейм. М., 1978.
- С т р о г а н о в Н.С. Экологическая физиология рыб. М., 1962.
- Ш п е т Г.И., Х а р и т о н о в а Н.Н., Б а к у н е н к о Л.А. К сравнительной морфологии жаберного аппарата карáса и карпа в связи с различиями в их питании. - Зоол. ж., 1961, т. 15, вып. 11, с. 1691-1694.
- C e r f o n t a i n e P. Contribution a l'etude des Octocotylides. - Arch. Biol., 1896, vol. 14, N 3, p. 497-560.
- C e r f o n t a i n e P. Contribution a l'etude des Octocotylides. IV. Nouvelles observation de Dactylocotyle luscae. - Arch. Biol., 1898, vol. 15, N 2, p. 301-328.
- F r a n k l a n d H.M.T. The life history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (Trematoda : Monogenea). - Parasitology, 1955, vol. 45, N 3/4, p. 313-351.
- G r o b e n G. Beobachtungen über die Entwicklund verschiedener Arten von Fischsehmarotzern aus des Gattung *Dactylogyrus*. - Z. Parasitenkunde, 1940, vol. 11, N 5, p. 611-636.
- H a n e k G. Microecology and spatial distribution of the gill parasites infesting *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplitis rupestris* (Raf.) in the Bay of Quinte. Ontario, 1973.
- H a n e k G., F e r n a n d o C.H. Spatial distribution of gill parasites of *Lepomis gibbosus* (L.) and *Ambloplites rupestris* (Raf.). - Canad. J. Zool., 1978, vol. 56, N 6, p. 1235-1240.
- H u g h e s G.M., M o r g a n M. The structure of fish gills in relation to their respiratory function. - Biol. Rev., 1973, vol. 48, p. 419-475.
- K t a r i M.N. Recherches sur l'anatomic et la biologic de *Microcotyle salpae* Parona et Perugia, 1890, parasitic de *Box salpa* L. (Teleosteen). - Ann. parasitol. humaine et comparée, 1969, vol. 44, N 4, p. 425-440.
- L a m b e r t A., M a i l l a r d C. Repartition branchiale de deux Monogenes: *Diplectanum aequans* (Wagener, 1857) Diesing 1858 et *Diplectanum laubieri* Lambert et Maillard, 1974 (Monogenea Monopisthocotylea) parasites simultanes de *Dicentrarchus labrax* (Teleosteen). - Ann. Parasitol., 1975, vol. 50, N 6, p. 691-699.

- L l e w e l l y n J. The host-specificity microecology and comparative morphology of some trematode gill parasites. - J. Marine Biol. Assoc. U.K., 1956, vol. 35, p. 113-127.
- L l e w e l l y n J. Behaviour of monogeneans. - In: Behavioural aspects of parasite transmission. - J. Zool., 1972, vol. 51, p. 19-30.
- P a l l i n g J.E. The manner of infection of trout gill by the monogenean parasites *Discocotyle sagittata*. - J. Zool., 1968, vol. 159, N 3, p. 293-309.
- R o h d e K. Latitudinal Gradients in Species Diversity and Their Causes. 11. Marine Parasitological evidence for a time hypothesis. - Biol. Zbl., 1978, vol. 97, p. 405-418.
- S u y d a m E. The micro-ecology of three species of Monogenetic Trematodes of Fishes from the Beaufort - Cape Hatteras Area. - Proc. Helminthol. Soc. Wash., 1971, vol. 38, N 2, p. 240-246.
- W i l e s M. The occurrence of *Diplozoon paradoxum* Nordmann 1832 (Trematoda : Monogenea) in certain waters of northern England and its distribution on the gills of certain Cyprinidae. - Parasitology, 1968, vol. 58, N 1, p. 61-70.

ГЕЛЬМИНТЫ ШУКИ, ЛЕЩА И СУДАКА
В ЗОНЕ СБРОСА ТЕПЛЫХ ВОД КОСТРОМСКОЙ ГРЭС
ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Костромская ГРЭС, расположенная на южном берегу Горьковского водохранилища в устье р. Шачи, ниже г. Костромы, начала свою работу с июня 1969 г. Сброс подогретых вод осуществляется в залив р. Шачи площадью 1,6 км² со средней глубиной 4–5 м. При работе 8 блоков в залив сбрасывается 80 м³/с подогретой воды, что вызывает повышение температуры воды в этом районе на 5–10° по сравнению с основной зоной водохранилища (Сулимов, 1974). Несмотря на это, ухудшения кислородного режима в заливе не наблюдается. Максимум насыщения воды кислородом падает на осенний период, минимум – на июнь. Солевой состав воды неоднороден. Зимой увеличивается содержание эфирорастворимых веществ, летом их количество уменьшается. В целом изменения качества воды не отмечалось (Шубина, 1974).

В водоемах–охладителях, как правило, заметно меняются гидрологический и гидробиологический режимы. Наблюдается сдвиг фаз вегетации водорослей и макрофитов, смена одних фитоценозов другими, в зоопланктоне и зообентосе возрастает численность эврибионтов и теплолюбивых видов (Астраускас и др., 1974; Ривьер, 1975). Размеры тела, плодовитость и продукция некоторых беспозвоночных, обитающих в подогретых водах, могут увеличиваться (Китицина, 1974).

Исследования, проведенные в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС, показали, что и здесь в воздействии теплых вод на гидробионтов проявляется общая тенденция, характерная для изменений, происходящих в других водоемах–охладителях (Дзюбан, Ривьер, 1974; Елагина, 1974, 1975; Скальская, 1975).

Вопросом непосредственного влияния подогретых вод на паразитофауну рыб в водоемах–охладителях ГРЭС стали заниматься недавно. Так, ихтиопаразитическая ситуация Кучурганского лимана Молдавской ГРЭС изучалась до пуска ГРЭС в 1954–1955 гг. и в

1965–1967 гг. (Мариц, Чокырлан, 1968). Почти за десятилетний период отмечены увеличение количества видов паразитов с 55 до 68, возрастание экстенсивности и интенсивности заражения рыб *Caryophyllaeus laticeps*. С изоляцией лимана от р. Днестра в связи со строительством ГРЭС и повышением температурного режима наблюдалась зарастаемость водоема высшей водной растительностью, что способствовало концентрации птиц-ихтиофагов. Это повлекло за собой сильное заражение рыб лигулидами, диплостоматидами и постодиплостоматидами, представляющими опасность для молоди рыб. В результате наблюдений за паразитофауной карпов, выращиваемых в водоемах-охладителях ГРЭС им. Классона, обнаружены исчезновение некоторых видов паразитов у рыб, завезенных из других хозяйств, и появление новых, которыми, видимо, они заразились от местных рыб. М.С. Иванова и В.А. Мусселиус (1969) приходят к выводу, что в теплых водах некоторые относительно холоднолюбивые виды паразитов угнетены, а теплолюбивые получают широкое распространение и вызывают эпизоотии. По данным Е.А. Богдановой (1972), у карпов разного возраста, выращиваемых в садках, установленных в сбросном канале Киришской ГРЭС, наблюдались постепенное повышение зараженности эктопаразитами и появление рыб с признаками жаберного заболевания. По наблюдениям О.И. Стрижак (1973), в теплом заливе Иваньковского водохранилища, где биомасса бентоса очень низкая и лещ вынужден питаться зоопланктоном, возросла зараженность рыб лигулидами.

О.П. Кулаковская (1975) отмечает, что в водоеме-охладителе Бурштинской ГРЭС наиболее часто встречались метацеркарии *Diplostomum spathaceum* и другие личиночные формы трематод как результат высокой численности моллюсков – первых промежуточных хозяев и птиц – окончательных хозяев этих паразитов. Трематоды, паразитирующие в рыбах на половозрелой стадии, малочисленны в видовом отношении и встречаются редко. Повышенная зараженность дрейссены метацеркариями эхиностоматид (3,7%, интенсивность заражения 1–16 экз.) отмечается в водоемах-охладителях Ярославской ГРЭС (Кочнев, 1977). В то же время в Рыбинском водохранилище с естественным температурным режимом (Гинецинская, 1958) инвазия моллюсков этими паразитами составляет всего 0,3%. С.А. Кочнев (1977) считает, что повышение экстенсивности инвазии моллюсков личиночными формами эхиностоматид связано с влиянием подогрева.

Исследования паразитологов, направленные на выяснение влияния подогретых вод на паразитофауну рыб в водоемах-охладителях ГРЭС, показали, что фауна паразитов рыб и их численность зависят от комплекса факторов, создавшихся в этих водоемах. Здесь четко проявляется общая тенденция – снижение численности моногеней и трематод, паразитирующих в рыбах на половозрелой стадии, увеличение численности личиночных форм трематод и кариофиллид. Однако в каждом конкретном водоеме имеются свои характерные особенности. Следует иметь в виду как прямое влияние температуры на

сроки созревания паразитов и на развитие беспозвоночных животных, являющихся промежуточными хозяевами многих паразитов (рачки, моллюски, олигохеты), так и опосредованное. Последнее в значительной степени определяется изменением характера питания рыб. Изучение этих особенностей в конкретном водоеме-охладителе поможет паразитологам подойти к решению практических задач, направленных на борьбу и профилактику заболеваний.

Задача нашего исследования – выявить наличие или отсутствие общей тенденции в изменении фауны гельминтов рыб под влиянием сброса теплых вод, а также выяснить влияние сброса теплых вод Костромской ГРЭС на фауну гельминтов в прилегающих участках Горьковского водохранилища.

В течение 6 лет, в мае-июне 1974-1979 гг., нами изучалась фауна гельминтов леща, судака и щуки в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС Горьковского водохранилища. Исследовалась морфологическая изменчивость паразитов (*Phyllodistomum angulatum*) из мочевого пузыря судаков, выловленных из разных участков водохранилища. Отмечалась изменчивость 8 абсолютных морфологических признаков гельминтов (табл. 1). Подсчитывалось продуцирование яиц на единицу площади матки. В качестве основных показателей изменчивости морфологических признаков вычислялись значения средних (\bar{X}), доверительный интервал $\bar{S}_{\bar{X}} \cdot t$, среднее квадратичное отклонение (σ) и коэффициент вариации (CV). Для получения статистической достоверности различий размеров исследуемых признаков определялся критерий Стьюдента (S_{st}).

Анализ полученных данных показал, что фауна гельминтов изученных рыб представлена 28 видами (табл. 2). Интенсивность инвазии моногенейми (6 видов) незначительна и процент зараженных рыб не превышает 47. Интересно, что в Костромском расширении водохранилища, мелководном и хорошо прогреваемом водоеме, при более низком проценте заражения интенсивность заражения рыб моногенейми значительно выше: *Dactylogyrus auriculatus* – 40, *D. falcatulus* – 60, *D. wunderi* – 50. В речном и приплотинном участках водохранилища численность моногеней практически одинаковая.

Ленточные черви (5 видов) не получили здесь широкого распространения, кроме двух видов – *Caryophyllaeus laticeps* и *Diphyllobotrium latum*. Обращает на себя внимание значительная интенсивность заражения лещей *Caryophyllaeus laticeps* (средняя интенсивность 51,1). В Костромском расширении, речном и приплотинном участках зараженность рыб соответственно составляет 6,6, 13,1, 36,1. Увеличение численности паразитов в теплом участке водоема связано, видимо, с удлинением цикла развития олигохет – их промежуточных хозяев. Плероцеркоиды *D. latum* обнаружены у 53,3% щук, средняя интенсивность – 1,6. Высокий процент зараженных рыб объясняется скорее сбросом бытовых вод г. Волгореченска в водоем, а не влиянием термальных вод.

Трематоды (6 видов) встречаются как в виде личинок (метацеркарии), так и марит. Личиночные формы преобладают в фауне гель-

Т а б л и ц а 1

Значения $\bar{X} \pm S_{\bar{X}} \cdot t$, σ , CV некоторых морфологических признаков марит *Phyllocladus angulatus*

| Морфологические признаки | Теплые воды | | Костромское расширение | | | Речной участок | | |
|--------------------------|-----------------------------------|----------|------------------------|-----------------------------------|----------|----------------|-----------------------------------|-------|
| | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}} \cdot t$ | σ | CV | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}} \cdot t$ | σ | CV | $\bar{X} \pm S_{\bar{X}} \cdot t$ | CV |
| Длина тела | 2.43 \pm 0.11 | 0.56 | 23.2 | 2.04 \pm 0.14 | 0.7 | 37.8 | 2.50 \pm 0.012 | 0.64 |
| Ширина тела | 1.07 \pm 0.05 | 0.26 | 24.2 | 0.78 \pm 0.06 | 0.3 | 41.6 | 1.03 \pm 0.05 | 0.25 |
| Длина ротовой присоски | 0.25 \pm 0.016 | 0.08 | 32.7 | 0.22 \pm 0.016 | 0.08 | 37.2 | 0.24 \pm 0.012 | 0.06 |
| Ширина ротовой присоски | 0.25 \pm 0.018 | 0.09 | 36.1 | 0.22 \pm 0.016 | 0.08 | 38.0 | 0.23 \pm 0.014 | 0.07 |
| Длина брюшной присоски | 0.43 \pm 0.024 | 0.12 | 28.6 | 0.39 \pm 0.022 | 0.11 | 31.9 | 0.40 \pm 0.016 | 0.08 |
| Ширина брюшной присоски | 0.45 \pm 0.026 | 0.13 | 30.7 | 0.37 \pm 0.024 | 0.12 | 34.0 | 0.40 \pm 0.018 | 0.09 |
| Длина яиц | 0.034 \pm 0.01 | 0.005 | 15.0 | 0.032 \pm 0.012 | 0.006 | 20.0 | 0.020 \pm 0.0012 | 0.006 |
| Ширина яиц | 0.021 \pm 0.0006 | 0.003 | 16.3 | 0.019 \pm 0.0012 | 0.006 | 18.2 | 0.015 \pm 0.0008 | 0.004 |

Т а б л и ц а 2

Сравнительная зараженность гельминтами рыб
Горьковского водохранилища

| Гельминты | Рыбы | Теплые воды | | Костромское расширение | | Речной участок (ниже теплых вод) | |
|---------------------------------|-------|-------------|-------|------------------------|------|----------------------------------|------|
| | | I | II | I | II | I | II |
| <i>Dactylogyrus auriculatus</i> | Лещ | 30,0 | 2,3 | 13,3 | 40,0 | 17,3 | 6,0 |
| <i>D. falcatus</i> | " | 10,0 | 1,3 | 6,6 | 60,0 | 13,3 | 6,0 |
| <i>D. wunderi</i> | " | 10,0 | 3 | 13,3 | 50,0 | 26,0 | 8,3 |
| <i>Ancyrocephalus paradoxus</i> | Судак | 47,0 | 6,8 | 33,3 | 7,0 | 40,0 | 8,0 |
| <i>Tetraonchus monenteron</i> | Щука | 13,3 | 4,0 | 4 | 11,0 | 73,3 | 9,5 |
| <i>Diplozoon paradoxum</i> | Лещ | 43,3 | 5,0 | 20,0 | 1 | 43,4 | 4,0 |
| <i>Caryophyllaeus laticeps</i> | " | 63,3 | 51,1 | 66,6 | 6,0 | 56,5 | 13,3 |
| <i>Caryophyllaeides fennica</i> | " | 3,3 | 3,0 | - | - | - | - |
| <i>Triacnophorus nodulosus</i> | Щука | 40,0 | 1,3 | 5 | 2,0 | - | - |
| <i>Diphyllbothrium latum</i> | " | 53,3 | 1,6 | 8 | 6,0 | 93,3 | 13,0 |
| <i>Ligula intestinalis</i> | Лещ | 3,3 | 2 | - | - | - | - |
| <i>Bucephalus polymorphus</i> | Щука | 11,7 | 14,5 | 46,6 | 31,4 | 20,0 | 16,3 |
| <i>Rhipidocotyle illense</i> | Судак | 52,9 | 32,7 | 46,6 | 28,5 | 6,6 | 9,0 |
| <i>Rh. illense</i> | Щука | 26,9 | 6,0 | - | - | 53,3 | 27,2 |
| <i>Sanguinicola inermis</i> | " | - | - | - | - | 6,6 | 1 |
| <i>Aspidogaster limacoides</i> | Лещ | - | - | 6,6 | 2 | - | - |
| <i>Azygia lucii</i> | Щука | - | - | 1 | 1 | 40,0 | 1,6 |
| <i>Phyllodistomum angulatum</i> | Судак | 76,4 | 30,5 | 80,0 | 32,6 | 80,0 | 13,5 |
| <i>Ph. elongatum</i> | Лещ | - | - | - | - | 4,3 | 6,0 |
| <i>Ph. folium</i> | Щука | - | - | - | - | 6,6 | 4,0 |
| <i>Sphaerostoma bramae</i> | Лещ | 3,3 | 1 | - | - | 47,8 | 5,8 |
| <i>Bunodera luciopercae</i> | Судак | - | - | - | - | 20,0 | 6,0 |
| <i>Cotylurus pileatus</i> | Лещ | 13,3 | 4,5 | 66,6 | 4,7 | 65,2 | 17,0 |
| <i>C. pileatus</i> | Судак | 47,0 | Сотни | 46,6 | 27,4 | 20,0 | 6,0 |
| <i>Diplostomum spathaceum</i> | Лещ | 66,6 | 71,5 | 93,3 | 22,7 | 78,2 | 37,0 |
| <i>D. spathaceum</i> | Судак | 23,4 | 13,6 | 40,0 | 2,3 | 20,0 | 2,6 |
| <i>D. spathaceum</i> | Щука | - | - | - | - | 13,3 | 2 |
| <i>Desmidocercella</i> sp. | Лещ | 3,3 | 1 | - | - | 26,0 | 3,1 |
| <i>Camallanus truncatus</i> | Судак | 23,4 | 11,2 | 60,0 | 3,0 | 73,3 | 4,5 |
| <i>C. truncatus</i> | Щука | - | - | 3 | 2,0 | - | - |
| <i>C. lacustris</i> | Судак | 11,7 | 4,0 | 13,3 | 3,0 | - | - |
| <i>Capillaria ovata</i> | Лещ | 23,3 | 1,4 | 6,6 | 1 | 30,4 | 2,0 |
| <i>Raphidaskaris acus</i> | Щука | - | - | 5 | 3 | - | - |

П р и м е ч а н и е. I - экстенсивность заражения, II - интенсивность заражения (средняя); для щуки Костромского расширения в графе I указывается количество зараженных особей из 12 исследованных.

минтов как по интенсивности, так и по экстенсивности заражения. По сравнению с другими участками водохранилища при близком проценте заражения рыб количество паразитов в рыбах теплых вод в ряде случаев измеряется сотнями. Мариты трематод здесь не достигают столь высокой численности, за исключением *Phyllodistomum angulatum*. Эти паразиты широко распространены еще и в Костромском расширении (80%, средняя интенсивность 32,6). Нематоды (4 вида) не получили здесь широкого распространения, а скребни не были встречены совсем.

Как видно, общая тенденция изменений фауны гельминтов рыб под воздействием термальных вод, отмеченная паразитологами на ряде водоемов-охладителей, проявляется и в зоне действия теплых вод Костромской ГРЭС. Воздействие термальных вод ГРЭС имеет ограниченный строго локальный характер. Наряду с этим здесь имеются и свои особенности, характерные для этого участка водохранилища: увеличение численности *Caryophyllaeus laticeps* и *Phyllodistomum angulatum*, что связано, видимо, с характером грунтов и высокой численностью беспозвоночных промежуточных хозяев.

Сравнение фауны гельминтов рыб этого водоема с речным, расположенным в 10–15 км ниже теплых вод, показало, что сбросные воды Костромской ГРЭС не оказывают существенного влияния на фауну гельминтов рыб, которые находятся вне зоны непосредственного воздействия термальных вод.

Сравнение спонтанного заражения судака трематодами *Ph. angulatum* в зоне теплых вод, Костромском расширении (мелководном, хорошо прогреваемом) и речном участке показало, что паразиты судаков из первых двух районов по ряду морфологических признаков существенно отличаются от таковых речного. У *Ph. angulatum* в участке сброса теплых вод и Костромском расширении наблюдаются отклонения по ряду морфологических признаков (табл. 1), которые затронули и репродуктивную систему. Размеры яиц у червей здесь намного больше, чем в речном участке, а СV яиц, наоборот, меньше. По-видимому, более постоянные повышенные температуры в районе ГРЭС и Костромском расширении являются причиной низкого коэффициента вариации размеров яиц (16%). Вероятно, в этих районах яйца формируются быстро и одновременно в отличие от таковых речного участка. Наибольшее продуцирование яиц гельминтами отмечено в зоне теплых вод (890 экз. на одного червя). Здесь и самая высокая численность яиц на единицу площади матки (144). Такое высокое продуцирование яиц, видимо, и определяет повышенную интенсивность заражения рыб в районе ГРЭС.

Полученные данные свидетельствуют о том, что гельминты испытывают на себе воздействие внешней среды опосредованно через среду первого порядка – организм хозяина. Этим, очевидно, и объясняются высокая продуктивность яиц червями, а также значительная интенсивность заражения рыб паразитами. Мы склонны рассматривать это явление как ответную реакцию хозяина на неблагоприятные условия, в которых он оказался.

Таким образом, в зоне теплых вод Костромской ГРЭС проявляется общая тенденция изменений в фауне гельминтов рыб, отмеченная и в других водоемах-охладителях.

Действие термальных вод Костромской ГРЭС имеет ограниченный, строго локальный характер. Теплые воды не оказывают существенного влияния на видовой состав и численность гельминтов рыб на расстоянии 10-15 км ниже и выше теплых вод.

Паразиты почек и мочевого пузыря судаков *Ph. angulatum* из теплых вод по ряду морфологических признаков, главным образом по размерам и численности яиц, существенно отличаются от таковых речного участка.

Л и т е р а т у р а

- А с т р а у с к а с А., Л у к ш е н е Д., Р а ч ю н а с Л. Влияние изменений биотопа водохранилища-охладителя Литовской ГРЭС на состояние его фауны. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 5-8.
- Б о г д а н о в а Е.А. Паразитофауна и заболевание карпа при выращивании в тепловодном хозяйстве „Кириши“. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1972, с. 64-67.
- Г и н е ц и н с к а я Т.А. Эколого-паразитологическое исследование моллюсков Рыбинского водохранилища. - В кн.: Матер. науч. конф. ВОГ. М., 1958, вып. 2, с. 35-36.
- Д з ю б а н Н.А., Р и в ь е р И.К. Современное состояние зоопланктона Волги. - В кн.: Волга-2. Борок, 1974, с. 49-50.
- Е л а г и н а Т.С. Влияние сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зоопланктон Горьковского водохранилища. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 49-50.
- Е л а г и н а Т.С. Зоопланктон Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с. 244-258.
- И в а н о в а М.С., М у с с е л и у с В.А. Паразитофауна карпов при садковом выращивании в водоемах-охладителях ГРЭС. - В кн.: Сборник по прудовому рыбоводству. М., 1969, с. 202-205.
- К и т и ц и н а Л.А. Влияние температуры на эколого-физиологические особенности некоторых беспозвоночных, обитающих в водоемах-охладителях. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 74-77.
- К о ч н е в С.А. Зараженность дрейссены метацикляриями трематод в водоеме, подогретом сбросными водами ТЭС. - В кн.: Экология гельминтов. Ярославль, 1977, вып. 1, с. 46-52.
- К у л а к о в с к а я О.П. Структура паразитоценоза рыб в водоеме-охладителе Бурштинской ГРЭС. - В кн.: 8-я науч. конф. паразитологов Украины. Киев, 1975, с. 85-89.

- М а р и ц Н.М., Ч о к ы р л а н В.Х. Паразитофауна рыб Кучурганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС. - В кн.: 5-е Всесоюз. совещ. по болезням и паразитам рыб, М.; Л., 1968, с. 15-16.
- Р и в ь е р И.К. Зоопланктон Ивановского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей, Л., 1975, с. 220-244.
- С к а л ь с к а я И.А. Состав и распределение зообентоса Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей, Л., 1975, с. 258-292.
- С т р и ж а к О.И. Влияние подогретых вод, сбрасываемых Конаковской ГРЭС, на паразитов леща и плотвы Ивановского водохранилища. - Автореф. канд. дис. Л., 1973.
- С у л и м о в А.С. О влиянии теплых сбросных вод Костромской ГРЭС на ихтиофауну речной части Горьковского водохранилища. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 176-180.
- Ш у б и н а Е.М. Гидрохимическая характеристика Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС. - В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с. 199-200.

БАЛАНСЫ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ
В УГЛИЧСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В настоящее время в лимнологии получила широкое признание концепция биогенной нагрузки, которая предполагает наличие функциональной зависимости между количеством биогенов, поступающим в водоем, и его трофическим состоянием (Vollenweider, 1976). Развитие этой концепции и апробация полученных зависимостей на водоемах Советского Союза затруднены отсутствием удовлетворительных данных о количестве биогенов, поступающих в водоемы из разных источников. В связи с этим представляется весьма актуальным исследование баланса биогенных элементов, позволяющее оценить общую биогенную нагрузку на водоем, установить роль отдельных источников в их поступлении и описать водоем как открытую систему, основываясь на ее общем метаболизме. Настоящая работа является продолжением наших исследований баланса биогенов в верхневолжских водохранилищах. На основе имеющихся к настоящему времени сведений составлены средние многолетние балансы органического углерода, общего азота и фосфора в Угличском водохранилище за период его существования. Как и в предыдущей работе (Зиминова, Законнов, 1981), мы стремились к составлению замкнутых балансов, что позволяет в какой-то мере судить о влиянии имеющихся в расчетах условностей и допущений на качество составленных балансов.

Баланс органического углерода

П р и х о д. Поступление $C_{\text{орг}}$ с речным стоком рассчитано по среднему многолетнему стоку воды (1948–1977 гг.) и средним многолетним сезонным величинам перманганатной окисляемости в створе Ивановской ГЭС (Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978). По единичным определениям перманганатная окисляемость южных притоков, дающих в сумме 30% общего стока в водохранилище, не отличается существенно от наблюдающейся в водах, сбрасыва-

Поступление органического углерода с речным стоком

| Показатель | Весна | Лето | Осень | Зима | Год |
|---|-------|------|-------|------|-------|
| Водный сток, км ³ | 5,5 | 1,7 | 1,6 | 1,9 | 10,7 |
| Перманганатная окисляемость, г О/м ³ | 16,5 | 16,3 | 12,6 | 8,4 | 14,7 |
| Сток Сорг, тыс. т | 90,7 | 27,7 | 20,2 | 16,0 | 154,6 |

ваемых из Ивановского водохранилища (Волга и ее жизнь, 1978). Отношение кислорода перманганатной окисляемости к органическому углероду принято равным 1 (Скопинцев, Бакулина, 1966). Общее поступление Сорг в водохранилище с речным стоком в среднем за многолетие равно 155 тыс. т (табл. 1).

Содержание Сорг в дождевых и снеговых водах в бассейне Верхней Волги равно соответственно 2,5 и 3 мг/л (Скопинцев и др., 1974). При годовом объеме атмосферных осадков на поверхность водохранилища $166 \cdot 10^3$ м³, из которых 75% приходится на теплую часть года (Гидрометеорологический режим..., 1975), поступление Сорг в водоем с атмосферными осадками составляет 0,4 тыс. т. Поступление органического углерода, как азота и фосфора, со сточными водами не выделено в отдельную статью баланса. Речной сток биогенов включает, по-видимому, и часть их, поступающую в притоки водохранилища со сточными водами городов, расположенных в нижнем течении этих притоков. Оценка поступления биогенов со сточными водами непосредственно в водохранилище затруднена отсутствием данных.

Основной фактор образования автохтонных взвесей в Угличском водохранилище – береговая абразия. Среднее годовое поступление абразионного материала в водную массу в 40–60-е годы составляло 369 тыс. т (Буторин и др., 1975). По прогнозу на 70–80-е годы интенсивность береговых переформирований должна уменьшиться в 1,5 раза (Гидрометеорологический режим..., 1975). Исходя из этого среднее годовое поступление абразионного материала в водную массу за 1940–1977 гг. было принято равным 340 тыс. т, а поступление органического углерода с продуктами абразии в водную массу – 2,4 тыс. т С/год при среднем содержании Сорг в верхнеюрьских суглинках и песках, слагающих берега водохранилища, 0,7% (Ронов, 1958).

Измерения первичной продукции фитопланктона в Угличском водохранилище имели эпизодический характер и не охватывали весь вегетационный период (Сорокин, 1961; Кудрявцев, 1974). В.И. Романенко (1976) оценивает годовую продукцию фитопланктона в 123 г С/м² в год путем интерполяции между ее величинами в вышележащем Ивановском водохранилище и нижележащем Рыбинском. Вос-

Т а б л и ц а 2

Сток органического углерода в створе Угличского гидроузла

| Показатель | Весна | Лето | Осень | Зима | Год |
|--|-------|------|-------|------|------|
| Водный сток, км ³ | 5,0 | 1,6 | 1,5 | 2,6 | 10,7 |
| Перманганатная окисляемость в Приплотинном плесе, г О/м ³ | 14,5 | 14,2 | 12,5 | 11,2 | 13,4 |
| Сток С _{орг} , тыс. т | 72,5 | 22,7 | 18,7 | 29,1 | 14,3 |

П р и м е ч а н и е. При расчете средних сезонных величин перманганатной окисляемости были использованы данные Н.А. Трифоновой (1966, 1971), Н.А. Трифоновой и Л.А. Калининой (1972) за 1962, 1965 гг., материалы Гидрохимической лаборатории ИБВВ за 1968, 1970, 1974 гг. и наши данные за 1973 г.

пользовавшись тем же приемом, предварительно уточнив среднюю многолетнюю величину продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища за счет данных последних лет, мы получили продукцию фитопланктона Угличского водохранилища, равную 118 г С/м² в год, или 29,4 тыс. т С на весь водоем.

Продукция высшей водной растительности в среднем по определениям 1958 и 1971 гг. равна 2,6 тыс. т С_{орг} в год (Волга и ее жизнь, 1978). Бактериальная продукция составляет 36 мкг С/л в сутки (там же, 1978). Если принять, что за счет гетеротрофной ассимиляции СО₂ создается 6% бактериальной продукции (Романенко, Кузнецов, 1974), то поступление С_{орг} из этого источника составит 0,5 тыс. т/год.

Р а с х о д. Сброс С_{орг} через Угличский гидроузел, рассчитанный по средним величинам стока через ГЭС и перманганатной окисляемости воды в приплотинной части водоема, равен 143 тыс. т (табл. 2).

Для расчета деструкции органического вещества в иловых отложениях использована ее средняя за вегетационный сезон величина — 58 г С/м², полученная по наблюдениям на Рыбинском водохранилище (Романенко, Кузнецов, 1972; Кузнецов и др., 1974). Деструкция органического вещества в иловых отложениях, занимающих 64% площади дна, оценена в 9,2 тыс. т С.

Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилища рассчитана по материалам грунтовой съемки, проведенной в 1977 г. Во время съемки на 171 станции измерена мощность вторичных отложений, на 31 станции отобраны колонки грунта для послойного определения содержания биогенов. Методика сбора, обработки материала и детальный анализ полученных результатов опубликованы ранее (Зиминова, Законнов, 1980). Здесь же мы ограничимся итоговой табл. 3, из которой следует, что в донных отложениях

Т а б л и ц а 3

Аккумуляция биогенных элементов
в донных отложениях за 1940–1977 гг.

| Участок, расстояние от плотины, км | Вес отло- жений, тыс. т | Средняя кон- центрация, % от веса | | | Аккумуляция за период, тыс. т | | | Среднее годовое накопление, т | | |
|---|----------------------------------|---|------------------|------------------|-------------------------------------|------------------|------------------|----------------------------------|------------------|------------------|
| | | С _{орг} | N _{общ} | P _{общ} | С _{орг} | N _{общ} | P _{общ} | С _{орг} | N _{общ} | P _{общ} |
| I, 0–17 | 2021 | 2.1 | 0.22 | 0.10 | 42.7 | 4.40 | 2.09 | 1125 | 116 | 55.1 |
| II, 17–26 | 1699 | 2.1 | 0.23 | 0.09 | 35.7 | 3.94 | 1.52 | 940 | 104 | 40.0 |
| III, 26–39 | 1946 | 2.0 | 0.24 | 0.11 | 39.3 | 4.72 | 2.16 | 1033 | 124 | 56.8 |
| IV, 39–57 | 920 | 2.0 | 0.28 | 0.11 | 18.8 | 2.63 | 1.03 | 494 | 69.2 | 27.1 |
| V, 57–120 | 3442 | 1.3 | 0.17 | 0.07 | 43.3 | 5.72 | 2.41 | 1138 | 151 | 63.4 |
| Всего: | 10030 | 1.8 | 0.21 | 0.09 | 180 | 21.4 | 9.21 | 4370 | 564 | 242 |

Угличского водохранилища ежегодно аккумулируется 4.7 тыс. т С_{орг}, или всего 2.5% от общего прихода его в водоем (табл. 4). Основными приходными статьями в балансе органического углерода в Угличском водохранилище являются поступление с речным стоком и продукция фитопланктона, а расходными – сброс через гидроузел и деструкция в самом водоеме.

Баланс общего азота

Поступление N_{общ} с речным стоком рассчитано по средним сезонным величинам речного стока и средним сезонным концентрациям общего азота в воде в приплотинном участке Ивановского водохранилища (Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978). Оно составляет 15.2 тыс. т/год (табл. 5). С атмосферными осадками на поверхность водоема поступает 0.4 г N/м² (Фальковская, Кутырин, 1977), или 0.1 тыс. т N/год.

Среднее многолетнее поступление в водоем продуктов береговой абразии, как уже говорилось, оценено в 340 тыс. т. При содержании азота в осадочных породах 0.06% (Сауков, 1966) поступление N_{общ} с продуктами береговой абразии составляет 0.2 тыс. т N/год.

Для расчета количества азота, поступающего в воду из донных отложений, использована средняя суточная скорость выделения N – 13 мг/м², полученная Н.А. Трифоновой (1974) для песчаных серых и серых илов Рыбинского водохранилища на основании многочисленных определений в натурных условиях. Годовое поступление азота из илов в воду при таких скоростях выделения равно 0.8 тыс. т. Скорости азотфиксации по исследованиям на Рыбинском водохрани-

Т а б л и ц а 4

Средний годовой баланс органического углерода
в водохранилище, тыс. т С

| Приход | | Расход | |
|--|-------|------------------------------------|-------|
| С речным стоком | 154,6 | Сброс через гидроузел | 143 |
| С атмосферными осадками | 0,4 | Деструкция в воде | 34,6 |
| С продуктами абразии ложа | 2,4 | Деструкция в донных отложениях | 9,2 |
| Продукция фитопланктона | 29,4 | Аккумуляция в донных отложениях | 4,7 |
| Продукция высшей водной растительности | 2,6 | | |
| Бактериальная ассимиляция CO ₂ | 0,5 | | |
| Итого: | 189,9 | Итого: | 191,5 |

Невязка баланса -1,6

Т а б л и ц а 5

Поступление общего азота с речным стоком

| Показатель | Весна | Лето | Осень | Зима | Год |
|--|-------|------|-------|------|------|
| Водный сток, км ³ | 5,5 | 1,7 | 1,6 | 1,9 | 10,7 |
| Концентрация N в воде приплотинного участка Иваньковской ГЭС, мг/л | 1,30 | 1,34 | 1,00 | 2,18 | 1,42 |
| Сток N, тыс. т | 7,2 | 2,3 | 1,6 | 4,1 | 15,2 |

лище (Кузнецов и др., 1977) равны в воде 0,5 г N/м², в донных отложениях - 0,4 г N/м² за сезон. В Угличском водохранилище при таких же скоростях азотфиксации поступление азота в водохранилище за счет этого процесса составит 0,2 тыс. т N за сезон.

Р а с х о д. При расчете стока азота через Угличский гидроузел (табл. 6) в весенний период использовались его средние многолетние концентрации в створе гидроузла. Для летне-осеннего периода было принято, что концентрации азота в створе гидроузла не отличаются существенно от средних для всего водохранилища, а для зимнего периода - от измеренных в нижнем бьефе Угличской ГЭС (Волга и ее жизнь, 1978). Накопление азота в грунтах водохранилища равно 0,6 тыс. т N/год (табл. 3). Сопоставление приходных

Т а б л и ц а 6

Сток общего азота через Угличский гидроузел

| Показатель | Весна | Лето | Осень | Зима | Год |
|--|-------|------|-------|------|------|
| Водный сток через гидроузел, км | 4.9 | 1.6 | 1.5 | 2.6 | 10.6 |
| Концентрация N в воде в створе Угличской ГЭС, мг/л | 1.59 | 1.55 | 1.21 | 1.69 | 1.55 |
| Сток N через гидроузел, тыс. т | 7.8 | 2.5 | 1.8 | 4.3 | 16.4 |

Т а б л и ц а 7

Средний годовой баланс общего азота, тыс. т N

| Приход | | Расход | |
|--------------------------------|------|--------------------------------|------|
| С речным стоком | 15.2 | Сброс через гидроузел | 16.4 |
| С атмосферными осадками | 0.1 | Накопление в донных отложениях | 0.6 |
| С продуктами береговой абразии | 0.2 | | |
| Выделение из донных отложений | 0.8 | | |
| Азотфиксация | 0.2 | | |
| Итого: | 16.5 | Итого: | 17.0 |

Невязка баланса -0.5

и расходных компонентов баланса свидетельствует, что основным источником соединений азота в водохранилище является речной сток (табл. 7). Большая часть поступающего в водоем азота сбрасывается через гидроузел. Накопление его в донных отложениях составляет около 4% от суммы приходных статей.

Баланс общего фосфора

П р и х о д. При расчете поступления $P_{\text{общ}}$ с речным стоком использовались средние сезонные концентрации фосфора в створе Иваньковского гидроузла (Иваньковское водохранилище..., 1978). Как указывалось ранее (Зиминова, Законнов, 1981), весенний сток

Поступлению общего фосфора с речным стоком

| Показатель | Весна | | Лето | Осень | Зима | Год |
|---|-------|-----|------|-------|------|------|
| | 1У | У | | | | |
| Водный сток, км ³ | 4,0 | 1,5 | 1,7 | 1,8 | 1,9 | 10,7 |
| Концентрация Р в воде в створе Иваньковской ГЭС, мкг/л | 110 | 77 | 87 | 70 | 72 | 90 |
| Сток Р, т | 440 | 115 | 148 | 112 | 137 | 962 |

фосфора рассчитывался отдельно для апреля и мая. Его общий годовой сток в Угличское водохранилище оценен в 962 т (табл. 8).

Поступление фосфора на поверхность водохранилища с атмосферными осадками невелико. При годовом поступлении фосфора на земную поверхность европейской части СССР 0,03–0,04 кг/га (Россолимо, 1977) оно не превышает 1 т Р/год.

Если принять концентрацию фосфора в продуктах береговой абразии, равной ее среднему значению в глинах и песках верхней юры, за 0,07% (Ронов, Корзина, 1960), то его общее поступление в водохранилище из этого источника составит 238 т/год. Переход фосфатов из иловых отложений Угличского водохранилища в воду в статических условиях равен 0,8 мг Р/м² в сутки (Трифонов, Былинкина, 1977), или 46 т Р/год.

При расчетах сброса фосфора через Угличский гидроузел наибольшие затруднения возникают из-за отсутствия сведений о концентрации Р_{общ} в воде в апреле – в первую фазу половодья, во время которой проходит около 70% весеннего стока. Наши наблюдения на Волге у г. Калинина и в створе Иваньковской ГЭС свидетельствуют о значительных превышениях среднего апрельского содержания взвешенного фосфора над майскими концентрациями Р_{общ}. Естественно, что различия в апрельских и майских концентрациях Р_{общ} будут еще более существенны, и использование для расчетов весеннего стока фосфора майских концентраций ведет к занижению его величины. По измерениям в створе Угличской ГЭС в 1973 г. среднее за апрель содержание Р_{взв} равнялась 61 мкг Р/л. Для условий речного половодья известно, что Р_{взв} составляет 75–90% от общего (Бруевич, Костромина, 1938; Былинкина, Петухова, 1971). Однако после прохождения вод половодья через два водохранилища происходит частичная седиментация в них взвешенного фосфора (Зимникова, 1977), и указанное соотношение не может остаться неизменным на протяжении каскада. Для выяснения соотношения общего и взвешенного фосфора в период весеннего половодья в створе Угличской

Т а б л и ц а 9

Сток общего фосфора через Угличский гидроузел

| Показатель | Весна | | Лето | Осень | Зима | Год |
|---|-------|-----|------|-------|------|------|
| | IV | V | | | | |
| Водный сток через гидроузел, км ³ | 3,5 | 1,5 | 1,6 | 1,5 | 2,6 | 10,7 |
| Концентрация Р в воде в створе гидроузла, мкг/л | 128 | 81 | 79 | 67 | 51 | 87 |
| Сток Р через гидроузел, т | 448 | 121 | 126 | 100 | 135 | 930 |

Т а б л и ц а 10

Средний годовой баланс общего фосфора, т Р

| Приход | | Расход | |
|--------------------------------|------|--------------------------------|------|
| Поступление с речным стоком | 962 | Сброс через гидроузел | 930 |
| С атмосферными осадками | 1 | Накопление в донных отложениях | 242 |
| Выделение из донных отложений | 46 | | |
| С продуктами береговой абразии | 238 | | |
| Итого: | 1247 | Итого: | 1172 |

Невязка баланса +75

ГЭС были проведены наблюдения весной 1979 г. Рассчитанная на их основе средняя апрельская концентрация $P_{взв}$ равна 55 мкг/л, $P_{общ}$ 121 мкг/л, т.е. взвешенный фосфор составлял 45% от общего. Приняв, что это соотношение существенно не меняется по годам, мы рассчитали среднюю апрельскую концентрацию $P_{общ}$ для 1973 г. – 135 мкг Р/л и среднюю из 2 лет наблюдений – 128 мкг/л, которая и была использована для расчета среднего многолетнего стока фосфора в створе Угличского гидроузла (табл. 9). Средняя майская концентрация $P_{общ}$ в створе Угличской ГЭС, по данным 3 лет наблюдений, составляет 81 мкг/л (Волга и ее жизнь, 1978). Для остальных сезонов принята средняя для водохранилища концентрация

$P_{\text{общ}}$, поскольку химический состав воды на протяжении всего водоема довольно однороден.

Среднее многолетнее накопление фосфора в донных отложениях равно 242 т (табл. 3), что составляет около 20% от суммы приходных статей баланса (табл. 10).

Обсуждение результатов

Основной приходной статьей балансов всех рассмотренных биогенных элементов является речной сток, дающий около 80% прихода $C_{\text{орг}}$ и $P_{\text{общ}}$ и 90% $N_{\text{общ}}$. Эти показатели несколько выше полученных нами для Ивановского водохранилища (Зиминова, Законнов, 1981). Увеличение доли речного стока в поступлении $C_{\text{орг}}$ объясняется снижением интенсивности образования автохтонного органического вещества в Угличском водохранилище по сравнению с Ивановским. Что же касается доли речного стока в общем приходе азота и фосфора, то, как указывалось выше, рассчитанный речной сток биогенов включает частично и поступление их со сточными водами. Если допустить, что биогены сточных вод, сбрасываемых в Ивановское водохранилище, не аккумулируются в нем и поступают в Угличское водохранилище, и оценить ориентировочно поступление биогенов с неканализованными водами в притоки, исходя из результатов американских исследований, то доля „чистого” речного стока в биогенном балансе снизится до 70%, т.е. примерно до величины, характерной для Ивановского водохранилища.

Отсутствие данных по объему и составу сточных вод затрудняет расчет количества биогенов, сбрасываемых с ними непосредственно в водоем.

По весьма ориентировочным оценкам, основанным на численности населения прибрежных городов, нормах сброса фосфора городской канализацией, возможных сбросах неканализованных стоков, доля фосфора сточных вод, сбрасываемых непосредственно в водоем, в фосфорном балансе не превышает 10% общего прихода.

Роль донных отложений в биогенном бюджете незначительна: выделение из них азота и фосфора составляет соответственно 5 и 3% от общего годового их прихода в водоем. Количественное отношение C и N , выделяющихся из отложений, к количеству, аккумулируемому в них, свидетельствует, что минерализации подвергается около 60–70% органического вещества, осаждающегося на дно. Основная масса биогенов, поступающих в водоем (75–96%), сбрасывается через гидроузел. Биогеносоудерживающая способность водохранилища невелика: в его донных отложениях аккумулируется ежегодно 2,5% от общего прихода $C_{\text{орг}}$, 4% $N_{\text{общ}}$ и 20% $P_{\text{общ}}$. Доля общего прихода элемента, аккумулируемая в донных отложениях, получила в лимнологии название коэффициента удержания (K_R). Его величина представляется важной характеристикой водоема, влияющей на среднюю концентрацию элемента в водоеме, т.е. способной воздействовать

Применение эмпирических зависимостей

для расчета R_p в Иваньковском ($\rho_w = 8, q_s = 27.5$)и Угличском ($\rho_w = 9, q_s = 43.0$) водохранилищах

| Формула | Литературный источник | R_p | |
|--|-------------------------------|-------------------|----------------|
| | | Ивань- ковское | Углич- ское |
| $R_p = 0.426e^{-0.271q_s} + 0.574e^{-0.00949q_s}$ | Kirchner, Dillon, 1975 | 0.64 | 0.38 |
| $R_p = 13.2/(13.2 + q_s)$ | Dillon, Kirchner, 1975 | 0.32 | 0.23 |
| $R_p = 1/(1 + \rho_w^{1/2})$ | Larsen, Mercier, 1976 | 0.26 | 0.25 |
| $R_p = 0.201e^{-0.0425q_s} + 0.574e^{-0.00949q_s}$ | Ostrofsky, 1978 | 0.50 | 0.41 |
| Балансовое уравнение | Зиминова, Законнов, наст. ст. | 0.36 | 0.20 |

$$R_p = 24/30 + 9p$$

Ostrofsky

0,42

0,33 0,64

вать на продуктивность водоема. Этим обстоятельством объясняется интенсивное исследование факторов, определяющих коэффициент удержания фосфора (R_p) как главного евтрофирующего элемента. Исходя из теоретической модели баланса вещества в водоеме, предложенной Волленвайдером (Vollenweider, 1969), Диллон и Риглер (Dillon, Rigler, 1974) показали, что если водоем находится в состоянии динамического равновесия, то R является функцией коэффициентов водообмена (ρ_w) и седиментации σ . В дальнейшем Диллон, Кирчнер (Dillon, Kirchner, 1975) и Чапра (Chapra, 1975) теоретически обосновали зависимость R от водной нагрузки - q_s (приток воды/площадь зеркала). Предложен ряд эмпирических зависимостей R_p от ρ_w или q_s (Dillon, Kirchner, 1975; Kirchner, Dillon, 1975; Larsen, Mercier, 1976; Ostrofsky, 1978). Наиболее близкие к рассчитанным по балансу значения коэффициентов удержания фосфора дает формула Диллона и Кирчнера (Dillon, Kirchner, 1975) (табл. 11), в основу которой положены данные по канадским и швейцарским озерам (29 озер) с широким спектром лимнологических характеристик. Однако удовлетворительная сходимость расчетных и измеренных значений R_p не исключает сомнений в универсальности формулы и возможности ее неограниченного применения прежде всего потому, что в ней, как и во всех других существующих эмпирических зависимостях, не учитывается 2-й важный фактор биогенотривающей способности σ . Коэффициент седиментации, как следует из теоретической модели (Vollenweider, 1975), представляет собой отно-

шение массы вещества, аккумулируемого на дне, к массе его в водоеме. Величина его будет определяться в значительной степени соотношением растворенной и взвешенной формы элемента в водоеме. Чем большую долю составляет взвешенная форма в валовом количестве элемента в водоеме, тем при прочих равных условиях больше должен быть коэффициент седиментации. В существующих эмпирических формулах это обстоятельство не учитывается. По-видимому, удовлетворительное соответствие рассчитанных и фактических значений R_p при применении формул вне региона, для которого они были получены, в значительной степени случайно.

Биогеноудерживающая способность Угличского водохранилища уменьшается в сравнении с таковой Ивановского в 1,5–2 раза, что, на наш взгляд, вызывается снижением доли взвешенной формы биогенов в волжском стоке, поступающем в Угличское водохранилище (Зиминова, Законнов, 1980). Изменения в соотношении взвешенной и растворенной форм в биогенном стоке, а также некоторое усиление интенсивности водообмена приводят к тому, что основная масса (75–96%) органических и биогенных веществ сбрасывается через гидроузел и водохранилище сохраняет статус мезотрофного водоема, несмотря на большую по сравнению с Ивановским водохранилищем биогенную нагрузку.

Л и т е р а т у р а

- Б р у е в и ч С.В., К о с т р о м и н а А.А. Определение органического и минерального фосфора в природных водах. – Ж. прикл. химии, 1938, т. 11, № 4, с. 682–690.
- Б у т о р и н Н.В., З и м и н о в а Н.А., К у р д и н В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л., 1975.
- Б ы л и н к и н а А.А., П е т у х о в а Л.А. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами. – В кн.: Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 35–42.
- В о л г а и ее жизнь. Л., 1978.
- Г и д р о м е т е о р о л о г и ч е с к и й р е ж и м о з е р и водохранилищ. Водохранилища Верхней Волги. Л., 1975.
- З и м и н о в а Н.А. Влияние верхневолжских водохранилищ на состав стока взвешенных веществ Волги. – В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977, с. 38–52.
- З и м и н о в а Н.А., З а к о н н о в В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Угличского водохранилища. – Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1980, № 48, с. 57–63.
- З и м и н о в а Н.А., З а к о н н о в В.В. Баланс биогенных элементов в Ивановском водохранилище. – В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 239–258.
- И в а н ь к о в с к о е в о д о х р а н и л и щ е и его жизнь. Л., 1978.

- К у д р я в ц е в В.М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 35-45.
- К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в а Н.С., Б а к у л и н а А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 5-18.
- К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в а Н.С., С а р а л о в А.И. Микробиологические процессы, продукция и деструкция органического вещества и фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище в 1973 г. - В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977, с. 131-148.
- Р о м а н е н к о В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60-67.
- Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Деструкция органического вещества в иловых отложениях. - Микробиология, 1972, т. 41, вып. 2, с. 356-361.
- Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974.
- Р о н о в А.Б. Органический углерод в осадочных породах (в связи с их нефтегазоносностью). - Геохимия, 1958, № 5, с.409-423.
- Р о н о в А.Б., К о р з и н а Г.А. Фосфор в осадочных породах. - Геохимия, 1960, № 8, с. 667-687.
- Р о с с о л и м о Л.Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М., 1977.
- С а у к о в А.А. Геохимия. М., 1966.
- С к о п и н ц е в Б.А., Б а к у л и н а А.Г. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 3-32.
- С к о п и н ц е в Б.А., Б а к у л и н а А.Г., Л а р и о н о в Ю.В. Биохимическое потребление кислорода в атмосферных водах. - В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 41-50.
- С о р о к и н Ю.И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. - Бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1961, № 11, с. 3-6.
- Т р и ф о н о в а Н.А. Гидрохимические материалы к характеристике санитарного состояния Верхней Волги. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 49-61.
- Т р и ф о н о в а Н.А. Распределение соединений азота в Рыбинском водохранилище в зимне-весенний период. - В кн.: Абиоти-

- ческие факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с. 101-113.
- Т р и ф о н о в а Н.А. Содержание и выделение соединений азота донными отложениями Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974, с. 68-89.
- Т р и ф о н о в а Н.А., К а л и н и н а Л.А. Содержание и распределение соединений азота в Рыбинском водохранилище в летне-осенний период. - В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 73-79.
- Т р и ф о н о в а Н.А., Б ы л и н к и н а А.А. О влиянии донных отложений на содержание биогенных элементов в воде. - В кн.: Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977, с. 74-90.
- Ф а л ь к о в с к а я Л.Н., К у т ы р и н И.М. О поступлении биогенных элементов в водоемы. - Водн. ресурсы, 1977, № 4, с. 178-183.
- C h a p r a S.C. Comment on „An empirical method of estimation of the retention of phosphorus in lakes" by W.B. Kirchner and P.J. Dillon. - Water Resour. Res., 1975, vol. 11, p. 1033-1034.
- D i l l o n P.J., R i g l e r F.H. A test of a simple nutrient budget model predicting the phosphorus concentration in lake water. - J. Fish. Res. Board Canada, 1974, vol. 31, p. 1771-1778.
- D i l l o n P.J., K i r c h n e r W.B. Reply. - Water Resour. Res., 1975, vol. 11, p. 1035-1036.
- K i r c h n e r W.B., D i l l o n P.J. An empirical method of estimating the retention of phosphorus in lakes. - Water Resour. Res., 1975, vol. 11, p. 181-182.
- L a r s e n D.P., M e r c i e r N.T. Phosphorus retention capacity of lakes. - J. Fish. Res. Board Canada, 1976, vol. 33, N 8, p. 1742-1750.
- O s t r o f s k y M.L. Modification of phosphorus retention models for use with lakes low areal water loading. - J. Fish. Res. Board Canada, 1978, vol. 35, p. 1532-1536.
- V o l l e n w e i d e r R.A. Möglichkeiten und Grenzen elementarer Modelle der Stoffbilanz von seen. - Arch. Hydrobiol., 1969, vol. 66, p. 1-36.
- V o l l e n w e i d e r R.A. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology. - Shwicz. Z. Hydrol., 1975, vol. 37, p. 53-84.
- V o l l e n w e i d e r R.A. Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. - Mem. Ist. Stal. Idrobiol., 1976, vol. 33, p. 53-83.

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ГИДРОХИМИИ КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

В соответствии с особенностями формирования стока и гидрологическим режимом Каму подразделяют на Верхнюю, Среднюю и Нижнюю. Сток Верхней Камы не зарегулирован. Протяженность этого участка (до устья р. Вишеры) более 600 км. Средняя Кама полностью зарегулирована. Камский гидроузел сооружен выше г. Перми в 1954 г. Подпор распространяется до устья р. Вишеры. Воткинский гидроузел (г. Чайковский) введен в строй в 1961 г. Подпор от плотины доходит до Камской ГЭС. В ближайшее время с завершением строительства Нижнекамской ГЭС (г. Набережные Челны) будет зарегулирован сток и всей Нижней Камы. Основные морфометрические и гидрологические характеристики приведены в табл. 1.

В водном балансе Камского водохранилища существенная роль принадлежит притокам, сток которых составляет около 45% от суммарного поступления, в то время как в Воткинском водохранилище на долю боковой приточности приходится всего лишь 5–6%. В строящееся Нижнекамское водохранилище впадает один из крупнейших притоков – р. Белая, годовой сток которой составляет около 35% от объема стока в створе будущего гидроузла. Подпор Куйбышевской плотины распространяется вверх по Каме на 225 км, до г. Набережные Челны. На этом участке к крупным притокам относится р. Вятка (примерно 22% от общего стока в створе г. Чистополя).

Воды Верхней Камы гидрокарбонатно-кальциевые, маломинерализованные, что обусловлено промытостью подзолистых почв, распространенных в ее бассейне. Такими же свойствами обладают многие правобережные притоки в силу общности условий формирования на водосборах лесной зоны. Большинство левобережных притоков начинается на западных склонах Урала и относится к горно-равнинному типу. Эти реки, за исключением Вишеры, характеризуются повышенной минерализацией и относительно высоким содержанием сульфатных ионов. Формирование их химического состава происходит под влиянием гипсов, ангидритов и других растворимых

Т а б л и ц а 1

Основные морфометрические данные камских водохранилищ

| Водохранилище | Длина, км | Глубина средняя, м | Пло- щадь, км ² | Объем, км ³ | Коэффици- ент водо- обмена, число раз в год | Объем стока в за- мыка- ющем створе, км ³ | Основные притоки |
|--|--------------|--------------------------|----------------------------------|---------------------------|---|--|---|
| Камское (1954- 1958 гг.) | 280 | 6,4 | 1910 | 12,2 | 4,3 | 55,4 | Чусовая, Сылва, Обва, Косьва, Иньява, Яйва |
| Воткинское (1961- 1964 гг.) | 306 | 8,74 | 1120 | 9,4 | 5,7 | 58,3 | Тулва, Нытва, Очер |
| Нижнекамское (строится) | 300 | - | 2650 | 12,9 | 6,9 | 88,6 | Белая, Ик, Иж |
| Камский плес Куйбышев- ского водо- хранилища (до г. Чистополя) | 210 | - | - | - | - | 129,9 | Вятка |

солей, входящих в состав пермских отложений, распространенных в бассейнах этих рек. Увеличению содержания солей способствует также преобладание в почвенном покрове серых лесных почв и черноземов, получивших большее развитие в южном левобережье, относящемся к лесостепной зоне.

Неоднородность состава вод Средней и Нижней Камы в основном определяется формированием притоков в разных почвенно-географических зонах, а также хозяйственной деятельностью человека. Крупные центры химической, нефтеперерабатывающей, целлюлозно-бумажной и других отраслей промышленности сосредоточены преимущественно в верховьях Камского и Воткинского водохранилищ. Влияние техногенного фактора в той или иной степени ощущается на всем протяжении Камы. Детальное районирование камских водохранилищ на основе гидрохимических фаций, в котором нашло отражение влияние промышленных стоков на солевой состав вод, проведено сотрудниками Лаборатории водохозяйственных проблем Пермского университета (Печеркин и др., 1967).

Материалом настоящей работы послужили результаты исследований, выполненных во время рейсов по водохранилищам Камы в мае 1978 г. и августе 1975 г. Полученные данные характеризуют половодье многоводного 1978 г. и меженный период маловодного 1975 г.

Пробы воды отбирались на русловых станциях с глубины 1 м, в меженный период на глубоководных участках с 2 горизонтов – 0,5 м от поверхности и 0,5 м от дна. Определение основных компонентов химического состава проводилось в натуральной нефилтрованной воде по общепринятым методикам (Алекин и др., 1973). Сульфат-ион определялся с ортаниловым-К (Енаки, Набиванец, 1972), аммонийный азот – микродиффузионным методом (Трифорова, 1979).

При обработке материала сделана попытка проследить распределение водных масс и трансформацию их по продольному профилю реки.

Весенний период

На формирование химического состава вод Приплотинного плеса Камского водохранилища существенное влияние оказывают воды р. Чусовой. В период наблюдений камские воды выше Чусовского залива обладали низким содержанием взвесей и довольно высокой прозрачностью. Содержание органического вещества в камских водах невелико, однако заметно выше, чем в Чусовском плесе. Количество легкоусвояемой органики, судя по БПК₅, в тех и других водах одинаково (табл. 2). Растворенный кислород содержался в количествах, обычных для водоемов замедленного стока: недонасыщенность составляла 15–20%. В соответствии с различием величин рН концентрация угольной кислоты несколько ниже в чусовских водах. Общая минерализация камских вод равнялась 129 мг/л; низкое содержание солей характерно для всей водной толщи (табл. 3). По солевому составу эти воды относятся к гидрокарбонатно-хлоридному типу при довольно близком соотношении одно- и двухвалентных катионов (22 и 28%-экв.). Повышенное содержание натрия и хлора в основном является результатом влияния стоков промышленных предприятий (Матарзин, 1971). Воды Чусовского плеса гидрокарбонатно-сульфатные с преобладанием щелочноземельных металлов над щелочными (41,9 и 8,1%-экв. соответственно), что обусловлено составом пород площади водосбора, в частности значительной загипсованностью пермских отложений (Лушников и др., 1967). Отличительная черта как камских, так и чусовских вод – бедность азотом и фосфором (табл. 4). Из соединений азота преобладает азот органический. В камских водах реактивные фосфаты составляют значительную долю от общего (53%). Количество валового железа не достигало 1 мг/л, на долю реактивного приходилось около 50%.

В Воткинском водохранилище в силу малой боковой приточности химический состав воды в основном определяется водами, поступающими из Камского водохранилища. Влияние техногенного фактора в период половодья выражено минимально, особенно на верхнем реч-

Т а б л и ц а 2

Газовый состав и показатели содержания органического вещества 31 мая-9 июня 1978 г.

| Район наблюдений | Глубина, м | Температура воды, °С | Прозрачность по диску, см | pH | O ₂ | | | CO ₂ , мг/л | Цветность, град. | ПО | | ПО·100 БО | ВПК ₅ при температуре 20°, мг О/л |
|---|------------|----------------------|---------------------------|------|----------------|-------------|-----|------------------------|------------------|------|----|--------------|--|
| | | | | | мг/л | % насыщения | мг | | | О/л | | | |
| Камское водохранилище | | | | | | | | | | | | | |
| Верхний бьеф Камский ГЭС | 22.0 | 9.9 | 100 | 7.10 | 9.17 | 80 | 6.8 | 62 | 12.0 | 30.6 | 39 | 0.79 | |
| | 11.5 | 10.1 | 105 | 7.35 | 9.60 | 84 | 3.9 | 35 | 7.2 | 19.1 | 38 | 0.85 | |
| Воткинское водохранилище | | | | | | | | | | | | | |
| Выше Перми Ниже Краснокамска Ниже Оханска Крюково Верхний бьеф Воткинской ГЭС | 6.0 | 9.9 | 65 | 7.05 | 10.21 | 89 | 7.7 | 65 | 13.6 | - | - | 0.98 | |
| | 8.0 | 9.9 | 80 | 7.10 | 10.14 | 88 | 7.0 | 65 | 11.0 | 28.9 | 38 | 0.86 | |
| | 14.0 | 9.8 | 75 | 7.10 | 8.68 | 75 | 7.8 | 65 | 13.3 | 37.3 | 36 | 1.38 | |
| | 21.0 | 10.4 | 130 | 7.45 | 9.05 | 80 | 4.6 | 57 | 13.0 | 41.7 | 31 | 1.16 | |
| | 15.0 | 9.7 | 150 | 8.15 | 10.57 | 92 | 1.7 | 38 | 9.8 | 42.0 | 23 | 2.56 | |
| Трасса Нижнекамского водохранилища | | | | | | | | | | | | | |
| Сарапул Каракулино Дербешки, 5 км ниже р. Белой Красный Бор, 30 км ниже р. Белой Набережные Челны | 7.0 | 9.6 | 70 | 7.95 | 10.27 | 89 | 2.8 | 40 | 10.4 | 42.6 | 24 | 1.65 | |
| | 5.0 | 9.8 | 45 | 7.95 | 10.21 | 89 | 2.9 | 50 | 9.3 | 41.6 | 22 | 2.36 | |
| | 5.0 | 12.4 | 40 | 8.05 | 12.04 | 110 | 2.7 | 48 | 7.2 | 34.7 | 21 | 1.65 | |
| | 6.0 | 10.2 | 50 | 8.10 | 10.33 | 90 | 2.3 | 50 | 13.0 | 51.5 | 25 | 2.74 | |
| | 6.0 | 11.2 | 30 | 8.10 | 9.53 | 85 | 1.5 | 45 | 10.1 | 40.4 | 25 | 1.83 | |

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

| Район наблюдений | Глубина, м | Температура воды, °С | Прозрачность по диску, см | рН | O ₂ | | CO ₂ , мг/л | Цветность, град. | ПО | | ПО·100 БО | БПК ₅ при температуре 20°, мг O/л |
|--|------------|----------------------|---------------------------|------|----------------|-------------|------------------------|------------------|--------|------|--------------|--|
| | | | | | мг/л | % насыщения | | | мг O/л | БО | | |
| Камский плес Куйбышевского водохранилища | | | | | | | | | | | | |
| Нижне Чистополя Камское Устье | 10,0 | 12,0 | 45 | 7,78 | 8,92 | 81 | 4,2 | 55 | 10,4 | 34,5 | 30 | 1,40 |
| | 12,5 | 14,0 | 70 | 7,60 | 7,52 | 71 | 5,9 | 60 | 11,8 | 37,9 | 31 | 1,19 |
| Притоки Нижней Камы | | | | | | | | | | | | |
| Р. Белая, 15 км выше устья | 4,0 | 13,3 | 30 | 8,15 | 8,50 | 79 | 2,2 | 40 | 6,4 | 29,4 | 22 | 1,28 |
| Р. Белая, 22 км выше устья | 3,5 | 13,4 | 40 | 8,00 | 8,50 | 80 | 3,2 | 38 | 6,6 | 26,7 | 25 | 1,34 |
| Р. Ик, 5 км выше устья | 6,5 | 13,4 | 105 | 8,25 | 9,11 | 85 | 4,3 | 22 | 4,6 | 55,9 | 8 | 1,41 |
| Р. Вятка, 10 км выше устья | 5,5 | 12,3 | 30 | 7,65 | 8,19 | 75 | 4,1 | 95 | 15,5 | 37,5 | 41 | 1,47 |

П р и м е ч а н и е. ПО — перманганатная окисляемость, БО — бихроматная окисляемость.

Таблица 3

Солевой состав вод 31 мая–9 июня 1978 г.

| Район наблюдений | Горизонт | Σ ионов | Ca^{2+} | Mg^{2+} | Na^+ | K^+ | HCO_3^- | Cl^- | SO_4^{2-} |
|--|--------------------|-------------------|------------------|------------------|---------------|--------------|------------------|---------------|--------------------|
| | | мг/л | | | | | | | |
| Камское водохранилище | | | | | | | | | |
| Верхний бьеф Камской ГЭС | Поверх- ностный | 128,8 | 18,6 | 2,3 | 17,0 | 6,0 | 36,0 | 35,2 | 13,7 |
| | Придонный | 129,7 | 18,4 | 2,7 | 17,0 | 6,0 | 36,6 | 35,0 | 14,0 |
| Чусовской залив | Поверх- ностный | 102,3 | 22,8 | 2,1 | 5,2 | 1,0 | 36,6 | 6,2 | 28,4 |
| Воткинское водохранилище | | | | | | | | | |
| Выше Перми | Поверх- ностный | 128,0 | 18,8 | 2,6 | 16,0 | 5,0 | 36,6 | 34,2 | 14,8 |
| | " | 128,4 | 19,2 | 2,6 | 14,6 | 4,3 | 37,2 | 34,0 | 16,5 |
| Нижне Краснокамска | " | 163,7 | 22,2 | 2,8 | 21,0 | 6,5 | 41,5 | 45,8 | 23,9 |
| Нижне Оханска | " | 163,7 | 22,2 | 2,8 | 21,0 | 6,5 | 41,5 | 45,8 | 23,9 |
| Крюково | Придонный | - | 24,8 | 5,7 | 28,0 | 8,0 | 54,9 | 64,0 | - |
| | Поверх- ностный | - | 34,4 | 6,4 | 30,8 | 7,8 | 67,1 | 55,8 | - |
| Бабки | Придонный | - | 34,8 | 5,6 | 30,8 | 7,8 | 66,5 | 55,8 | - |
| | Поверх- ностный | 343,9 | 55,2 | 9,5 | 42,5 | 15,0 | 103,7 | 97,4 | 20,6 |
| Верхний бьеф Воткин- ской ГЭС | Придонный | - | 63,6 | 9,9 | 56,0 | 18,0 | 122,6 | 120,0 | - |
| Трасса Нижнекамского водохранилища | | | | | | | | | |
| Сарапул | Поверх- ностный | 384,0 | 56,2 | 8,4 | 44,0 | 15,5 | 104,3 | 89,8 | 65,8 |
| | " | 453,4 | 61,8 | 10,3 | 67,5 | 15,0 | 109,8 | 120,6 | 68,7 |
| Каракулино | " | 366,9 | 63,6 | 10,3 | 34,0 | 5,3 | 128,7 | 66,2 | 58,8 |
| Дербешки, 5 км ниже р. Белой | " | 483,3 | 67,8 | 9,9 | 62,5 | 20,0 | 122,0 | 126,6 | 74,5 |
| Красный Бор, 30 км ниже р. Белой | " | 460,9 | 75,2 | 11,3 | 44,5 | 7,8 | 156,2 | 90,6 | 75,3 |
| Набережные Челны | | | | | | | | | |
| Камский плес Куйбышевского водохранилища | | | | | | | | | |
| Нижне Чистополя | Поверх- ностный | 326,9 | 55,2 | 9,4 | 34,0 | 6,3 | 106,1 | 63,2 | 52,8 |
| | " | 210,4 | 38,0 | 8,0 | 11,0 | 3,0 | 98,8 | 10,2 | 41,4 |
| Камское Устье | | | | | | | | | |
| Притоки Нижней Камы | | | | | | | | | |
| Р. Белая, 15 км выше устья | Поверх- ностный | 345,6 | 62,8 | 10,0 | 24,0 | 2,0 | 129,3 | 57,4 | 60,1 |
| | " | 1062,9 | 166,2 | 44,5 | 112,0 | 6,5 | 325,1 | 174,8 | 233,7 |
| Р. Ик | " | 144,9 | 18,8 | 7,2 | 6,5 | 1,8 | 77,5 | 4,6 | 28,5 |
| Р. Вятка | | | | | | | | | |

Т а б л и ц а 4

Содержание биогенных элементов 31 мая-9 июня 1978 г.

| Район наблюдений | Взвесь; мг/л | Р _{общ} | | PO ₄ ³⁻ | N _{общ} | NO ₃ ⁻ | NO ₂ ⁻ | NH ₄ ⁺ | Fe _{общ} | | Fe _{реактив} | Si, мг/л |
|--|-----------------|------------------|-----|-------------------------------|------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------|------|-----------------------|-------------|
| | | мкг | | | | | | | мг/л | | | |
| | | Р/л | Р/л | | | | | | мг/л | | | |
| Камское водохранилище | | | | | | | | | | | | |
| Верхний бьеф Камской ГЭС | 10.0 | 34 | 18 | 3 | 0.84 | 0.25 | 0.005 | 0.08 | 0.72 | 0.35 | 2.8 | |
| | 9.0 | 18 | | | 0.63 | 0.15 | 0.002 | 0.02 | 0.42 | 0.26 | | 3.4 |
| Воткинское водохранилище | | | | | | | | | | | | |
| Выше Перми Нижне Краснокамска Нижне Оханска Крюково | 11.5 | 32 | 7 | 4 | 0.65 | 0.18 | 0.008 | 0.06 | 0.73 | 0.35 | 2.9 | |
| | 10.1 | 29 | 12 | | 0.65 | 0.10 | 0.006 | 0.07 | 0.72 | 0.34 | | 2.8 |
| | 16.6 | 51 | 18 | | 0.88 | 0.20 | 0.006 | 0.08 | 0.96 | 0.47 | | 2.9 |
| | 6.4 | 44 | 10 | | 1.10 | 0.55 | 0.009 | 0.12 | 0.36 | 0.34 | | 3.0 |
| Верхний бьеф Воткин- ской ГЭС | 6.3 | 22 | | | 1.42 | 0.80 | 0.015 | 0.19 | 0.30 | 0.25 | 3.6 | |
| Трасса Нижнекамского водохранилища | | | | | | | | | | | | |
| Сарапул | 10.7 | 38 | 10 | | 1.35 | 0.65 | 0.018 | 0.19 | 0.36 | 0.26 | 3.4 | |
| | | | | | | | | | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|--|------|-----|----|------|------|-------|------|------|------|-----|
| Каракулино | 34.2 | 103 | 32 | 1.42 | 0.80 | 0.016 | 0.18 | 1.40 | 0.34 | 4.1 |
| Дербешки, 5 км ниже | | | | | | | | | | |
| р. Белой | 58.8 | 113 | 75 | 1.27 | 0.65 | 0.015 | 0.17 | 2.10 | 0.36 | 4.2 |
| Красный Бор, 30 км | | | | | | | | | | |
| ниже р. Белой | 32.8 | 88 | 61 | 1.54 | 0.75 | 0.021 | 0.09 | 1.44 | 0.48 | 3.1 |
| Набережные Челны | 54.0 | 96 | 33 | 1.32 | 0.65 | 0.019 | 0.07 | 1.78 | 0.96 | 3.1 |
| Камский плес Куйбышевского водохранилища | | | | | | | | | | |
| Ниже Чистополя | 42.2 | 104 | 48 | 1.15 | 0.45 | 0.013 | 0.04 | 1.64 | 0.27 | 2.5 |
| Камское Устье | 18.2 | 103 | 72 | 1.37 | 0.50 | 0.018 | 0.14 | 0.32 | 0.27 | 2.8 |
| Притоки Нижней Камы | | | | | | | | | | |
| Р. Белая, 15 км выше устья | 61.8 | 109 | 57 | 1.00 | 0.55 | 0.015 | 0.06 | 2.06 | 0.27 | 3.3 |
| Р. Белая, 22 км выше устья | 58.2 | 104 | 58 | 0.96 | 0.50 | 0.012 | 0.06 | 2.06 | 0.23 | 3.1 |
| Р. Ик, 5 км выше устья | 12.2 | 73 | 48 | 1.36 | 1.0 | 0.012 | 0.01 | 0.40 | 0.07 | 4.7 |
| Р. Вятка, 10 км выше устья | 67.0 | 104 | 67 | 1.70 | 1.20 | 0.005 | 0.03 | 2.52 | 0.50 | 2.2 |

ном участке водохранилища. Судя по химическому составу, в период обследования здесь присутствовали весенние воды. Химический состав вод выше г. Перми и ниже г. Краснокамска характеризовался теми же показателями, что и в верхнем бьефе Камского водохранилища.

На нижнем глубоководном участке Воткинского водохранилища по мере продвижения к плотине повышается прозрачность, снижается содержание взвесей, общего фосфора и железа, причем доля реактивного железа возрастает (табл. 2, 4). Происходит постепенное увеличение растворенных солей, в Приплотинном плесе суммарное содержание их примерно в 3 раза выше, чем в верховьях водохранилища. При этом состав солей изменяется незначительно (табл. 3). Снижаются также цветность и перманганатная окисляемость. Более высокое значение БПК₅ и низкое отношение перманганатной окисляемости к бихроматной в Приплотинном плесе, по-видимому, частично обусловлены значительным развитием фитопланктона в этом районе. Так, содержание хлорофилла здесь составляло 12,6 мкг/л, что примерно в 4 раза выше, чем в верховьях водохранилища. Следовательно, в расширенной глубоководной части водоема отчетливо проявляются очистной эффект и специфические свойства искусственного водоема с замедленным стоком. Однако приведенные выше изменения химизма определяются не только снижением скорости течения, но и повышением удельного веса зимних вод в формировании водных масс в этой части водоема. Для зимних вод характерно наряду с высокой минерализацией повышенное содержание хлорида натрия, что является следствием антропогенного воздействия. Возможно, этим же вызвано увеличение содержания нитратов (табл. 4). Таким образом, зарегулирование стока приводит к нарушению естественного хода сезонных изменений физико-химических свойств речных вод.

Трассу будущего Нижнекамского водохранилища от Воткинской плотины до г. Набережные Челны можно подразделить на 2 участка: верхний — до устья р. Белой, протяженностью примерно 165 км, и нижний — после ее впадения, длиной около 125 км.

Камские воды до впадения р. Белой по химическому составу характеризовались высоким содержанием солей, особенно хлорида натрия, отличаясь от вод р. Белой не только по этим показателям, но и более высоким содержанием органического вещества, нитратного и общего азота (табл. 2-4). Увеличение мутности на незарегулированном участке Камы, по-видимому, обусловлено высокой скоростью потока. В период наблюдений скорость течения выше впадения р. Белой превышала 1 м/с. Вследствие миграции фосфора и железа преимущественно в составе взвесей количество этих элементов в камских водах в соответствии с мутностью было довольно высоким и выражалось теми же величинами, что и в р. Белой (табл. 4).

Наблюдения на р. Белой проводились на спаде половодья. В этот период воды реки можно отнести к гидрокарбонатно-сульфатному ти-

лу; в составе катионов преобладали щелочноземельные металлы (39%-экв), общая минерализация составляла 345 мг/л (табл. 3).

Влияние р. Белой отчетливо проявлялось лишь на небольшом расстоянии от ее впадения. Далее содержание солей увеличивалось, что, видимо, обусловлено преобладанием зимних камских вод и неполным смешением их с паводочными водами р. Белой. В замыкающем створе рассматриваемого участка у г. Набережные Челны химический состав воды был почти таким же, как и выше впадения р. Белой (табл. 3). Наблюдения, проведенные через неделю (10 июня), показали заметное снижение минерализации и изменение солевого состава как выше, так и ниже р. Белой.

| | Ca^{2+} | Mg^{2+} | Na^+ | K^+ | HCO_3^- | Cl^- | SO_4^{2-} | Σ ионов |
|---------------------|------------------|------------------|---------------|--------------|------------------|---------------|--------------------|-------------------|
| 2 км выше р. Белой | 42.4 | 8.6 | 37.0 | 9.5 | 92.7 | 65.6 | 41.2 | 297.0 |
| 20 км ниже р. Белой | 39.0 | 7.8 | 39.0 | 10.0 | 93.9 | 61.6 | 43.2 | 294.5 |

По-видимому, не исключена возможность распространения вод р. Белой вверх по Каме в зависимости от режима пусков Воткинской ГЭС.

Заметного влияния высокоминерализованных вод р. Ик на химический состав Камы не обнаружено вследствие малых расходов этого притока.

Нижний участок Камы от г. Набережные Челны до устья относится к Камскому плесу Куйбышевского водохранилища. Гидрохимический режим этого плеса сложен. Водные массы его формируются под влиянием таких крупных притоков, как реки Белая и Вятка, водосборы которых расположены в различных почвенно-климатических зонах. Весной воды плеса сохраняют специфические особенности солевого состава Камы. Снижение концентрации солей, увеличение цветности и отношения перманганатной окисляемости к бихроматной вызваны поступлением маломинерализованных весенних вод р. Вятки (табл. 2, 3).

Судя по солевому составу, у с. Камское Устье в период наблюдений присутствовали сравнительно маломинерализованные волжские воды, для которых характерно более низкое содержание щелочных металлов и хлоридов (табл. 3). В то же время по содержанию органического вещества и биогенных элементов волжские и камские воды почти не различались. Несмотря на более низкое содержание извесей в волжских водах, количество общего фосфора в них не снижается, большую его часть (примерно 70%) составляют реактивные фосфаты, тогда как концентрация валового железа в соответствии с уменьшением мутности снизилась в несколько раз (табл. 4).

Летний период

Наблюдения на Камском водохранилище, выполненные в летнюю межень маловодного 1975 г., показали значительную неоднородность

Т а б л и ц а 5

Газовый состав и показатели содержания органического вещества 8-16 августа 1975 г.

| Район наблюдений | Глубина, м | Температура воды, °С | Прозрачность по диску, см | pH | O ₂ | | CO ₂ , мг/л | Цветность, град. | Сорг. растворенный, мг/л | БПК ₆ при температуре 18-22°, мг O/л |
|------------------|------------|----------------------|---------------------------|----|----------------|-------------|------------------------|------------------|--------------------------|---|
| | | | | | мг/л | % насыщения | | | | |

Камское водохранилище

| | | | | | | | | | | |
|--------------------------|------|------|-----|------|------|----|-----|----|------|------|
| Нижне устья Вишеры | 4.0 | 13.3 | 120 | 7.71 | 9.25 | 87 | 4.3 | 47 | 5.6 | 2.40 |
| Нижне Соликамска | 4.0 | 13.9 | 100 | 7.73 | 9.70 | 92 | 4.3 | 55 | 5.8 | 1.85 |
| Нижне Березников | 8.0 | 14.8 | 130 | 7.38 | 6.18 | 60 | 8.1 | 50 | 10.8 | 2.30 |
| Выше Городища | 7.5 | 15.4 | 95 | 7.37 | 7.75 | 76 | 9.4 | 63 | 9.8 | 2.55 |
| Нижне р. Косъвы | 13.0 | 15.8 | 150 | 7.80 | 8.92 | 88 | 2.4 | 50 | 7.1 | 1.30 |
| Выше Добрянки | 17.0 | 17.0 | 160 | 7.73 | 8.50 | 86 | 2.7 | 53 | 6.8 | 1.75 |
| Верхний бьеф Камской ГЭС | 19.0 | 17.7 | 165 | 7.47 | 7.72 | 79 | 3.7 | 40 | 7.1 | 1.40 |
| Чусовской залив | 11.0 | 17.8 | 250 | 7.95 | 8.18 | 84 | 2.8 | 13 | 4.1 | 0.90 |

Воткинское водохранилище

| | | | | | | | | | | |
|------------|------|------|-----|------|------|----|-----|----|-----|------|
| Выше Перми | 5.5 | 18.1 | 160 | 7.60 | 7.30 | 75 | 4.1 | 40 | 6.0 | 1.50 |
| Закамск | 5.0 | 18.2 | - | 7.62 | 7.40 | 76 | 3.5 | 40 | 6.0 | 2.00 |
| Уральский | 10.0 | 17.9 | 140 | 7.53 | 8.10 | 83 | 3.8 | 43 | 6.5 | 1.55 |

| | | | | | | | | | | |
|----------------|------|------|-----|------|------|----|-----|----|-----|------|
| Нижне Оханска | 12.5 | 18.6 | 120 | 7.32 | 7.30 | 76 | 2.4 | 47 | 7.7 | 2.00 |
| Десятково | 16.5 | 18.4 | 130 | 7.40 | 7.52 | 78 | 4.9 | 45 | 8.5 | 2.00 |
| Крюково | 21.0 | 19.0 | 180 | 7.39 | 7.47 | 78 | 4.4 | 45 | 9.4 | 1.50 |
| Выше Галева | 21.0 | 19.5 | 160 | 7.47 | 7.60 | 80 | 3.8 | 50 | 8.3 | 0.70 |
| Верхний бьеф | | | | | | | | | | |
| Воткинской ГЭС | 24.0 | 19.5 | 150 | 7.50 | 7.82 | 83 | 3.7 | 50 | 8.0 | 1.00 |

Трасса Нижнекамского водохранилища

| | | | | | | | | | | |
|-------------------|-----|------|-----|------|------|----|-----|----|-----|------|
| Сарапул | 3.0 | 18.6 | - | 7.75 | 8.85 | 91 | 2.0 | 50 | 8.6 | 1.30 |
| О-в Мушкарин-ский | 3.5 | 17.5 | 120 | 7.91 | 9.10 | 93 | 1.5 | 50 | 8.7 | 1.55 |
| Красный Бор | | | | | | | | | | |
| (30 км ниже | | | | | | | | | | |
| р. Белой) | 3.5 | 17.5 | 95 | 8.02 | 9.00 | 92 | 1.4 | 54 | 6.9 | 1.35 |
| Набережные Челны | 6.0 | 19.8 | 70 | 8.14 | 8.90 | 95 | 1.6 | 55 | 6.1 | 2.45 |

Камский плес Куйбышевского водохранилища

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|------|------|-----|------|------|----|-----|----|-----|------|
| Соколки | 6.0 | 21.2 | 80 | 7.85 | 7.85 | 85 | 3.3 | 50 | 6.1 | 1.45 |
| Сухой Берсут | 9.0 | 22.4 | 70 | 7.85 | 7.65 | 85 | 3.4 | 50 | 6.1 | 0.75 |
| Нижне Чистополя | 12.0 | 22.5 | 70 | 7.80 | 7.35 | 82 | 4.1 | 50 | 5.7 | 2.10 |
| Щуран | 10.0 | 22.8 | 65 | 7.91 | 8.60 | 85 | 3.2 | 52 | 5.7 | 1.60 |
| Камское Устье | 15.0 | 22.5 | 115 | 7.95 | 7.60 | 85 | 3.7 | 50 | 8.7 | 2.45 |

Примечание. Определение С органического выполнено Э.С. Бикбулатовым, Е.М. Бикбулатовой (1977), БПК₆ - Ю.В. Ларионовым, Н.И. Мельниковой (1977).

Т а б л и ц а 6

Солевой состав 8-16 августа 1973 г.

| Район наблюдений | Горизонт | мг/л | | | | | | | |
|--------------------------|---------------|---------|------------------|------------------|-----------------|----------------|-------------------------------|-----------------|-------------------------------|
| | | Σ ионов | Ca ²⁺ | Mg ²⁺ | Na ⁺ | K ⁺ | HCO ₃ ⁻ | Cl ⁻ | SO ₄ ²⁻ |
| Камское водохранилище | | | | | | | | | |
| Нижне устья Вишеры | Поверхностный | 194.2 | 25.4 | 6.7 | 21.0 | 2.5 | 93.9 | 22.6 | 22.1 |
| | " | 192.4 | 26.0 | 6.1 | 19.0 | 2.0 | 97.6 | 19.6 | 22.1 |
| | " | 275.6 | 31.6 | 7.7 | 34.0 | 7.5 | 81.7 | 57.4 | 55.7 |
| Нижне Березников | Придонный | 4462.6 | 447.8 | 13.4 | 620.0 | 125.0 | 89.1 | 1834.4 | 1532.9 |
| | Поверхностный | 462.7 | 54.6 | 6.4 | 72.0 | 22.5 | 92.7 | 175.6 | 38.9 |
| Выше Городища | Придонный | 527.7 | 59.0 | 7.6 | 78.0 | 28.0 | 114.7 | 199.6 | 40.8 |
| | Поверхностный | 293.2 | 38.2 | 5.2 | 40.5 | 12.3 | 64.7 | 98.0 | 34.3 |
| Нижне р. Косьвы | Придонный | 293.0 | 38.2 | 5.2 | 40.0 | 12.3 | 64.7 | 98.0 | 34.6 |
| | Поверхностный | 219.7 | 30.0 | 3.9 | 28.5 | 7.8 | 61.0 | 64.0 | 24.5 |
| Выше Добрянки | Придонный | 223.0 | 30.0 | 4.5 | 27.5 | 7.8 | 63.4 | 62.0 | 27.8 |
| | Поверхностный | 190.5 | 27.8 | 4.3 | 24.0 | 6.5 | 46.4 | 52.2 | 29.3 |
| Верхний бьеф Камской ГЭС | Придонный | - | - | - | 24.0 | 6.8 | 48.8 | - | 26.4 |
| | Поверхностный | 330.6 | 67.8 | 8.4 | 10.8 | 1.5 | 103.7 | 12.6 | 125.8 |
| Чусовской залив | Поверхностный | | | | | | | | |
| Воткинское водохранилище | | | | | | | | | |
| Выше Перми | Поверхностный | 248.6 | 45.2 | 6.0 | 17.5 | 5.0 | 69.5 | 32.2 | 73.2 |
| | " | 228.6 | 36.4 | 5.4 | 21.0 | 6.3 | 61.0 | 43.8 | 54.7 |
| | " | 286.3 | 38.2 | 5.2 | 43.0 | 7.0 | 54.9 | 96.2 | 41.8 |

| | | | | | | | | | |
|-------------------------|---------------|-------|------|-----|------|-----|------|------|------|
| Ниже Охавска | | 233,6 | 34,8 | 4,0 | 29,0 | 6,3 | 54,9 | 89,2 | 40,8 |
| | Придонный | 241,4 | 34,8 | 4,4 | 31,0 | 6,3 | 54,9 | 89,2 | 40,8 |
| Десятково | Поверхностный | 225,4 | 32,2 | 5,2 | 30,0 | 6,0 | 52,5 | 85,2 | 34,3 |
| | Придонный | 238,0 | 34,0 | 5,6 | 33,5 | 6,0 | 52,5 | 71,4 | 35,0 |
| Крюково | Поверхностный | 207,8 | 30,8 | 3,9 | 28,5 | 5,5 | 45,1 | 61,4 | 32,6 |
| | Придонный | 214,1 | 30,8 | 4,3 | 28,8 | 5,5 | 50,0 | 61,8 | 32,9 |
| Выше Галева | Поверхностный | 194,2 | 27,8 | 3,8 | 24,5 | 5,0 | 47,6 | 53,8 | 31,7 |
| | Придонный | 192,5 | 27,8 | 4,3 | 25,0 | 5,0 | 47,6 | 54,0 | 28,8 |
| Верхний бьеф Воткинский | | | | | | | | | |
| ГЭС | Поверхностный | 182,6 | 27,8 | 3,2 | 22,5 | 5,0 | 50,0 | 47,2 | 26,9 |
| | Придонный | 185,5 | 27,8 | 3,5 | 23,0 | 5,0 | 48,8 | 49,8 | 27,6 |

Трасса Нижнекамского водохранилища

| | | | | | | | | | |
|-------------------------|---------------|-------|------|-----|------|-----|------|------|------|
| Саратул | Поверхностный | 182,0 | 27,8 | 3,6 | 23,0 | 5,0 | 47,6 | 49,6 | 25,4 |
| Остров Мушкаринский | | 187,8 | 28,8 | 3,6 | 22,5 | 4,8 | 51,2 | 47,6 | 29,3 |
| Красный Бор, 30 км ниже | | | | | | | | | |
| р. Белой | | 255,1 | 36,2 | 5,1 | 25,5 | 4,5 | 62,2 | 49,6 | 72,0 |
| Набережные Челны | | 305,4 | 46,0 | 8,1 | 29,5 | 4,5 | 91,5 | 57,6 | 68,2 |

Камский плес Куйбышевского водохранилища

| | | | | | | | | | |
|----------------|---------------|-------|------|------|------|-----|-------|------|------|
| Соколки | Поверхностный | 307,1 | 46,8 | 9,0 | 27,5 | 4,5 | 98,8 | 51,4 | 69,1 |
| Сухой Берсут | | 302,2 | 47,8 | 9,1 | 26,5 | 4,5 | 101,3 | 48,2 | 63,8 |
| | Придонный | 303,1 | 48,2 | 11,1 | 26,5 | 4,5 | 100,0 | 49,2 | 63,6 |
| Ниже Чистополя | Поверхностный | 327,7 | 50,4 | 9,5 | 29,0 | 4,8 | 108,6 | 50,8 | 74,6 |
| | Придонный | 318,9 | 50,4 | 9,5 | 27,5 | 4,5 | 100,0 | 50,4 | 76,6 |
| Шуран | Поверхностный | 328,1 | 50,4 | 11,1 | 32,0 | 5,8 | 110,0 | 55,6 | 82,9 |
| | Придонный | 339,1 | 51,2 | 10,6 | 31,5 | 5,3 | 112,2 | 55,6 | 72,7 |
| Камское Устье | Поверхностный | 335,6 | 54,6 | 12,8 | 18,5 | 3,5 | 137,9 | 18,8 | 89,6 |
| | Придонный | 335,5 | 55,6 | 12,1 | 18,0 | 3,5 | 137,9 | 18,7 | 89,8 |

водных масс по химическому составу. В верховьях водохранилища, ниже р. Вишеры, присутствовали воды, в достаточной мере насыщенные кислородом (87%), с относительно малым содержанием растворенного органического углерода при довольно высокой цветности (около 50°) и среднем количестве взвесей, очевидно, обусловившем довольно высокие БПК₆ (табл. 5, 6). Эти воды относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. Им свойственны относительно невысокое содержание общего фосфора, значительную часть которого составляют фосфаты, и низкое содержание общего азота, в основном представленного органическими соединениями (табл. 7). Присутствие на этом участке в заметных количествах кремния, по-видимому, связано с избыточной влажностью в верховьях Вишеры и Колвы, приводящей к выщелачиванию из пород растворимых веществ и преобладанию в речных водах HCO_3^- и SiO_2 .

Примерно такими же свойствами обладали воды ниже Соликамска. В районе Березников почти в 2 раза возрастает концентрация органического углерода, соответственно снижается насыщение кислородом, особенно в придонных слоях (43%), и повышается содержание CO_2 (табл. 5). Увеличение количества органического углерода не сопровождается увеличением БПК₆, что свидетельствует о малой доступности растворенной органики. Изменение солевого состава выражается в увеличении содержания анионов сильных кислот и преобладании щелочных металлов над щелочноземельными. Общая минерализация в придонном слое повышается по сравнению с водами верхнего участка более чем в 20 раз (табл. 6). Локализация высокоминерализованных вод в нижних слоях и их медленное смещение отмечались и ранее; в зимний период расслоение прослеживалось по всей длине водохранилища (Печеркин и др., 1967). В период наших наблюдений снижение минерализации и выравнивание концентраций солей и содержания кислорода по вертикали происходили в районе Косьвинского залива. Однако преобладание в составе солей хлоридов сохранялось вплоть до плотины (табл. 6).

Несмотря на высокую минерализацию, содержание общего фосфора у Березников увеличилось незначительно; не отмечено резких различий в его концентрациях и по слоям, тогда как количество общего азота в придонном горизонте возросло за счет минеральных форм до 5 мг/л. По направлению к плотине содержание общего фосфора и реактивного железа постепенно снижалось и в верхнем бьефе ГЭС выражалось очень низкими величинами (табл. 7). Изменение концентраций общего азота как по вертикали, так и по длине водохранилища происходило аналогично таковому суммы солей: расслоение по вертикали сглаживалось в районе Косьвинского залива, концентрации снижались к плотине. Содержание растворенного органического углерода от устья Косьвы до плотины оставалось на одном уровне (табл. 5).

Воды Чусовского залива, как и весной, по химическому составу существенно отличались от камских вод Приплотинного плеса. Они характеризовались малой цветностью, низкой концентрацией ор-

ганического углерода и более высоким содержанием солей, в составе которых среди анионов преобладали сульфаты (28%-экв.) и гидрокарбонаты (18%-экв.), среди катионов — кальций (37%-экв.). Как и камским водам, им свойственно низкое содержание общего азота, фосфора и реактивного железа (табл. 5-7).

Поступающие в Воткинское водохранилище камские воды, смешиваясь с чувовскими, становятся более минерализованными; в них повышается содержание сульфатов, гидрокарбонатов, кальция и несколько снижается концентрация натрия и хлора. Ниже Перми существенных изменений в составе и содержании солей не наблюдалось. Лишь в районе Уральского заметно увеличилось количество хлор-иона и натрия (табл. 6). Далее по направлению к плотине концентрация солей постепенно снижается вследствие повышения влияния на формирование водных масс глубоководной части водоема сохранившихся здесь весенних вод. Вероятно, этим же обусловлено некоторое повышение содержания растворенного органического вещества и цветности воды от верховьев к плотине. В то же время в изменении величин БПК₆ наблюдалась обратная тенденция, что свидетельствует о наличии стойких органических соединений, свойственных весеннему поверхностному стоку. Кислородный режим Воткинского водохранилища благоприятен, даже в придонных слоях глубоководной части насыщение воды O_2 не падало ниже 75%. Содержание общего фосфора в поверхностных слоях колебалось от 23 до 51 мкг/л (в среднем 38 мкг/л). На верхнем участке водоема, где развитие фитопланктона было наиболее интенсивным (Кузьмин, Охалкин, 1977), реактивные фосфаты составляли меньшую долю от общего Р, чем в расширенной глубоководной части. Содержание общего азота изменялось от 0,52 до 0,89 мг/л и в среднем равнялось 0,68 мг/л. Концентрации как нитратного, так и аммонийного азота выражались низкими величинами — чаще менее 0,1 мг N/л. Количество реактивного железа не превышало 0,2 мг/л (табл. 7). Как видно из приведенных данных, воды Воткинского водохранилища на всем его протяжении бедны биогенными элементами.

На незарегулированном участке Камы до впадения р. Белой сумма солей и их состав, содержание биогенных элементов и органического вещества такие же, как и в Приплотинном плесе Воткинского водохранилища. Несколько возрастает лишь концентрация растворенного кислорода, достигающая 91-93% насыщения (табл. 5-7). Последнее обусловлено как улучшением условий аэрации, так и высокой биомассой фитопланктона (Кузьмин, Охалкин, 1977). После впадения р. Белой более чем в 2 раза возрастает количество сульфатов, воды из гидрокарбонатно-хлоридных переходят в гидрокарбонатно-сульфатные, повышается общая минерализация. Далее вниз по течению солевой состав изменяется незначительно: несколько увеличивается минерализация в основном за счет гидрокарбонатов кальция (табл. 6). Влиянием притоков, по-видимому, определяются малая прозрачность и сравнительно большое количество взвесей в водах Нижней Камы. Существенно изменяется и уровень содержания общего фосфора. Его

Содержание биогенных элементов 8-16 августа 1975 г.

| Район наблюдений | Горизонт | Взвесь, мг/л | Р _{общ} | | P ₀₄ ³⁻ мкг Р/л | Камское водохранилище | | | | | | Fe реактив, мг/л | Si реактив, мг/л | |
|---|---------------|-----------------|------------------|-----|--|-----------------------|------------------------------|------------------------------|------------------------------|-----|--|---------------------|---------------------|--|
| | | | мкг | Р/л | | N _{общ} | NO ₃ ⁻ | NO ₂ ⁻ | NH ₄ ⁺ | | | | | |
| Нижне устья Вишеры Нижне Соликамска Нижне Березников Выше Городища Нижне р. Косьвы Выше Добрянки Верхний бьеф Камской ГЭС Чусовской залив | Поверхностный | 12,0 | 58 | 16 | 0,56 | 0,00 | - | 0,02 | 0,42 | 2,6 | | | | |
| | " | 10,5 | 57 | 23 | 0,57 | 0,01 | 0,002 | 0,02 | 0,42 | 2,5 | | | | |
| | " | 12,0 | 77 | 26 | 0,72 | 0,09 | 0,010 | 0,18 | 0,40 | 2,2 | | | | |
| | Придонный | 14,0 | 64 | 31 | 5,18 | 1,02 | 0,125 | 3,80 | 0,36 | 2,1 | | | | |
| | Поверхностный | 6,5 | 49 | 20 | 1,04 | 0,14 | 0,020 | 0,33 | 0,33 | 2,6 | | | | |
| | Придонный | 9,8 | 31 | 29 | 1,53 | 0,03 | 0,018 | 0,41 | 0,55 | 2,9 | | | | |
| | Поверхностный | 5,0 | 36 | 9 | 1,03 | 0,04 | 0,007 | 0,08 | 0,25 | 0,8 | | | | |
| | Придонный | 10,0 | - | 10 | 0,99 | 0,07 | 0,006 | 0,08 | 0,26 | 0,8 | | | | |
| | Поверхностный | 5,5 | 36 | 16 | 0,53 | 0,04 | 0,004 | 0,10 | 0,16 | 1,0 | | | | |
| | Придонный | 14,0 | 65 | 22 | 0,68 | 0,04 | 0,005 | 0,09 | 0,29 | 1,0 | | | | |
| | Поверхностный | 5,0 | 20 | 13 | 0,50 | 0,08 | 0,003 | 0,08 | 0,16 | 1,0 | | | | |
| | Придонный | 6,0 | 23 | 17 | - | 0,08 | 0,003 | 0,08 | 0,19 | 1,1 | | | | |
| | Поверхностный | 2,0 | 23 | 10 | 0,47 | 0,06 | 0,002 | 0,10 | 0,10 | 1,6 | | | | |
| Воткинское водохранилище | | | | | | | | | | | | | | |
| Выше Перми Закамск Уральский Нижне Оханска | Поверхностный | 5,5 | 45 | 12 | 0,80 | 0,08 | 0,003 | 0,07 | 0,14 | 1,4 | | | | |
| | " | 4,0 | 46 | 10 | 0,89 | 0,09 | 0,005 | 0,07 | 0,11 | 1,2 | | | | |
| | " | 7,0 | 35 | 13 | 0,86 | 0,12 | 0,008 | 0,08 | 0,22 | 1,1 | | | | |
| | " | 9,0 | 23 | 12 | 0,55 | 0,07 | 0,006 | 0,06 | 0,12 | 1,0 | | | | |
| | Придонный | 14,5 | 64 | 16 | 0,68 | - | - | 0,06 | 0,14 | 0,8 | | | | |

| | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|---------------|-----|----|----|------|------|-------|------|------|-----|
| Десятково | Поверхностный | 7.2 | 31 | 16 | 0.52 | 0.03 | 0.003 | 0.08 | 0.12 | 0.8 |
| Крюково | Придонный | 7.5 | 29 | 17 | 0.52 | 0.06 | 0.003 | 0.10 | 0.14 | 0.8 |
| | Поверхностный | 4.0 | 46 | 28 | 0.71 | 0.13 | 0.021 | 0.07 | 0.10 | 1.0 |
| | Придонный | 8.0 | 62 | 42 | 0.69 | 0.14 | - | 0.08 | 0.22 | 0.9 |
| Выше Галева | Поверхностный | 3.5 | 45 | 20 | 0.65 | 0.12 | 0.013 | 0.14 | 0.08 | 1.1 |
| | Придонный | 6.5 | 50 | 23 | 0.82 | 0.12 | 0.010 | 0.15 | 0.08 | 1.4 |
| Верхний бьеф Воткин- ской ГЭС | Поверхностный | 4.0 | 32 | 12 | 0.63 | 0.08 | 0.008 | 0.07 | 0.08 | 1.0 |
| | Придонный | 5.0 | 38 | 16 | 0.79 | 0.09 | 0.009 | 0.09 | 0.08 | 1.1 |

Трасса Нижнекамского водохранилища

| | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|---------------|------|----|----|------|------|-------|------|------|-----|
| Сарапул | Поверхностный | 5.5 | 31 | 10 | 0.72 | 0.05 | 0.008 | 0.04 | 0.08 | 0.8 |
| О-в Мушкаринский | " | 6.0 | 32 | 10 | 0.75 | 0.07 | 0.004 | 0.05 | 0.11 | 0.6 |
| Красный Бор, 30 км ниже р. Белой | " | 11.0 | 58 | 13 | 0.64 | 0.04 | 0.004 | 0.05 | 0.08 | 0.5 |
| Набережные Челны | " | 17.0 | 74 | 15 | 0.72 | 0.03 | 0.005 | 0.06 | 0.04 | 0.6 |

Камский плес Кулбышевского водохранилища

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|---------------|------|-----|-----|------|------|-------|------|------|-----|
| Соколки | Поверхностный | 17.5 | 77 | 18 | 0.64 | 0.06 | 0.005 | 0.12 | 0.11 | 0.5 |
| Сухой Берсут | " | 19.0 | 82 | 26 | 0.77 | 0.07 | 0.007 | 0.14 | 0.12 | 0.7 |
| | Придонный | 22.0 | 92 | 28 | 0.67 | 0.07 | - | 0.14 | 0.16 | 0.7 |
| Нижне Чистополя | Поверхностный | 17.5 | 74 | 31 | 0.68 | 0.07 | 0.015 | 0.18 | 0.08 | 0.8 |
| | Придонный | 19.0 | 82 | 36 | 0.68 | - | - | 0.17 | 0.14 | 0.8 |
| Шуран | Поверхностный | 22.0 | 92 | 39 | 0.70 | 0.04 | 0.007 | 0.12 | 0.13 | 1.3 |
| | Придонный | 26.5 | 100 | 33 | 0.74 | - | - | 0.12 | 0.19 | 1.5 |
| Камское Устье | Поверхностный | 13.0 | 146 | 98 | 1.16 | 0.14 | 0.010 | 0.23 | 0.14 | 0.4 |
| | Придонный | 14.5 | 135 | 102 | 1.19 | - | - | 0.25 | 0.14 | 0.6 |

количество здесь в 2-3 раза превышает концентрации фосфора в камских водах выше р. Белой. Реактивные фосфаты составляют 30-40% от общего фосфора. Следует подчеркнуть, что содержание общего азота и его минеральных форм на этом участке изменяется в тех же пределах, что и до впадения р. Белой. Не претерпевает заметных изменений и содержание реактивного железа (табл. 5, 7). Количество растворенного органического вещества ниже р. Белой несколько снижается; далее на протяжении всего участка его концентрация однородна; значения БПК₆ невелики. Некоторое увеличение биохимического потребления кислорода в районе Набережных Челнов, вероятно, связано с обильным развитием фитопланктона (там же, 1977). Для этого участка также характерно высокое насыщение воды кислородом (91-95%). В Камском плесе Куйбышевского водохранилища содержание растворенного кислорода несколько ниже: в поверхностных слоях 85-82%, в придонных - 85-78% насыщения.

Летом, как и в весенний период, у Камского Устья присутствовали волжские воды, химический состав которых существенно отличался от камских. Отличие солевого состава волжских вод заключалось в более низком содержании хлоридов натрия и небольшом повышении гидрокарбонатов, сульфатов и кальция. В этих водах значительно выше концентрация растворенных фосфатов, в то время как увеличение общего фосфора и азота менее заметно. Количество органического вещества, как валового, так и лабильного, в них было выше, чем в Камском плесе Куйбышевского водохранилища.

Заключение

В результате зарегулирования стока Камы происходит нарушение сезонной динамики общей минерализации и других химических свойств, характерных для рек со свободным течением.

Весной Камское водохранилище и верхний участок Воткинского заполнены водами половодья, тогда как в нижней расширенной части Воткинского водохранилища и на участке Камы до впадения р. Белой сохраняются зимние воды с присущим им составом ионов и относительно высокой минерализацией. Наличие зимних вод обусловлено соответствием или даже превышением объема водохранилищ над объемом весеннего стока ($1Y, Y$), а также крайне малой боковой приточностью Воткинского водохранилища. Нижняя Кама весной несет зимние воды, смешанные с весенним стоком рек Белой и Вятки. Летом воды с минимальным для этого сезона содержанием солей заполняют расширенную часть Воткинского водохранилища и расположенный ниже отрезок реки до впадения р. Белой, что обусловлено присутствием здесь весенних вод. В то же время Камское водохранилище и верхняя часть Воткинского - с одной стороны, и участок Нижней Камы после впадения р. Белой - с другой, имеют более высокую минерализацию. В первом случае это объясняется наличием

меженных летних вод и влиянием техногенного фактора, во втором — присутствием трансформированных зимних вод.

Камским водам в отличие от волжских свойственно высокое содержание щелочных металлов и хлоридов; высокое содержание сульфатов в камских и волжских водах объясняется обогащением Камы ионом SO_4^{2-} за счет левобережных притоков, Волги в ее среднем течении — за счет Оки.

Для водохранилищ Камы характерны значительные колебания как валового органического вещества, так и легкоусвояемого, что обусловлено, по-видимому, неоднородностью вод их заполняющих. Этим же объясняется пестрая картина распределения фосфора и азота. Обращает на себя внимание исключительная бедность соединениями фосфора Чусовского залива. На общем фоне низких концентраций более высоким содержанием фосфора отличаются придонные слои, а также отдельные районы с большим количеством взвесей, к которым следует отнести незарегулированный участок р. Камы, особенно ниже впадения р. Белой. Прослеживается зависимость содержания валового фосфора от количества взвесей. Весенний поверхностный сток Камы беден не только фосфором, но и азотом. Более богаты соединениями азота зимние воды, которые в большей степени подвержены воздействию антропогенного фактора. В летний период это влияние проявляется локально, в основном в верхней части Камского водохранилища.

Л и т е р а т у р а

- А лекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
- Б и к б у л а т о в Э.С., Б и к б у л а т о в а Е.М. Характеристика растворенного органического вещества в воде Волги, Камы и некоторых водохранилищ. — Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 36, с. 20–23.
- Е наки И.Г., Набиванец Б.И. К методике объемного определения сульфат-ионов в природных водах различной минерализации. — Гидробиол. ж., 1972, т. 8, № 5, с. 124–126.
- Кузьмин Г.В., Охалкин А.Г. Фитопланктон р. Камы в летнюю межень 1975 г. — Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 36, с. 45–49.
- Ларионов Ю.В., Мельникова Н.И. Сравнительные данные по биохимическому потреблению кислорода в водах волжских и камских водохранилищ. — Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 36, с. 23–27.
- Лушников Е.А., Кротова Е.А., Жидкова Г.Г. Химическая география вод и гидрогеохимия Пермской области. Пермь, 1967, с. 50–60.
- Матарзин Ю.М. Проблемы комплексных географо-гидрологических исследований формирования крупных водохранилищ и их влияние на природу и хозяйство. — Автореф. докт. дис. Пермь, 1971.
- Печеркин И.А., Матарзин Ю.М., Бурматова Э.А. Химическая география вод и льда камских водохранилищ. — В кн.: Химическая география вод и гидрогеохимия Пермской области. Пермь, 1967, с. 82–97.
- Трифонов Н.А. Об определении аммонийного азота в природных водах. — Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1979, № 43, с. 70–75.

УДК 579.68 (285.2) + 556.555

Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С., Романенко В.А. — В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 3–32.

Два года подряд максимальный уровень наполнения водохранилища выражался близкими величинами — около 4500 км². В то же время 1977 год был более теплым, чем 1978-й. Средняя температура с мая по ноябрь в 1977 г. равнялась 13,8°, в 1978 г. — 12,3°. В 1977 г. максимальная температура отмечена в первой декаде августа — 24°, в 1978 г. — 19°. Разница в прогреве воды оказала заметное влияние на продукцию и деструкцию органического вещества. В 1977 г. величины продукции органического вещества, продукции бактериальной биомассы, деструкции были в 1,5–2 раза выше, чем в 1978 г. Лит. — 14 назв., ил. — 7, табл. 27.

УДК 582:001.4:582.281.1

Грибы рода Saprolegnia (Phycomycetes). Милько А.А. — В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 33–56.

Приведены характеристики рода *Saprolegnia*, ключ для определения, синонимы, описание морфолого-биологических особенностей и данные распространения 23 видов. Завершается работа названиями таксонов, сомнительных или исключенных из этого рода. Лит. — 9 назв., ил. 12.

УДК 574.583(28)

Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища. Елизарова В.А. — В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 57–68.

Экспериментальным путем изучалась скорость роста прибрежного фитопланктона в естественных условиях. Она оказалась равной 0,7–1, 0,7–1,3 и 1,2–1,9 делений в сутки для всего состава диатомовых и зеленых водорослей в целом. Суточный P/B-коэффициент, рассчитанный по приросту на единицу начальной биомассы, у диатомовых, как правило, не достигал 1, у зеленых превышал 2. Лит. — 26 назв., табл. — 6, ил. — 2.

О стаях *Polyphemus pediculus* (L.) (Crustacea, Cladocera). Б у т о р и л а Л.Г. - В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 60-88.

P. pediculus в водоооме обитает только стаями, которые находятся на постоянных местах. Члены стай способны зрительно опознавать друг друга, вступать в активный контакт при ловле добычи, передавать информацию, в результате которой стая совершает согласованные действия. Состав стаи отличается непостоянством в течение суток, меняются на протяжении вегетационного сезона. Особи одного типа находятся в стае в одной фазе жизненного цикла. Их путь, характер, скорость передвижения и расстояние между ними в стае зависят от типа особей, их числа и местонахождения в пределах стай и водоома. Стая по расположению в ней особей имеет хаотическую структуру, состоит из плотного ядра и рыхлого ореола. Размер, форма, плотность стай, их количество на 1 м² зависят от типа водоома, времени суток, состава и численности рачков. Лит. - 32 назв., ил. - 5, табл. - 1.

УДК 591.69-7-51+576.895.122

О некоторых особенностях распределения *Dactylogyrus anchoratus* и *D. chranilowi* [Monogenoidea (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridea Bychowsky, 1937] на жабрах карася, карпа и синца. И з ю м о в а Н.А., Ж а р и к о в а Т.И. - В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., Наука, 1982, с. 89-100.

В результате исследований особенностей распределения дактилогирсов (*D. anchoratus* и *D. chranilowi*) на жабрах карася, карпа и синца установлено, что локализация их на жабрах рыб зависит от возраста червей, объема водных потоков, проходящих через жабры, строения жаберного аппарата и биологии хозяев. Лит. - 18 назв., ил. - 5, табл. - 7.

УДК 591.69-7-51+576.895.122

Гельминты щуки, леща и судака в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС Горьковского водохранилища. И з ю м о в а Н.А., М а ш т а к о в А.В., С т е п а н о в а М.А. - В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 101-108.

Исследовались гельминты щуки, леща и судака в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС. Проведено сравнение зараженности рыб гельминтами в других участках водохранилища. Установлено, что действие теплых вод Костромской ГРЭС имеет строго локальный характер. Здесь проявляется общая тенденция изменений в фауне гельминтов рыб, отмеченная и в других водоемах-охладителях. Лит. - 16 назв., табл. - 2.

УДК 556.551.4

Балансы биогенных элементов в Угличском водохранилище. З и м и н о в а Н.А., З а к о н н о в В.В. - В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 109-121.

Приводятся средние многолетние балансы углерода, азота и фосфора. Основной приходной статьей всех рассмотренных биогенов является речной сток (80-90% прихода). Биогеноудерживающая способность водохранилища невелика: в его донных отложениях аккумулируется ежегодно 2,5% от общего прихода органического углерода, 4% общего азота, 20% общего фосфора. Основная масса биогенных веществ, поступающих в водохранилище, сбрасывается через гидроузлы, в результате чего оно сохраняет статус мезотрофного водоема, несмотря на значительную биогенную нагрузку. Лит. - 37 назв., табл. - 11.

УДК 556.551.14

Некоторые данные по гидрохимии камских водохранилищ. Б ы л и н к и н а А.Н., Т р и ф о н о в а Н.А., К у д р я в ц е в а Н.А. К а л и н и н а Л.А. - В кн.: Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., „Наука“, 1982, с. 122-142.

Приведены данные по солевому составу, содержанию биогенных элементов, органического вещества и растворенных газов в камских водах в половодье многоводного 1978 г. и летнюю межень 1975 г. Дана оценка влияния зарегулирования стока на гидрохимический режим Камы. Лит. - 9 назв., табл. 7.

| | |
|--|-----|
| С.И. Кузнецов, В.И. Романенко, Н.С. Карпова, В.А. Романенко. Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. | 3 |
| А.А. Милько. Грибы рода <i>Saprolegnia</i> (Phycomycetes) | 33 |
| В.А. Елизарова. Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища | 57 |
| Л.Г. Буторина. О стаях <i>Polyphemus pediculus</i> (L.) (Crustacea, Cladocera) | 69 |
| Н.А. Изюмова, Т.И. Жарикова. О некоторых особенностях распределения <i>Dactylogyrus anchoratus</i> и <i>D. chranilowi</i> [Monogenoidea (Beneden) Bychowsky, 1937; Dactylogyridea Bychowsky, 1937] на жабрах карася, карпа и синца ... | 89 |
| Н.А. Изюмова, А.В. Маштаков, М.А. Степанова. Гельминты щуки, леща и судака в зоне сброса теплых вод Костромской ГРЭС Горьковского водохранилища | 101 |
| Н.А. Зиминова, В.В. Законнов. Балансы биогенных элементов в Угличском водохранилище | 109 |
| А.А. Былинкина, Н.А. Трифонова, Н.А. Кудрявцева, Л.А. Калинин. Некоторые данные по гидрохимии камских водохранилищ | 122 |