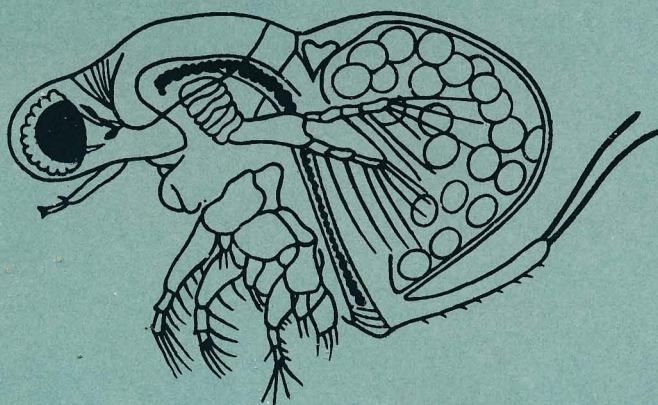


ОБ
И71

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ТРУДЫ, вып. 41 (44)

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1980

Сборник содержит 20 статей, посвященных систематике и морфо-биологическим особенностям водных беспозвоночных. Большая часть сборника (9 статей) включает материалы по систематике, жизненным циклам, развитию и сезонной динамике хирономид, стрекоз и водяных клещей. В 7 статьях приводятся данные по росту, развитию, дыханию и продукции листоногих и ракушковых ракообразных. В остальных работах рассматриваются особенности морфологии, размножения, плодовитости, влияние кислородного и температурного режимов на обмен, развитие и выживание тубифидий.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
А.И. ШИЛОВА

35053п



МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ TUBIFEX
TUBIFEX (MÜLL.) (OLIGOSCHAETA,
TUBIFICIDAE) В РАЗЛИЧНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ
БИОЦЕНОЗАХ

Малошетиновый червь *Tubifex tubifex* (Müll.) – повсеместно распространенный вид. Обитает в водоемах различного типа: от олиготрофных до сильно евтрофированных, загрязняемых промышленными и бытовыми стоками. *T. tubifex* встречается как в высокогорных на высоте 1674–2154 м [18], так и в равнинных водоемах на глубинах от нескольких сантиметров до сотен метров. Температурный диапазон его 0–25°. Этот вид довольно вынослив к минимальным концентрациям растворенного в воде кислорода и живет в самых разнообразных грунтах текучих и стоячих водоемов. В чистых водоемах с ограниченным количеством легкоусвояемой органики встречается неповсеместно, численность его не превышает единиц или десятков особей на 1 м². Наиболее высокой плотности (150–350 тыс. экз./м²) популяции *T. tubifex* достигают на участках водоемов, загрязняемых промышленными и бытовыми стоками. Оптимум развития, роста и выживания особей наблюдается при отношении C/N в грунтах 8–11, содержании растворенного кислорода в придонных слоях воды не менее 3–4 мг/л, скорости течения не более 0,3 см/с. *T. tubifex* не выносит концентрации нефтепродуктов в грунте свыше 0,6%. Жизнедеятельность популяции резко угнетается при прогреве придонных слоев воды свыше 25° [1–3, 5, 7, 8, 12, 13, 14, 20, 22]. *T. tubifex* широко используется в санитарной гидробиологии как показатель степени загрязнения водоемов [4, 10].

Накопленные к настоящему времени знания о биологии вида [6, 9] указывают на то, что, обитая в широком диапазоне условий, *T. tubifex* должен обладать заметной экологической пластичностью. Однако этот вопрос в литературе совершенно не освещен. В данной работе рассматриваются результаты анализа внутривидовой морфологической изменчивости и сравнения особенностей жизненных циклов особей вида в водоемах разного типа и степени загрязнения.

Нами был обработан материал из родников, озер, рек и водохранилищ, расположенных в разных географических зонах страны и в разной степени подвергнутых антропогенному воздействию. Часть фиксированного материала для обработки была нам любезно предоставлена М.В. Павловой, М.П. Мирошниченко, Э.Б. Дембицким, В.И. Любимым, Ю. Гайдаш и В.И. Дорошкевичем, за что авторы выражают свою признательность. Были также использованы результаты многолетних наблюдений за жизнедеятельностью особей *T. tubifex*, взятых из разных водоемов, в условиях эксперимента. У всех особей сопоставлялись основные признаки, используемые в систематике: число и длина волосных, веерных и двузубчатых щетинок в спинных и брюшных пучках, форма зубцов, число и длина сегментов тела, строение мужского гонодукта. Одновременно учитывались особенности жизненного цикла червей, сроки размножения, плодовитость, продолжительность жизни, их численность и удельный вес в сообществах олигохет. Материалы обработаны вариационно-статистическим методом, определены критерии различий и степень их достоверности.

T. tubifex был описан Мюллером [21] под названием *Lumbricus tubifex*. В дальнейшем этот вид переописывался очень многими авторами. Анатомия его была подробно изучена Диксон [17]. На наличие варибельности отдельных признаков вида указывал еще в 1884 г. Вейдовский [22]. Однако он рассматривал лишь межродовые различия между *T. tubifex* и *T. coccineus* (*Rhyacodrilus coccineus*), ошибочно считая их вариациями одного и того же вида. Черносвитов [15] описал вариант *T. tubifex heterochaetus*, но позже [16] признал, что характерные для последнего признаки (перистость волосных щетинок и наличие тонкой пениальной трубки) могут оказаться свойственными для вида в целом.

Наиболее полное описание рода *Tubifex* вместе с рассматриваемым видом было дано С.А. Грабье [19]. После ревизии рода *Tubifex* С.А. Грабье в 1966 г. выделил кроме типичного подвида *T.t. tubifex* еще 5 подвигов: *T.t. blanchardi* Vejd, 1891, *T.t. chacoensis* Steph., 1931, *T.t. bergi* Hrabе, 1935, *T.t. kleerekoperi* Marcus, 1944, *T.t. siolli* Marcus, 1947.

Основным диагностическим признаком типичного подвида *T. tubifex* является наличие в спинных пучках предпоясковых сегментов полного набора волосных и веерных щетинок. У остальных подвигов волосные щетинки, как и промежуточные зубчики спинных и брюшных двузубчатых щетинок, либо отсутствуют, либо имеются в небольшом количестве. Строение мужского гонодукта у всех подвигов *T. tubifex* одинаково. Бринкхерст [14] на основании того, что типичный *T. tubifex* вместе с другими подвидами может встречаться в одном водоеме и на одном биотопе, считает, что подвиды выделены искусственно, а на самом деле имеются 3 формы вида (*T. tubifex*: 1) "*tubifex*" с полным набором волосных и веерных щетинок; 2) "*bergi*", у которой только иногда встречаются экземпляры с одной волосной щетинкой в одном из передних

сегментов; 3) „blanchardi“ всегда только с двузубчатыми щетинками. Существование *T. tubifex* в этих 3 формах, видимо, неверно, так как наши данные позволили показать, что по многим внешним и внутренним признакам *T. bergi* необходимо рассматривать как самостоятельный вид, как и был он описан впервые С.А. Грабье [1]. Восстановление *T. bergi* как самостоятельного вида вызывает сомнение справедливости выделения других подвигов рода *Tubifex*, предложенного С.А. Грабье. Однако ответить на этот вопрос представится возможным только после ревизии остальных, выделенных им подвигов, к сожалению, для нас недоступных.

В водоемах Советского Союза найдены только *T. tubifex*, *T. bergi*. *T. bergi* известен из оз. Иссык-Куль, где он встречается на всех глубинах вместе с *T. tubifex*. При сопоставлении морфологических признаков *T. tubifex* из популяций разных водоемов нами обнаружены формы с некоторой изменчивостью числа и длины волосных и формы веерных щетинок. Типичная, наиболее часто встречающаяся форма *T. tubifex*, которую мы называем „речной“, по классификации Н.В. Фоменко [11] может быть отнесена к β -мезореофилам. Эта форма характеризуется следующими признаками: окраска живых червей от красной до темно-красной; сегменты переднего отдела тела короткие – в 2–2.5 раза короче их диаметра; брюшные пучки переднего отдела тела содержат по 3–5 двузубчатых щетинок с более тонким дистальным зубцом; на самых первых сегментах дистальный зубец значительно длиннее проксимального, в области генитальных сегментов длина зубцов постепенно становится равной. В пучках за пояском дистальный зубец постепенно становится короче проксимального, а в задней части тела проксимальный зубец значительно толще и сильнее загнут, чем дистальный (рис. 1, а). Спинные пучки содержат веерные, двузубчатые и оперенные волосные щетинки. В пучках переднего отдела тела по 3–4 (чаще 4) веерных и 3–4 (чаще 4) волосных щетинок. Волосные щетинки длинные (470 мкм), веерные – изогнуты в дистальной пренодулярной части, крайние зубцы равной длины, заостренные. Дистальный зубец иногда тоньше проксимального, промежуточных зубчиков 3–5 (чаще 3) (рис. 1, г).. За пояском число волосных щетинок 3–2, далее в заднем отделе по одной. На сегментах задней части тела волосные щетинки отсутствуют, свободные от них сегменты составляют не менее 40% от общего числа сегментов тела. Число двузубчатых щетинок в пучках за пояском уменьшается к хвостовому отделу тела от 3 до 1. Поясок в форме муфты занимает X1–XII сегменты. Половые поры на месте брюшных щетинок X1 сегмента. Одна пара отверстий семеприемников расположена в боковой линии X сегмента. Семепроводы длинные, в 10 раз длиннее атриев, в проксимальной узкой части внутренняя стенка канала выстлана ресничками, в дистальной широкой части ресничек нет. Атрии в форме запятой, с расширенной проксимальной частью и суженные дистально. Пенис во влагалище, покрыт тол-

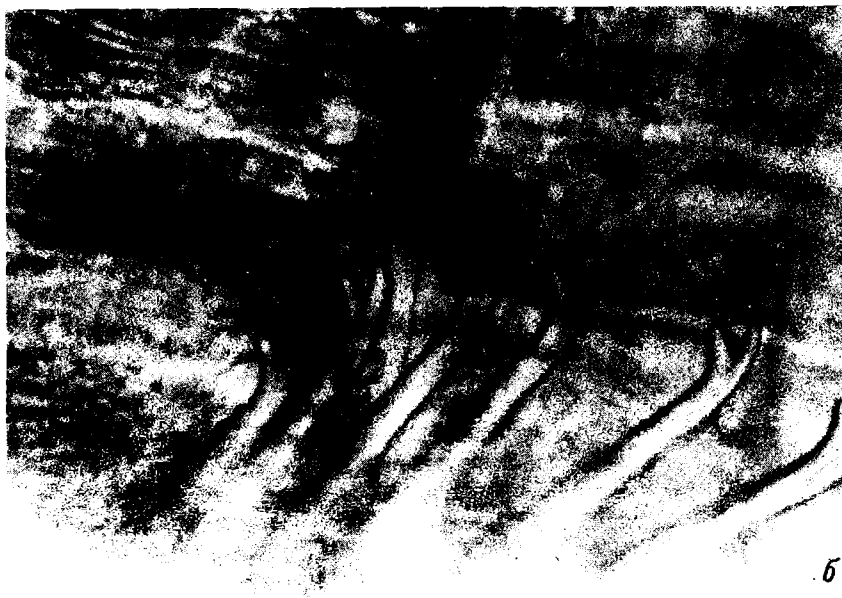
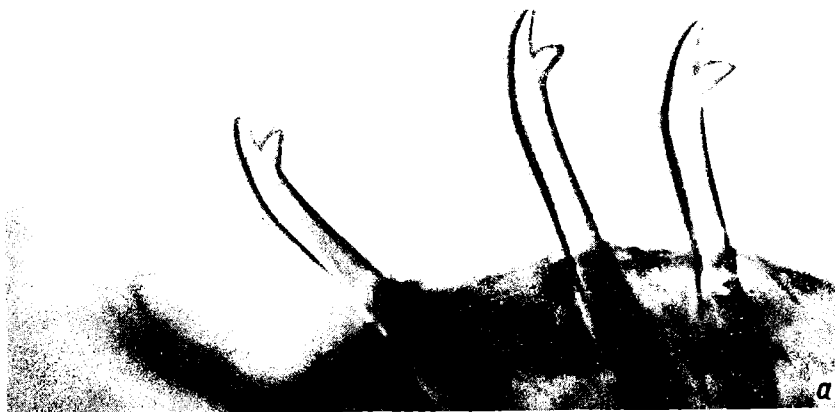


Рис. 1. Речная форма *Tubifex tubifex*.

а, б - брюшные двузубчатые щетинки, в, г - спинные веерные щетинки.

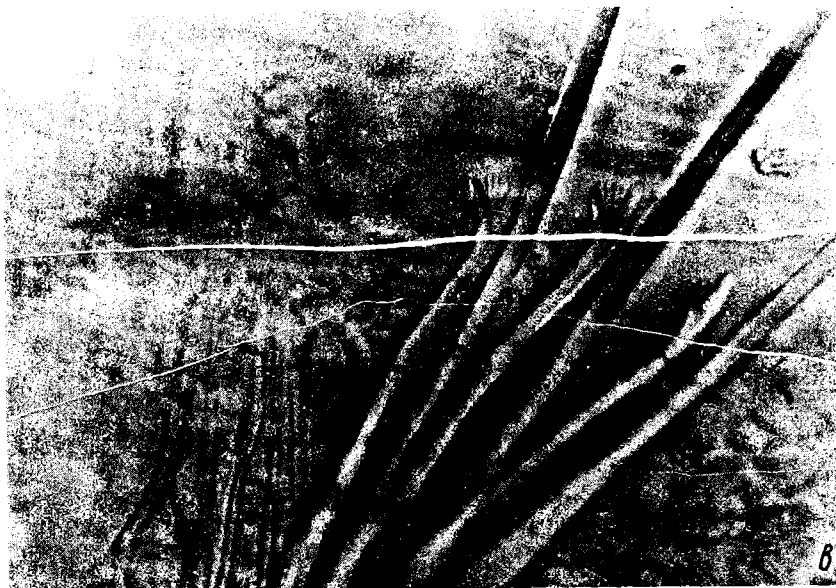


Рис. 1 (продолжение).

стой кутикулой. Семеприемники мешковидные, с длинными тонкими прямыми выводными протоками. Сперматоэпигмы червеобразные. Расширенные сократимые кровеносные сосуды располагаются в VIII сегменте. Глоточные железы в V-VII сегментах. Хлорогеновая ткань кишечника начинается с VI сегмента. Постсептале переднего нефридия в VII сегменте.

Особи речной формы *T. tubifex* размножаются с января по сентябрь. Пик откладки коконов в апреле-мае, количество яиц в них 5 (2-10). Интенсивность роста относительно высока, $Sw = 0.05$. Средние размеры и вес тела половозрелых особей соответственно 4.2 ± 0.1 мг и 21 ± 0.4 мм. Отношение продукции популяции к биомассе (P/B) равно 5. Коэффициент смертности особей на первом году жизни 0.2.

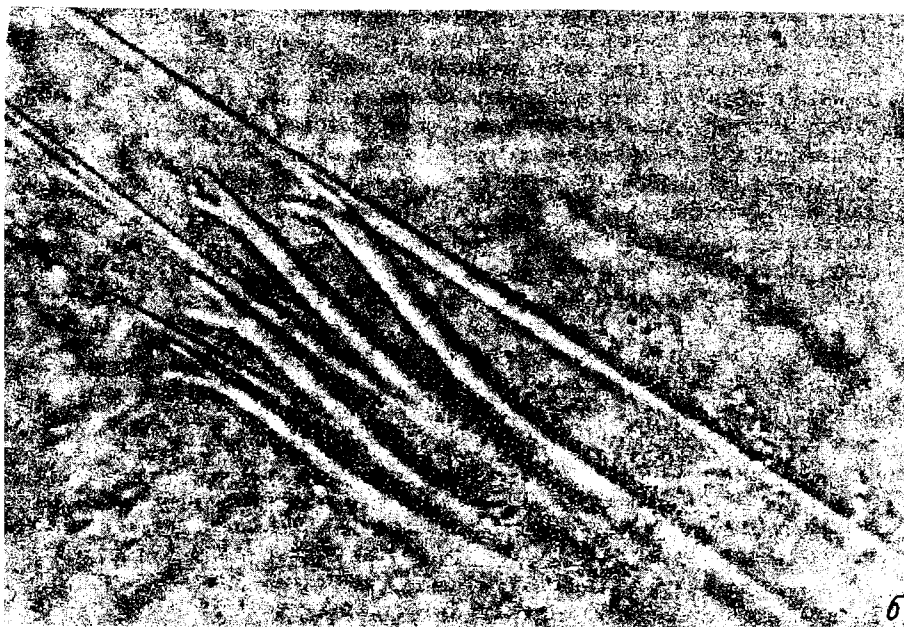
Основное местообитание речной формы *T. tubifex* - слабoproточные участки водоема. В условиях рек это затоны и омуты, в водохранилищах - эстуарные участки речных плесов и притоки в зоне выклинивания подпора, в озерах - районы, прилегающие к устьям рек. Общие отличительные особенности биотопов типичного *T. tubifex*: 1) повышенная в сравнении с соседними участками седиментация взвесей; 2) слабое (единицы см/с) течение, наблюдаемое преимущественно весной и зимой; 3) большая, чем на соседних участках, глубина; 4) динамичный газовый режим, но, как правило, без падения содержания растворенного кислорода ниже 2 мг/л; 5) наличие наилка с большим диапазоном изменчивости в грунте гранулометрического состава песчаных и глинистых фракций.

Речная форма *T. tubifex* встречается в сообществе с 2-17 другими видами олигохет. В европейских водоемах наиболее часто ему сопутствуют в большом количестве *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *L. udekemianus* Clap., *Potamothenyx hammoniensis* Mich., *Isochaetides michaelsoni* Last., а в Сибири *Teleuscolex grubei* Mich. и *Lampodrilus isoporus* Mich.

В пойменных водоемах, утративших связь с рекой, многих озерах ледникового и карстового происхождения и мелких водоемах родниково-ключевого питания обитает другая форма *T. tubifex*, которую мы называем „озерной“. По классификации Н.В. Фоменко [11], данная форма *T. tubifex* относится к типичным лимнофилам. От „речной“ формы она отличается меньшей длиной и весом, светло-красной окраской, несколько удлинненными и продолговатыми сегментами переднего отдела тела. В брюшных пучках переднего отдела число двузубчатых щетинок, форма и длина зубцов на всем протяжении тела такие же, как у „речной“ формы. Иногда двузубчатые щетинки в передних сегментах могут иметь промежуточные зубчики (рис. 2, а). Спинные пучки содержат также веерные, двузубчатые и оперенные волосные щетинки, но в пучках переднего отдела тела по 3-6 (чаще 4) веерных и 1-2 (чаще 2) волосные щетинки. Волосные щетинки короткие (330 мкм). Веерные щетинки прямые или слегка изогнутые в дистальной пренодулярной части, зубцы рав-



a



б

Рис. 2. Озерная форма *Tubifex tubifex*.

а, б - брюшные двузубчатые щетинки, *б* - спинные веерные щетинки.

ной длины, с закругленными концами и одинаковой толщины. Промежуточных зубчиков 1-4 (чаще 3) (рис. 2, б). За пояском всегда по одной волосной щетинке. На сегментах задней части тела волосные щетинки отсутствуют; свободные от них сегменты составляют не более 38% от общего числа сегментов тела. Число двузубчатых щетинок в пучках за пояском уменьшается к хвостовому отделу тела от 3 до 1. Отличий от „речной“ формы в строении полового аппарата не обнаружено. Период размножения этих червей длиннее — с января по декабрь, хотя пик откладки коконов, как и у „речной“ формы, приходится на май. Их плодовитость, судя по количеству яиц в коконе, 3 (1-5), в 2 раза ниже. Отстают они и по темпу роста: средняя длина 19.9 ± 0.4 мм, вес 2.3 ± 0.1 мг. $\Sigma W = 0.02$. Р/В коэффициенты популяций 1.8-2.5, т.е. тоже вдвое ниже.

Основным местообитанием данной формы *T. tubifex* служат участки водоема, на которых течение практически отсутствует. Обычно это профундаль водоема с малым водообменом, заполненная мягкими грунтами типа серых илов и сапропеля, и граничащие с ней участки литорали. Пополнение грунтов органическим веществом идет в основном за счет автотонных внутриводоемных процессов. Кислородный режим здесь всегда относительно благоприятен; падение содержания растворенного кислорода ниже 4 мг/л — явление редкое и может иметь место в конце зимы. Обитающая здесь форма *T. tubifex* редко встречается в монокультуре, ей почти всегда сопутствуют несколько других видов олигохет, но состав их различен. В профундали олиготрофных озер Эстонии, северной Карелии, Финляндии и Кольского полуострова, в Ладожском и Онежском озерах „озерная“ форма *T. tubifex* встречается вместе с *Potamothryx hammoniensis* (Mich.), *Psammoryctides barbatus* (Grube) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. В литоральной зоне этот вид обитает совместно с *Stylodrilus heringianus* Clap. и *Peloscolex ferox* (Eisem.). В профундали мезотрофных озер Прибалтики и Северо-Запада (Псковское, Чудское, Нарочь, некоторые озера на Валдае и в Литве) встречается вместе с *Potamothryx hammoniensis*. В приглубинной литорали этих озер видовое разнообразие сопутствующих ему видов олигохет еще больше: *Aulodrilus plurisetus* (Pig.), *L. hoffmeisteri*, *Psammoryctides barbatus*, *Ps. albicola* (Mich.), *Peloscolex ferox*, *P. hammoniensis* (Mich.), *P. moldaviensis* Vejd., *T. ignotus* (Stolc), *Uncinails uncinata* (Oers.), *Lamprodrilus isoporus* Mich.

В высокогорном солоноватом олиготрофном озере Иссык-Куль на всех глубинах живут только „озерная“ форма *T. tubifex* и *T. bergi*. *T. bergi* доминирует. Иногда этим видам в единичных экземплярах сопутствуют еще 2 вида энхитреид: *Euchytraeus przewalskii* Hrabe и *Euchytraeus issykulensis* Hrabe [1]. В родниках Эстонии с сильно минерализованной карбонатами кальция водой эта форма *T. tubifex* живет в сообществе с *Stylodrilus*

Т а б л и ц а 1

Основные морфологические отличия речной
и озерной форм

Признаки	Озерная форма		Речная форма	
	min÷max	M±m	min÷max	M±m
Вес тела половозре- лых особей, мг	1.1-4.0	2.4±0.1	1.5-6.5	4.2±0.1
Длина тела полово- зрелых особей, мм	14-25	19.9±0.4	15-28	21.0±0.4
Число сегментов	66-86	76.4±1.0	86-106	90.6±1.0
Длина сегмента, мкм	270-440	313±19.4	187-330	245±5.5
Ширина сегмента, мкм	530-650	600±5.5	550-670	620±1.5
Сегменты переднего отдела тела:				
волос- ные	число 1-3	2	3-4	4
щетинки	длина, мкм 275-400	330±6.5	430-550	470±6.5
	диаметр, мкм 3-3.5	3.5	4.5-5	5
веерные	число 3-4	3	3-5	4
	длина, мкм 88-100	95±3.65	85-112	100±3.5
щетинки	число про- межуточ- ных зуб- чиков	3-4	3-5	4
	число 3-4	3	3-5	4
брюшные	число 90-120	110±4.8	90-125	110±2.5
дву- зуб- чатые	длина, мкм			
ше- стинки	число про- межуточ- ных зуб- чиков	1	Отсутствует	
	1	1		
Число сегментов зад- него отдела тела без волосных щетинок	20-41	30±1.5	32-55	46.5±0.9
То же, % от общего числа сегментов	30-47	38	37-52	51

heringianus и *Rhynchelmis tetratheca* Mich. Наиболее обиль-
на здесь и *Naïs elenguis* Müll. Такое же сообщество олигохет
характерно и для малых водоемов Харьковской обл., Крыма [3] и
Ярославской обл. Озерная форма *T. tubifex* никогда не дости-
гает высокой численности и в отличие от речной уступает доминиру-
ющую роль в сообществах другим видам олигохет. В небольших ис-
точниках часто встречается в обилии без сопутствующих видов.

Поскольку основные морфологические различия между выделен-

ными формами *T. tubifex* имеют достоверные различия в строении и числе щетинок (табл. 1) и живут в разных водоемах или на разных биотопах одного водоема, то могут рассматриваться как экологические формы. Для проверки последнего нами было произведено многолетнее последовательное выращивание не менее 3–5 поколений особей речной и озерной форм, взятых из естественных водоемов и помещенных в аквариальные условия. Опыты проводились в 3 вариантах по температуре: с сохранением ее сезонного хода, свойственного озеру, при 19–21° в комнанных условиях и при стабильных – 25°. Смена субстрата, просчет и промеры червей проводились один раз в месяц. В каждом варианте с каждой популяцией было по 3 повторности. У особей разных групп произошло сближение внешних морфологических признаков, характеризующих число, длину и форму щетинок (табл. 2).

Биологические показатели этих популяций оказались очень схожими: черви имели примерно одинаковые размеры и вес. Средняя продолжительность жизни (время гибели половины особей популяции) в первом варианте составляла 3.5 года, во втором – 2.5, в третьем – 1.5 года. Половое созревание и начало размножения наблюдались во всех вариантах на первом году жизни при разной температуре от 2 до 6 месяцев. Плодовитость одной особи за жизненный цикл, как правило, превышала 100 выживших потомков. Такое сближение морфологических и биологических признаков проявилось у основной массы популяций, взятых из разных водоемов и биотопов: профундали Чудского озера, р. Суур-Эмайыги в г. Тарту, ряда других мелких водоемов Эстонии и р. Латки – притока Рыбинского водохранилища. Однако были и исключения. Так, особи *T. tubifex* из оз. Иссук-Куль не приняли ни одного из предложенных им вариантов условий выращивания: они погибли в илу из оз. Иссук-Куль и на природном илу из р. Латки. В крупном рео-креме у родникового запрудного оз. Роозна-Аллику в истоках р. Пярну (галечный грунт на течении, температура воды около 6°, разнообразная холодноводная донная фауна) обитает немногочисленная популяция *T. tubifex*. Особи ее прекрасно адаптировались к аквариальным условиям. Средняя продолжительность жизни этих червей при указанных вариантах температурного режима составила соответственно более 6.5 и 1.5 лет. Черви активно питались и всегда оставались значительно более крупными, чем культуры из других водоемов. Они имели в 4 раза большую плодовитость и меньшую смертность молоди. В противоположность особям из Роозна-Аллику черви, взятые из других маленьких источников [ключевого пруда Норра (серый ил с разнообразной фауной) и ключа Пыргюляте (пруд насыщен окисью железа, *T. tubifex* оказывается единственным видом макробентоса)], во всех вариантах эксперимента имели высокую смертность и низкую плодовитость. По сумме морфологических признаков и процветающая и угнетенная популяции из источников сохранили в опытах внешний вид, более близкий к озерной форме.

Т а б л и ц а 2

Основные морфологические отличия речной и озерной форм, выращенных в одинаковых условиях

Признаки	Озерная форма		Речная форма	
	min÷max	M±m	min÷max	M±m
Вес тела половозрелых особей, мг	1.4-6.0	3.5±0.2	1.0-9.8	3.6±0.7
Длина тела половозрелых особей, мкм	14-37	29±1.3	10-37	23±1.6
Число сегментов	67-100	80±3.0	75-105	93±1.7
Длина сегмента, мкм	270-440	313±19.4	220-440	290±18.2
Ширина сегмента, мкм	530-650	600±5.5	550-670	620±1.5
Сегменты переднего отдела тела:				
волосные щетинки	число	1-3	2	3-4
	длина, мкм	365-440	411±8.3	385±440
	диаметр, мкм	3.5-4	4	4.5-5
вверные щетинки	число	3-5	4	3-4
	длина, мкм	88-110	95±3.5	85-215
	число промежуточных зубчиков	3-4	3	3-4
брюшные двузубчатые щетинки	число	3-4	3	3-4
	длина, мкм	90-120	110±4.8	85-112
	число промежуточных зубчиков	Редко	один	Отсутствуют
Число сегментов заднего отдела тела без волосных щетинок	20-41	30±1.5	26-50	37±1.3
То же, % от общего числа сегментов	30-41	37.5	34-47	40

Анализ результатов экспериментальной проверки в целом позволяет заключить, что исследованные озерные и речные популяции являются экологическими формами вида *T. tubifex*. Озерная форма, обитающая на более однообразных, чем речная, биотопах, видимо, адаптивно специализируется к их условиям, и отдельные элементы этой специализации могут носить характер наследуемых различий. Более эврибионтная речная форма *T. tubifex* обладает способностью достигать высокой численности и

хорошего темпа роста в сильно загрязняемых водоемах. По внешнему виду черви из загрязненных биотопов отличаются следующими особенностями. Они имеют четкую темно-красную окраску, крупнее и тяжелее, чем типичная речная форма. Все основные признаки строения щетинкового аппарата у них выше средних значений, указанных для типичной речной формы, и приближаются к максимальным. Иногда среди этих червей встречаются особи с несколько измененными гребенчатыми щетинками, которые имеют более короткие крайние зубцы, большее количество промежуточных зубчиков и более лопатовидную форму (рис. 1, б, в). Функциональное значение этих изменений неясно. Для популяций *T. tubifex* в загрязняемых водоемах характерно ускоренное протекание всех жизненных процессов. У них короче период размножения: начинается в январе, а в конце июля-начале августа уже заканчивается (у типичной речной формы размножение идет с января по сентябрь). Средняя продолжительность жизни особей не превышает 2-2.5 лет. Плодовитость, как правило, довольно высока - 200-250 яиц на особь, созревание за 2-4 месяца. Популяциям свойственна высокая скорость роста особей и большие (10-16) P/B коэффициенты [6].

Сравнительный анализ морфологических и биологических особенностей популяций *T. tubifex* в водоемах разного типа и степени загрязнения показал большой спектр его адаптивной изменчивости. Установлено существование в озерах, реках и водохранилищах двух экологических форм *T. tubifex*: озерной, приспособленной к существованию в относительно стабильных условиях, и речной, более эврибионтной. Обнаружена способность ряда популяций озерной формы сохранять адаптивно приобретенные признаки после попадания в иные условия.

В зоне с умеренным климатом речная форма *T. tubifex* может быть по своей численности четким индикатором степени загрязнения водоема. В южных водоемах с более высокой температурой воды у дна роль *Tubifex tubifex* как индикатора загрязнения переходит к другому виду тубифицид - *Limnodrilus udekemianus*.

Озерная форма *Tubifex tubifex* благодаря своей узкой специализации к обитанию на нетипичных для вида биотопах индикатором чистоты водоема служить не может.

При использовании *Tubifex tubifex* в качестве показательного организма для оценки качества воды необходимо учитывать его экологическую форму.

Л и т е р а т у р а

1. Г р а б ъ е С.А. Олигохеты озера Иссык-Куль. - Тр. Киргизской комплексной экспедиции, 1935, т. 3, вып. 2, с. 73-85.
2. Г р а б ъ е С.А. Олигохеты Онежского озера по сборам Б.М. Александрова в 1930-1932 гг. - Тр. Ест.-ист. фак. ун-та им. Я.Е. Пуркинѐ, Брно, 1962, № 435, с. 277-334.

3. Д е м б и ц к и й Э.Б. Состав и предварительная характеристика фауны малощетинковых червей ручьев и источников Харьковской области. - В кн.: Водные малощетинковые черви. Ярославль, 1972, с. 85-90.
4. П е р е л е Э.А. Малощетинковые черви устьевых районов рек Даугава и Лиелупе, их значение в санитарно-биологической оценке. - Автореф. канд. дис. Тарту, 1975. 24 с.
5. П о б е г а й л о П.И. Роль донных организмов в процессе самоочищения водоемов, загрязняемых сточными водами. - Автореф. канд. дис. М., 1955. 20 с.
6. П о д д у б н а я Т.Л. Особенности биологии и продукция *Tubifex tubifex* Müll. в загрязняемом участке притока Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 119-127.
7. П о п ч е н к о В.И. Водные олигохеты Карелии. - Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1972. 26 с.
8. Т и м м Т.Э. О распространении малощетинковых червей в текучих водоемах Эстонии. - Ежегодн. о-ва естествоисп. при АН ЭССР, 1967, т. 58, с. 164-174.
9. Т и м м Т.Э. О жизненных циклах водных олигохет в аквариумах. - В кн.: Биология пресноводных организмов Эстонии. Тарту, 1974, с. 97-118.
10. Ф и н о г е н о в Н.П. Значение олигохет как индикаторов загрязненных вод. - В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 51-59.
11. Ф о м е н к о Н.В. Об экологических группировках олигохет (*Oligochaeta*) р. Днепра. - В кн.: Водные малощетинковые черви. М., 1972, с. 94-106.
12. Ц в е т к о в а Л.И. О роли сапробных олигохет в кислородном балансе водоемов (бассейн р. Невы). - Автореф. канд. дис. Л., 1969. 20 с.
13. Ч е к а н о в с к а я О.В. Водные малощетинковые черви. М.-Л., 1962. 411 с.
14. B r i n k h e r s t R.O. Family Tibificidae. - In: Brinkherst and Jamison, Aquatic Oligochaeta of the world. Edinburg, 1971, p. 444-625.
15. Č e r n o s v i t o v L. Eine neue Variation des *Tubifex tubifex* Müller. - Zool. Anz., 1962, Bd 11/12, N 65, p. 321-322.
16. Č e r n o s v i t o v L. Die Oligochaeten fauna der Karpathen. - Zool. Jahrb. Syst., 1928, vol. 55, p. 1-28.
17. D i x o n G.C. *Tubifex*. Memoirs on Typical Brit. Marine plants a Animals. London, 1913, vol. 23, 100 p.

18. H r a b ě S.A. Vodni Oligochaeta Vysokých Tater. - Věst. Čs. zool. spol. Praze, 1939, vol. 6-7, p. 209-236.
19. H r a b ě S.A. New or insufficiently known species of the family Tubificidae. - Publ. Fac. Sci. Univ. J.E. Purkyně, Brno, 1966, N 470, p. 57-77.
20. M a t s u m o t o M., J a m o m o t o G. On the seasonal rhythmicity of oviposition in the aquatic oligochaete *Tubifex hattai* Nomura. - Japan. J. Ecol., 1966, vol. 16. N 4, p. 134-139.
21. M ü l l e r O.F. Vermium terrestrium et fluviatilium. - Harniae et Lipsiae, 1773-1774. 214 p.
22. V e j d o v s k ý F. System und Morphologie der Oligochaeten. Praga, 1884. 170 p.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ПЛОДОВИТОСТЬ *TUBIFEX TUBIFEX*
(MÜLL.) (OLIGOSCHAETA, TUBIFICIDAE)
В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

Изучение воспроизводительной способности популяций тубифицид необходимо для решения вопросов, связанных с оценкой биопродукционного и очистного эффекта пресноводных экосистем.

T. tubifex – массовый вид донных биотопов, богатых легкоусвояемой органикой, размножается в течение большей части года. В различных водоемах Эстонии [7] коконы находились в апреле и в октябре–декабре. По данным В.И. Попченко [6], в северных реках коконы встречались летом при температуре 16–21°, в малых озерах – с апреля по август, а в профундали больших и средних озер – с конца мая по август. В Братском водохранилище на глубине 45 м установлено наличие коконов круглый год при температуре от 1 до 15° [4]. В загрязненном участке р. Латки, впадающей в Рыбинское водохранилище, на глубине 50–100 см *T. tubifex* откладывает коконы с января по август при температуре воды 0.5–17° [3]. Бринкхерст [10, 11] в загрязненных сточной органикой водах Канады отмечал половозрелые экземпляры *T. tubifex* и коконы с февраля по август, а Ладле [14] показал, что в загрязняемых канавах Дании половозрелые особи и коконы отсутствуют только в августе и сентябре.

Таким образом, продолжительность репродукционного периода *T. tubifex* в разных водоемах изменяется в широких пределах (от 4 до 12 месяцев). За это время интенсивность размножения червей варьирует: имеются пики массовой откладки коконов, чередующиеся с резким угасанием половой активности особей вплоть до полного ее прекращения, часто сопровождающегося резорбцией половой системы. Процесс резорбции и регенерации половой системы у *T. tubifex* был подробно описан Черносивитовым [12] еще в 30-х годах. Однако до сих пор остается неизвестным, какие факторы могут оказывать влияние на этот процесс, и сколько раз он может повторяться в течение жизни особи.

Известно, что на ход размножения могут существенно влиять содержание в придонных слоях воды растворенного кислорода и температура воды [2]. Впервые представления о величине потомства от одного червя были получены в опытах Мацумото и Ямомото [15], зарегистрировавших в среднем 456 яиц за сезон размножения. Далее Т.Э. Тимм [7] при многолетнем выращивании *T. tubifex* в аквариумах установил, что плодовитость варьирует в широких пределах (от нескольких яиц до 300) и зависит от температуры и питания. По данным Астона [9], в кратковременных опытах по влиянию температуры воды на скорость откладки коконов в диапазоне температур 10–25° скорость продуцирования яиц увеличивается. Кошорек [13] в экспериментах продолжительностью до 135 дней при выращивании *T. tubifex* на искусственных кормах при постоянной температуре 24° показала зависимость роста, созревания и плодовитости червей от качества пищи. Максимальное количество яиц в ее опытах на 1 особь составило 64. По сведениям Т.Л. Поддубной и Н.Р. Архиповой [5], снижение температуры воды до 0.3–1.0° и содержания растворенного кислорода до 0.5–2.0 мг/л останавливает процесс размножения. Мацумото установил верхний температурный предел для размножения *T. tubifex* 30°. Проведенные исследования оставили, однако, много нерешенных вопросов, что утвердило нас в необходимости постановки серии новых экспериментов, результаты которых можно было бы сравнить с наблюдениями за жизнедеятельностью природных популяций, и оценить величины популяционной и индивидуальной плодовитости *T. tubifex* при разных вариантах условий среды.

Основой для работы послужили многолетние наблюдения за динамикой плодовитости в загрязненном участке р. Латки, в Братском водохранилище и источнике Эсна (Эстония), а также материалы по трехлетнему культивированию *T. tubifex* в аквариальных условиях. Полевой материал представлен детальными сборами дночерпателем Экмана–Берджа, проводившимися во все сезоны года не реже 1 раза в месяц и 4 раз в безледный период. В каждой пробе определялись число поясковых особей, их вес и среднее количество яиц в яйцевых мешках, число коконов и количество эмбрионов в них. В аквариальных условиях производилось выращивание особей *T. tubifex* от момента выхода молоди из коконов до естественной гибели при различной плотности посадки червей – от 2 до 300 экз. на 100 г ила, что эквивалентно 1000–150000 экз./м², и температуре 2, 12 и 22°. В качестве аквариумов использовались стеклянные сосуды диаметром 7 см и высотой 10 см. Тонкий серый ил брался с природного местообитания *T. tubifex* и просеивался через сито с ячейей из газа № 33 для устранения посторонних животных. Состав исходного ила, % от сухого веса: азот – 0.25–0.50, органический углерод – 3.13–6.20, общий фосфор – 0.06–0.07, рН ила – около 7.2. Окислительно-восстановительный потенциал (rH_2) – 15.8–18.9. Количество бактерий на 1 г сухого ила около 10 млрд. Ил и вода в сосудах менялись каждую неделю с целью

поддержания относительно стабильных условий питания, исходя из суточного рациона червей. При смене ила производились изъятие отложенных коконов, подсчет числа яиц в них, учет погибших и просмотр оставшихся в живых производителей для определения степени их половой активности. Во всех аквариумах поддерживались стабильный кислородный режим (2.8–4 мг/л) и низкая освещенность (0.1–1 лк), близкая к естественной, в придонных слоях воды.

Использованные в статье материалы по Балаганскому разрезу Братского водохранилища и источнику Эсна получены от Т.В. Акиншиной и Т.Э. Тимма, за что автор приносит им свою благодарность.

В качестве показателей воспроизводительной способности *T. tubifex* использованы: популяционная плодовитость – общее число яиц, отложенное когортой особей аквариума на протяжении всей их жизни; средняя видовая плодовитость – число яиц, отложенных 1 размножающейся особью за всю жизнь; средняя индивидуальная плодовитость – число яиц, приходящееся на 1 размножающуюся особь за конкретный отрезок времени.

Известно, что у олигохет ооциты, отрывающиеся от яичника, продолжают развитие в яйцевых мешках. В яйцах, готовящихся к оплодотворению, идет интенсивное накопление желтка. Механизм откладки коконов, по нашим наблюдениям, состоит в том, что вся партия яиц, подготовленная к оплодотворению, из яйцевого мешка полностью поступает в кокон. После сбрасывания кокона сразу же начинается наиболее интенсивное накопление желтка в следующей партии яиц. Таким образом, количество зрелых яиц в яйцевом мешке полностью соответствует их количеству в коконе, и индивидуальная плодовитость может быть определена как по количеству яиц в коконе, так и по их числу в яйцевом мешке.

Экспериментальные наблюдения показали, что плодовитость колеблется в широких пределах и зависит от температуры среды, в которой содержатся животные, и плотности посадки.

При температуре 22° и плотности посадки 10 экз. на 100 г ила эмбриональное развитие в коконе длится в среднем 13 дней. Масовое достижение половой зрелости завершается на 60-й день. Размножаются черви 247 дней и живут после выхода из кокона в среднем 292 дня (табл. 1).

Популяцией за весь период ее существования откладывается 1448±27 яиц (с колебаниями в разных сериях опытов от 897 до 2579 яиц). В размножении четко выделяются два периода повышенной активности и один резкий спад между ними (рис. 1, А), связанный с резорбцией и регенерацией половой системы в среднем у 40% особей. Остальные производители отмирают в конце первого периода размножения, отложив 1042 яйца или 158 яиц на одну особь (минимальная видовая плодовитость). Оставшиеся в живых черви после резорбции и регенерации половой системы, длительно – 15–18 дней, размножаются еще на протяжении 4–5 месяцев. За этот период они откладывают 406 яиц. Максимальная видовая плодовитость этих червей за все время размножения – 297±3.6 яиц,

Т а б л и ц а 1

Влияние факторов среды на продолжительность жизни и воспроизводительную способность *T. tubifex*

Показатели жизнедеятельности	Температура при плотности 10 экз.,				Плотность при температуре 22°					
	2°	12°	22°	2 экз.	10 экз.	70 экз.	200 экз.	300 экз.		
Эмбриональное развитие	55	23	13	13	13	13	13	13		
Период достижения половой зрелости, дни	285	80	60	58	60	68	68	134		
Продолжительность размножения, дни	480	260	247	90	247	665	652	420		
Продолжительность жизни, дни	765	340	292	165	292	733	720	554		
Плодовитость { популяционная: всего яиц за жизнь популяции видовая: всего яиц за жизнь особи индивидуальная: всего яиц в месяц число яиц в коконе	420±9.5	555±5.7	1448±2.7	171±4.1	1448±2.7	3027±8.1	4373±1.7	1274±3.2		
	74±5.1	142±2.2	297±3.6	88±0.7	297±3.6	141±2.0	160±3.9	79±1.7		
	3.3±0.9	11±0.5	25±0.8	22±1.1	25±0.8	6.4±0.3	7.2±0.25	5.6±0.4		
	5±0.2	3.4±0.1	3.5±0.2	2.5±0.4	3.5±0.2	3±0.4	2.7±0.5	3±0.3		
Интервалы в откладке коконов, дни	44	9	5	6.5	5	8.4	15	15		
Число { в популяции резорбий } у одной особи	3	2	1	0	1	4	5	2		
Продолжительность периода репродукции и регенерации половой системы	2	1	1	0	1	2	2	1		
Смертность особей до полового созревания, %	30	20-26	15-18	—	15-18	25-30	30	30		
Смертность после 1-го пика размножения, %	50	60	60	100	60	15	85	87		

а индивидуальная за месяц – 32 ± 0.5 яйца в первый период и 20 ± 1.2 во второй. Количество эмбрионов в коконе колеблется от 3 до 5 яиц. Максимальное количество яиц в коконах отмечалось во время пиков размножения. Интервал между откладкой очередных коконов составлял 3–10 суток (в среднем 5). Он увеличивается к концу размножения и достигает максимума у наиболее долгоживущих червей в последние дни их размножения перед гибелью (табл. 2).

При температуре 12° период эмбрионального развития червей удлинняется почти вдвое. Массовое достижение половой зрелости происходит на 20 дней позднее, чем в первых опытах при 22° . Черви размножаются 260 дней и живут после выхода из кокона в среднем 340 дней (табл. 1). За время жизни популяцией откладывается в среднем 555 ± 5.7 яиц (в разных сериях опыта от 450 до 700). Как и при 22° , наблюдаются два пика откладки яиц, но в отличие от опытов с высокой температурой все черви прекращают размножение за 5 месяцев (рис. 1, Б). Половина их отмирает, а остальные после резорбции и регенерации половой системы продолжают размножаться. При этой температуре процесс резорбции и регенерации половой системы занимает в среднем 23 дня. Максимальная видовая плодовитость за два периода размножения составляет 142 ± 2.2 яйца, а индивидуальная в среднем за месяц – 11 ± 0.5 яиц. Количество эмбрионов в коконе колеблется от 3 до 4 (3.4 ± 0.1). Максимальное количество яиц в коконе, как и при 22° , отмечается в период самого активного размножения. Интервал между откладкой очередных коконов составляет 7.5–15 суток (наиболее длителен в конце каждого периода размножения), т.е. в 2–3 раза больше, чем при высокой температуре.

При температуре 20° и той же плотности, что и в предыдущих опытах, период эмбрионального развития червей значительно удлинняется (табл. 1). Половой зрелости они достигают только на 9–10-м месяце. Очень затянут период размножения (в среднем 480 дней). Резко возрастает общая продолжительность жизни (до 765 дней).

При этой температуре популяцией отложено всего 420 ± 9.5 яиц, т.е. в несколько раз меньше, чем в более теплой среде. Более или менее четко выражены 7 подъемов в откладке яиц, чередующиеся со спадами (рис. 1, В). Резорбция половой системы у части особей наблюдается трижды (на 10-м, 16-м и 19-м месяцах размножения) и определяет три спада в количестве яиц. Отмирание червей начинается после 9 месяцев размножения популяции. В течение 3 последующих месяцев погибает 50% червей.

Максимальная видовая плодовитость оказалась равной 74 ± 5.1 яйцам, минимальная – 16 (для части червей, погибших после первых 9–12 месяцев размножения). В первый период размножения (9 месяцев) индивидуальная плодовитость составила 1.5 яйца в месяц, во второй – 5.5 яиц.

Количество яиц в коконе в среде с низкой температурой больше, чем в предыдущих опытах (табл. 2).

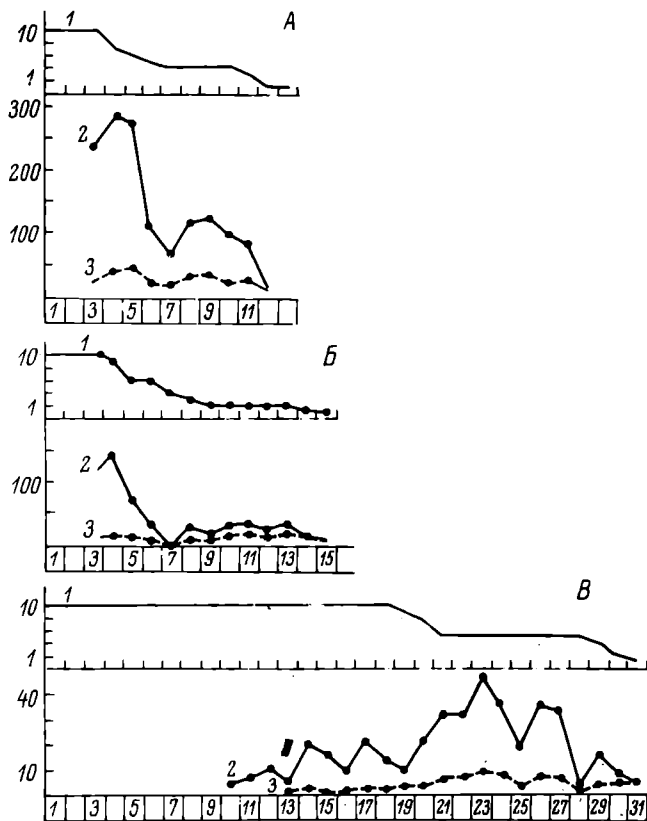


Рис. 1. Выживание и динамика плодовитости *Tubifex tubifex* при разной температуре.

1 - число выживших особей, 2 - популяционная плодовитость, 3 - индивидуальная плодовитость. А-В - при температуре 22°, 12 и 2° соответственно. По оси ординат - число яиц; по оси абсцисс - время жизни, месяцы.

Оценка влияния на плодовитость *T. tubifex* численности особей в популяции осуществлялась при выращивании червей в среде с постоянной температурой 22° и в четырех вариантах (каждый в нескольких повторностях) по плотности посадки: 300, 200, 70 и 2 экз. на 100 г ила.

При плотности 300 экз. эмбриональное развитие червей в коконе, как и при 22°, заняло 13 дней. Массовая половая зрелость и размножение, однако, наступили на 6-м месяце после выхода червей из коконов. К этому времени численность особей снизилась более чем в 3 раза, фактически популяция приступила к откладке

Т а б л и ц а 2

Скорость откладки коконов и динамика числа яиц в них
при разной температуре

Месяц жизни	Количество коконов			Количество яиц в коконе			Время между откладкой коконов		
	2°	12°	22°	2°	12°	22°	2°	12°	22°
1	1	4±0.23	10±0.1	5±0.25	3±0.2	3±0.17	-	7.5	3
1	0	4±0.32	10±0.3	0	4±0.3	4±0.3	-	7.5	3
3	0	4±0.4	10±0.2	0	3±0.2	4±0.4	-	7.5	3
4	1	2±0.12	6±0.01	5±0.13	3±0.4	5±0.1	109	15	5
5	0	0	6±0.35	0	0	3±0.2	-	-	-
6	0	3±0.34	7±0.27	0	3±0.25	3±0.12	-	10	4.5
7	1	3±0.43	9±0.3	5±0.15	3±0.37	4±0.14	109	10	3.5
8	0	4±0.3	7±0.1	0	4±0.25	4±0.3	-	7.5	4.5
9	1	4±0.23	8±0.2	9±0.40	4±0.15	3±0.17	60	7.5	3.7
10	0	3±0.2	3±0.2	0	4±0.17	4±0.2	-	10	7.5
11	1	4±0.3	3±0.1	6±0.1	4±0.32	3±0.3	50	7.5	10
12	1	3±0.2	3±0.2	5±0.15	3±0.55	3±0.12	30	10	10
13	1	3±0.15	-	5±0.17	3±0.4	-	30	10	-
14	1	-	-	4±0.24	-	-	30	-	-
15	1	-	-	5±0.32	-	-	30	-	-
16	1	-	-	4±0.11	-	-	30	-	-
17	1	-	-	5±0.25	-	-	30	-	-
18	1	-	-	3±0.37	-	-	30	-	-
19	1	-	-	3±0.27	-	-	30	-	-
20	1	-	-	4±0.11	-	-	30	-	-
21	1	-	-	4±0.17	-	-	30	-	-
22	1	-	-	4±0.35	-	-	30	-	-

коконов при плотности 79 экз. Размножение продолжалось 14 месяцев (в среднем по разным сериям опытов 420 дней). В два этапа было отложено 1274 ± 3.2 яйца. Массовая резорбция половой системы зарегистрирована один раз на 14-м месяце жизни популяции, хотя отдельные особи в этом состоянии обнаруживались еще и на 18-м месяце. В ходе первого периода размножения численность червей снизилась в 8 раз, и практически вторая половина эксперимента ничем не отличалась от описанной в опытах при 22° и исходной плотностью посадки червей 10 экз. (рис. 2, А).

Средняя видовая плодовитость составила 79 ± 1.7 яиц, а за первый период размножения 40.6. Среднемесечная индивидуальная плодовитость в первый период размножения равнялась 4.5 яйцам, во второй — 7.9. Количество яиц в коконе (1-3) оказалось ниже, чем в опытах с разреженной плотностью червей, а интервалы в откладке очередных коконов в 2-3 раза большими.

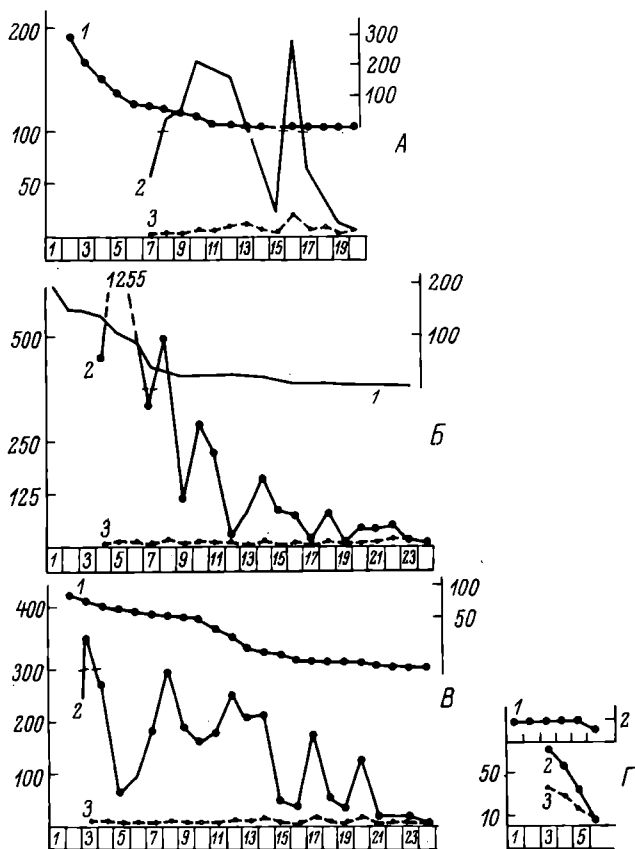


Рис. 2. Выживание и динамика плодовитости *Tubifex tubifex* при разной плотности посадки.

А-Г - при плотности 300, 200, 70 и 2 экз. соответственно. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

При плотности 200 экз. черви достигли половой зрелости и начали размножаться в конце 3-го месяца жизни. К моменту размножения также произошло саморазрежение популяции, но оно было меньшим, чем в предыдущем опыте (рис. 2, Б). В первые 4 месяца было отложено 2339 яиц, но одновременно количество червей в опыте резко снизилось со 140 до 40. Оставшиеся в живых производители претерпели резорбцию и регенерацию половой системы и продолжали размножаться в довольно высоком темпе. За последующее время ими было отложено 2034 яйца. Общая популяционная плодовитость червей в этих опытах за 24 месяца существования когорты составила 4373 ± 1.7 яйца, средняя видовая плодовитость -

160±3.9, а индивидуальная не превышала 17 яиц в месяц. Количество яиц в коконе было 2-5 (2.7±0.25). Таким образом, высокая популяционная плодовитость при плотности 200 экз. была обеспечена массовым вступлением особей в размножение, а не их особыми репродукционными способностями. В процессе размножения резорбция и регенерция половой системы после первого проявления на 7-м месяце жизни популяции отмечались еще 4 раза, и в каждом случае следовал резкий подъем численности отложенных яиц. После снижения плотности особей до 20 экз. популяция произвела 1200 яиц, что соизмеримо с их количеством (1448) в первых опытах при 20⁰ и плотности 10 экз.

При плотности 70 экз. черви достигли половой зрелости и приступили к размножению на 3-м месяце жизни. Смертность незрелых особей была незначительной (7%) и это обеспечило популяции высокий начальный темп размножения (рис. 2, В), как и в предыдущем опыте. За первым пиком размножения последовал двухмесячный период неодновременной резорбции половой системы у значительной части особей. Это наряду с уменьшением плотности популяции до 50 экз. существенно снизило плодовитость в первый период размножения. В последующем резорбция повторялась еще 4 раза. Популяционная плодовитость оказалась 3027±8.1 яиц, видовая - 141±2.0, индивидуальная за месяц - 6.4±0.3. Среднее количество яиц в коконе - 3±0.4. Довольно резко увеличился интервал в откладке коконов (до 7-30 дней).

При плотности 2 экз. черви во всех из 5 серий опытов прожили 5-6 месяцев, размножались в течение 3.5 месяцев, а затем погибли (рис. 2, Г). Ими отложено 171±4.1 яйца, видовая плодовитость 88±0.7 яиц, индивидуальная - 22±1.1 яйца в месяц, а среднее число яиц в коконе 2.5±0.4. Коконоты откладывались с интервалом 5-7 дней.

Проведенные эксперименты по выращиванию червей при разной температуре и плотности посадки позволили, на наш взгляд, впервые детально документировать ход репродукционной деятельности популяции *T. tubifex* и выявить ряд общих закономерностей жизнедеятельности этого широко распространенного вида олигохет.

Наиболее благоприятные условия для развития и размножения *T. tubifex* оказываются при температуре 22⁰ и плотности 10 экз., что соответствует природной плотности 5000 экз./м². Связь размножения с плотностью популяции подчиняется принципу Олли [2], согласно которому темп размножения всегда больше при некоторой промежуточной ее величине.

Понижение температуры закономерно снижает плодовитость популяции, несмотря на значительное увеличение продолжительности жизни. Резко замедляются развитие половой системы и репродукционная активность червей.

Повышение плотности, как и понижение температуры, ведет к увеличению продолжительности жизни популяции при одновременном снижении видовой плодовитости.

Специфичным действием высокой плотности оказывается смертность молодых особей, не достигших половой зрелости, т.е. эффект саморазрежения.

Во всех экспериментах по влиянию температуры и высокой плотности проявилось наличие в составе популяций размножающихся червей двух категорий особей: короткоцикловых, погибающих после первого периода активного размножения, и длинноцикловых, способных участвовать еще в одном или нескольких таких периодах. Короткоцикловые особи преобладали в большинстве опытов. Видовая плодовитость у них была значительно ниже, что видно уже из опыта с плотностью 2 экз., в котором, видимо, оказались черви только этой категории. Однако благодаря своей массовости они вносили существенный вклад в популяционную плодовитость. Небольшой процент короткоцикловых особей в опытах с плотностью 70 экз., видимо, и определил в целом меньшую плодовитость этой популяции.

У длинноцикловых особей после первого периода размножения, который длится у них, как правило, 3–5 месяцев, половая система резорбируется.

Процесс резорбции половой системы и ее регенерации идет одновременно. В оптимальных условиях он длится 15–18 дней, а по мере удаления от них его продолжительность увеличивается в 1.5–2 раза. Понижение температуры и повышение плотности способствуют увеличению в популяциях перерывов в размножении за счет резорбции половой системы от 1–2 до 2–4 раз. Таким образом, описываемое явление – видимо, генетически закрепленное свойство долгоживущих особей вида, частота реализации которого зависит от конкретных условий и стимулируется стрессовым воздействием среды. У одной и той же особи половая система может резорбироваться, по всей вероятности, не менее 2 раз в течение жизни, и после ее восстановления особь размножается еще несколько месяцев. В нескольких опытах с плотностью 10 экз. во второй половине периода размножения осталось по 1 червю, которые прожили еще 3–4 месяца (рис. 3). Периоды повышенной активности образования очередной партии яиц и откладки коконов у них чередовались со спадами, но размножение шло непрерывно и резорбции половой системы не наблюдалось.

По результатам опытов оказалось возможным установить, что соотношение плодовитости с весом производителей находится в положительной корреляции ($r = 0.8$) только в самый начальный период размножения, а затем связь нарушается. Первое время черви продуцируют небольшое количество яиц, и масса их тела увеличивается еще довольно интенсивно (рис. 4). С нарастанием веса производителей растет и количество яиц. Затем рост резко замедляется, а в период резорбции половой системы наблюдается даже снижение веса. После возобновления половой активности вес восстанавливается и в дальнейшем постепенно нарастает, а плодовитость уменьшается.

Сравнение количества ежемесячно откладываемых червями яиц в природе и эксперименте показывает (рис. 5), что плодовитость

в разных водоемах различается довольно существенно, но она во всех случаях ниже, чем полученная в оптимальных по температуре и плотности условиях эксперимента. Наиболее высокой плодовитостью из сравниваемых популяций обладает *T. tubifex* р. Латки. Наиболее низка она у популяции, обитающей в небольшом, ключевого питания, источнике Эсна в Эстонии. Во всех водоемах, как и в эксперименте, прослеживаются 2 пика продуцирования яиц, точно не совпадающие по времени, но приходящиеся на начало и конец года. Средняя плодовитость 1 червя за год колеблется в следующих пределах: эксперимент (оптимальные условия) - 297 ± 3.6 яиц (100%), р. Латка - 120 ± 0.17 (35%), Братское водохранилище - 68 ± 0.23 (20%), источник Эсна - 35 ± 0.27 (10%). Количество тепла в градусоднях составляет соответственно 8030, 2199, 1681, 1250, уменьшаясь параллельно падению плодовитости в указанных природных водоемах по отношению к эксперименту в 3.6, 4.8 и 6.4 раза. Плотность производителей в рассмотренных вариантах колеблется таким образом: 5000 (эксперимент), 11600, 1500 и 300 экз./м². Сравнение приведен-

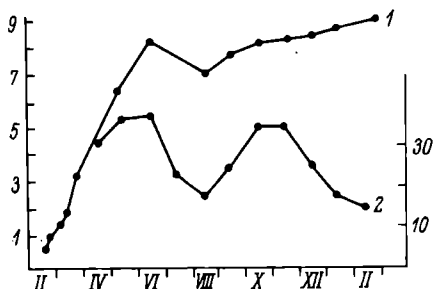


Рис. 4. Весовой рост и плодовитость.

1 — вес червя, 2 — плодовитость. По оси ординат: слева — вес, мг, справа — число яиц на 1 особь; по оси абсцисс — сроки наблюдений.

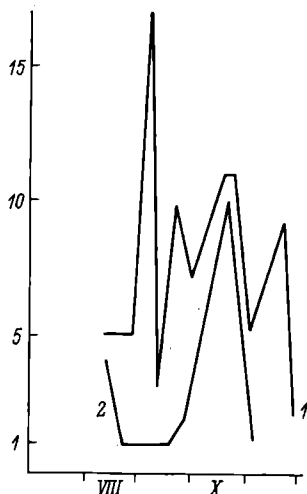


Рис. 3. Динамика откладки яиц в коконы одиночными особями.

1-2 — номера опытов. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ных цифр позволяет сделать вывод о том, что в исследованных природных водоемах более низкий, чем в эксперименте, уровень плодовитости *T. tubifex* связан с действием температуры и плотности: в р. Латке, где температура воды в начале периода размножения низка (рис. 6, а) фактор повышенной плотности, как в опытах по выращиванию червей в грунте с низкой температурой, не оказывает отрицательного воздействия на плодовитость, что позволяет популяции эффективно осуществить первый пик размножения. Второй пик стимулируется резким повышением температуры до

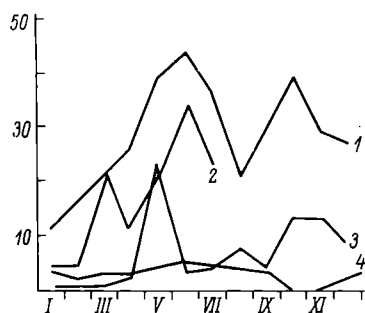


Рис. 5. Динамика плодовитости *Tubifex tubifex* за период размножения в разных водоемах и в опыте.

1 - в опыте при 22°, 2 - р. Латка, 3 - Братское водохранилище, 4 - источник Эсна (Эстония). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

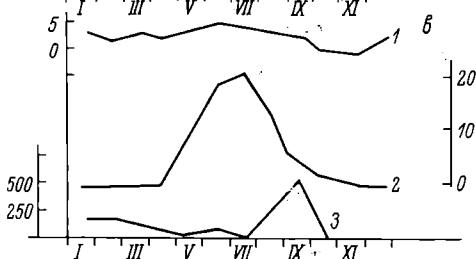
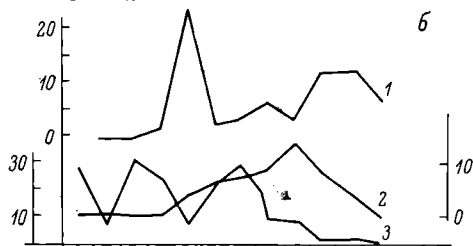
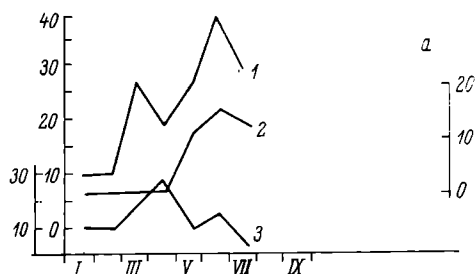


Рис. 6. Число производителей, плодовитость, температура воды.

а - р. Латка, б - Братское водохранилище, в - источник Эсна. 1 - плодовитость, 2 - температура воды у дна в водоеме, 3 - число производителей, экз./м². По оси ординат: слева - количество производителей (тыс. экз. на 1 м²) и число яиц на 1 особь, справа - температура воды у дна в водоеме; по оси абсцисс - сроки наблюдений.

16° и одновременно снижением плотности производителей. В Братском водохранилище (рис. 6, б) первый резкий пик нарастания плодовитости совпадает с повышением температуры и снижением плотности, второй — с резким снижением плотности половозрелых особей при плавном падении температуры. Максимальная температура у дна здесь не превышает 15° и сохраняется не продолжительное время. В источнике Эсна основным фактором низкой плодовитости в отличие от первых 2 водоемов является, видимо, очень низкая плотность производителей, соответствующая минимальной ее величине в эксперименте. Поэтому, несмотря на значительный прогрев (до 22°) воды в летние месяцы, резкого повышения плодовитости особей здесь не наблюдается (рис. 6, в). Проведенное сравнение показало, что плодовитость *T. tubifex* в основном зависит от температуры среды, плотности особей и структуры популяции, а прочие факторы имеют явно подчиненное значение.

Л и т е р а т у р а

1. И о г а н з е н Б.Г. К изучению плодовитости рыб. — Тр. Томск. ун-та, 1955, т. 131, с. 139-162.
2. О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
3. П о д д у б н а я Т.Л. Особенности биологии и продукция *Tubifex tubifex* (Müll.) в загрязненном участке притока Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги, Л., 1976, с. 119-128.
4. П о д д у б н а я Т.Л., А к и н ш и н а Т.В., Т о м и л о в А.А. Роль олигохеты *Tubifex tubifex* (Müll.) в биомассе и продукции бентоса Братского водохранилища. — В кн.: Биологические исследования водоемов восточной Сибири. Иркутск, 1977, с. 90-109.
5. П о д д у б н а я Т.Л., А р х и п о в а Н.Р. Температурно-кислородный оптимум развития и выживания *Tubifex tubifex* (Müll.) в эмбриональный период. — В кн.: Эколого-физиологические исследования в природе и эксперименте. Фрунзе, 1977, с. 231-232.
6. П о п ч е н к о В.И. Водные олигохеты Карелии. — Автореф. канд. дис. Петрозаводск, 1972. 26 с.
7. Т и м м Т.Э. Малощетинковые черви водоемов Эстонии. — Автореф. канд. дис. Тарту, 1964. 22 с.
8. Т и м м Т.Э. О жизненных циклах водных олигохет в аквариумах. — В кн.: Биология пресноводных организмов Эстонии. Тарту, 1974, с. 97-118.
9. A s t o n R.J. Field and experimental studies on the effect of a power station effluent on Tubificidae (Oligochaeta, Annelida). — *Hydrobiologia*, 1973, vol. 42, N 2-3, p. 225-242.

10. B r i n k h u r s t R.O. Observations on the Recovery of a British River from Gross organic Pollutions. - Hydrobiologia, 1965, vol. 25, fasc. 1-2, p. 9-51.
11. B r i n k h u r s t R.O., K e n n e d y C.R. Studies of the biology of the Tubificidae (Annelida, Oligochaeta) in a polluted stream. - J. Anim. Ecol., 1965, vol. 34, p. 429-443.
12. Č h e r n o s v i t o v L. La regression physiologique des organes genitaux du Tubifex tubifex. - Bull. biol. France et Belgique, 1936, t. 64, f. 2, p. 211-250.
13. K o s i o r e k D. Development cycle of Tubifex tubifex (Müll.) in experimental culture. - Pol. Arch. Hydrobiol., 1974, vol. 21, N 3-4, p. 411-422.
14. L a d l e M. The biology of Oligochaeta from Dorset chalk streams. - Freshwat. Biol., 1971, vol. 1, p. 83-97.
15. M a t s u m o t o M., J a m a m o t o G. О сезонном ритме откладки яиц у Tubifex tubifex. - Japan. J. Ecol., 1967, vol. 16, N 14 (РЖБ, 1967, 9Д37).

ВЛИЯНИЕ КИСЛОРОДНОГО И ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБМЕНА, РАЗВИТИЕ И ВЫЖИВАНИЕ *TUBIFEX TUBIFEX* (MÜLL.) (OLIGOSCHAETA, TUBIFICIDAE) В ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ПЕРИОД

Интенсивность газообмена у взрослых тубифицид в зависимости от абиотических факторов среды изучена недостаточно полно.

В результате экспериментальных или полевых наблюдений по росту, выживанию, поведению и распределению тубифицид в условиях кислородного градиента получены приближенные величины растворенного в воде кислорода, предпочитаемые этой группой олигохет и вызывающие их депрессию [3, 7, 8, 12, 13].

У тубифицид установлены критические значения содержания кислорода в среде [9, 11, 14–16]. Нижний критический уровень, вызывающий резкое снижение интенсивности обмена у *Tubifex tubifex*, по последним данным [16], равен $0,65 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \text{ O}_2$ во внешней среде при температуре 20° . П.И. Побегайло [3] указывает, что концентрация растворенного в воде кислорода $0,5\text{--}0,6 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ является нижним критическим пределом активного состояния червей. При содержании O_2 в воде, близком к нулю, у тубифицид наступает, согласно терминологии Г.Г. Винберга [1], состояние „пассивного анаэробноза“, длительность которого зависит от температурных условий. По данным Даузенда [11], при температуре $0\text{--}2^\circ$ некоторые особи тубифицид способны переносить полное отсутствие O_2 в опыте более 48 дней. При повышении температуры до $18\text{--}20^\circ$ длительность „пассивного анаэробноза“ сокращается до 9 дней. Верхний критический предел кислородной концентрации, заметно влияющий на потребление O_2 , не установлен. По данным Харниша и Кеннен [14, 15], *T. tubifex* способен к поддержанию постоянного потребления кислорода, когда напряжение его во внешней среде возрастает выше атмосферных уровней.

Исследователи, занимавшиеся изучением температурной зависимости потребления кислорода у тубифицид [2, 6, 9 и др.], отмечают положительную корреляцию между показателями интенсивности обмена и температурой среды.

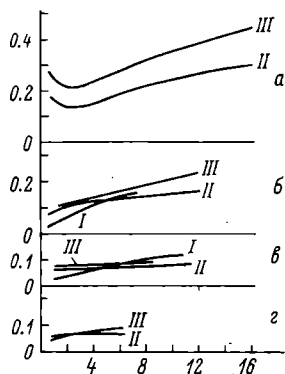


Рис. 1. Зависимость интенсивности обмена от содержания кислорода в воде у *Tubifex tubifex* в эмбриональный период в разных температурных условиях.

Температура, °C: а - 13 ± 1 , б - 6 ± 1 , в - 3 ± 1 , г - 1 ± 1 . Римские цифры - этапы развития. По оси ординат - интенсивность обмена (R/W), $\text{мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1}$ сухого веса $\cdot \text{ч}^{-1}$; по оси абсцисс - концентрация O_2 в воде, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Экспериментально показано [10, 13], что существенной разницы в выживании взрослых червей *T. tubifex* в широком диапазоне изменения кислородной концентрации в воде (отсутствие O_2 - условия насыщения) нет. Молодь, только что вышедшая из коконов, отличается лучшим выживанием и быстрым ростом при малых концентрациях O_2 (1.76 – $1.82 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \text{O}_2$ при 18 – 20°).

Основная цель проведенных исследований сводилась к изучению интенсивности обмена *T. tubifex* на разных стадиях эмбриогенеза в зависимости от концентрации кислорода и температуры среды, нахождению критических значений этих факторов, влияющих на газообмен, и определению их оптимального сочетания, необходимого для нормального развития червей, изучению развития и выживания эмбрионов в аноксигнозе и при насыщении воды кислородом в условиях зимних и среднелетних температур, характерных для ключевого источника.

Изучение интенсивности газообмена *T. tubifex* на разных стадиях эмбрионального развития проводилось скляночным методом Винклера. Учитывая отрицательный фототаксис червей, осуществляли темновую экспозицию. Для опытов использовалась отстойная водопроводная вода, отфильтрованная через мембранный фильтр № 6 и подвергнутая термической обработке. Кокон *T. tubifex* собирались в загрязненном участке р. Латки, распределялись по стадиям развития зародышей, отмывались от частичек грунта и адаптировались к опытной температуре не менее суток. В каждый респирометр объемом 40 – 50 мл помещалось по 100 коконов. Допускали потребление кислорода в среде на 20 – 30% от исходного значения, увеличивая пределы потребления при очень малых концентрациях O_2 до 50% . Для определения величины разрушки применялся двойной контроль. По окончании опыта определялась численность эмбрионов и сухой вес коконов. Интенсивность обмена (R/W) рассчитывалась в мг O_2 на 1 г сухого веса в час. рН воды изменялась в среднем от 7.2 до 8.5 .

Исследования проведены для 3 этапов эмбриогенеза, выделенных условно по морфологическим и функциональным признакам развивающегося организма.

I этап: от яйца до полного перемещения зародышевых полосок на вентральную поверхность эмбриона (включает стадии дробления, дифференциации и активного перемещения клеточного материала внутри зародыша).

II этап: от начала обособления переднего конца до слегка несегментированного заднего конца (включает стадии органогенеза, дальнейшую клеточную дифференциацию и специализацию).

III этап: сформированные черви (завершение органогенеза, активный соматический рост, формирование червя „люмбрикулидного типа“). В опытах по развитию и выживанию *T. tubifex* на разных стадиях эмбриогенеза погибшими считались коконы, в которых все эмбрионы были мертвы. Процент жизнеспособных эмбрионов рассчитывался от общего количества эмбрионов в живых коконах. Жизнеспособными считались зародыши без видимых отклонений от нормального развития.

Исследование зависимости интенсивности обмена от концентрации O_2 при воздействии сезонных температур (рис. 1) показало, что самыми чувствительными к изменению концентрации растворенного в воде кислорода в температурном интервале 2–7° являются зародыши на ранних стадиях развития. На I этапе эмбриогенеза интенсивность обмена заметно снижается по сравнению со II и III при концентрации O_2 меньше 6–5 мг·л⁻¹. С увеличением концентрации O_2 интенсивность обмена на I этапе выше, чем на последующих. Уровень обмена на III этапе эмбриогенеза выше, чем на II, причем разница увеличивается с увеличением концентрации O_2 и температуры среды. При низких температурах (от 0 до 4°) интенсивность обмена на II и III этапах почти не зависит от снижения концентрации O_2 в изученном интервале. Летом с повышением температуры до 13±1° зависимость усиливается. Потребление O_2 заметно возрастает с увеличением

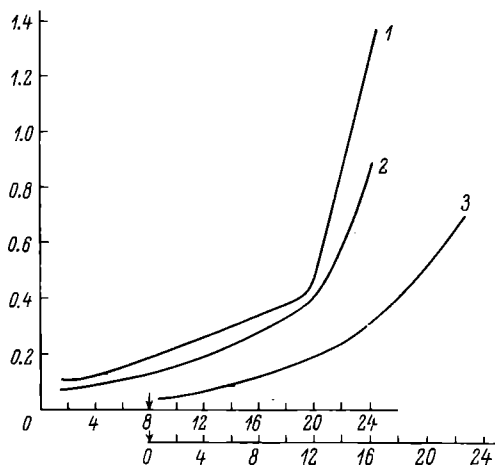


Рис. 2. Зависимость интенсивности обмена от температуры у *Tubifex tubifex* на разных этапах эмбриогенеза.

1 - II-III этап ($O_2 = 7 \pm 1$ мг·л⁻¹),
2 - I-II этап ($O_2 = 7 \pm 1$ мг·л⁻¹),
3 - I-II этап ($O_2 = 3 \pm 1$ мг·л⁻¹). Стрелки - начало температурной шкалы для кривой 3. По оси ординат - интенсивность обмена, мг O_2 ·г⁻¹ сухого веса·ч⁻¹; по оси абсцисс - температура, °C.

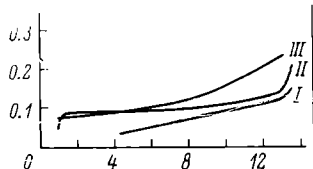


Рис. 3. Зависимость интенсивности обмена от температуры у *Tubifex tubifex* на разных этапах эмбриогенеза при концентрации растворенного в воде кислорода 0.65–2.0 мг·л⁻¹.

I–III — этапы развития. По оси ординат — интенсивность обмена, мг O₂ · г⁻¹ сухого веса · ч⁻¹; по оси абсцисс — температура, °C.

Изменение интенсивности обмена приблизительно отвечает изменению „кривой Крога“, судя по температурным коэффициентам (Q_{10}), для I–II этапов в интервале 5–15°, для II–III при 5–20°. При температуре среды выше 15° для I–II этапов и 20° для II–III происходит резкое возрастание интенсивности обмена, которое объясняется воздействием необычно высокой для данных температур концентрации кислорода.

Рассматриваемые кривые передаются следующими коэффициентами обмена.

Этапы развития	1.5–5°	5–10°	10–15°	15–20°	20–23°
	Q_{10}				
II–III (O ₂ = 7±1 мг·л ⁻¹)	2.05	2.54	2.15	2.04	13.00
I–II (O ₂ = 7±1 мг·л ⁻¹)	2.39	2.58	1.78	3.78	6.26
I–II (O ₂ = 3±1 мг·л ⁻¹)	4.93	4.44	3.11	3.55	3.02

В природных условиях в эвтрофных и загрязненных промышленных и бытовыми стоками водоемах в местах массового скопления тубифицид в летнее время с возрастанием температуры при интен-

кислородной концентрации. Минимальные значения интенсивности обмена наблюдаются при снижении содержания O₂ от 3 до 2 мг·л⁻¹. Концентрация O₂ меньше 1.85 мг·л⁻¹ вызывает увеличение интенсивности дыхания, по-видимому, за счет повышения активности животных, связанной с компенсацией недостатка кислорода в организме при содержании его в среде ниже критического уровня. Подобное явление известно для взрослых тубифицид [3, 8].

У взрослых особей *T. tubifex* при температуре 20° потребление кислорода меняется незначительно по кислородному градиенту до критических значений [16]. Разница увеличивается со снижением температуры до 11° [9].

Влияние температуры на интенсивность обмена изучалось в интервалах 7±1, 3±1 и 0.65–2 мг·л⁻¹ (рис. 2, 3). При концентрации кислорода 7±1 мг·л⁻¹ результаты получены для I–II и II–III этапов эмбриогенеза. Уровень обмена на более поздних этапах эмбриогенеза выше. Из-

сификации процессов биологического и химического потребления кислорода происходит снижение его концентрации в придонных слоях воды. Прекращается массовое размножение. Обмен у тубицид в этот сезон года происходит при более низкой концентрации кислорода в среде. В экспериментальных условиях нормальное развитие эмбрионов наблюдается при температуре 13–25° и концентрации O_2 2.78–4.82 мг·л⁻¹. Учитывая это, изучение обмена было проведено при концентрации O_2 3±1 мг·л⁻¹ для I–II этапов эмбриогенеза. С увеличением температуры среды происходит равномерное повышение интенсивности обмена. Однако расчетные температурные коэффициенты в интервале 5–23° оказались выше температурных коэффициентов для „кривой Крюга“.

При концентрации кислорода 0.65–2 мг·л⁻¹ и переменной температуре на заметное возрастание или снижение потребления O_2 оказывает влияние его концентрация: для всех этапов эмбриогенеза при температуре 12–13° меньше 1.85 мг·л⁻¹, для II этапа при 1.0° 0.9 мг·л⁻¹ (рис. 3).

Сравнение обмена у зародышей 5 видов тубицид (O_2 - 8±1 мг·л⁻¹, t - 14±1° и 23±1°) (табл. 1) показало максимальный уровень обмена у *Isochaetides newaensis* Mich. - пелореофила, обитающего в чистых водах, для II этапа эмбриогенеза при температуре 14±1°. С повышением температуры среды до 23±1° у *I. newaensis* происходит снижение обмена для II этапа в 3 раза, что хорошо согласуется со сроками размножения этого вида в природных условиях и экспериментальными данными по выживанию. В Рыбинском водохранилище размножение *I. newaensis* приходится на начало лета, когда вода прогревается до 14–15°; в эксперименте смертность коконов возрастает с 20 до 65% с повышением температуры с 22 до 27° [4]. Зависимость интенсивности обмена от стадии эмбриогенеза аналогична таковой *T. tubifex*.

У взрослых червей *I. newaensis* [2] интенсивность обмена увеличивается с повышением температуры от 5 до 30°.

Среди типичных лимнофилов, обитающих в загрязненных водоемах, наибольшая интенсивность дыхания при температуре 14±1° на III этапе эмбриогенеза у *Limnodrilus udekemianus* Clap.

Показатели интенсивности обмена у эмбрионов *T. tubifex* и *Rhynchelmis limosella* Hoffm. (сем. Lumbriculidae), размножающегося в весенние месяцы, оказались сходными (t - 3±1°, O_2 - 11±1 мг·л⁻¹).

Вид	Этапы развития	O_2 , мг·л ⁻¹ .ч ⁻¹
Tubifex tubifex	I	0.12
	II	0.09
Rhynchelmis limosella	I	0.09

Т а б л и ц а 1

Интенсивность обмена у эмбрионов тубифицид
в разных температурных условиях
при концентрации растворенного в воде O_2 , равной 8 ± 1 мг·л⁻¹

Вид	Этапы развития	O_2 , мг·г ⁻¹ ·ч ⁻¹ ($t = 14 \pm 1^\circ$)	O_2 , мг·г ⁻¹ ·ч ⁻¹ ($t = 23 \pm 1^\circ$)
<i>Isochaetides newaensis</i>	II	1.79	0.56
	I-II	-	0.31
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	III	1.27	-
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	II-III	0.28	-
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	III	0.58	-
	II-III	-	0.96
<i>Tubifex tubifex</i>	II-III	0.22	0.97
	I-II	-	0.62

Исследование развития и выживания *T. tubifex* в эмбриональный период в аноксии и в условиях, близких к насыщению воды кислородом, при зимних и летних температурах показало высокую чувствительность червей к воздействию внешних факторов на I и II этапах эмбриогенеза. Устойчивость к неблагоприятным условиям постепенно возрастает по мере развития организма от I к III этапу. При низких температурах ($1 \pm 1^\circ$) отсутствие кислорода в среде менее губительно сказывается на развитии и выживании зародышей, чем в условиях насыщения (табл. 2). Уменьшается смертность коконов, однако большая часть зародышей в живых коконах претерпевает длительное по времени аномальное развитие с последующей гибелью. На стадии яйца, ранних стадиях дробления (2-8 blastomeres) гибель всех зародышей наступала на 11-20-й день экспозиции. Большая часть коконов (62-84%) погибла уже на 4-7-й день. На поздних стадиях дробления, формирования и перемещения зародышевых полосок на вентральную поверхность эмбриона длительность опыта увеличивалась до 81-102 дней. Черви почти не развивались или претерпевали незначительное аномальное развитие с последующей гибелью. Отход коконов происходил постепенно. При воздействии изучаемых факторов в момент достижения зародышевых полосок вентральной поверхности только 32% эмбрионов были жизнеспособными. Смертность коконов соответственно уменьшалась до 48%. Через 99 дней зародыши находились на II и III этапах эмбрионального развития. На II этапе заметно уменьшалась смертность коконов и увеличивалось число жизнеспособных зародышей. На начальной стадии смыкания зародышевых полосок и вытягивания зародыша отход коконов составил 7%, число жизнеспособных эмбрионов возрастало до 83%. Начало выклева червей приходилось на 75-й день экспозиции. На более поздних стадиях эмбрионы не погибали,

Т а б л и ц а 2

Влияние температурного и кислородного режимов
на выживание *T. tubifex* на разных этапах эмбриогенеза

Эмбриогенез, этапы развития		Смертность коконов, %	Жизнеспособные эмбрионы, %	Экспозиция, дни	Средняя температура, °С	O ₂ , мг·л ⁻¹	рН
начало опыта	конец опыта						
I	I-III	100-48	0-32	11-102	1±1	0	6.6-7.4
II	Начало выклева	7-0	83-97	75-60	1±1	0	6.6-7.4
III	То же	0	100	38-4	1±1	0	6.6-7.4
I	I-II, начало выклева	93-0	0-98	23-16	13±1	0	7.05-7.9
II	Начало выклева	0	99	15-14	13±1	0	7.05-7.9
III	То же	0	100	9-8	13±1	0	7.05-7.9
I	" "	30-0	35-95	19-14	15±1	0	6.85-7.1
II	" "	0	97	11	15±1	0	6.85-7.1
III	Дружный выклев	0	100-99	8-5	15±1	0	6.85-7.1
I	I	100	0	25-39	1.3	13±1	8.34-8.6
II	II	100	0	33	1.3	13±1	8.34-8.6
III	Дружный выклев	6	100	32	1.3	13±1	8.34-8.6
I	Начало выклева	45-0	100-98	28-18	12.1	10±1	8.2-8.3
II	То же	0	100	17-14	12.1	10±1	8.2-8.3
III	" "	0	100	12	12.1	10±1	8.2-8.3
II	" "	0	100	11-8	15.3-15.6	11±1	8.3-8.83
III	" "	0	100	5	15.8	11±1	8.55-8.67

некоторые развивались неправильно. Длительность экспозиции от исходных стадий до начала выклева червей постепенно уменьшалась по мере развития зародышей.

При воздействии высоких концентраций кислорода увеличивалось число погибающих стадий. Развитие червей было аномальным только на ранних стадиях дробления (2-30 бластомеров). На более поздних стадиях эмбриогенеза зародыши почти не развивались. Продолжительность опытов по сравнению с условиями аноксии сокращалась в 2-3 раза. На I и II этапах 40-80% коконов погибало уже на 5-12-й день экспозиции. Выклев сформированных червей задерживался и наблюдался лишь на 26-32-й день.

Устойчивость зародышей с повышением температуры до 12-16° возрастала, сокращалось число погибающих стадий. При температуре 13±1° в аноксии высокая смертность коконов (93%) в результате аномального развития червей отмечалась на ранних стадиях дробления (2-18 бластомеров), на более поздних стадиях дробления снижалась до 37%. Соответственно увеличивалось от 0 до 15% и число жизнеспособных эмбрионов. С повышением температуры до 15±1° на стадиях 20-30 бластомеров смертность коконов достигала 30%, число жизнеспособных эмбрионов увеличивалось до 35%.

В условиях кислородного насыщения при температуре 12.1° на ранних стадиях эмбриогенеза смертность коконов вдвое ниже, чем в аноксии. На стадиях 2-28 бластомеров она равна 45%, уменьшаясь на поздних стадиях дробления до 16%. Аномального развития погибших зародышей не наблюдалось, оставшиеся в живых развивались нормально. Число жизнеспособных эмбрионов увеличивалось до 100%. Уже на стадиях образования и перемещения зародышевых полосок на ventральную поверхность эмбриона отсутствие кислорода и его концентрация, близкая к насыщению, не влияли отрицательно на развитие червей. Длительность экспозиции от одних и тех же исходных стадий до начала выклева в аноксии и в условиях насыщения воды кислородом примерно одинакова.

В природных условиях смертность коконов *T. tubifex* возрастала, когда большая часть зародышей находилась на ранних стадиях развития: зимой, ранней весной (концентрация O_2 изменялась в пределах от 6 до 8.5 мг·л⁻¹, придонные температуры близки к 0°) и летом (с повышением температуры до 16-22° и с уменьшением концентрации O_2 до 0.5-2 мг·л⁻¹). Весной в момент увеличения числа коконов с зародышами на поздних стадиях развития смертность коконов снижалась. Возрастали концентрация растворенного в воде O_2 от 6 до 11 мг·л⁻¹ и температура от 0.1 до 11° [5].

Исследование интенсивности обмена, развития и выживания *T. tubifex* в эмбриональный период показало, что наиболее чувствительны к изменению концентрации растворенного в воде O_2 зародыши на ранних стадиях развития. При низких температурах интенсивность газообмена на более поздних стадиях развития по кислородному градиенту в изученном интервале практически не изменяется. Потребление кислорода при среднетемпературных

($13 \pm 1^\circ$) заметно возрастает с увеличением его концентрации в воде и по мере развития эмбрионов. Эта же закономерность сохраняется при более высокой температуре (до 23°) и проявляется на всех стадиях развития. Для нормального развития червей на поздних стадиях эмбриогенеза при температуре $12-14^\circ$ необходимо наличие в среде не менее $2 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1} \text{O}_2$.

С увеличением температуры до $20-23^\circ$ выравнивание температурных коэффициентов обмена происходит при снижении концентрации O_2 с 7 ± 1 до $3 \pm 1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$.

Среди тубифицид на поздних стадиях эмбриогенеза при температуре $14 \pm 1^\circ$ и концентрации O_2 $8 \pm 1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ *T. tubifex* и *L. hoffmeisteri* имеют наименьший уровень обмена.

С понижением температуры недостаток кислорода менее губительно сказывается на развитии и выживании *T. tubifex* на поздних стадиях эмбриогенеза, чем его высокие концентрации. На ранних стадиях увеличивается чувствительность зародышей, и к гибели могут приводить не только неблагоприятные кислородные условия, но и длительное воздействие низких температур. С повышением температуры и увеличением концентрации кислорода жизнеспособность зародышей на ранних стадиях эмбрионального развития возрастает.

Л и т е р а т у р а

1. В и н б е р г Г.Г. Пассивный анаэробизм и микрофильный обмен беспозвоночных. - Успехи соврем. биол., 1948, вып. 25, № 1, с. 107-121.
2. К о н с т а н т и н о в А.С. Уровень энергетического обмена у некоторых беспозвоночных. - В кн.: Вопросы биохимии и физиологии. Саратов, 1969, с. 19-23.
3. П о б е г а й л о П.И. Роль донных организмов в процессе самоочищения водоемов, загрязненных сточными водами. - Автореф. канд. дис. М., 1955. 20 с.
4. П о д д у б н а я Т.Л. Исследования по биологии массовых видов тубифицид (*Limnodrilus newaensis* Mich. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.) Рыбинского водохранилища. - Автореф. канд. дис. М., 1962. 13 с.
5. П о д д у б н а я Т.Л. Особенности биологии и продукция *Tubifex tubifex* (Müll.) в загрязненном участке притока Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 119-126.
6. Т и х о н о в а Н.С., Д о р о ш к е в и ч В.И. Исследование газообмена у *Limnodrilus udekemianus* в воздушной среде. - В кн.: Опыт эколого-физиологического изучения загрязнения водной среды. Фрунзе, 1976, с. 22-28.
7. Ц в е т к о в а Л.И. О роли сапробных олигохет в кислородном балансе водоемов (бассейн р. Невы). - Автореф. канд. дис. Л., 1969. 20 с.

8. A l s t e r b e r g G. Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Lund-Leipzig, 1922, Avd. 2, Bd 18, N 1. 175 S.
9. B e r g K., J o n a s s o n P.M., O c k e l m a n n K.W. The respiration of some animals from the profundal zone of a lake. - Hydrobiologia, 1962, vol. 19, N 1, p. 1-11.
10. B e r g K., J o n a s s o n P.M. Oxygen consumption of profundal lake animals at low oxygen content of the water. - Hydrobiologia, 1965, vol. 26, N 1-2, p. 131-143.
11. D a u s e n d K. Über die Atmung der Tubificiden. - Z. vergl. Physiol., 1931, Bd 14, fasc. 3, S. 557-608.
12. F i s h e r J.A., B e e t o n A.M. The effect of dissolved oxygen on the burrowing behavior of *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta). - Hydrobiologia, 1975, vol. 47, N 2, p. 273-290.
13. F o x H.M., T a y l o r A n g e l a E.R. The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates. - Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 1955, ser. B, vol. 143, p. 214-225.
14. H a r n i s c h O. Versuch einer Analyse des Sauerstoffverbrauchs von *Tubifex tubifex* Müller. - Z. vergl. Physiol., 1935, Bd 22, S. 450-465.
15. K o e n e n M.L. Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von *Tubifex tubifex* M. und *Limnodrilus claparedianus* R. - Z. vergl. Physiol., 1951, Bd 33, S. 436-456.
16. P a l m e r M.F. Aspects of the respiratory physiology of *Tubifex tubifex* in relation to its ecology. - J. Zool., 1968, vol. 154, part. 4, p. 463-473.

О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ВИДА *TUBIFEX*
BERGI HRABĚ (OLIGOSCHAETA
TUBIFICIDAE) ИЗ ОЗ. ИССЫК-КУЛЬ

В 1935 г. по материалам, собранным экспедицией АН СССР на оз. Иссык-Куль, С.А. Грабье [2] описал новый вид из сем. *Tubificidae* *T. bergi*, встречающийся в водоеме повсеместно, и 2 новых вида из сем. *Enchytraeidae* - *E. przewalskii* Hrabě и *E. issykulensis*, населяющих более глубокую зону озера (100-700 м). Кроме указанных видов в пробах был найден широко распространенный вид *Tubifex tubifex*, встречающийся от уреза воды до глубин 230 м. При последующих обследованиях донной фауны озера эти виды олигохет были отмечены на тех же глубинах [1, 3].

Материалом для настоящего сообщения послужили результаты обработки олигохет из проб, собранных в оз. Иссык-Куль с глубин от 2 до 230 м дночерпателем Петерсена в 1975-1976 гг., любезно предоставленных нам М.В. Павловой.¹ В число проб входил сезонный материал с постоянных станций Чолпон-Атинского залива и пробы из следующих районов озера: Тору-Айгыр, Рыбачье, Ак-Терек, Тон, Каджи-Сай, Тамга, зал. Покровского, Тюп, Пришил. В 60 пробах были обнаружены указанные выше 4 вида.

Сравнивая данные С.А. Грабье [2] с материалами 1975-1976 гг (табл. 1), можно видеть, что *T. bergi* повсеместен и явно преобладает по численности. *T. tubifex* сопутствует ему на глубине от 2 до 230 м.

T. bergi, описанный С.А. Грабье [4] как самостоятельный вид, после ревизии рода *Tubifex* был переведен им в подвид и получил название *T. tubifex bergi*. Факт совместного обитания *T. tubifex bergi* и *T. tubifex tubifex* исключает возможность трактовки первого как подвида второго. Он может быть или само-

¹ Приношу глубокую благодарность М.В. Павловой за интересный материал.

Т а б л и ц а 1

Распределение *T. bergi* и *T. tubifex* по глубинам
в оз. Иссык-Куль, экз. в пробе

Данные Грабье [2]			Материалы 1975-1976 гг.		
глубина, м	<i>T. bergi</i>	<i>T. tubifex</i>	глубина, м	<i>T. bergi</i>	<i>T. tubifex</i>
17	4	2	2	2	5
19	10	6	5	35	4
20	1	-	20	4	12
22	3	2	25	4	1
25	3	-	35	8	-
46	5	2	40	3	5
50	2	4	50	4	7
52	12	8	60	6	14
55	31	8	80	12	7
73	4	7	100	7	3
86	2	-	210	9	2
222	12	7	230	8	3
266	5	-	-	-	-
330	1	-	-	-	-
625	8	-	-	-	-

стоятельным видом рода *Tubifex*, или представлять морфу *T. tubifex*. Для уточнения этого вопроса нами были произведены подробный морфологический и анатомический анализы 140 разновозрастных особей *T. bergi* и 100 особей *T. tubifex*, встреченных в одних и тех же пробах. Полученные данные сопоставлены с описаниями озерной формы *T. tubifex* из других водоемов (оз. Чудское, Псковское, мелкие озера Эстонии).

Основные отличительные признаки *T. bergi* по С.А. Грабье [2] следующие.

1. Отсутствие волосных щетинок в спинных пучках (иногда только у особей из глубинных проб в пучках V-VIII сегментов бывает по одной волосной щетинке), тогда как у типичного *T. tubifex* 1-4 такие щетинки имеются на всех сегментах переднего отдела тела.

2. Форма спинных двузубчатых щетинок, у которых от верхней поверхности проксимального зубца или иногда от внутреннего угла отходят 1-2 или несколько промежуточных зубчиков (у типичного *T. tubifex* есть веерные щетинки).

3. В брюшных пучках двузубчатые щетинки имеют промежуточные зубчики и такую же форму, как и спинные; у *T. tubifex* они отличаются от спинных; по анатомическому строению полового аппарата *T. bergi* не отличается от *T. tubifex*.

Все указанные С.А. Грабье [2] признаки, характеризующие внешние особенности данного вида, подтвердились на материалах 1976 г. Вместе с тем в пробах оказались особи с большими длиной и весом тела, количеством сегментов и двузубчатых щетинок в спинных пучках. Были обнаружены также некоторые детали в строении полового аппарата, ранее не отмеченные С.А. Грабье [2]. Считаю целесообразным привести описание *T. bergi* и *T. tubifex* из этого водоема.

T u b i f e x b e r g i Hrabě. Головная лопасть удлинённая. Вторичной кольчатости нет. Волосные щетинки отсутствуют. Очень редко у некоторых экземпляров из наиболее глубоких районов озера по одной волосной щетинке в VII-VIII сегментах. В спинных пучках переднего отдела тела по 3-8 двузубчатых щетинок, дистальный зубец длиннее проксимального. От верхней поверхности проксимального зубца отходят 1-2 или несколько промежуточных зубчиков. Промежуточные зубчики начинаются с III сегмента (рис. 1, а). В сегментах за пояском по 2-3 двузубчатые щетинки в пучке, зубцы одинаковой длины, проксимальный более толстый. В брюшных пучках передних сегментов по 3-6 двузубчатых щетинок, за пояском их по 2-3 в пучке, в заднем отделе по 1 щетинке. В передних пучках дистальный зубец длиннее проксимального. В сегментах за пояском зубцы равной длины, проксимальный толще дистального. У половозрелых экземпляров с III сегмента от верхней поверхности проксимального зубца или от внутреннего угла, образованного крайними зубцами, отходят 1-2 промежуточных зубчика (рис. 1, б). Поясок в форме муфты занимает 1/2 X-XIII сегментов. Одна пара отверстий семяприемников расположена в боковой линии X сегмента. Пара мужских пор на месте брюшных щетинок в XI сегменте. Глотка во II-III сегментах, глоточные железы в III-IV. Хлорогеновая ткань кишечника начинается с VI сегмента. Постсептале переднего нефридия в VIII сегменте. Полеические сократимые кровеносные сосуды в VIII сегменте расширены.

Одна пара семенников в X сегменте, пара яичников в XI. Семяпроводы длинные, петлистые, в 9 раз длиннее атрия. Узкая часть семяпровода тонкостенная, с ресничками внутри, составляет 30% от всей длины семяпровода. Переход от узкой части к широкой постепенный, широкая часть семяпровода с утолщенной стенкой, без ресничек. Атрии грубчатые, дистальная часть атрия широкая. Семяпровод и крупная простатическая железа впадают в проксимальную часть атрия. Семяприемники с крупными мешковидными ампулами и длинными протоками (табл. 2). В ампулах содержится не более 4 сперматозоитов. Сперматозоиды червеобразной формы, со слегка заостренным головным концом (рис. 2). Длина тела фиксированных половозрелых особей 17-30 мм, вес от 2 до 9 мг. Число сегментов 70-125.

Половозрелые особи с яйцами в яйцевых мешках (от 3 до 6 яиц) встречались на всех глубинах с июня по сентябрь, а коконы с 6 зародышами - в июне-июле.



Рис. 1. Двузубчатые щетинки *Tubifex bergi*.

а - спинные, б - брюшные.

Т а б л и ц а 2

Характеристика мужского гонодукта *T. bergi*
и *T. tubifex* из оз. Иссык-Куль

Части мужского гонодукта, мкм	<i>T. bergi</i>	<i>T. tubifex</i>
	$M \pm m$	$M \pm m$
Семенные воронки:		
высота	120 ± 0.03	130 ± 0.06
диаметр	112 ± 0.01	110 ± 0.04
Семяпровод:		
длина	5000 ± 0.5	6500 ± 0.9
диаметр у семенной воронки	25 ± 0.00	32 ± 0.00
диаметр средней части	37.5 ± 50	50 ± 0.00
диаметр у входа в атрий	37.5 ± 0.00	50 ± 0.00
Атрий:		
длина	650 ± 0.03	625 ± 0.04
диаметр у впадения простаты	125 ± 0.01	125 ± 0.02
диаметр средней части	100 ± 0.02	87.5 ± 0.01
диаметр в дистальной части	95 ± 0.02	62.5 ± 0.01
Семяприемники:		
длина протока	1250 ± 0.01	1000 ± 0.03
диаметр протока	10	12
наполненная ампула		
длина	1000 ± 0.00	1250 ± 0.00
диаметр	400 ± 0.00	430 ± 0.00
форма	Мешковидная	Мешковидная

T u b i f e x t u b i f e x (Mull.) Головная лопасть удлинённая. Вторичная кольчатость отсутствует. В спинных пучках переднего отдела тела по 3–6 (чаще 4) веерных и 1–2 оперенные волосные щетинки. За пояском всегда по одной волосной щетинке. На сегментах задней части тела волосные щетинки отсутствуют. Число сегментов без волосных щетинок составляет 35% от общего числа сегментов тела.

В различных участках водоема встречаются особи, отличающиеся формой веерных щетинок. Из более глубоких районов озера (100–320 м) на светлых илах чаще всего встречаются особи, у которых веерные щетинки слегка изогнуты в дистальной пренодулярной части, с внешними зубцами равной длины, одинаковой толщины, с закругленными концами. Промежуточных зубчиков 1–4 (чаще 3) (рис. 3, а). Число двузубчатых щетинок в пучках за пояском уменьшается к хвостовому отделу тела от 3 до 1. В брюшных пучках переднего отдела тела у этих особей по 3–6 двузубчатых щетинок, за пояском их количество уменьшается от 3 до 1. В пе-

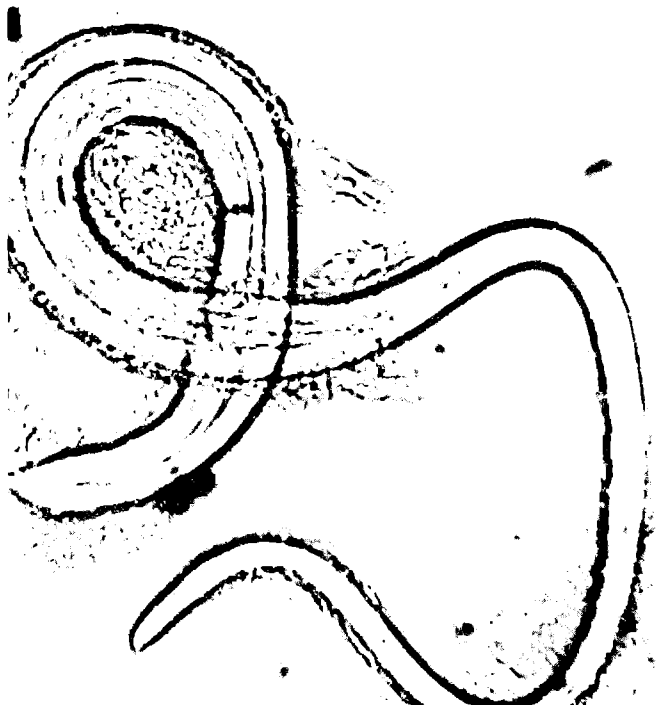


Рис. 2. Сперматозейгмы *Tubifex bergi*.

редних пучках дистальный зубец длиннее и тоньше проксимального. Почти всегда имеется один острый промежуточный зубчик (рис. 3, б). В пучках за пояском дистальный зубец короче толстого проксимального. На глубинах от 2,5 до 100 м на темных илах с харой встречаются особи с веерными щетинками, имеющими заостренные внешние зубцы. У некоторых особей из мелководных проб веерные щетинки несут большее количество (до 5) промежуточных зубчиков (рис. 4), и они более широкие в основании веера. В брюшных пучках у этих особей острый промежуточный зубчик в двузубчатых щетинках часто отсутствует.

Поясок в форме муфты занимает X1–XII сегменты. Половые поры на месте брюшных щетинок X1 сегмента. Одна пара отверстий семяприемников расположена в боковой линии X сегмента. Глотка во II–III сегментах. Глоточные железы в IV–V сегментах. Хлорогенная ткань кишечника начинается с VI сегмента. Расширенные сократимые кровеносные сосуды располагаются в VIII сегменте. Постсептале переднего нефридия в VII сегменте.

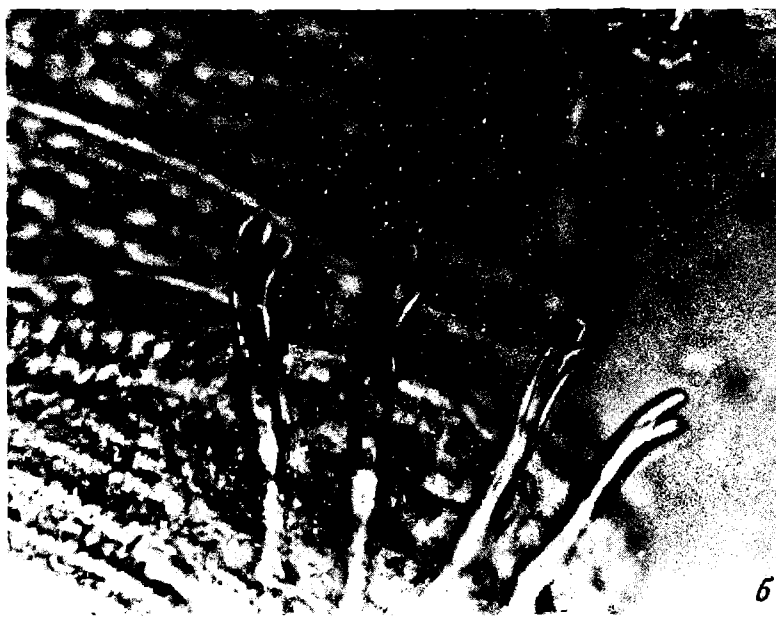


Рис. 3. Спинные веерные (а) и брюшные двузубчатые щетинки (б) *Tubifex tubifex* из глубоководной части озера.

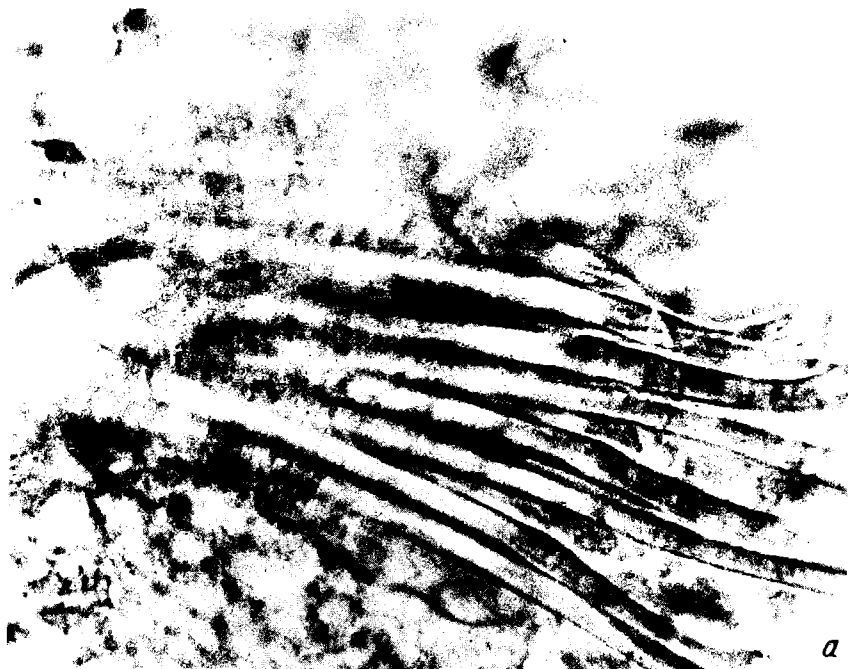


Рис. 4. Спинные веерные (а) и брюшные двузубчатые (б) щетинки *Tubifex tubifex* из мелководной части озера.

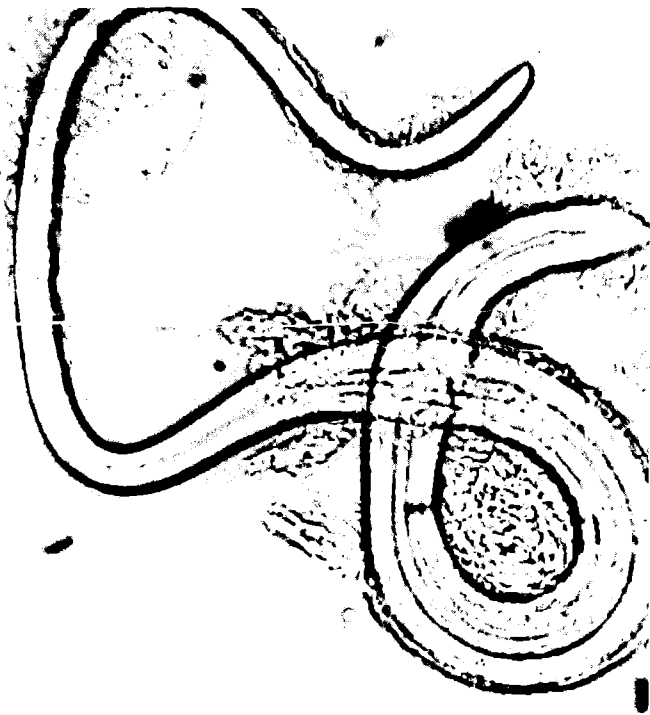


Рис. 5. Сперматозейгмы *Tubifex tubifex*.

Одна пара семенников в X сегменте, пара яичников в XI. Семяпроводы длинные, в 10 раз длиннее атриев, свернуты спирально и могут простираться до XII сегмента. Узкая проксимальная часть семяпровода с ресничным каналом составляет 45–50% от всей его длины. Дистальная половина семяпровода шире за счет толщины стенки, канал в этой части без ресничек. Переход от узкой части к широкой хорошо заметен. Атрии трубчатые, с расширенной проксимальной частью и суженные дистально. Семяпровод и простатическая железа впадают в проксимальную часть атрия. Семяприемники с мешковидной ампулой и длинными тонкими выводными протоками (табл. 2). Длина тела половозрелых особей от 17 до 36 мм, вес от 1.5 до 7 мг. Число сегментов 77–140.

Половозрелые особи встречались с мая по сентябрь. В пробах, отобранных в начале июля, у многих особей крупные мешковидные ампулы семяприемников были наполнены сперматозейгмами, от 2 до 4 в каждой ампуле (рис. 5).

Анатомические отличия *T. tubifex* и *T. bergi*

	<i>T. tubifex</i>	<i>T. bergi</i>
Поясок	XI-XII	1/2 X-XIII
Семяпроводы	В 10 раз длиннее атрия, спирально извитые	В 9 раз длиннее атрия, уложенные петлями
Узкая дистальная часть семяпроводов с рес- ничным каналом	45-50% от всей длины семя- проводов	30% от всей длины семяпроводов
Переход от узкой части к широкой	Резкий	Постепенный
Глотка	II-III	II-III
Глоточные железы	1У-V	III-1У
Хлорогенная ткань	с У1	с У1
Постсептале переднего нефридия	УII	УIII
Сердца	УIII	УIV

П р и м е ч а н и е. Римские цифры - номера сегментов.

Предпринятое нами исследование анатомических признаков *T. tubifex* и *T. bergi* подтвердило самостоятельность этих видов. Они различаются по деталям строения мужского гонодукта (постепенный у *T. bergi* или хорошо заметный у *T. tubifex*), переходом узкой проксимальной в широкую дистальную часть семяпровода и соотношению длин этих частей; расположению глоточных желез (у *T. tubifex* в 1У-V сегментах, у *T. bergi* в III-1У); расположению постсептале переднего нефридия (у *T. tubifex* в VII сегменте, у *T. bergi* в VIII) (табл. 3).

Сравнение основных отличительных признаков *T. bergi* и *T. tubifex* мелководной и глубоководной популяций Иссык-Куля и озерной формы *T. tubifex* из других водоемов показывает (табл. 4), что *T. bergi* существенно отличается от озерной формы *T. tubifex* отсутствием волосных, строением спинных, большим числом и длиной брюшных щетинок и меньшей длиной сегментов переднего отдела тела. Различия между глубоководной и мелководной популяциями Иссык-Куля заключаются в большем числе сегментов тела, лишенных волосных щетинок, относительно большей длине и числе сланных и брюшных щетинок у мелководной популяции. Благодаря этому мелководная популяция больше отклоняется от озерной формы *T. tubifex*. Глубоководная популяция имеет в сравнении с озерной формой только большее число брюшных щетинок, несущих промежуточный зубчик. На примере глубоководной и мелководной популяций

Морфологические признаки T. tubifex и T. bergi из оз. Иссык-Куль

	T. bergi		T. tubifex (2,5-100 м)		T. tubifex (100-230 м)		T. tubifex (озерная форма)	
	половозрелые и поясковые		половозрелые и поясковые		половозрелые		половозрелые	
	min-max	M±m	min-max	M±m	min-max	M±m	min-max	M±m
Вес тела, мг	2,0-9,0	3,8±0,5	1,5-6,0	3±0,7	0,9-3,0	1,9±2,1	1,1-4,0	2,4±0,3
Длина тела, мм	17-30	20,5±0,09	17,0-36	21±0,9	14-20	18±0,9	14-25	19,9±0,8
Число сегментов	70-125	86±0,06	77-140	98±0,2	75-90	85±1,1	66-86	76,4±3,0
Длина сегментов переднего отдела тела, мкм	230-260	250±0,02	350-400	365±0,1	300-400	330±1,5	270-440	313±19,4
Ширина сегментов переднего отдела тела, мкм	450-650	550±0,01	500-550	520±0,3	530-600	580±2,2	530-650	600±5,5
Волосные щетинки:	Отсутствуют		Имеются 2, иногда 3		Имеются 1-2		Имеются 1-2	
число	-	-	2-3		1-2		1-2	
длина, мкм	-	-	375-450	400	327-355	350±2,5	275-400	330±6,5
Число сегментов без волосных щетинок, % от общего числа сегментов	-	-	25-40	33±0,03	20-35	29	20-41	30±1,5
Спинные щетинки переднего отдела тела:	Двузубчатые		Веерные		Веерные		Веерные	
число	4-8	6	4-7	5	4-5	4	3-5	4
длина, мкм	165-200	180±0,03	110-120	114±0,03	87-105	100±0,5	88-110	95±3,5
Промежуточные зубчики:	С III сегмента							
число	1-2, в последующих сегментах несколько		3-6	4	1-4	3	3-4	5
Брюшные щетинки переднего отдела тела:	Двузубчатые		Двузубчатые		Двузубчатые		Двузубчатые	
число	5/6	5±0,01	4-6	5±0,02	3-4	3	2-4	
длина, мкм	136-170	158±0,02	100-110	105-0,02	90-110	105-1,3	90-120	110-4,8
Промежуточные зубчики:	С III сегмента		Иногда в некоторых щетинках		Острый зубчик имеется во многих щетинках		Иногда в некоторых щетинках один острый зубчик	
число	1-2		1 острый		1		1	

T. tubifex еще раз подтверждается высокая экологическая пластичность вида, проявляющаяся даже в пределах одного водоема.

Л и т е р а т у р а

1. Г а в р и л о в Г.Б. Кормовая база промысловых рыб озера Иссык-Куль. – Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 1957, вып. 6, с. 30–36.
2. Г р а б ъ е С.А. Олигохеты озера Иссык-Куль. – Тр. Кирг. комплексной экспедиции 1932–1933 гг., 1935, т. 3, вып. 2, с. 73–83.
3. П а в л о в а М.В. Зообентос залива оз. Иссык-Куль и его использование рыбами. Фрунзе, 1964. 85 с.
4. H r a b ě S.A. New or insufficiently known species of family Tubificidae. – Publ. Fac. Sci. Univ. J.E. Purkyně, Brno, 1966, N 470, p. 57–77.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ
И POST LEPTESTHERIA DAHALACENSIS
(RÜPPEL) (BRANCHIOPODA, CONCHOSTRACA)

Описание личиночных стадий *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel) в литературе отсутствует. Для выяснения постэмбрионального развития этого вида весной 1977 г. были выполнены наблюдения над естественной популяцией ракообразных, населяющей рыбоводные пруды Джапанского рыбхоза. (Зап. Грузия).

Сбор материала осуществлялся ежедневно в одно и то же время. В каждой пробе измерялись под микроскопом 30–50 особей. Первые науплиальные стадии появились в пруду на 4-й день после его заполнения водой при температуре 18°.

Стадия I. Вышедшая из яйца личинка, со средней длиной около 200 мкм, слабо окрашена. В ее теле достаточно четко различимы науплиальная и постмандибулярная зоны. Дорсальная поверхность науплиальной зоны слабовыпуклая. С вентральной стороны она вытягивается в направленную кзади, под небольшим углом вниз, губу. Антенны I (антеннулы) в виде небольших выростов, несущих по одной тонкой короткой щетинке. Между ними расположен округлый науплиальный глаз темного цвета (рис. 1, А).

Антенны II – мощные двуветвистые образования. Их удлинённый базиподит в базальной части вооружен относительно короткой и прочной щетинкой, в дистальной – тонкой изогнутой (рис. 2, А). Многочлениковый экзоподит несет 2 терминальные и 3 медиальные щетинки. Эндоподит 4-члениковый, вооружен 3 терминальными изогнутыми щетинками (рис. 2, А).

Одноветвистые короткие мандибулы лишены жевательной лопасти и несут несколько рудиментарных щетинок (рис. 3, А).

Постмандибулярная зона удлинённой формы, ее внешний край создает образует неглубокий анальный желобок. Кишечник почти не просматривается (рис. 1, А). Личинка медленно плавает с помощью плавных взмахов антенн II и мандибул.

Стадия II. Длина личинки 300–320 мкм. Науплиальная зона практически не меняется. Число щетинок на антеннах II оста-

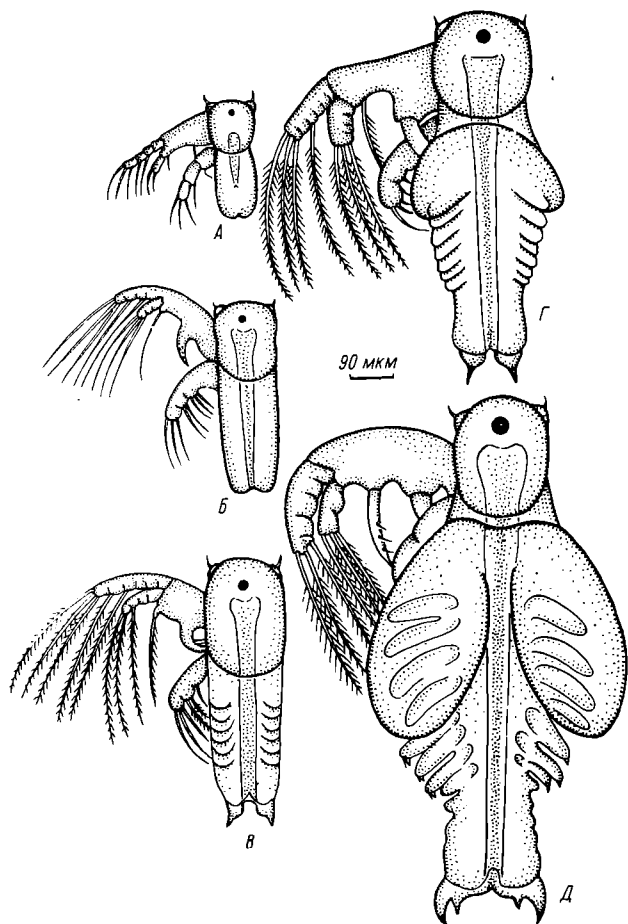


Рис. 1. Науплиальные стадии *Leptestheria dahalacensis* (вид со спины).

ется прежним, но некоторые из них (терминальные щетинки эндоподита) становятся более прочными и опушенными. Базальная щетинка базиподита превращается в мощный широкий крюк, усаженный в дистальной части мелкими щетинками (рис. 2, Б).

Мандибулы сохраняют прежнее строение, хотя число щетинок возрастает, а основание (гнатобаза) конечностей становится более прочным. Жевательные лопасти отсутствуют (рис. 3, Б).

Постмандибулярная зона удлиняется. Хорошо просматривается кишечник, сужающийся кзади и открывающийся анусом (рис. 1, Б). Личинка более активна, скорость ее движения возрастает.

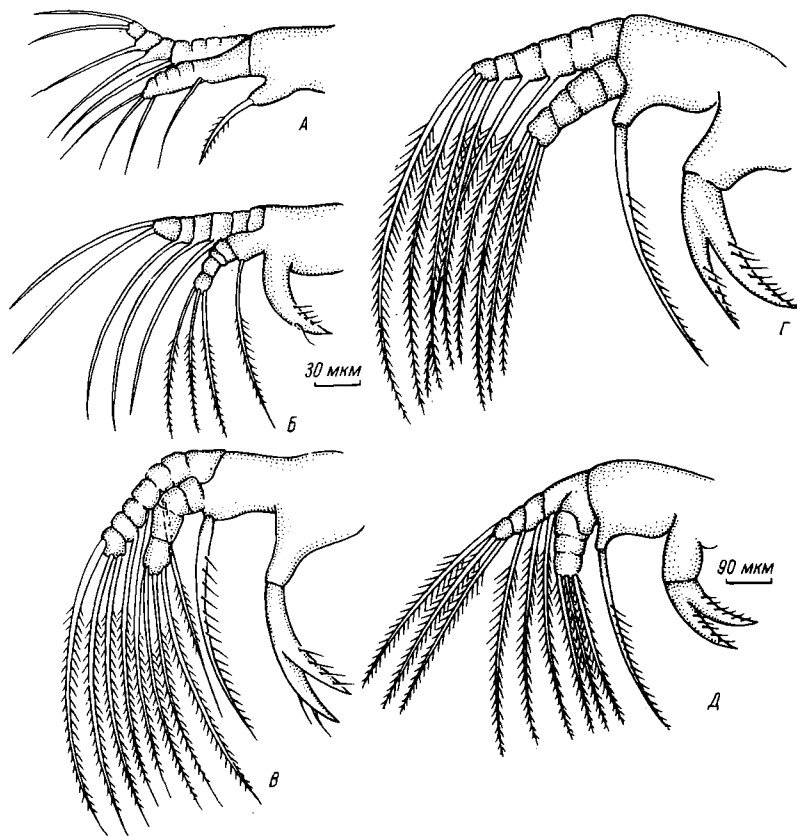


Рис. 2. Вторые антенны личинок.

Обозначения те же, что на рис. 1.

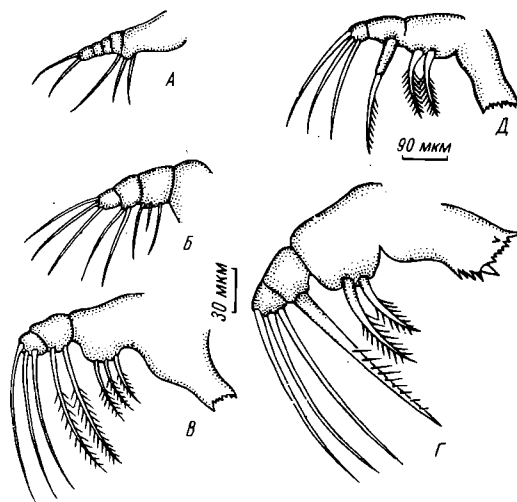


Рис. 3. Мандибулы личинок.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Стадия III. Личинка достигает длины 400–500 мкм, науплиальная и постмандибулярная зоны увеличиваются в размерах (рис. 1, В). Антенны II становятся более мощными, терминальные и медиальные щетинки их экзо- и эндоподитов уже заметно опушены. Дистальная щетинка базиподита приобретает вид изогнутого шипа, вооруженного по внутреннему краю мелкими прочными щетинками. Базальный отросток (крюк) располагается на расширенном основании, в дистальной части раздваивается (рис. 2, В).

Мандибулы заметно увеличиваются в размерах, базальная часть их гнатобаз вытягивается и превращается в жевательные лопасти с зубчатым краем, направленные медиально под губу. Щетинки, расположенные на дистальной части гнатобазы и на срединном членике мандибул, более прочные, чем у предыдущей стадии, и оперенные (рис. 3, В).

Заметные изменения происходят в постмандибулярной зоне. Появляются зачатки 6 пар трункальных сегментов, которые четко отделены друг от друга. За ними следует несегментированная часть тела, оканчивающаяся тельсоном (рис. 1, В). Кишечник в результате активного питания ясно различим. Личинки весьма активны, быстро плавают, работают как веслами антеннами II.

Стадия IV. Размер личинок 600–700 мкм. В науплиальной зоне существенных изменений не происходит. Вооружение антенн II остается прежним, но базальные и дистальные придатки базиподита становятся более мощными (рис. 2, Г).

Гнатобаза мандибул заметно крупнее, чем на предыдущей стадии, с хорошо выраженной, усаженной зубцами, жевательной лопастью. В ее дистальной части происходит редукция одной из 3 щетинок; оставшиеся две – более прочны и когтеподобны. На срединном членике мандибул остается одна мощная шипообразная щетинка, вооруженная по внутреннему краю более мелкими (рис. 3, Г).

В постмандибулярной зоне прослеживаются заметные изменения. В ее верхней дорсальной части появляется зачаток будущей двустворчатой раковины. Намечающиеся трункальные сегменты, число которых достигает 7, выражены более четко. Тело оканчивается тельсоном (рис. 1, Г).

Стадия V. Размер личинки около 900 мкм. Науплиальная зона и ее конечности практически не изменяются и лишь увеличиваются в размерах (рис. 2, Д; 3, Д). Двустворчатая раковина все еще рудиментарна, но значительно крупнее, чем на стадии IV, ее задние края достигают 5-го трункального сегмента, общее число которых доходит до 8. Появляются парные конечности первых 7 трункальных сегментов в виде рудиментарных и слабоопушенных лопастей. Несегментированная зона оканчивается четко выраженным тельсоном (рис. 1, Д).

Последующая линька сопровождается метаморфозом, в результате которого личинка утрачивает первоначальные черты строения и переходит в 1-ю преимагинальную стадию, внешне похожую на взрослого рачка. Ее тело заключено в типичную двустворчатую раковину,

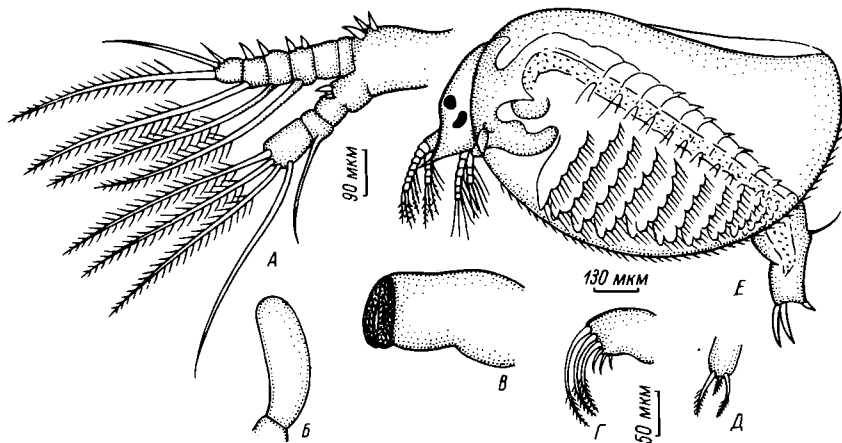


Рис. 4. Первая преимагинальная стадия.

А - вторые антенны, Б - первые антенны, В - мандибулы, Г - максиллы I, Д - максиллы II, Е - общий вид рачка.

на краях которой через несколько часов после линьки становятся видны мелкие (длиной 2–3 мкм) щетинки (рис. 4, Е). Появляется парный глаз. Первые антенны приобретают вид двучлениковых булавовидных конечностей (рис. 4, Б). Вторые антенны сохраняют двуветвистое строение (рис. 4, А), их многочлениковые эндо- и экзоподиты несут длинные слабоопушенные щетинки. Крюк и дистальная щетинка, расположенные на базиподите вторых антенн предшествующей стадии, полностью редуцируются.

Мандибулы остаются лишь в виде широкой и мощной жевательной лопасти, перетирающая поверхность которой усажена мелкими бугорчатыми образованиями (рис. 4, В). Появляются I и II максиллы, имеющие вид маленьких лопастей, вооруженных в дистальной части оперенными щетинками (рис. 4, Г, Д). За ними располагаются 9 пар, постепенно уменьшающихся кзади трупкальных ног. Их общий вид, особенно первых 3 пар, соответствует таковому взрослых рачков и включает экзоподит, эндоподит с 6 эндитами и эпиподит, или жаберный мешок.

Последующее развитие представляет собой рост, в процессе которого размер раковины увеличивается, а число трупкальных сегментов и их конечностей возрастает. На раковине после очередной линьки животного появляется кольцо прироста.

Из приводимых данных видно, что темп роста лептестерий довольно высок: в течение 3 недель длина животных увеличивается почти в 3 раза (с 0,2 до 6,0 мм) (см. таблицу).

Наиболее интенсивно лептестерии растут в науплиальном периоде, прирост массы тела преимагинальных стадий значительно меньше.

Рост *L. dahalacensis* (Rüppel)

Темпера- тура во- доема, °C	Стадии развития	Время раз- вития (t), сутки	Длина (l), мм	Вес (W), мг	Прирост, $P = \frac{1}{t} \ln \left(\frac{W_2}{W_1} \right), \%$
18.0	I	1	0.20±0.01	0.003	58
17.5	II	1	0.32±0.02	0.006	84
16.5	III	1	0.46±0.04	0.013	87
16.5	IV	2	0.65±0.04	0.031	32
16	V	1	0.94±0.06	0.060	25
20	1	2	1.00±0.11	0.154	21
17	2	1	1.42±0.03	0.231	59
19	3	1	1.86±0.05	0.409	90
19	4	1	2.38±0.09	1.006	34
18	5	1	2.75±0.09	1.414	71
22	6	1	3.17±0.06	2.891	17
17	7	1	3.59±0.08	3.429	56
15	8	1	4.21±0.08	6.028	40
14	9	2	4.80±0.13	9.000	11
16	10	2	5.32±0.12	11.257	24
15	11	-	5.98±0.16	18.229	-

П р и м е ч а н и е. Римские цифры - науплиальные стадии,
арабские - преимагинальные.

В начале 2-й декады апреля в результате заметного и продол-
жительного похолодания активность лептестерий заметно упала, и
уже к середине 3-й декады апреля практически вся природная по-
пуляция ракообразных погибла, не достигнув половой зрелости.

ДЫХАНИЕ И ПИТАНИЕ *LEPTESTHERIA*
DAHALACENSIS (RÜPPEL) (BRANCHIOPODA,
CONCHOSTRACA)

Работ по биологии *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel) немного. О.И. Цхомелидзе, Ж.Н. Сергеева [18], Ройан [19] исследовали содержимое кишечника и плодовитость лептестерий. Позднее появилась работа Л.М. Маловицкой [8] с данными по скорости потребления кислорода преимагинальными и половозрелыми стадиями рачков.

Сведения по дыханию науплиальных стадий, а также данные по количественной стороне питания лептестерий отсутствуют. Между тем знание биологии этой группы животных представляет помимо научного чисто практический интерес, связанный с проблемой культивирования живых кормов и регуляции численности листоногих раков в рыбоводных хозяйствах.

Для выяснения поставленных вопросов в апреле 1977 г. были выполнены опыты по дыханию и питанию особей популяции *L. dahalacensis*, населяющей рыбоводные пруды Джапанского рыбхоза (Зап. Грузия). В организации полевой лаборатории большая помощь была оказана заведующим отделом кормовой базы рыб Грузинского отделения ВНИРО Р.И. Чхаидзе, которому мы приносим большую благодарность. Пользуясь случаем, выражаем свою признательность дирекции и коллективу института, а также служащим и рабочим рыбхоза Джапана за прекрасные условия, созданные для работы.

Ды х а н и е. Потребление кислорода науплиальными и преимагинальными стадиями *L. dahalacensis* исследовалось в замкнутых сосудах, его содержание определялось микрометодом Винклера. Методика постановки опытов не отличалась от использованной нами при изучении дыхания линцеид [11]. Объем экспериментальных сосудов составлял около 300 мл, число особей в них колебалось от 2000 (в опытах с первыми науплиальными стадиями) до 3-4 (в экспериментах с более крупными преимагинальными стадиями). Продолжительность опытов составляла 1 сутки.

Т а б л и ц а 1

Изменение скорости (R) и интенсивности ($\frac{R}{W}$) обмена
в зависимости от веса (W)

Стадии развития	$W, 10^{-5} \text{ г}$	$R, 10^{-5} \text{ мл } O_2 \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	$R/W, \text{мл } O_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$
I-II	0.422	0.510	1.209
III	1.32	2.33	1.765
У-1	10.68	8.49	0.795
1	15.40	11.40	0.740
2	23.26	13.40	0.576
3	41.80	39.00	0.933
4	99.62	44.50	0.447
5-6	150.70	64.00	0.425
7	345.70	118.00	0.341
11	1823.00	462.00	0.253

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3 римские цифры – науплиальные стадии, арабские – преимагинальные.

Каждый опыт состоял из 3–4 параллельных определений. На основании этих данных получены параметры уравнения, связывающего изменение скорости потребления кислорода с соответствующими изменениями сырого веса тела рачков: $R = 1.333 W^{0.79}$, где R – потребление кислорода, мл·экз./ч, W – сырой вес животного, г. Статистическая обработка показала, что коэффициент корреляции между R и W равен 0.99. Это свидетельствует о хорошо выраженной зависимости между рассматриваемыми величинами. При сравнении полученных результатов со средними данными для класса ракообразных в целом – $R = 0.125 W^{0.76}$ [16] видно, что различия весьма значительны (табл. 2).

П и т а н и е. При изучении питания применялась радиоуглеродная методика [15]. Материалом служили особи науплиальных и преимагинальных стадий ракообразных, отлавливаемые ежедневно в пруду. Параллельно контролировались гидрохимический и гидробиологический режимы. Продукция и деструкция планктона определялись скляночным методом в кислородной модификации [1], содержание карбонатных ионов – по методике С.И. Кузнецова и В.И. Романенко [6]. Учет бактерий производился по прямому счету [14]. Их биомасса рассчитывалась, исходя из размеров клеток с использованием поправки на уменьшение объема при высыхании, равной 2.5, и переходного коэффициента к углеродным единицам – 0.10 [17]. Общее содержание органического вещества микропланктона определялось на основании результатов бихроматного окисления взвесей [12] из объема 1 л, собранных на фильтрах из стекловолокна. При-

Т а б л и ц а 2

Параметры степенных уравнений,
связывающих обмен и вес листоногих раков

Вид	$\alpha \pm \delta\alpha$	$k \pm \delta k$	Литературный источник
<i>Artemia salina</i>	0.082 ± 0.179	0.702 ± 0.039	Сушеня [16]
<i>Leptestheria dahalacensis</i>	1.333 ± 0.092	0.793 ± 0.031	Собственные данные
<i>L. dahalacensis</i>	0.237 ± 0.049	0.790 ± 0.035	Маловицкая [8]
<i>Lynceus brachyurus</i>	0.612 ± 0.124	0.962 ± 0.069	Монаков и др. [11]
<i>Apus cancriformis</i>	0.450 ± 0.067	0.810 ± 0.028	Сушеня [16]

П р и м е ч а н и е. α , k – эмпирические коэффициенты; $\delta\alpha$, δk – средние квадратические отклонения.

нималось, что 1 мл 0.02 н. соли Мора, пошедшей на титрование пробы, соответствует 60 мкг углерода [15]. Масса тела рачков также рассчитывалась методом мокрого сжигания с поправкой 10% на недоокисленные. Отдельно в 3 параллелях определялись соотношение сырого ($W_{\text{сыр.}}$) и сухого ($W_{\text{сух.}}$) веса, а также содержание углерода (C) для смеси рачков нескольких преимагинальных стадий.

$$\frac{W_{\text{сух.}}}{W_{\text{сыр.}}} = 8\%, \quad \frac{C}{W_{\text{сух.}}} = 44\%, \quad \frac{C}{W_{\text{сыр.}}} = 3.5\%.$$

В общей сложности было поставлено 90 экспериментов с личинками разного возраста при температуре 15–20°. В опытах задавалась сравнительно высокая концентрация водорослей – 2–11 мгС/л, свойственная обычно рыбоводным прудам [2, 9]. Кормовыми объектами служили *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda* и *Euglena viridis*.

Продолжительность экспериментов при выяснении величины потребления устанавливалась на основании прямых наблюдений за скоростью разового наполнения кишечника рачков и была равна 10–30 мин, при определении ассимиляции корма – 2 ч. Число особей в опытных сосудах варьировало от 400–500 (науплиальные стадии) до 10 (последние преимагинальные).

В период работы трофические условия в пруду, из которого отбирался материал для опытов, заметно менялись (рис. 1). Общее количество взвешенного органического вещества увеличилось почти

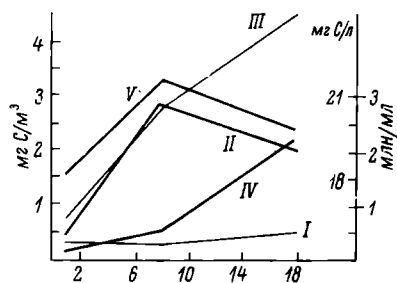


Рис. 1. Общая характеристика гидробиологических показателей пруда.

По оси ординат: слева I – деструкция органического вещества, II – продукция фитопланктона, III – взвесь мг С/м^3 , справа IV – численность бактерий, млн/мл, V – содержание карбонатов, мг С/л ; по оси абсцисс – сроки наблюдений, дни.

пиев линцеид [11]. Вторые антенны и мандибулы личинок одновременно выполняют функцию локомоции и захвата пищевых частиц. Рачки медленно плавают с помощью синхронных ударов вторых антенн и мандибул. При движении конечностей назад их оперенные щетинки подхватывают взвешенные частицы, которые затем направляются к ротовому отверстию.

С переходом в преимагинальную стадию, сопровождающимся значительными морфологическими изменениями, характер питания животных меняется. Вторые антенны и мандибулы утрачивают функцию захвата и транспорта пищевых частиц. С этого периода подача корма осуществляется с помощью метасинхронных ударов трупальных конечностей, создающих хорошо заметный ток воды.

Исследования содержимого кишечника ракообразных *Leptestheria* sp. и *Leptestheriella* sp. [18, 19] не выявили избирательного потребления корма. По данным этих авторов, рачки безвыборочно отфильтровывали пищевые частицы. В их кишечниках были обнаружены все имевшиеся в водоеме в период наблюдений водоросли, в том числе и виды, которые в дальнейшем использовались в наших экспериментах. Результаты последних показали, что *L. dahalacensis* на всех стадиях развития интенсивно потребляет предложенный корм. Наиболее высокие рационы (средние для всех стадий) были получены при кормлении животных культурами *Chlorella* и *Scenedesmus* – 400–500% (табл. 3). При пи-

в 20 раз, величина первичного продуцирования – в 14, деструкция – в 2 раза. Соотношение продукции фитопланктона и деструкционных процессов в начале апреля составило 0.7, через неделю – 1.9, а 10 дней спустя – 4.3. Таким образом, происходило накопление органического вещества в водоеме. В результате увеличения фотосинтетической деятельности водорослей в конце наблюдений концентрация кислорода повышалась (с 9.4 до 10.2 мг/л), а содержание карбонатных ионов понижалось. Тем не менее уровень продуцирования органического вещества в пруду до внесения минеральных удобрений был довольно низким (рис. 1).

Визуальные наблюдения над механизмом питания лептестерий показали, что способ приема пищи у науплиальных стадий практически такой же, как и у науп-

Т а б л и ц а 3

Балансовые величины (%) при питании *L. dahalacensis* культурами *Chlorella* (А) и *Scenedesmus* (Б)

Стадии развития	Р	R	K ₂	C _α /W		C		1/U		C ₁
				А	Б	А	Б	А	Б	
I	61	37	62	110	20	1250	80	12	71	185
II	84	33	72	-	18	-	204	-	25	165
III	87	39	69	132	17	560	452	31	12	140
IV	32	23	58	108	13	595	662	22	5	115
V	25	20	56	-	23	-	257	-	17	100
1	21	16	57	104	236	264	1093	45	23	85
2	59	13	82	244	214	550	1046	47	22	75
3	87	20	81	193	117	770	518	28	26	65
4	35	10	78	-	101	-	378	-	29	55
6	17	9	65	39	33	162	84	30	50	45
7	57	8	88	52	-	258	-	23	-	45
8	40	8	83	35	34	136	86	32	49	40
Среднее для I-V	72	30	63	117	18	800	331	22	26	141
Среднее для I-8	45	12	76	111	123	356	534	34	33	59
Общее среднее	56	20	71	113	75	505	442	30	30	93

П р и м е ч а н и е. Р (прирост) = $\frac{1}{t} \ln \left(\frac{W_2}{W_1} \right)$, где W - вес, t - продолжительность развития каждой стадии; R - энергетические траты на дыхание; C - экспериментальная величина суточного рациона; $C_1 = \frac{P+R}{U}$ - расчетная величина рациона; C_α/W - индекс усвоения; $\frac{1}{U} = \frac{C_\alpha/W+R}{C}$ - усвояемость корма.

тании *Euglena* их средние значения оказались в 2 раза ниже. Науплиальные стадии охотнее погребляют более мелкие клетки *Chlorella*, особи ранних преимагинальных стадий - *Scenedesmus*, а рачки старшего возраста предпочитают относительно крупную *Euglena*. Об этом свидетельствуют максимальные значения суточных рационов (рис. 2).

Интенсивность питания лептестерий по мере их роста заметно меняется. Относительные среднесуточные рационы личинок первых 4 науплиальных стадий при питании культурой *Scenedesmus* увеличиваются от 80 до 662% (табл. 3). Непосредственно перед метаморфозом потребление корма личинками V стадии резко падает, а затем растет, достигая максимальных значений у особей пер-

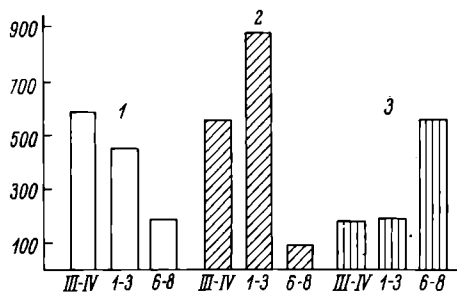


Рис. 2. Количественные показатели питания *Leptestheria dahalacensis*.

1 - *Chlorella*, 2 - *Scenedesmus*, 3 - *Euglena*. По оси ординат - суточный рацион, %; по оси абсцисс - стадии развития (римские цифры - науплиальные, арабские - преимагинальные).

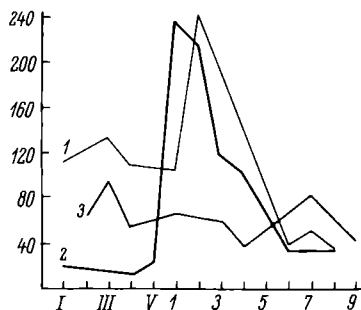


Рис. 3. Интенсивность ассимиляции корма *Leptestheria dahalacensis*.

По оси ординат - индексы усвоения, %. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

вых преимагинальных стадий. Суточные рационы рачков старших возрастных групп постепенно снижаются (табл. 3).

Индексы усвоения, характеризующие интенсивность ассимиляции корма, оказались наиболее высокими (в среднем для всех стадий развития) при кормлении лептестерий хлореллой (табл. 3). В процессе роста животных эти показатели подвержены значительным колебаниям при питании рачков протококковыми водорослями и мало изменяются при кормлении лептестерий эвгленой (рис. 3).

Эффективность ассимиляции 2 видов протококковых водорослей рачками разного возраста составляет в среднем 35% и у особей разных стадий заметно колеблется (табл. 3). Усвояемость эвглены максимальна у науплиев лептестерий (68%), по мере роста личинок она падает до 17%. В среднем эта величина оказалась близка к результатам авторов, исследовавших питание придонных кладоцер и остракод [4, 5, 15].

На основании данных по приростам массы тела рачков в природе и трат на дыхание в эксперименте были выполнены расчеты суточных рационов по физиологическим потребностям лептестерий (табл. 3). В среднем для особей всех стадий развития экспериментальные величины суточных рационов были несколько выше расчетных (табл. 3). Вполне возможно, что высокие цифры рационов, полученные в кратковременных экспериментах, - результат ошибки при пересчете опытных данных на сутки. Если учесть, что у других листоногих раков (*Lynceus*) потребление корма ночью может снижаться вдвое [11], то величины суточных рационов будут на 25% ниже.

Найденные опытным путем энергетические траты на обмен каждой стадии при температуре, близкой к природной, суммировались с суточными приростами особей природной популяции и рассчитывался коэффициент использования усвоенной пищи на рост (K_2). Он колебался незначительно (табл. 3), составляя для науплиев 68%, а для преимагинальных стадий 76%, что близко к данным, полученным для некоторых фитофильных кладоцер [4].

Таким образом, выявленные в эксперименте характеристики питания *L. dahalacensis* в среднем соответствуют физиологическим потребностям рачков и близки по значениям к литературным данным по питанию некоторых групп ракообразных [3, 7, 10, 13].

Л и т е р а т у р а

1. В и н б е р г Г.Г. Первичная продукция планктона. - Ж. общ. биол., 1956, т. 17(15), с. 364-376.
2. В и н б е р г Г.Г., Л я х н о в и ч В.П. Удобрение прудов. Минск, 1965. 270 с.
3. И в а н о в а М.Б. О некоторых количественных закономерностях фильтрации *Cladocera*. - ДАН СССР, 1966, т. 170, № 3, с. 724-726.
4. К р ю ч к о в а Н.М. Некоторые закономерности питания и роста ветвистоусого рака *Eurycercus lamellatus*. - Биол. науки, 1969, т. 9, с. 35-38.
5. К р ю ч к о в а Н.М., Р ы б а к В.Х. Утилизация пищи ветвистоусым раком при разных трофических условиях. - Экология, 1971, № 4, с. 44-50.
6. К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. М.-Л., 1963. 129 с.
7. Л у ф е р о в а Л.А., С о р о к и н Ю.И. К биологии *Dolerocypcis fasciata*. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 196-202.
8. М а л о в и ц к а я Л.М. Интенсивность дыхания некоторых листоногих ракообразных. - В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 184-188.
9. М е т о д ы о п р е д е л е н и я продукции водных животных. Под ред. Г.Г. Винберга. Минск, 1968. 243 с.
10. М о н а к о в А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 170 с.
11. М о н а к о в А.В., П а в е л ь е в а Е.Б., Д о б р ы н и н а Т.И. К биологии *Lynceus brachyurus* O.F. Müller (Branchiopoda, Conchostraca). Наст. кн.
12. О с т а п е н я А.П. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления. - ДАН БССР, 1965, т. 9, № 4, с. 273-276.

13. П а в л ю т и н А.П., О с т а п е н я А.П. Рацион и ус-
вояемость пищи *Daphnia* при питании детритом. – Информ.
бюл. „Биол. внутр. вод“, 1976, № 29, с. 41–43.
14. Р а з у м о в А.С. Прямой метод учета бактерий в воде.
Сравнение его с методом Коха. – Микробиология, 1932, т. 1,
вып. 2, с. 131–146.
15. С о р о к и н Ю.И. О применении радиоактивного углерода
для изучения питания и пищевых связей водных животных. –
В кн.: Планктон и бентос внутренних вод. М.–Л., 1966, с. 75–
119.
16. С у щ е н я Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Ки-
ев, 1972. 195 с.
17. Т р о и ц к и й А.С., С о р о к и н Ю.И. К методике
расчета биомассы бактерий в водоемах. – В кн.: Микрофлора,
фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов.
М.–Л., 1967, с. 85–90.
18. Ц х о м е л и д з е О.И., С е р г е е в а Ж.Н. К био-
логии массовых форм зоопланктона, пригодных для искусствен-
ного разведения. – Тр. науч.–исслед. рыбхоз. ст. Грузии, 1964,
т. 9, с. 21–29.
19. R o u a n I.P. Studies on the gut contents of
Leptestheriella maduraiesis (Conchostraca, Bran-
chiopoda). – Hydrobiologia, 1976, vol. 51, iss. 3,
p. 209–213.

К БИОЛОГИИ *LYNCEUS BRACHYURUS* O.F. MÜLLER
(BRANCHIOPODA, CONCHOSTRACA)

Биология листоногих раков отряда Conchostraca исследована крайне слабо. Отдельные работы содержат сведения о составе их пищи в природе [8, 9, 12] и о дыхании преимагинальных стадий и взрослых особей [1]. Сем. Lynceidae в таком аспекте вообще не изучалось. Между тем данные по биологии этой весьма специфичной группы ракообразных, населяющей преимущественно эфемерные водоемы, представляют большой интерес.

В качестве объекта наблюдений был взят *Lynceus brachyurus* O.F. Müller, обитающий в весенних лужах окрестностей пос. Борок Ярославской обл. Работа проводилась в 1975 г.

Р о с т. Исследовался рост особей природной популяции *L. brachyurus*. Через день производился отлов животных и измерение их под микроскопом (30–50 особей каждой стадии). Наблюдения за ростом контролировались лабораторными опытами по воспитанию рачков, которых подкармливали смешанной культурой водорослей (*Chlorella*, *Scenedesmus*) и детритом. В этих экспериментах при температуре 18–20° удалось проследить за ростом *L. brachyurus*, начиная с III науплиальной до 5-й преимагинальной стадии.

Сырой вес рачков рассчитывался по содержанию углерода в их теле, которое составило 3.85% от сырого веса. Содержание углерода определялось мокрым сжиганием [4]. Методом наименьших квадратов была рассчитана зависимость веса от длины тела: $W = \alpha l^b$, где W – вес тела рачка, мг, l – длина тела, мм, α, b – коэффициенты. Суточный относительный прирост рассчитывался по формуле:

$$P\% = \frac{1}{t} \ln \left(\frac{W_2}{W_1} \right),$$

где W_1 и W_2 – начальный и конечный вес рачка за отрезок времени $t = t_2 - t_1$.

Первые науплиальные стадии *L. brachyurus* появляются в планктоне в конце марта, когда водоем еще частично покрыт льдом, а температура воды колеблется в пределах 1–4° (рис. 1). Через

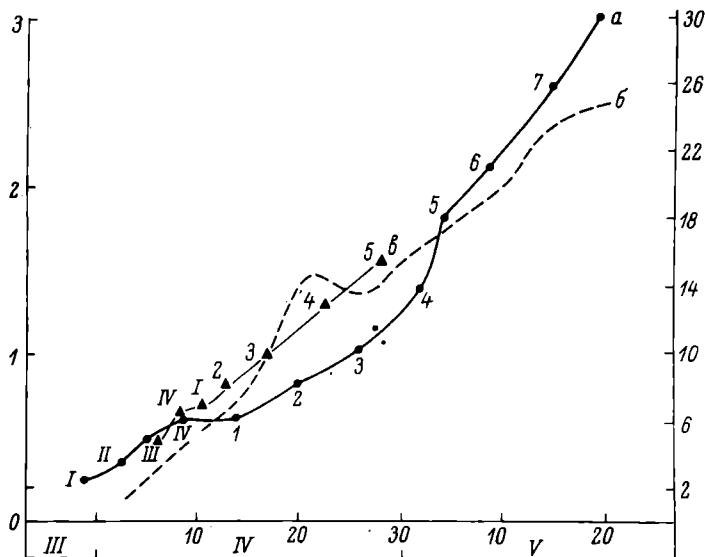


Рис. 1. Постэмбриональное развитие *Lynceus brachyurus*.

а — природная популяция, б — температура, в — лабораторная популяция. Римские цифры — науплиальные стадии, арабские — преимагинальные. По оси ординат: слева — размер, мм, справа — температура, °C; по оси абсцисс — время развития, дни, месяцы.

2 недели почти вся популяция, пройдя последовательно 4 науплиальные стадии, завершает метаморфоз и переходит в преимагинальную стадию (табл. 1).

Последующее развитие представляет собой рост. Через 36 суток популяция достигает половозрелости и приступает к размножению.

Из полученных результатов (рис. 1) следует, во-первых, что лабораторная популяция животных, воспитываемая при более высокой температуре, растет вдвое быстрее, чем природная. Во-вторых, линейные размеры рачков как в природе, так и в лаборатории оказались практически одинаковыми (различие не превышало 4%), лишь особи 5-й преимагинальной стадии в лабораторных культурах стали отставать в росте, их активность заметно падала, интенсивность питания снижалась и процесс линьки затягивался. Наконец, сроки прохождения отдельных науплиальных стадий при низкой температуре оказывались более сжатыми, чем преимагинальных при высокой, т.е. рост науплиев был интенсивнее.

Темп линейного и весового роста природной популяции в течение всего периода развития колеблется незначительно, длина тела рачков от стадии к стадии возрастает в 1.2–1.5 раза. Линейные раз-

Т а б л и ц а 1

Рост природной популяции *L. brachyurus*

Стадии развития	Время развития, дни	Вес, мг		Р, %
		W ₁	W ₂	
I-II	4	0.0053	0.0108	17.8
II-III	2	0.0108	0.0220	35.6
III-IV	4	0.0220	0.0381	13.7
IV-I	5	0.0381	0.0814	15.2
1-2	6	0.0814	0.1828	13.5
2-3	6	0.1828	0.3135	9.0
3-4	6	0.3135	0.6417	11.9
4-5	2	0.6417	1.2015	31.4
5-6	5	1.2015	1.7501	7.5
6-7	6	1.7501	2.2212	3.9
7 - самцы	5	2.2212	3.3073	8.0
7 - самки	5	2.2212	16.1680	39.7

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2 римские цифры - науплиальные стадии, арабские - преимагинальные.

меры науплиев меняются от 0.3 до 0.6 мм, преимагинальных стадий - от 0.6 до 2.6 мм. Примечательно, что в период метаморфоза (при переходе из IV науплиальной в 1-ю преимагинальную стадию) линейный прирост рачков не превышал 1%, т.е. размер личинок на этих стадиях был практически одинаков (рис. 1).

Зависимость веса тела от длины графически имеет вид параболической кривой и выражается для личинок следующими степенными уравнениями:

науплиальные стадии - $W = 0.127 l^{2.44}$

преимагинальные стадии - $W = 0.257 l^{2.53}$

Общая зависимость описывается функцией $W = 0.144 l^{2.89}$, где W - вес, мг, l - длина, мм.

Зная сроки развития и вес отдельных возрастных стадий, мы смогли получить величину прироста массы тела одной особи (табл. 1). На науплиальных стадиях (кроме II) и на 1-3-й преимагинальных личинки растут примерно с одинаковой интенсивностью, их прирост в это время составляет в среднем 15%. У личинок II науплиальной и 4-й преимагинальной стадий интенсивность роста возрастает вдвое вследствие сокращения сроков развития до 2 дней. На последних преимагинальных стадиях величина прироста рачков падает до 4-8%.

Д ы х а н и е. Потребление кислорода изучалось микрометодом Винклера. Рачки, доставленные в лабораторию, выдерживались около суток при температуре 18-20°, которая в дальнейшем поддержива-

лась и в опытах. Число животных в опытных склянках и объемы последних подбирались так, чтобы рачки могли свободно передвигаться, а изменение концентрации кислорода в конце 24-часовой экспозиции не превышало 25% от его начальной концентрации. В экспериментах использовалась природная вода, профильтрованная через мембранный фильтр № 6 и прогретая до 80°; впоследствии она охлаждалась до температуры опыта. Начальная концентрация кислорода в склянках составляла 7–8 мг/л. В каждом опыте ставилось 5 параллельных и 2 контрольных склянки.

В конце экспозиции вода из экспериментальных сосудов отбиралась сифоном в другие склянки (при этом сливалось полностью 2 объема), в которых кислород фиксировался без животных. Количество кислорода, потребленного рачками, находилось по разности его концентрации в контрольных и опытных склянках. Ниже приведены результаты 150 экспериментов (табл. 2).

К настоящему времени в гидробиологической литературе накоплен большой фактический материал по связи между скоростью обмена и размером животных [6]. Установлено, что скорость потребления кислорода – функция веса животных, которую можно выразить степенным уравнением: $R = \alpha W^k$, где R – потребление кислорода, мл·экз.⁻¹·ч⁻¹, W – сырой вес животного, г, α , k – эмпирические коэффициенты.

Параметры уравнений, связывающих обмен и вес *L. brachyurus*, обработаны на ЭВМ (табл. 3). Зависимость скорости обмена от веса охватывает весь размерный диапазон – от науплиальных стадий до половозрелых особей. Высокий коэффициент корреляции (0.988) указывает на тесную связь между скоростью обмена и весом ракообразных. Значение константы « α » свидетельствует о более высокой скорости обмена *L. brachyurus*, чем *Leptosthegia* sp. [1], представителя этого же отряда.

При расчете интенсивности потребления кислорода и трат на обмен максимальные величины получены для науплиальных стадий (табл. 2). Траты на обмен колебались от 26% от веса тела на I стадии до 10% – на IV. У личинок преимагинальных стадий они снизились и составляли в среднем 11%.

Сопоставление прироста и обмена (табл. 2) показало, что энергия суточного прироста науплиальных стадий примерно такая же, что и суточные траты на обмен, коэффициент использования усвоенной пищи на рост (K_2) высокий и составляет в среднем 50%. У личинок преимагинальных стадий величина K_2 снижается до 40% и только на 7-й стадии увеличивается до 73% за счет развития яиц у самок.

П и т а н и е. Эксперименты ставились в лаборатории при температуре 20–22°. Механизм питания животных и скорость прохождения пищи через их кишечник выяснялись прямым наблюдением под микроскопом. Для получения количественной характеристики питания применялась радиоуглеродная методика [5]. В качестве пищи животным предлагались различные водоросли и бактерии, меченные со-

Т а б л и ц а 2

Изменения скорости (R), интенсивности (R/W) обмена, трат на обмен (T) и приростов (P) *L. brachyurus*

Стадий развития	R, мл O ₂ /особь·ч	R/W, мл O ₂ /г·ч	T, % в сутки	P, % в сутки	$K_2 = \frac{P}{P+T} \cdot 100\%$
I	0.64·10 ⁻⁵	1.21	26	18	41
III	1.45·10 ⁻⁵	0.66	14	14	50
IV	1.77·10 ⁻⁵	0.46	10	15	60
I	2.84·10 ⁻⁵	0.35	8	14	64
3	10.56·10 ⁻⁵	0.34	7	12	63
4	31.12·10 ⁻⁵	0.48	11	31	21
5	76.72·10 ⁻⁵	0.64	14	8	36
6	11.59·10 ⁻⁴	0.66	14	4	22
7	15.45·10 ⁻⁴	0.70	15	♂ 8 ♀ 40	♂ 35 ♀ 73
Самцы	16.24·10 ⁻⁴	0.49	11	-	-
Самки яйце-носные	89.02·10 ⁻⁴	0.55	12	-	-

Т а б л и ц а 3

Параметры степенных уравнений, связывающих обмен и вес *L. brachyurus* и *Leptestheria* sp.

Вид	Вес, г·10 ⁻³	a	б _a	k	б _k	r	Литературный источник
<i> Lynceus brachyurus</i>	0.005-16.99	0.612	0.124	0.962	0.069	0.988	Собственные данные
<i> Leptestheria</i> sp.	0.6-146.0	0.405	0.065	0.890	0.015	0.994	Маловицкая [1]
<i> Leptestheria</i> sp.	0.6-11.1	0.237	0.049	0.790	0.035	0.985	"

П р и м е ч а н и е. a, k - коэффициенты уравнения, б_a, б_k - средние квадратические ошибки, r - коэффициент корреляции.

ответственно $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ и гидролизатом радиоактивного белка. Полученная величина обратной удельной активности водорослей колебалась от 0,3 до $1,4 \cdot 10^{-3}$, бактерий — от 0,07 до $0,19 \cdot 10^{-3}$ мкг С/имп.

Содержание углерода в телах животных и в пище определялось бихроматным сжиганием [4]. Продолжительность опытов по выяснению величины суточного потребления корма устанавливалась на основании прямых наблюдений за скоростью разового наполнения кишечника рачков и колебалась от 15 до 30 мин. Такие сроки исключали возможные потери углерода с выделенными неперевааренными остатками пищи. При определении способности животных усваивать различные виды корма продолжительность экспериментов увеличивалась до 1–3,5 ч. Опыты (около 100) ставились в 3 повторностях в сосудах объемом 30 мл, число животных в каждом из них колебалось от 3 (взрослые самцы и самки) до 130 (науплиальные и преимагинальные стадии личинок).

Науплиальные стадии личинок *L. brachyurus* плавают с помощью синхронных взмахов вторых антенн и мандибул. Помимо локомоторной функции эти конечности принимают участие в процессе питания, который осуществляется одновременно с движением. При последнем создаются заметные слабые токи воды. Взвешенные частицы устремляются вниз, назад, и часть их оказывается втянутой под широкую плоскую губу личинки. При продолжающемся движении конечностей назад их оперенные щетинки очищают пространство под губой и перегоняют пищевые частицы в направлении рта. Такой характер питания сохраняется у личинок до 1У науплиальной стадии.

Последующая линька и переход животного в 1-ю преимагинальную стадию сопровождаются серьезными морфологическими изменениями, в результате которых вторые антенны утрачивают функцию захвата и транспорта пищевых частиц, а мандибулы редуцируются до жевательной пластинки. С этого периода и до конца жизни подача пищи к ротовому отверстию осуществляется с помощью метакронных ударов трупальных конечностей.

При выяснении суточного рациона (С) личинок науплиальных и преимагинальных стадий, а также взрослых особей *L. brachyurus* животным в избытке предлагались различные виды водорослей (*Stephanodiscus hantzschii*, *Diatoma elongata*, *Chlorella vulgaris*, *Synedra ulna*, *Scenedesmus quadricauda*, *Anabaena variabilis*) и детрит (рис. 2). Одновременно в этих же экспериментах определялся индекс усвоения (C_a/W), или интенсивность ассимиляции. Оказалось, что наиболее интенсивно потребляются протококковые водоросли (*Scenedesmus*, *Chlorella*), относительные среднесуточные рационы на этих видах корма у личинок 1У науплиальной и 4–6-й преимагинальной стадий достигают 300–450%.¹ Значительно слабее используются *Stephanodiscus*,

¹ Для отдельных стадий развития были получены еще более высокие величины рационов, которые мы не приводим на рис. 2.

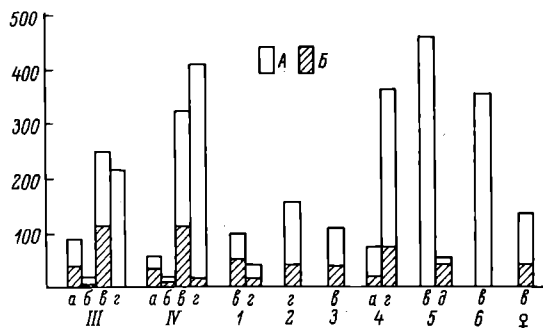


Рис. 2. Интенсивность и эффективность питания *Lynceus brachyurus* при избытке корма.

а - *Stephanodiscus*, б - *Diatoma*, в - *Chlorella*, г - *Scenedesmus*, д - *Synedra*. По оси ординат - суточный рацион (А) и индекс усвоения (Б), % от веса тела; по оси абсцисс: римские цифры - науплиальные стадии развития, арабские - преимагинальные.

Anabaena, *Synedra* (до 100%) и, наконец, *Diatoma* (до 50%). Еще более низкие величины суточных рационов (5-8%) получены при кормлении линцеид мелозирой и бактериопланктоном (табл. 4). Максимальным рационам соответствует и наиболее высокая ассимиляция в теле рачков (свыше 50%), которая зарегистрирована при питании животных *Chlorella* и *Scenedesmus*. Лишь в одном случае при кормлении личинок 1V науплиальной стадии культурой *Scenedesmus*, несмотря на высокий суточный рацион, индекс усвоения не превышал 13%.

О пищевой ценности корма можно судить и по коэффициенту использования (C_a/C) - отношению ассимилированной части рациона к общему количеству потребленной пищи. Эта величина эффективности использования корма близка к коэффициенту потребленной пищи на рост - K_1 . Оказалось, что лучше других усваиваются диатомовые водоросли и бактериопланктон (в среднем 43%), при питании которыми зарегистрированы минимальные суточные рационы (табл. 4) Синезеленые и протококковые водоросли утилизируются также достаточно эффективно (в среднем 28-29%).

Таким образом, *L. brachyurus* на всех стадиях развития интенсивнее потребляет более мелкие округлые клетки фитопланктона, его предпочитаемым кормом из предложенного следует считать хлореллу и сценедесмус, хотя другие виды пищи могут усваиваться лучше.

В период роста и развития *L. brachyurus* количественные показатели питания животных заметно меняются (рис. 3). У личинок 1V науплиальной и 4-й преимагинальной стадий при питании

Суточные показатели пищевого баланса *L. brachyurus* при 20-22°

Стадии развития	Вес, мкг С	Вид корма	Р	Т	F		C	C, %	$\frac{1}{U}, \%$	$C_1 = \frac{P_1 + T_1}{\frac{1}{U}}, \%$
					форм- ленные	жидкие				
мкг С/экз.*сутки										
1У	1.4	Chlorella	0.77	0.26	0.98	0.30	2.3	164.0	45.0	82
		Melosira	0.03	0.01	0.06	0.02	0.1	8.5	50.0	74
	3	Scenedesmus	0.05	0.03	2.36	0.20	2.5	177.0	3.6	1028
		Бактерии	0.02	0.04	0.0004	0.0012	0.06	4.6	97.0	38
		Chlorella	4.45	0.85	6.50	1.45	13.25	126.0	40.0	70
6	68.5	"	52.0	34.0	84.0	44.5	194.5	284.0	44.0	80
	81.4	"	64.0	19.7	68.0	16.0	157.7	190.0	47.0	121*
Самки	595.0	"	383.0	36.0	347.0	15.0	881.0	148.0	47.0	98**
		Бактерии	0.09	0.11	0.006	0.02	0.23	0.04	88.0	52
		Детрит	320.0	41.7	74.2	29.7	470.6	80.0	76.0	100
Самки + самцы	137	Scenedesmus	170.0	91.0	52.0	33.0	346.0	250.0	76.0	47*
		Chlorella	65.0	13.0	28.0	4.0	110.0	103.0	71.0	51

П р и м е ч а н и е. W - вес, мкг С, Р - прирост, Т - траты на обмен, F - фекалии, С - рацион, $\frac{1}{U}$ - усвояемость. Каждая цифра - среднее из 3-5 наблюдений. При расчете удельного прироста принимали: * W₁ - вес 7-й преимациальной стадии, W₂ - средний вес самок и самцов; ** W₁ - вес 7-й преимациальной стадии, W₂ - вес самок.

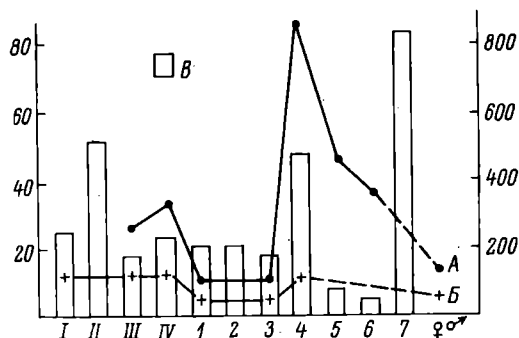


Рис. 3. Возрастные изменения величин суточного рациона (А), индекса усвоения хлореллы (Б) и прироста (В).

По оси ординат: слева – прирост, справа – суточный рацион и индекс усвоения, % от веса тела. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

хлореллой увеличение суточного рациона сопровождается ростом индекса усвоения и тесно связано с возрастанием суточного прироста рачков (рис. 3). Вполне возможно, что падение интенсивности и эффективности питания личинок 1-й преимагинальной стадии вызвано существенными морфологическими изменениями, в результате которых механизм приема пищи животными полностью меняется и как следствие этого интенсивность питания падает.

У личинок 4-й преимагинальной стадии завершается формирование 10 пар трупальных конечностей, осуществляющих транспорт пищевых частиц, и интенсивность питания возрастает (рис. 3). На 5-й преимагинальной стадии намечается дифференциация полов, а на 7-й происходит формирование половой системы [3]. При этом наблюдается высокий прирост массы тела (рис. 3). К сожалению, у нас отсутствуют данные по величине суточного рациона личинок этой стадии при питании хлореллой, но при кормлении их детритом из синезеленых водорослей были получены величины суточных рационов, близкие к таковым личинок 4-й преимагинальной стадии (около 850%).¹

При постановке кратковременных экспериментов, выясняющих интенсивность питания животных, вероятны ошибки при пересчетах

¹ Подобные цифры значительно превышают величины суточного рациона, рассчитанного по интенсивности дыхания. Вполне возможно, что в данном случае справедливо соображение Ергенсона [10], по которому пищевые потребности животных фильтраторов в период быстрого роста в 3–4 раза могут превышать таковые, определенные по обмену.

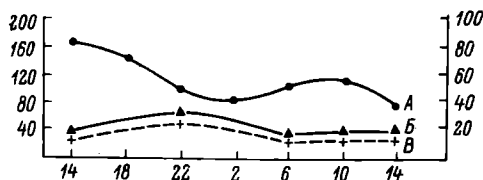


Рис. 4. Суточные изменения показателей интенсивности и эффективности питания *Lynceus brachyurus*.

По оси ординат: слева – рацион (А) и его ассимилированная часть (В), мг С/сутки-экз., справа – коэффициент использования корма (Б), %; по оси абсцисс – время суток, ч.

величины потребленного за время опыта корма на одни сутки. Это прежде всего может быть связано с суточной ритмикой питания гидробионтов. Для выяснения последней нами была проведена серия экспериментов с половозрелыми особями *L. brachyurus*, средний вес которых 137.5 мг С.

В качестве корма предлагался *Scenedesmus quadricauda*. Величины потребления и усвоения корма определялись 6 раз в сутки, через каждые 4 ч. Количество ассимилированной в теле пищи (C_x) рассчитывалось по схеме, предложенной Лампертом [11]. Для этого одна часть отбиралась из опытного сосуда после кратковременного периода их кормления, равного времени наполнения кишечника, другая – после длительной экспозиции. Расчет производился по формуле:

$$C_x = \frac{(r_2 - r_1) \cdot C_r}{t},$$

где r_1 и r_2 – радиоактивность одного животного после 2 сроков кормления, C_r – обратная удельная активность, t – общее время опыта. Результаты экспериментов не подтвердили наличия существенной ритмики суточной активности животных (рис. 4), рацион изменялся не более, чем в 2 раза, а характер ассимиляции был достаточно стабильным.

При изучении питания фильтраторов весьма важно знать оптимальные концентрации кормовых объектов, которые бы обеспечивали пищевые потребности животного. Для многих видов веслоногих и ветвистоусых ракообразных была выявлена связь между концентрацией корма и индексом его усвоения [2]. Было показано, что с ростом концентрации пищи индекс усвоения растет, достигает максимальных значений при биомассе, обычно наблюдающейся в водоеме, а затем либо стабилизируется, либо падает. В подобных опытах за оптимальную принималась концентрация корма, при которой индекс усвоения был максимальным.

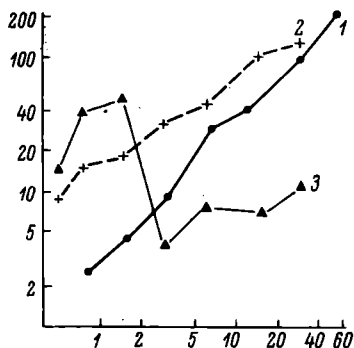


Рис. 5. Влияние концентрации корма на питание рачков (логарифмический масштаб).

1 — *Lynceus brachyurus* (корм хлорелла), 2 — *L. brachyurus* (корм бактерии), 3 — *Daphnia pulex* (корм бактерии). По оси ординат — радиоактивность, имп./экз.; по оси абсцисс — биомасса хлореллы, мг/л, численность бактерий, млн кл./мл.

Уже первые опыты, выполненные с *L. brachyurus*, не подтвердили этого явления (рис. 5). Величина индекса усвоения водорослей и бактерий продолжала расти с увеличением концентрации корма. Между тем параллельные опыты с *Daphnia pulex* достаточно четко показали стабилизацию индекса усвоения. Можно было предположить, что требовательность *L. brachyurus* к повышенной концентрации корма связана с особенностями условий, в которых он обитает: в мелких временных водоемах концентрация взвешенного органического вещества часто бывает выше предложенной в опыте (в конкретном случае в луже она достигала в сыром весе 60 мг/л). Однако в следующей серии экспериментов, в которых линцеидам была предложена более высокая концентрация хлореллы (до 200 мг/л), кривые индекса усвоения и суточного рациона не выходили на плато (рис. 6). Правда, в интервале биомассы корма 20–60 мг/л были зарегистрированы снижение величины рациона и относительная стабилизация индекса усвоения (C_{α}/W). В дальнейшем эти показатели продолжали расти (рис. 6).

Поскольку максимальные значения величин рационов и индексов усвоения невелики ($C = 134\%$, а $C_{\alpha}/W = 40\%$), можно предположить, что *L. brachyurus*, подобно некоторым другим фильтраторам [2], способен в условиях избытка корма регулировать скорость ударов торакальных конечностей и тем самым снижать интенсивность питания. Вполне вероятно, что при более высоких концентрациях пищи должна произойти стабилизация величин C и C_{α}/W , поскольку избыточное потребление корма биологически не оправдано.

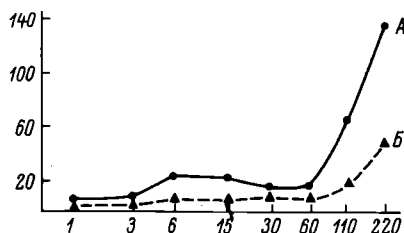


Рис. 6. Зависимость интенсивности и эффективности питания *Lynceus brachyurus* от концентрации хлореллы.

По оси ординат — суточный рацион (А) и индекс усвоения (Б), % веса тела; по оси абсцисс — биомасса, мг/л (логаримический масштаб).

В опытах по пищевому балансу *L. brachyurus* рачкам на разных стадиях развития предлагались в избытке (в среднем 100 мг/л) различные виды корма (табл. 4). Можно видеть, что бактериопланктон практически не потребляется ни науплиальными стадиями, ни взрослыми особями, хотя его пищевая ценность весьма высока ($\frac{1}{U} = 88-97\%$). Очень низкие рационы (8.5%) получены и при питании науплиальных стадий относительно крупной *Melosira* с размерами клеток 25x5 мкм.

В среднем для всех стадий развития *L. brachyurus* величина суточного рациона при питании водорослями (исключая опыты с *Melosira*) составила около 180% от веса тела, что заметно выше среднего рациона для *Cladocera*, приводимого Л.М. Сушеной [7].

Усвояемость водорослей и детрита оказалась достаточно высокой. Лишь в экспериментах с науплиальными стадиями линцеид при кормлении их *Scenedesmus* она была чрезвычайно низка — 3.6% при высоком суточном рационе. Вполне вероятно, что в кишечниках личинок клетки этих водорослей перевариваются плохо. Об этом свидетельствуют и результаты другого опыта (рис. 2), в которых индекс усвоения *Scenedesmus* личинками 1У науплиальной стадии был одним из самых низких. *Chlorella* и детрит усваиваются линцеидами в среднем на 46%, что соответствует средней усвояемости растительной пищи ракообразными подкласса *Branchiopoda* в целом [7].

Для выяснения реальности величин рационов из опытов по балансам питания их сравнили с рассчитанными (C_1) по пищевым потребностям и усвояемости каждого корма (табл. 4). Оказалось, что из предложенного спектра только хлорелла полностью удовлетворяет затраты на прирост и обменные процессы на личиночных стадиях *Z. brachyurus* (половозрелые особи способны использовать и сценедесмус). Остальные виды корма или слабо потребляются или плохо усваиваются.

Таким образом, выполненные исследования показали, что *L. brachyurus*, населяющий преимущественно эфемерные водоемы, характеризуется более высокой интенсивностью питания, чем фильтраторы подотряда *Cladocera*.

Л и т е р а т у р а

1. М а л о в и ц к а я Л.М. Интенсивность дыхания некоторых листоногих ракообразных. – В кн.: Энергетические аспекты роста и размножения водных беспозвоночных. Минск, 1975, с. 184–188.
2. М о н а к о в А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 170 с.
3. М о н а к о в А.В., Д о б р ы н и н а Т.И. Постэмбриональное развитие *Zynceus brachyurus* (Conchostraca). – Зоол. ж., 1977, т. 56, № 12, с. 1877–1880.
4. О с т а п е н я А.П. Полнота окисления органического вещества водных беспозвоночных методом бихроматного окисления. – ДАН БССР, 1965, т. 9, № 4, с. 273–276.
5. С о р о к и н Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. – В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, с. 75–119.
6. С у щ е н я Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 195 с.
7. С у щ е н я Л.М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 185 с.
8. Ц х о м е л и д з е О.И., С е р г е е в а Ж.Н. К биологии массовых форм зоопланктона, пригодных для искусственного разведения. – Тр. науч.-исслед. рыбхоз. ст. Грузии, 1964, т. 9, с. 21–29.
9. V i s h o p I.A. Feeding behaviour of larval and post-larval *Limnadia stanleyana* King. – Crustaceana, 1969, vol. 17, N 1, p. 108–109.
10. J o r g e n s e n C.B. Biology of suspension Feeding. – Intern. ser. of monogr. in pure and applied Biology, 1966, vol. 27, p. 87–91.
11. L a m p e r t W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. 1. Methodological problems of the use of C^{14} for the measurement of carbon assimilation. – Arch. Hydrobiol., 1977, Suppl. Bd 48, H. 3/4, p. 287–309.
12. R o y a n I.P. Studies on the gut contents of *Leptestheriella maduraiensis* (Conchostraca, Branchiopoda). – Hydrobiologia, 1976, vol. 51, iss. 3, p. 209–213.

К ИЗУЧЕНИЮ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ
СТАЙНЫХ ЖИВОТНЫХ

В литературе существуют разноречивые мнения о зависимости между интенсивностью дыхания гидробионтов в респирометрах и объемом воды, приходящимся на одну особь. По Е.В. Павловой [13-16], интенсивность дыхания, подвижность планктонных животных и объем воды в опыте взаимосвязаны. Интенсивность дыхания растет с увеличением объема воды, приходящегося как на единицу веса, так и на одну особь. Исследованиями других авторов [4, 10, 12] не обнаружено положительной связи между дыханием и объемом воды на 1 особь. Более того, В.И. Кузьмичева и И.В. Кукина [10] своими экспериментами показывают необоснованность выводов Е.В. Павловой. Однако рассматриваемые работы [10, 13-16] методически несопоставимы, а потому не могут быть использованы для сравнений полученных результатов, а тем более для опровержения друг друга.

Ранние опыты Е.В. Павловой были проведены в одинаковых респирометрах при одной и той же экспозиции с 16 видами средиземноморских планктонных организмов, относящихся к 4 типам беспозвоночных. Число особей в одном респирометре для разных видов было различно. Основной упор в данной работе делался на биомассу животных, а не на их количество в склянке [15]. В результате данных опытов сравнивалась интенсивность дыхания объектов, принадлежащих к разным типам животных, содержащихся в различных условиях, без учета их пола, возраста, особенностей образа жизни и поведения. В таком случае обнаруженная автором положительная корреляционная связь при высоком доверительном уровне между объемом воды на единицу веса и интенсивностью дыхания животных есть связь между 2 отвлеченными величинами. В более поздней работе Е.В. Павлова [16] видоизменяет схему и цель своих опытов. Она стремится выяснить изменения в потреблении кислорода у 3 видов черноморских копепоид в сосудах различных объемов. Число рачков одного вида, пола и размера в разных сосудах было строго постоянно, но вместе с увеличением объема респирометра увеличивал-

ся срок экспозиции опыта. Полученные Е.В. Павловой данные при одном и том же количестве рачков, но при разном объеме воды на 1 рачка и разном времени экспозиции респирометров подвергнуты тщательному математическому анализу на высоком доверительном уровне (0.05). Результаты экспериментов сравниваются между собой с учетом изменения двигательной активности рачков. Однако других данных по биологии и этологии этих ракообразных автор не принимает во внимание.

В.И. Кузьмичева и И.В. Кукина [10] проводили исследования лишь с одним видом мизид (*Neomysis mirabilis*). Целью их работы было выяснение „насколько объем респирометров и плотность посадки в них подопытных животных сказываются на интенсивности дыхания“ [10: 898]. В этих экспериментах число мизид увеличивается вместе с объемом респирометра. При этом сокращается время экспозиции опыта. Авторы учитывали вес, размер и физиологическое состояние подопытных животных. Однако, как и Е.В. Павлова, они не принимали во внимание особенностей биологии и образа жизни мизид.

Таким образом, в рассматриваемых работах, кроме недоучета биологических особенностей подопытных животных, в большей или меньшей степени нарушена логика эксперимента. Исследуемая переменная величина – объем сосудов – либо практически остается постоянной [13], либо с ее изменением одновременно изменяется численность гидробионтов [10] и время экспозиции сосудов [10, 16]. Следовательно, хотя авторы и ставят задачу выяснения влияния объемов респирометров на интенсивность дыхания опытных животных при прочих равных условиях, они не придерживаются поставленной цели. Подобные нарушения условий эксперимента приводят к грубым математическим ошибкам, искажению конечных результатов даже в том случае, когда авторы оперируют с отвлеченными понятиями, а не с биологическими объектами.

Работами многих авторов [6, 7, 24, 25, 27] установлено, что северные мизиды относятся к стайным животным. Следовательно, у них должен наблюдаться врожденный стайный или групповой эффект [5, 9, 11, 17, 21, 26]. Литературных источников, указывающих на стайный образ жизни гидробионтов, используемых в опытах Е.В. Павловой, обнаружить не удалось.

Групповой эффект обычно выявляется у тех животных, которые постоянно или временно живут в стаях [18, 22]. Одно из его проявлений – снижение потребления кислорода каждой особью в группе по сравнению с одиночными [1, 2, 17]. Явление группового эффекта служит критерием стайности. Оно генетически обусловлено и регулируется, как выяснил С.С. Шварц [21], наличием определенной концентрации метаболитов и феромонов. Каждый тип особей в зависимости от их пола, возраста и физиологического состояния выделяет только свойственные ему метаболиты и феромоны. Они создают определенный химический фон, действующий строго специфически. Его наличие, величина и концентрация обуславливают раз-

витие и поведение как отдельных видов, так и всего биоценоза в целом [20, 21]. Между видами и внутри популяции устанавливаются определенные взаимоотношения нетрофического характера, называемые экологическим метаболизмом и групповым или стайным эффектом [8, 19].

Групповой эффект популяции создается путем взаимодействия целого комплекса биотических и абиотических факторов, влияющих на жизнедеятельность и сенсорные органы животных. Сюда относятся такие факторы, как температура, освещенность водной среды, наличие течений и ультраколебаний, присутствие растительности, а также других гидробионтов. Однако основная роль в проявлении группового эффекта принадлежит химическому фактору. Групповой эффект выявляется при определенной концентрации метаболитов и феромонов. Чем раньше в респирометре достигается нужная концентрация продуктов жизнедеятельности особей, тем быстрее проявляется эффект группы. Насыщение воды в респирометрах необходимым количеством метаболитов зависит от объема сосуда, числа животных в опыте и времени экспозиции.

Для выяснения влияния объемов воды, плотности посадки и времени экспозиции на интенсивность дыхания стайных животных использовался *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) — один из наиболее ярких представителей стайного образа жизни в пресной воде.

Прежде всего необходимо было установить влияние срока экспозиции на интенсивность дыхания стайных животных. Для этого брались неизменными объем сосуда и количество рачков в нем. При таких условиях объем воды, приходящийся на 1 рачка в опыте, оставался постоянным. Менялся лишь срок экспозиции от 5 мин до 24 ч.

Предыдущими исследованиями установлено, что у рачка отсутствует адаптационный период [3]. Ему не требуется время для привыкания к новым условиям. В силу этих особенностей полифемов для экспериментов брали из водоема непосредственно перед началом опыта. Одинаковые респирометры объемом 20 см³ заполнялись водой из водоема, профильтрованной через газ № 76. В каждый из них сажали по 10 гамогенетических самок одного размера с латентными яйцами в яичниках. Готовые к опыту респирометры помещались в водоем на специальной подставке, позволяющей каждый сосуд держать изолированно друг от друга и на глубине, где обычно обитают рачки в водоеме. Опыты ставились в 2 повторностях для каждого срока экспозиции с 2 контрольными склянками без рачков. Дальнейшее определение и расчеты кислорода производились по микрометоду Винклера [3] с применением 0.01 н. раствора гипосульфита натрия.

В данных условиях постановки эксперимента проявление эффекта группы зависело лишь от времени экспозиции (рис. 1). Через 5 мин после начала опыта потребление кислорода каждой особью в группе было максимальным. Оно принимается нами за исходную интенсивность дыхания рачков и приравнивается к 100%. Все дальнейшие расчеты велись от этой величины.

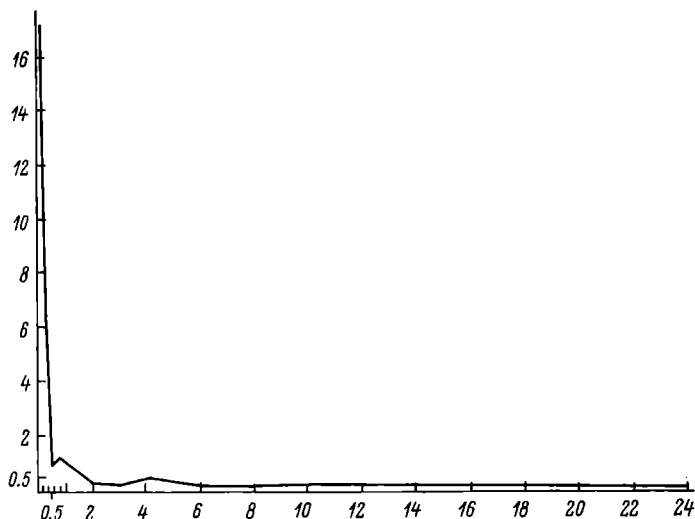


Рис. 1. Зависимость потребления кислорода *Polyphemus pediculus* от времени экспозиции опыта.

По оси ординат – потребление O_2 , $mg \cdot 10^{-3}$ на 1 рачка в 1 ч;
по оси абсцисс – время, ч.

Интенсивность дыхания рачков при дальнейшей экспозиции склянок резко падает. Спустя 15 мин после начала опыта интенсивность дыхания 1 особи составляет 38.5%, через 30 мин – 9.7%, через 1 ч – 5.8%, через 2 ч – 1.7% от исходного. При дальнейшей экспозиции потребление кислорода гамогенетическими самками в группе почти не меняется. В течение последующих часов суток величина его потребления отдельными особями в стаях колеблется от 1.4 до 0.3% от исходного (рис. 1).

В респирометрах происходит постепенное накопление продуктов жизнедеятельности рачков. В начале опыта в течение первых 5 мин почти при полном отсутствии метаболитов связи между рачками в стаях не наблюдается. Стаи как единого целого не существует. Каждый полифем в группе потребляет столько же кислорода, как и одиночный. Эффект группы отсутствует. По мере накопления в респирометрах продуктов жизнедеятельности и появления связи между рачками происходит резкое снижение интенсивности дыхания отдельных особей. Формируется стая, вступает в действие эффект группы. Через 2 ч после начала опыта скорость обмена подопытной группировки устанавливается на определенном уровне. Дальнейшее потребление кислорода рачками в респирометрах продолжается с постоянной скоростью. Именно с этого момента, с момента выхода кривой на плато, закрепляются связи между особями, всту-

пает в полную силу действие эффекта группы, создается стая, дыхание которой совершается на уровне, свойственном при существующих условиях данному виду, полу и физиологическому состоянию гидробионтов. Потребление кислорода образовавшейся стаи остается постоянным в течение всей дальнейшей экспозиции респирометров.

Длительное содержание рачков в замкнутых сосудах приводит к постепенному накоплению продуктов жизнедеятельности. Однако это не влечет за собой заметного изменения интенсивности дыхания особей в группе. Накопление метаболитов вызывает постепенную гибель рачков, входящих в данную стаю, вплоть до полного ее исчезновения. Несмотря на это, уровень дыхания группы остается неизменным. Сроки начала гибели рачков, т.е. сроки создания летальной концентрации метаболитов, зависят от пола, физиологического состояния рачков, их возраста, размера и температуры воды.

Следовательно, в закрытых респирометрах наблюдается двоякое влияние различных концентраций метаболитов — стимулирующее и ингибирующее. Первая, оптимальная, концентрация метаболитов и феромонов способствует созданию стаи. При этом резко возрастает потребление пищи отдельными ее особями, снижаются траты на движение, дыхание и, следовательно, улучшаются основные процессы обмена, роста и размножения рачков [1]. Вторая, максимальная, концентрация метаболитов и феромонов действует как ингибитор на уровне межгруппового отбора [20, 21]. Она вызывает гибель рачков в стае, замедляет процесс роста и размножения. Таким образом регулируются плотность популяции и ее генетическая разнородность.

На явление перелома интенсивности дыхания рачков в закрытых респирометрах впервые обратил внимание А.П. Щербаков [23] при работе с *Diaptomus graciloides* Lill, *Cyclops strenuus* Fisch и *Daphnia longispina* O.F. Müller. Однако причина этого явления осталась для автора неясной. Отмечает его и В.И. Кузьмичева с И.В. Кукиной у *Neomysis mirabilis* [10]. А.П. Щербаков указывает, что „период повышенной интенсивности дыхания в разных опытах имел разную длительность, а в некоторых даже совсем отсутствовал” [23, стр. 74]. Дело в том, что данный перелом в интенсивности дыхания рачков характерен только для стайных животных. Он может служить критерием стайности гидробионтов. Период повышенной интенсивности дыхания рачков в группе до перелома, выхода кривой на плато, есть период становления дыхания на уровень, присущий в данных условиях данному виду и типу особей. Это период укрепления действия эффекта группы и формирования стаи как единого целого.

Таким образом, при равном объеме воды на 1 рачка и одинаковой плотности стаи интенсивность дыхания рачков зависит от времени экспозиции опыта. При изучении дыхания стайных животных время экспозиции опыта должно превышать период повышенного обмена, но не достигать ингибирующих концентраций метаболитов. Это устанавливается в каждом конкретном случае опытным путем.

Для выяснения влияния изменений объемов воды на интенсивность дыхания стайных животных нами выполнены опыты по дыханию *Polyphe-mus pediculus* микрометодом Виклера по вышеизложенному принципу. Для этой цели неизменными оставались экспозиция опыта (3 ч) и численность стаи в каждом респирометре: 10 гамогенетических самок одного размера с латентными яйцами в яичниках. В эксперименте изменялся лишь объем сосудов, в которых содержались одинаковые стайки полифема, от 1 до 200 см³. Таким образом, объем воды на 1 рачка в опытах колебался от 0.1 до 20 см³.

Опыт показал, что минимальное потребление кислорода каждой особью в группе из 10 гамогенетических самок наблюдается лишь при определенном объеме воды, равном 2.5 см³ на 1 самку (рис. 2). В данном объеме воды создаются наиболее благоприятные условия для стаи из 10 рачков. Концентрация метаболитов и феромонов в нем достигает тех размеров, при которых проявляется действие эффекта группы и создается стая как единое целое. Объем 2.5 см³ на 1 рачка для стаи из 10 самок является оптимальным. В нем существуют связи между рачками, наблюдается некоторая согласованность действий группы. В связи с этим снижается двигательная активность и потребление кислорода каждой отдельной особью, входящей в состав стаи. При уменьшении или увеличении оптимального объема воды происходит соответствующее изменение концентрации метаболитов. При этом в обоих случаях снижается и действие эффекта группы, вызывая возрастание интенсивности дыхания каждой особи в группе.

В небольших сосудах происходит быстрое накопление продуктов жизнедеятельности рачков. Чем меньше респирометр, тем резче возрастает интенсивность дыхания особей, находящихся внутри него. Усиливается двигательная активность рачков. Связь между самками ослабевает. Стая как единое целое распадается. Рачки действуют как одиночки. Дальнейшая экспозиция приводит к быстрой гибели подопытных животных. В объеме до 1 см³ через 3 ч после начала опыта интенсивность дыхания гамогенетических самок возрастает в 3 раза (рис. 2).

При увеличении оптимального объема воды, в котором проявляется действие эффекта группы, также наблюдается повышение интенсивности дыхания каждой особи в стае. Возрастает двигательная активность рачков, но не в силу того, что подвижное животное было стеснено рамками опыта, а в результате уменьшения оптимальной концентрации метаболитов. Увеличение объема воды при одной и той же численности рачков и времени экспозиции опыта приводит к разбавлению химического фона существования данной группировки. При этом постепенно ослабевает, а затем и совсем исчезает химический канал связи между особями. Стая как единое целое постепенно распадается. Каждый рачок ведет себя как одиночка.

Максимальная интенсивность дыхания полифемов в группе из 10 рачков наблюдается в респирометрах объемом 200 см³ (рис. 2).

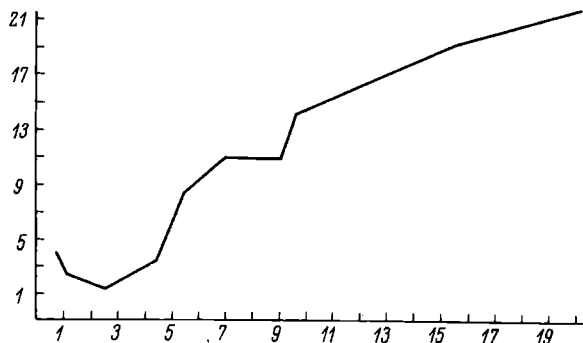


Рис. 2. Зависимость потребления кислорода *Polyphemus pediculus* от объема респирометра.

По оси ординат – потребление O_2 , мг·10⁻³ на самку в сутки; по оси абсцисс – объем воды, приходящийся на 1 гамогенетическую самку, см³.

Потребление кислорода каждой отдельной особью в стае при данном объеме сосуда превышает минимальное потребление кислорода гамогенетической самкой при действии эффекта группы в 15.9 раза (рис. 2).

Таким образом, интенсивность дыхания рачков при неизменной численности стай и времени экспозиции опыта зависит от объема респирометра, в котором содержится группа. Однако эта зависимость нелинейная и, следовательно, не может быть выражена простым коэффициентом корреляции. У стайных животных интенсивность обмена находится в параболической зависимости от объема воды, приходящегося на одну подопытную особь (рис. 2).

Для выяснения влияния плотности посадки, или численности, стай на интенсивность дыхания рачков в респирометрах нами выполнены аналогичные опыты по дыханию *P. pediculus* микрометодом Винклера. С этой целью в опыте оставались неизменными экспозиция склянок (3 ч) и объем воды, приходящийся на 1 рачка в опыте. Поскольку численность подопытных животных в респирометрах постоянно возрастала, то вместе с этим менялся и объем респирометров таким образом, чтобы в каждом опыте на 1 гамогенетическую самку одного размера с латентными яйцами в яичниках всегда приходилось 5 см³ воды. Эксперименты показали, что интенсивность дыхания рачков при равном объеме воды на 1 рачка и экспозиции опыта постепенно снижается вместе с увеличением численности стай. Особенно резко падает интенсивность дыхания самок в группе из 8–10 особей (рис. 3). Потребление кислорода каждой гамогенетической самкой в стае из 8 особей снижается на 68–69% по

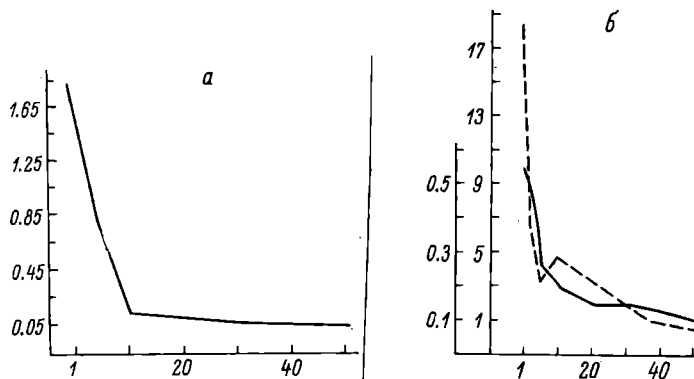


Рис. 3. Зависимость потребления кислорода *Polyphemus pediculus* от плотности посадки рачков в респиromетры.

а – при постоянном объеме воды (5 см^3) на 1 самку в стае. По оси ординат – потребление O_2 1 самкой, мг за 1 ч^{-1} ; по оси абсцисс – количество рачков в 1 респиromетре, экз.

б – при уменьшающемся объеме воды на 1 самку в стае. По оси ординат: слева – потребление O_2 , мг на 1 гамогенетическую самку за 1 ч^{-1} , справа – объем воды, приходящийся на 1 гамогенетическую самку, см^3 ; по оси абсцисс – количество рачков в респиromетре, экз.

сравнению с одиночкой (рис. 3). При дальнейшем увеличении плотности стаи до 20, т.е. в 2,3 раза, интенсивность дыхания отдельных особей в стае снижается всего лишь на 10%. Последующее уплотнение стаи в 5–6 раз не вызывает сколько-нибудь заметного изменения интенсивности дыхания составляющих ее особей. Потребление кислорода каждой гамогенетической самкой в стае до 50 самок остается на уровне, близком к дыханию таковой в группе из 8–10 рачков (рис. 3). С момента выхода кривой интенсивности дыхания отдельных особей в стае на плато устанавливается максимальное действие эффекта группы на той величине, которая свойственна для данного вида, пола и состояния животных. Так, для *P. pediculus* характерно существование небольшими группировками внутри большой стаи без доминирования. 10 рачков – оптимальная плотность жизненных группировок полифема. Дальнейшее увеличение плотности стаи приводит к разделению стаи на ряд групп, функционирующих внутри большого объединения.

Из этого опыта видно, что дыхание стайных животных зависит не только от наличия и величины химической сигнализации. Численность стаи при прочих равных условиях – немаловажный, а возможно, и один из основных факторов при изучении интенсивности дыхания стайных животных в респиromетрах. Концентрация метабо-

литов и феромонов – лишь фон, на котором проявляется действие эрительных и вибрационных факторов, способствующих созданию эффекта группы, управляющего всеми процессами жизнедеятельности как отдельных организмов в популяции, так и всего биоценоза в целом.

Опытами Е.В. Павловой [13, 14, 16], как упоминалось выше, установлена положительная прямолинейная связь между величинами дыхания и объемом воды, приходящимся на единицу веса и 1 особь. Нами были повторены опыты по методике Е.В. Павловой с *R. rediculus* [13]. С этой целью в одинаковые респирометры объемом 20 см³ помещалось различное число рачков. Численность подопытных стай в респирометрах колебалась от 1 до 50 гамогенетических самок одного размера с латентными яйцами в яичниках. В связи о том, что плотность стай росла, а объем респирометра не менялся, постепенно уменьшался объем воды, приходящийся на 1 самку в склянке, от 18.5 до 0.3 см³. Экспозиция всех респирометров с животными и контрольных без них была одинаковой и постоянной – 3 ч.

При данных условиях опыта за одно и то же время в сосудах одного объема, но с разной численностью стай создается различная концентрация метаболитов и феромонов. Потребление кислорода особями в респирометрах снижается до известного предела вместе с увеличением плотности стай и уменьшением объема воды на 1 особь (рис. 3). Резкое снижение интенсивности дыхания отдельных рачков наблюдается в группе из 5 самок. При сокращении объема воды на 1 рачка в 4 раза и уплотнении стай в 5 раз потребление кислорода особями в ней составляет всего 56.8% по сравнению с дыханием одиночки (см. таблицу).

При последующем уплотнении стай и, следовательно, дальнейшем сокращении объема воды на 1 самку обмен у отдельных особей в стае снижается уже менее интенсивно. В стаях из 10–50 самок потребление кислорода 1 рачком уменьшается на 11–32% по сравнению с дыханием особи в группе из 5 полифемов, тогда как объем воды, приходящийся на 1 самку, сокращается в 1.4–11.5 раза, а плотность стай возрастает в 2–10 раз. По сравнению с дыханием одиночки интенсивность обмена самки в этих случаях сокращается на 55–78% при уменьшении объема воды на 1 особь в 6–46 раз и уплотнении стай в 10–50 раз.

Если полученные данные подвергнуть соответствующей математической обработке, то получим вывод, к которому пришла Е.В. Павлова в работе с 16 видами средиземноморских животных [13] о прямой положительной связи между объемом воды и интенсивностью дыхания гидробионтов. Однако обратим внимание на данные предыдущего опыта (рис. 3, а). Здесь, как и в опытах по методу Е.В. Павловой [13], происходит постепенное уплотнение стай полифема при постоянном и одинаковом времени экспозиции всех респирометров. Условия же существования стай в респирометрах 2 опытов диаметрально противоположны. В опытах по методу

Изменение скорости обмена гамогенетических самок при увеличении плотности стаи

Количество самок	V , см ³ ·экз. ⁻¹	R_n , мг O ₂ ·экз. ⁻¹ в сутки	$\frac{R_n}{R_1} \cdot 100\%$
1	18.5	0.44	100
2	14.7	0.37	84
3	6.6	0.43	100
5	4.6	0.25	56.8
10	3.1	0.20	45.5
20	3.1	0.15	34.1
30	1.8	0.14	31.8
50	0.4	0.11	25.0

Примечание. R_n – скорость обмена 1 самки в стае, R_1 – скорость обмена одиночной самки, V – объем воды на 1 самку.

Е.В. Павловой [13] объем сосудов остается постоянным, поэтому постепенно уменьшается количество воды, приходящееся на 1 самку, и в связи с этим постоянно увеличивается концентрация метаболитов в респирометрах. В сравниваемом эксперименте вместе с уплотнением стаи увеличивается объем респирометра так, что на 1 самку всегда приходится постоянный объем воды. Соотношение между объемом воды и количеством животных в опыте остается постоянным, поэтому концентрация метаболитов и феромонов теоретически одинакова во всех респирометрах, несмотря на разницу в плотности стай. Тем не менее, несмотря на столь существенные различия в условиях опыта, интенсивность дыхания отдельных особей в стаях разной плотности изменяется одинаково в обоих экспериментах (рис. 3, 6).

Следовательно, не может быть выведена прямолинейная положительная корреляция между интенсивностью дыхания и объемом воды, приходящимся на 1 особь. Это действие неоднозначно и вряд ли подчиняется простой математической зависимости. Для стайных животных есть более существенные факторы. Всеми жизненными процессами популяции и входящих в нее особей управляет эффект группы. Его проявление зависит от наличия определенного химического фона. Однако эффект группы не может быть сведен только к действию химического сигнала, изменяющегося в зависимости от числа рачков, объема воды и времени экспозиции опыта. Сила действия эффекта группы, его величина и направление определяются целым комплексом факторов. Групповой эффект имеет свои законы, свои определяющие моменты. Его действие нельзя сбрасывать со счетов при любом эксперименте со стайными животными. Это, по-видимому, основной определяющий момент любого опыта. Групповой эффект не „артефакт“ и тем более не результат „порч-

ной методики измерения", как утверждает Г.Г. Винберг [4]. Данное явление, хорошо изученное для наземных и установленное для водных животных, к сожалению, еще не принимается во внимание некоторыми авторами, изучающими обмен водных организмов. Тем не менее, как достаточно убедительно показал С.С. Шварц [20, 21], групповой эффект есть, существует и – это общий закон любой стайной популяции, распространяющийся и на водных животных. В зависимости от его наличия, величины и силы действующих факторов меняются многие стороны жизнедеятельности как отдельных организмов, так и популяции в целом. Метаболическая регуляция и воздействие феромонов, по мнению С.С. Шварца [21, стр. 118], определяют „высшую степень гармонии и экологической целесообразности в развитии популяции". Групповой эффект в этом смысле является одним из основных факторов эволюции. Ему принадлежит будущее внимание экологов, этологов, физиологов и других биологов, занимающихся изучением экологии и эволюции животного мира.

При определении дыхания планктонных животных, по-видимому, нельзя рассматривать их только с точки зрения размера, так как „микроскопические малые и полумикроскопические" животные, к которым Г.Г. Винберг [4, стр. 66] относит весь зоопланктон, прежде всего – живые организмы. Они подчиняются зоологическим законам, как и более высокоорганизованные особи. Планктонные ракообразные в большинстве случаев стайные, очень подвижные животные. Вряд ли их стандартный обмен можно приравнять к общему, как это делает Г.Г. Винберг в своих скрупулезно точных и продуманных уравнениях. Обмен ракообразных резко меняется в зависимости от изменений многих биотических и абиотических факторов. В этом не раз убеждался Г.Г. Винберг при работе со шитнем, а также и его многочисленные ученики [4]. Как правильно замечает Е.В. Павлова [16], величина общего обмена ряда планктонных гидробионтов не определяется одним стандартным обменом. У таких рачков, как *P. pediculus*, величина активного обмена колеблется от 30 до 76% общего обмена в зависимости от пола, физиологического состояния особей и ряда факторов окружающей среды. Можно с уверенностью сказать, что у всех подвижных и стайных планктонных ракообразных активный обмен в большинстве случаев является определяющей величиной общего обмена.

При изучении интенсивности дыхания *Neomysis mirabilis* В.И. Кузьмичева и И.В. Кукина [10] применяли 2 варианта опытов.

В первой схеме они сажали разное число рачков в сосуды разного объема на одно и то же время. Поскольку одновременно увеличивалась плотность стаи и объем респирометра, то на каждую мизиду в опыте всегда приходился одинаковый объем воды. Полученные данные были подвергнуты соответствующей математической обработке. Они позволили авторам сделать вывод об отсутствии достоверных различий величин обмена у мизид из стай разной плотности при равных условиях существования. На наш взгляд, эти опыты доказывают только то, что *N. mirabilis* – один из наиболее яр-

ких представителей стайного образа жизни. Здесь налицо неоспоримый факт действия эффекта группы.

При равном объеме воды на 1 рачка и равном времени экспозиции во всех респирометрах создается равная концентрация метаболитов. Величина и плотность стаи в опытах были достаточными для проявления эффекта группы в той степени, которая характерна для данного вида мизид. Подобные опыты с *Polyphemus pediculus* показали, что величина группового эффекта строго определена не только для каждого вида, но типа, пола и состояния рачков (рис. 3). Она генетически обусловлена и проявляется при взаимодействии определенных факторов. Величина эффекта группы строго постоянна. Достигнув своего полного выражения, в данных условиях она уже не меняется ни от каких факторов, за исключением экстремальных. Выход кривой интенсивности дыхания отдельных рачков в стаях на плато означает начало действия эффекта группы в полную силу на величине, присущей данному виду. Это явление наблюдается во всех стаях *Neomysis mirabilis* численностью от 2 до 140 экз. Для них, как и для *Polyphemus pediculus*, характерно существование в виде небольших групп, функционирующих в пределах большого скопления. Величина действия эффекта группы, а следовательно, и величина интенсивности дыхания в стаях любой численности определяется созданием небольших группировок и уровнем обмена внутри них. В силу этого даже значительное увеличение плотности стаи не влечет за собой заметного изменения интенсивности обмена входящих в нее особей.

При втором варианте В.И. Кузьмичева и И.В. Кукина [10] провели также эксперимент, при котором в респирометры одного объема сажали разное число рачков. Время экспозиции склянок колебалось в зависимости от численности стай в них. Больше число рачков содержалось в респирометрах меньше времени, а менее плотные стаи выдерживались в них дольше. Однако, как указывают авторы, во всех случаях время экспозиции респирометров было больше времени стабилизации обмена. Полученные данные позволили авторам сделать вывод об отсутствии „положительной связи между величинами дыхания мизид и объемом воды, приходящимся на одну особь” [10, стр. 902]. Возможно, с математической точки зрения авторы и правы. Однако они недоучли явления эффекта группы.

Как уже было показано на примере *P. pediculus*, для стайных животных после установления группового эффекта, т.е. после стабилизации обмена на величине, свойственной данному виду при данных условиях, интенсивность дыхания рачков в стае не меняется (рис. 3). Во всех респирометрах с мизидами по времени и численности стай прошла стабилизация обмена. Другими словами, вступил в полную силу действия эффект группы, а потому кривая интенсивности дыхания отдельных мизид в группе и вышла на плато. Эта величина генетически обусловлена для данного вида и типа особей и остается в данных условиях таковой вплоть до гибели рачков и полного исчезновения стаи.

Существует и третья модификация опытов по изучению интенсивности дыхания ракообразных, которую предложила Е.В. Павлова [16]. В ее опытах с 3 видами черноморских копепод одинаковое количество рачков одного вида содержалось в респирометрах разного объема различное время. В небольших сосудах копеподы выдерживались в 3–5 раз меньше времени, чем в крупных. Очевидно, Е.В. Павлова предполагала создать одинаковые условия существования равных стай. В таком случае неправомерен ее вывод об отрицательном влиянии метаболитов на дыхание копепод в сосудах разного объема. В больших респирометрах за длительный срок создается та же концентрация метаболитов, что и в малых за короткий. Однако в опытах Е.В. Павловой объем воды на 1 особь и время ее пребывания в респирометре изменялись непропорционально друг другу. Кроме того, автором недоучитывались особенности биологии подопытных объектов. В больших сосудах стайные животные дольше ведут себя как одиночные. Им требуется значительно больше времени для создания соответствующего химического фона и формирования стаи. В силу этого зачастую и происходит завышение результатов интенсивности дыхания стайных животных в больших объемах воды.

Для того чтобы получить достоверные и сопоставимые результаты по скорости обмена гидробионтов, необходимо прежде всего выявить у них наличие группового эффекта. Другими словами, прежде чем приступить к любому эксперименту с водными животными, необходимо установить их способность к стайному образу жизни. Это достигается путем постановки опытов по питанию с применением радиоуглеродного метода [1] либо, что значительно более доступно, проведением небольшого эксперимента по дыханию животных, позволяющего установить перелом в интенсивности скорости обмена особей в стаях (рис. 1).

Для стайных животных надо определить оптимальную плотность групп в тех респирометрах, с которыми в дальнейшем автор будет работать. С этой целью в одинаковые сосуды сажаются разное число рачков на одно и то же время. Точка выхода кривой интенсивности дыхания отдельных особей в стаях на плато, соответствующая определенной численности животных в респирометре, и есть оптимальная группировка данного вида в данном объеме воды.

При работе со стайными животными необходимо также установить время экспозиции опыта (рис. 1). Это начало любого эксперимента и им нельзя пренебрегать, как это делает Е.В. Павлова, назначая произвольно время экспозиции склянок. В противном случае, как и предполагает автор [16], происходит завышение результатов. Полученные данные не могут быть сопоставимы, поскольку не установлено время стабилизации обмена. При любом эксперименте прежде всего надо определить наличие или отсутствие перелома в интенсивности дыхания подопытных животных, после чего установить время экспозиции опыта, которое всегда должно превышать период повышенного дыхания. В то же время оно не должно быть и слишком длительным для данной группировки особей. В против-

ном случае максимальная концентрация метаболитов вызовет гибель подопытных рачков в респирометрах, что приведет к соответствующим изменениям в расчетах потребления кислорода. Другими словами, в эксперименте со стайными животными, прежде чем приступать к математической обработке данных, надо учесть явление группового эффекта, особенности его проявления для данного вида и типа особей. Необходимо в любых случаях строго соблюдать условия и логику опыта. В работе со стайными животными изменяться должна только та величина, влияние которой необходимо выяснить, все остальные должны оставаться постоянными и равными. Только в этом случае можно получить данные, которые могут быть использованы для оценки интенсивности дыхания и связанных с ним таких расчетов, как балансовые, продукционные, коэффициент K_2 и некоторые другие.

Л и т е р а т у р а

1. Б у т о р и н а Л.Г. Некоторые особенности поведения *Polyphemus pediculus*. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 19-22.
2. Б у т о р и н а Л.Г. К характеристике стайного поведения *Polyphemus pediculus*. Групповое поведение животных. - Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных АН СССР, М., 1976, с. 33-35.
3. Б у т о р и н а Л.Г., С о р о к и н Ю.И. Некоторые особенности питания *Polyphemus pediculus*. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 7, с. 41-46.
4. В и н б е р г Г.Г. Зависимость энергетического обмена от массы тела у водных пойкилотермных животных. - Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 56-70.
5. Г р и г о р ь е в а М.Б. Влияние стайности на газообмен. - В кн.: Поведение и рецепция рыб. М., 1967, с. 37-41.
6. З е л и к м а н Э.А. Структура скоплений и распределение неретических мизид. - Всесоюз. совещ. по макропланктону морей и океанов. М., 1973, с. 22-24.
7. З е л и к м а н Э.А. Структура придонных скоплений неретических мизид в эксперименте. - В кн.: Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М., 1975, с. 39-41.
8. З у б ч е н к о И.А. Биосорбция у водных животных. - Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 4, с. 60-67.
9. К о н с т а н т и н о в А.С. Групповой эффект в дыхании личинок *Chironomus dorsalis*. - Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 5, с. 101-104.
10. К у з ь м и ч е в а В.И., К у к и н а И.В. Об интенсивности дыхания мизид при разной плотности их посадки в респирометры. - Океанология, 1974, т. 14, вып. 5, с. 898-903.

11. М а л ю к и н а Г.А. Некоторые вопросы физиологии стайного поведения рыб. – Тр. ВНИРО, 1966, т. 60, с. 201–214.
12. М у с а е в а Э.И., В и т е к З. Дыхание планктонных животных экваториальной части Тихого океана. – В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М., 1975, с. 358–364.
13. П а в л о в а Е.В. Потребление кислорода некоторыми планктонными организмами Средиземного моря. – В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае-июне 1968 г. Киев, 1970, с. 86–100.
14. П а в л о в а Е.В. Влияние подвижности на интенсивность дыхания у морских планктонных беспозвоночных. – Матер. I Всесоюз. симп. по поведению водн. беспозвоночных. Борок, 1972, с. 100–109.
15. П а в л о в а Е.В. Двигательная активность морских планктонных животных в лабораторных условиях. – Матер. II Всесоюз. симп. по поведению водн. беспозвоночных. Борок, 1975, с. 65–67.
16. П а в л о в а Е.В. Интенсивность потребления кислорода у некоторых копепоид при увеличении объема респирометра. – В кн.: Биология моря. Киев, 1977, вып. 42, с. 86–94.
17. П о м а з о в с к а я И.В. О потреблении кислорода некоторыми ракообразными озер Карелии. – Учен. зап. Карельского пед. ин-та, 1958, т. 7, с. 93–95.
18. Р ы ж о в Л.П. Интенсивность газообмена у икры личинок и мальков севанской форели при групповом и одиночном содержании. – Вопр. ихтиол., 1968, т. 8, вып. 1 (48), с. 116–126.
19. Х а й л о в К.М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.
20. Ш в а р ц С.С. Эволюционная экология животных. – Тр. Ин-та экологии растений и животных АН СССР. Свердловск, 1969, вып. 65. 198 с.
21. Ш в а р ц С.С., П я с т о л о в а О.А., Д о б р и н с к а я Л.А., Р у н к о в а Г.Г. Эффект группы в популяции водных животных и химическая экология. М., 1976. 151 с.
22. Ш т е ф а н М. Физиологический анализ взаимосвязи между газообменом и стайным поведением у некоторых морских и пресноводных рыб. – Зоол. журн., 1958, т. 37, вып. 2, с. 222–229.
23. Щ е р б а к о в А.П. О поглощении O_2 некоторыми планктонными ракообразными. – Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1935, вып. 19, с. 67–88.
24. C l u t f e r R.J. The microdistribution and social behavior of some pelagic Mysic. – J. Experim. Marine Biol. Ecol., 1969, vol. 3, N 2, p. 125–155.

25. M a u c h l i n e J. Seasonal occurrence of mysids Crustacea and evidence of social behavior. - J. Marine Biol. Assoc. U.K., 1971, vol. 51, N 4, p. 809-825.
26. Z e i s e F.R. Effects of population densiticson Zooplankton respiration rates. - Limnol. a. Oceanogr., 1963, vol. 8, N 1, p. 110-115.
27. Z e l i c k m a n E.A. Group Orientation in Neomysic .mirabilis (Mysidacea: Crustacea). - J. Marine Biol., 1974, vol. 24, N 3, p. 251-258.

РОСТ, РАЗМНОЖЕНИЕ И ПРОДУКЦИЯ
НЕКОТОРЫХ CLADOCERA
САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В мае-августе 1974 г. в нижнем бьефе Куйбышевского гидроузла (верховье Саратовского водохранилища) изучали рост и размножение наиболее многочисленного вида среди кладоцер этого района — *Daphnia longispina* O.F. Müller.

В мае-сентябре 1975 г. объектами исследований помимо *D. longispina* служили *D. cucullata* Sars, *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *B. longispina* Leydig, *B. coregoni* Baird. Эти виды вместе составляли в среднем за вегетационный период 1975 г. 16%, а в июне-июле 27-40% общей биомассы зоопланктона. В июле 1975 г. вблизи устья р. Сок в 80 км от основного участка работ параллельно проводили наблюдения за *D. longispina*.

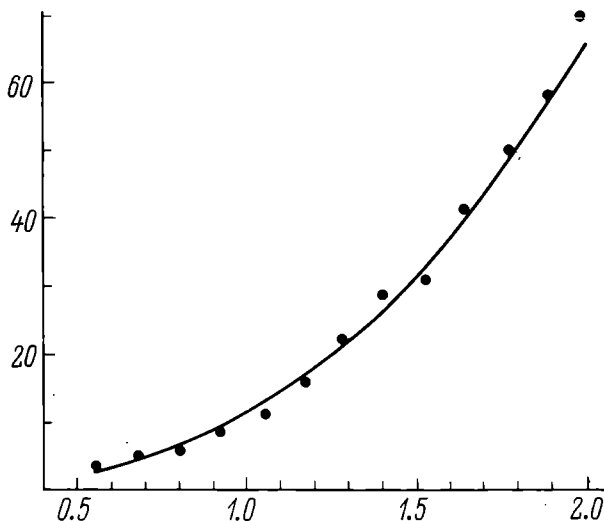
Работа выполнялась в водоеме, где рачки содержались в специальных стеклянных садках [2], подвешенных на глубину 1 м к крестовине, закрепленной на расстоянии 20-30 м от берега.

Серии наблюдений начинались с рассаживания новорожденной молодежи по одному или несколько экземпляров в садок. Ежедневно или через день рачков измеряли, определяли сроки наступления половой зрелости, время первого помета, продолжительность эмбрионального развития, подсчитывали частоту пометов и количество новорожденной молодежи. В районах исследований изучали структуру и динамику численности природных популяций.¹

Для получения весовой характеристики *D. longispina* производили по методу С.Н. Уломского [9] взвешивание живых рачков всех размерных групп от 0.5 до 2.0 мм с интервалом в 0.1 мм. Математическая обработка² полученных данных позволила составить

¹ Зоопланктон еженедельно облавливали сетью Джудая (газ № 64) малой моделью тотально от дна до поверхности.

² Математическая обработка выполнена на ЭВМ в ИБВВ АН СССР.



Зависимость веса от длины тела у *Daphnia longispina* в Саратовском водохранилище.

По оси ординат – вес, мг·10⁻²; по оси абсцисс – длина тела, мм.

уравнение зависимости веса тела от длины: $W = 0.116L^{2.48}$, где W – вес животных, мг, L – длина, мм. Эмпирические данные по соотношению длины и веса тела в большинстве случаев совпадают с теоретической кривой (см. рисунок), что позволяет определять вес живых организмов по длине их тела для интервала весов 0.03–0.80 мг. Вес босмин и *Ch. sphaericus* рассчитан по уравнениям [5, 11] с использованием данных длины тела этих рачков в Саратовском водохранилище.

Р о с т. Одним из основных показателей, характеризующих эту величину, считается удельная скорость роста [3, 7], вычисленная по формуле И.И. Шмальгаузена [10]:

$$C_L = \frac{\lg L_2 - \lg L_1}{(t_2 - t_1) 0.4343}.$$

Расчеты показали, что удельная скорость роста меняется в течение индивидуальной жизни и значительно колеблется по сезонам (табл. 1) Высокие ее значения характерны лишь для первых дней жизни. После наступления половой зрелости или после первого помета C_L постепенно уменьшается. Сезонные изменения удельной скорости роста хорошо прослеживались у *D. longispina*, обитавшей в водое-

Т а б л и ц а 1

Показатели средней удельной скорости роста
ювенильных (juv) и половозрелых
(ad) клadoцep в 1975 г.

Вид	Стадии зрелост- сти	Май (11.4- 16.0°)	Июнь (16.0- 19.2°)	Июль (18.5- 21°)	Август (17.8- 21.6°)	Сен- тябрь (17.2- 17.6°)
<i>Daphnia longispina</i>	juv	0.111	0.086	0.084	0.093	0.076
	ad	0.022	0.017	0.019	0.018	-
<i>D. cucullata</i>	juv	-	0.086	0.097	-	-
	ad	-	0.016	0.023	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	juv	0.072	0.072	0.072	-	-
	ad	0.017	0.017	0.017	-	-
<i>B. longispina</i>	juv	-	-	-	0.103	-
	ad	-	-	-	0.017	-
<i>B. coregoni</i>	juv	-	-	0.052	0.052	0.052
	ad	-	-	0.013	0.013	0.013
<i>Chydorus sphaericus</i>	juv	-	-	0.063	0.062	0.067
	ad	-	-	0.011	0.013	0.024

ме в течение всего периода наблюдений. Максимальные показатели C_L были в мае, когда температура воды в водоеме колебалась от 11 до 15°, и заметно уменьшались к сентябрю. У большинства других видов клadoцep, находящихся в планктоне в течение 1-3 месяцев, C_L оставалась практически неизменной.

Среди изученных 6 видов ветвистоусых наиболее высокая удельная скорость была у *D. longispina*, самая низкая - у *B. coregoni*.

Р а з м н о ж е н и е. Основными показателями интенсивности размножения служили сроки наступления половой зрелости рачков и их первого помета, частота пометов, плодовитость (среднее количество молоди в одном помете у экспериментальных животных или число эмбрионов в выводковой камере у размножающихся самок популяции), длительность эмбрионального развития.

У большинства видов максимальная плодовитость самок характерна для периода их массового появления в водоеме и значительно снижается в последующие месяцы. Особенно резкое уменьшение плодовитости (11 особей в конце мая-начале июня, 2-3 - в августе-сентябре) наблюдалось у *D. longispina* в 1975 г. (табл. 2). Плодовитость других видов колебалась в меньших пределах, а у *Ch. sphaericus* была постоянна.

Частота пометов зависит от продолжительности эмбрионального развития. Раньше всех достигает половой зрелости *Ch. sphaericus*, первый помет которого отмечен в возрасте 4-5 суток. Про-

Т а б л и ц а 2

Экспериментальные данные по размножению *Cladocera*

Вид	Средняя плодовитость самок					Время первого помета					Количество пометов за 15 суток				
	Y	YI	YII	YIII	IX	Y	YI	YII	YIII	IX	Y	YI	YII	YIII	IX
<i>Daphnia longispina</i> : 1974 г.	11.1	7.0	3.0	2.9	-	-	7-8	13	-	-	-	5.0	3.7	3.7	-
1975 г.	-	10.8	3.1	2.2	3.0	10-11	8-9	9-11	9	-	5.0	5.0	4.0	4.8	4.0
<i>D. cucullata</i>	-	4.6	2.6	-	-	-	9	8	-	-	-	1.8	2.8	-	-
<i>Bosmina longirostris</i>	4.6	2.4	2.0	2.3	-	8	5-6	-	6	-	3	4	-	6	-
<i>B. longispina</i>	-	-	-	3.5	2.5	-	-	-	5-6	6-7	-	-	-	5	6
<i>B. coregoni</i>	-	-	4.0	2.8	3.8	-	-	6	-	7	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	-	-	2	2	2	-	-	4-5	4-5	-	-	-	6	7	7

П р и м е ч а н и е. Для всех видов, кроме *D. longispina*, данные за 1975 г.

Т а б л и ц а 3

Среднесуточные величины продукции (P, мг/м³), биомассы (B, мг/м³) и P/B -коэффициентов клadoцеров в 1975 г.

Вид	Май			Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B	P	B	P/B
<i>Daphnia longispina</i>	9.51	55.82	0.17	166.68	750.98	0.22	82.53	579.44	0.14	18.91	143.99	0.13	2.66	13.40	0.19
<i>D. cucullata</i>	0.32	2.85	0.11	2.86	22.52	0.13	0.06	0.70	0.08	0.15	2.92	0.05	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.05	0.58	0.09	0.08	0.84	0.09	0.55	5.89	0.09	2.21	11.44	0.19	0.31	2.68	0.12
<i>Bosmina longirostris</i>	1.66	9.58	0.17	0.91	5.67	0.16	-	-	-	0.02	0.14	0.14	0.02	0.14	0.14
<i>B. coregoni</i>	0.01	0.37	0.03	0.08	0.83	0.09	0.02	0.40	0.05	0.09	1.09	0.08	0.09	1.85	0.05
<i>B. longispina</i>	-	-	-	0.09	1.10	0.08	-	-	-	0.02	0.42	0.05	-	-	-

должительность эмбрионального развития у этого рачка обычно не превышала 2 суток. *D. longispina* и *D. cucullata* становятся половозрелыми лишь на 5-8-е сутки, а их первый помет появляется на 8-11-е сутки. В июле 1974 г. *D. longispina* достигла половой зрелости в еще более поздние сроки.

Частота пометов большинства видов мало изменялась по сезонам, лишь у *B. longirostris* вместе с уменьшением плодовитости от весны к осени возрастало количество пометов.

П р о д у к ц и я. Экспериментальные данные по росту и размножению в природных условиях, а также анализ популяций по размерному и возрастному составу позволили подойти к определению продукции исследуемых видов. Размерный состав популяции определялся на основе измерений 100-200 экз. в каждой пробе, возрастной состав с помощью шкалы соотношения размера и возраста, полученной в полевом эксперименте.

В мае в популяциях большинства клadoцер преобладали половозрелые особи старшего возраста, и только у *D. longispina* 45-80% численности приходилось на молодь в возрасте 3-4 суток. С июня-июля наблюдалось омоложение популяций рачков за счет их интенсивного размножения. У *D. longispina* молодые особи (до 3-4 суток) доминировали в течение всего периода наблюдений. В июне они составляли 48-88%, в июле 56-79, в августе 53-64, в сентябре 61-86% всей численности. То же самое отмечено у *B. longirostris* и *Ch. sphaericus*. У других клadoцер преобладание молоди раннего возраста совпадало с периодами их массового размножения.

Биомасса (B), продукция (P) и P/B -коэффициенты для 6 видов клadoцер были рассчитаны за период с 13 мая по 12 сентября 1975 г. В основу расчетов положен метод П.Г. Петровича с соавторами [8] с поправками Г.Г. Винберга и др. [1], детализованный Л.И. Лебедевой [6], согласно которому продукция популяции вида представляет собой сумму продукции отдельных стадий его развития. Продукция каждой стадии за единицу времени равна произведению скорости прироста веса особей данной стадии на численность этой стадии в водоеме. Общая продукция популяции - сумма продукции за счет роста и за счет размножения. Последняя рассчитывалась на основании данных по частоте пометов, плодовитости и численности самок в популяции.

Расчеты показали, что большая часть продукции (60-90%) у *D. longispina*, *D. cucullata* и *Ch. sphaericus* образуется за счет роста. У босмин, напротив, значительную часть (55-95%) составляет продукция за счет размножения.

Показатели средней суточной биомассы, продукции и P/B -коэффициентов колеблются в широких пределах (табл. 3). Большую часть суточной продукции с максимумом в июне давала *D. longispina*.

Роль других клadoцер в продуцировании органического вещества ничтожно мала, хотя продукция некоторых из них, в частности *Ch.*

Т а б л и ц а 4

Продукция ветвистоусых раков в 1975 г., г/м³

Вид	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Май-сентябрь	P/B
<i>Daphnia longispina</i>	0.180	5.000	2.560	0.590	0.030	8.360	22.6
<i>D. cucullata</i>	0.006	0.085	0.002	0.005	—	0.098	9.8
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.001	0.002	0.016	0.068	0.003	0.090	17.6
<i>Bosmina longirostris</i>	0.032	0.030	—	0.001	0.001	0.064	15.9
<i>B. coregoni</i>	—	0.002	0.001	0.003	0.001	0.007	7.4
<i>B. longispina</i>	—	0.003	—	0.001	—	0.004	4.9
Все виды:	0.219	5.122	2.579	0.668	0.035	8,623	22.1

sphaericus и *B. longirostris*, в отдельные периоды может значительно повышаться.

Наиболее высокие P/B -коэффициенты, несмотря на сезонные их колебания (0.13-0.22), также характерны для *D. longispina*. Чрезвычайно низкий темп воспроизводства отмечен у *B. coregoni* и *B. longispina*. Остальные виды по скорости воспроизводства занимают промежуточное положение.

Суточная продукция, биомасса и P/B -коэффициенты, рассчитанные с интервалом в 5-8 дней, позволили определить продукцию за месяц и за весь период наблюдений (табл. 4). Общая продукция всех клadoцeр в 1975 г. составила 8,6 г/м³, из которых 96% приходилось на долю *D. longispina*. В связи с этим средний P/B -коэффициент, вычисленный для 6 видов ветвистоусых рачков, оказался близким к соответствующему показателю *D. longispina*.

Продукция *D. longispina* в 1975 г. была примерно в 2.5 раза больше, чем в Учинском водохранилище [6], и в 2 раза меньше, чем в маловодные годы в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища [4].

В 1974 г. продукция *D. longispina* была в 8 раз меньше, а скорость воспроизводства в 2 раза ниже, чем в 1975 г., что свидетельствует о менее благоприятных для развития рачков условиях.

Учитывая, что видовой состав планктона, численность *D. longispina* и интенсивность ее роста в июле вблизи устья р. Сок были примерно такими же, как в нижнем бьефе, и допуская, что это сходство характерно и для других сезонов, мы попытались рассчитать продукцию клadoцeр верхнего участка Саратовского водохранилища (площадь 83 км²) от Куйбышевского гидроузла до устья

р. Сок. При средней глубине этого района 10 м примерная величина общей продукции 6 видов кладоцер за весь период исследований в 1975 г. составила 7 тыс. т.

Таким образом, в верхней части Саратовского водохранилища основную роль в продуцировании органического вещества среди кладоцер играет *D. longispina*, воспроизводительные способности которой в значительной степени определяются средой обитания.

Л и т е р а т у р а

1. Винберг Г.Г., Печень Г.А., Шушкина Э.А. Продукция планктонных ракообразных в трех озерах разного типа. - Зоол. журн., 1965, т. 44, вып. 5, с. 676-687.
2. Воскресенский К.А., Лебедева Л.И. Изучение популяций кладоцер методом полуизоляции в водоеме. - Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 4, с. 518-524.
3. Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972. 142 с.
4. Зиганшина Р.К., Софронова Е.М. Продукция некоторых массовых ракообразных Куйбышевского водохранилища в районе Свияжского залива. - Биол. науки, 1973, № 12, с. 7-11.
5. Константинова Н.С. О темпе роста ветвистоусых рачков и определение их продукции. - Вопр. ихтиол., 1961, т. 1, вып. 2 (19), с. 363-367.
6. Лебедева Л.И. Рост, размножение и продукция кладоцер водохранилищ. - Автореф. канд. дис., М., 1968. 15 с.
7. Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы. Минск, 1968. 245 с.
8. Петрович П.Г., Печень Г.А., Шушкина Э.А. Расчет продукции зоопланктона. - ДАН СССР, 1961, т. 139, № 5, с. 1235-1238.
9. Уломский С.Н. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. - Тр. проблемных и тематических совещаний. Проблемы гидробиологии внутренних вод. М., 1951, вып. 1, с. 121-130.
10. Шмальгаузен И.И. Определение основных понятий и методики исследований роста. - В кн.: Рост животных. М.-Л., 1935, с. 8-60.
11. Шербаков А.П. Соотношение размеров и весов у пресноводных планктонных ракообразных. - ДАН СССР, 1952, т. 84, № 1, с. 153-156.

МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ
BUNOPS SERRICAUDATA (DADAY, 1888)
(CLADOCERA, MACROTHRICIDAE)

Bunops serricaudata (Daday) - типичный обитатель заросших прибрежных озер и мелких водоемов. Несмотря на обширный ареал обитания этого рачка, распространяющийся почти на всю Голарктику [15, 26], встречается он довольно редко. В Рыбинском водохранилище этот вид ранее не отмечался [2], а в целом для бассейна р. Волги указывался лишь однажды [15]. Литературные данные о биологии рачка скудны, а систематическое положение видов рода *Bunops* весьма противоречиво. Целью настоящей работы было выяснение некоторых сторон его биологии и уточнение видового диагноза.

Рачки регулярно выводились в лаборатории из эфиппиев, собиравшихся на обсыхающем мелководье Рыбинского водохранилища в 1976-1978 гг. При изучении механизма питания использовались суспензии кармина и детрита, культуры водорослей, флюоресцирующие жидкости. Детальное изучение функционирования конечностей проводилось путем визуального наблюдения за живыми рачками под микроскопом, а также анализа кинокадров, снятых методом ускоренной микрокиносъемки. Предпочтение субстратов рачками изучалось с помощью простейших установок: несколько модифицированных „двориков” Н.С. Гаевской [3] и микроаквариумов со стеклянными капиллярами различного диаметра, которые предварительно выдерживались в сенном настое, где на их поверхности образовывался слой микрообрастаний. Детали строения панциря и конечностей фотографировались и зарисовывались с помощью рисовального аппарата.

Характерная особенность *B. serricaudata* - нерегулярность появления в водоеме. Высокая численность, наблюдающаяся в отдельные годы, чередуется с полным его исчезновением из водоема на длительный период [19-21]. Иногда фаза покоя может длиться несколько лет. Причина такой необычности биологии кроется в особых условиях, необходимых для развития покоящихся яиц.

Первое описание эфиппиума этого рачка принадлежит Дейдару [20]. Среди ила и растительных остатков, собранных на защищенном побережье Рыбинского водохранилища в окрестностях пос. Борок осенью 1976 г., было обнаружено большое число эфиппиев *B. serricaudata*. Их общая численность составляла более 14 тыс. экз./м². Это количество того же порядка, что и численность покоящихся яиц массовых форм ветвистоусых рачков побережья, и составляет 6,7% от всех собранных эфиппиев. Для сравнения укажем, что процент эфиппиев обычных фитофильных форм — *Scapholeberis*, *Ceriodaphnia*, *Daphnia* — составлял соответственно 16,1, 25,6, 8,8%. В то же время численность эфиппиев буюнпса почти в 3 раза превосходит максимальное количество покоящихся яиц рачков из рода *Ilyocryptus* Sars, широко распространенных в водохранилище [16]. Столь высокая численность может быть объяснена лишь массовым развитием буюнпса в один из предшествующих годов. В течение вегетационного периода 1977 г. ни одного рачка в естественных условиях найти не удалось, хотя жизнеспособность яиц почти не снижалась. Выход рачков составлял постоянно около 70%.

В образовании эфиппия участвует большая часть створок, т.е. образуется типичный примитивный эфиппиум, характерный для большинства макротрицид. Он включает 2 крупных продолговатых латентных яйца. Его максимальный размер достигает 0,8 мм. После сбрасывания эфиппиум постепенно утрачивает неретикулированные участки, соответствующие передненижнему краю створки, и приобретает свой типичный вид. Подобно другим фитофильным ветвистоусым рачкам, эфиппии которых имеют разнообразные приспособления для удержания их среди растительности воды или на дне [14, 18, 23], буюнпс приклеивает свои эфиппии к различным растениям, преимущественно нитчатым водорослям. При сбрасывании эфиппия рачок начинает протискиваться через плотные скопления нитчаток, которые часто препятствуют прохождению высоких эфиппиальных створок. Такое движение среди густых нитчаток продолжается до тех пор, пока в самом узком пространстве эфиппиум не будет прочно закреплен водорослями, после чего мощные взмахи плавательных антенн буквально вытягивают тело рачка из стремящихся сомкнуться створок (рис. 1, А, Б). Клейкий секрет, выделяющийся при сжатии, надежно приклеивает эфиппиум к растениям.

Можно предположить, что высокий киль, а также характерный уступ на его дорсальном крае перед эфиппиальными створками (рис. 1, А) способствуют укреплению эфиппиума водорослями. Все эфиппиальные рачки, отсаженные в лишенные нитчаток микроаквариумы, через некоторое время погибали, так и не сумев освободиться от него. Такая неспособность избавиться от прочных створок с покоящимися яйцами объясняется довольно просто, если учесть, что при этом полностью отсутствует внутреннее давление растущего молодого панциря на старый экзувий. Последнее характерно для обычной линьки. В случае же сбрасывания эфиппия основная часть

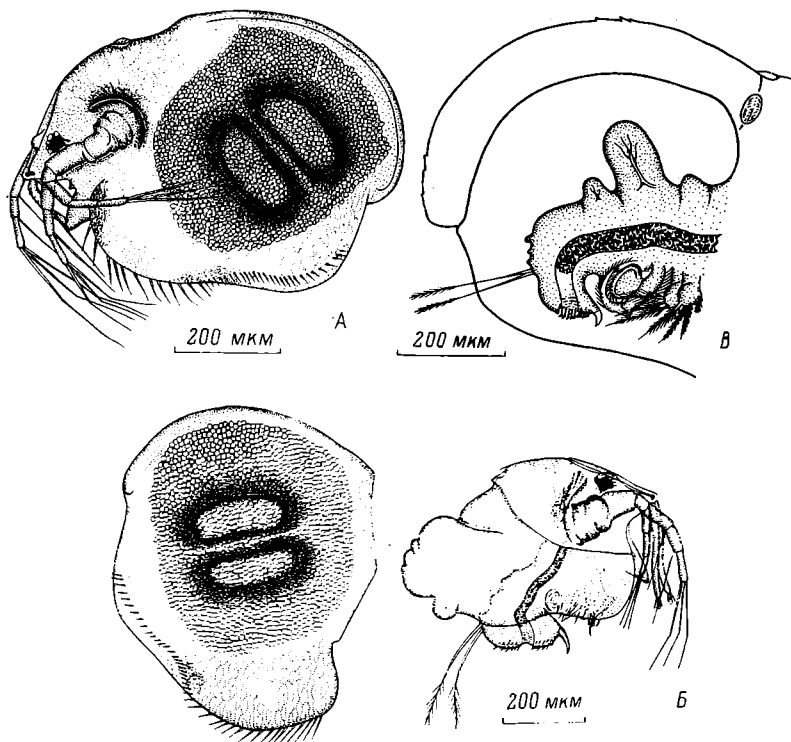


Рис. 1. Самка *Bunops serricaudata*.

А — не сбросившая эфиппиум, Б — сбросившая эфиппиум, В — лопастевидные выросты дорсальной стороны тела, обращенные внутрь выводковой камеры.

створки отходит вместе с подстилающей ее тканью, после чего гиподерма формирует новый пласт хитинообразующей ткани и покровы восстанавливаются. Необходимо отметить, что дорсальная поверхность тела рачка, обращенная внутрь выводковой камеры, имеет 2 крупных лопастевидных выроста (рис. 1, В). Предполагается, что функция этих образований состоит либо в улучшении аэрации в выводковой камере, заключающей большое количество яиц [13], либо в снабжении их питательными веществами [4]. Однако не исключено, что эти выросты участвуют в восстановлении новых покровов.

Одна самка способна образовывать несколько эфиппиев. При добавлении в старую, начавшую образовывать покоящиеся яйца, культуру *B. serricaudata* новой порции пищи неоднократно наблюдались резорбция покоящихся яиц и сбрасывание пустых эфиппиальных створок, после чего самка размножалась гамогенетически. Быстрый

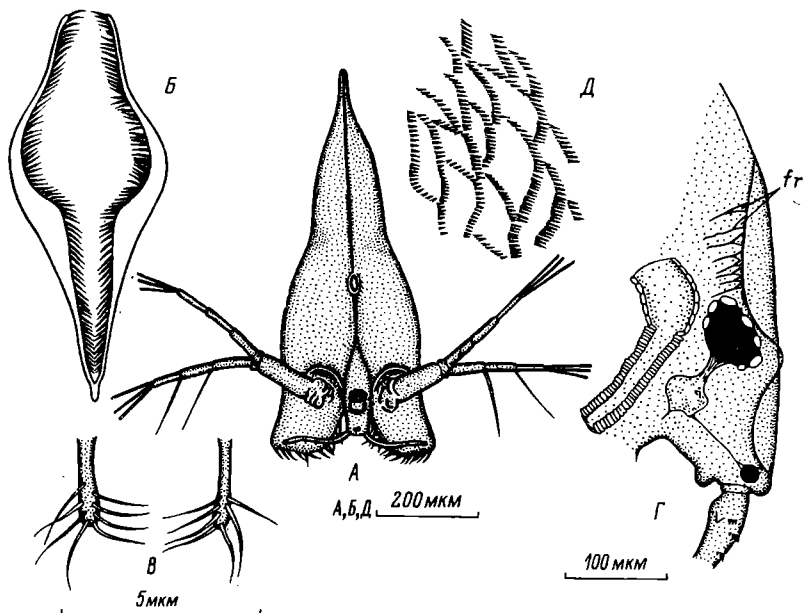


Рис. 2. Детали строения *Bunops serricaudata*.

А - внешний вид рачка спереди, Б - вентральный край створок панциря с опорными фланцами, В - расположение щетинок вентрального края створок, Г - передний отдел (fr - клетки фронтального органа), Д - расположение шипиков на поверхности каракакса.

переход от полового размножения к бесполому, высокая (до 18 яиц) плодовитость бунопса служат приспособлением к обитанию в мелких заросших водоемах с крайне непостоянным гидрологическим режимом. Это отмечается и у других представителей ветвистоусых, обитающих в эфемерных водоемах и на обсыхающих мелководьях озер [4].

Выход молодых рачков из эфиппия наблюдался в слабощелочной воде (рН 7.5) при температуре 25° на 5-7-е сутки инкубации. Для нормального развития зародыша и выхода из эфиппия требовалось предварительное подсушивание ила и растительных остатков с последующим выдерживанием их в течение 10-15 дней при низкой температуре (-5°). Во время инкубации необходимо интенсивное освещение. Резкие колебания температуры останавливают развитие зародыша. Высокая требовательность бунопса к условиям выхода из эфиппия и служит, по-видимому, одной из причин нерегулярности появления в водоеме.

Морфологические особенности рачка тесно связаны с его образом жизни. Обитание среди прибрежных зарослей макрофитов и нит-

чатых водорослей привело к значительному латеральному сжатию панциря (рис. 2, А). Одновременно с этим увеличивается и его высота, причем образуется так называемый киль. Раковина рачка превращается таким образом в стабилизатор движения. Траектория движущегося в толще воды рачка лишена резких поворотов, а само движение плавно и довольно медленно. Рачки редко плавают в толще воды. Большую часть времени они проводят на различных субстратах, опираясь на них особыми фланцами (рис. 2, Б). Подобные структуры известны у некоторых хидорид [22] и макротриид [24], ведущих сходный образ жизни. Кроме краевых площадок в создании опорной поверхности участвует и ряд щетинок, ориентированных в 2 различных плоскостях (рис. 2, В). Основной вес тела при фиксации рачка на плоском субстрате приходится на опорную площадку створок, меньшая часть – на щетинки первой пары ног. При укреплении на нитчатой водоросли вес рачка распределяется на ряд щетинок, направленных внутрь створок, щетинки первой пары конечностей и лишь отчасти на опорные площадки карапакса. Движение по субстрату осуществляется одновременным взмахом II антенн и движением I пары ног. В ряде случаев в движении принимает участие и постабдомен. Во время скачка антеннулы совершают также короткие взмахи.

Обе пары антенн и каудальные щетинки позволяют ориентироваться во внешней среде и несут информацию о приближающейся опасности. Над сложным фасеточным глазом с характерной выпуклостью панциря между 2 латеральными киями расположена площадка, к которой подходят конические клетки чувствительного фронтального органа (рис. 2, Г). Несколько подобных клеток подходит и к опорной площадке вентрального края створки.

Створки панциря покрыты очень мелкими шипиками, расположенными маленькими дугами, что создает впечатление чешуйчатости поверхности (рис. 2, Д). Подобная ретикуляция отмечалась ранее у представителя близкого рода *Onchobunops* Fryer et Paggi [25]. Сильно склеротизированные участки покрыты выпуклыми точками. Верхний край дорсального кия часто несет мелкие зубцы. Эта зубчатость служит единственным диагностическим признаком, на основании которого в роде *Bunops* был выделен второй, обитающий в Северной Америке, вид – *Bunops scutifrons* Birge, имеющий гладкий дорсальный край. Несмотря на то, что ряд авторов [1, 5, 27, 28] указывали на пластичность именно данного признака, в роду *Bunops* до настоящего времени выделено 2 вида [15]. Проведенный нами анализ этого признака у особей *B. sericeaudata* подтвердил его широкую вариабельность. Направленность зубцов дорсального края неодинакова. У всех особей, имеющих пильчатость, зубцы передневерхнего края направлены назад, в то время как зубцы задненижнего края спинного кия – вперед (рис. 3, А, Б). Количество зубцов также было весьма различно. У 17.5% особей зубцы вообще отсутствовали. Все возможные переходы от пильчатости к совершенно гладкому краю встречались как у самцов, так

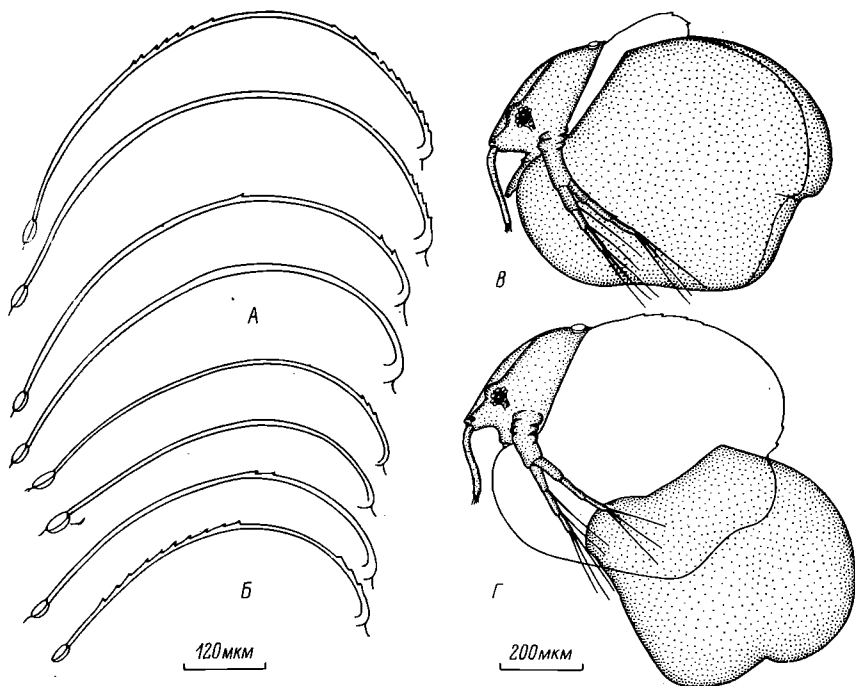


Рис. 3. Зубчатость дорсального края створок и механизм ее образования.

А – дорсальный край створок различных самок, Б – то же самцов, В – образование зубцов передневерхнего края киля, Г – то же задненижнего.

и у самок (рис. 3, А, Б). Не было обнаружено и четкой корреляции пильчатости с возрастом рачков.

Наблюдение над линькой *B. serricaudata* позволило выяснить механизм образования зубцов. У линяющего буюлпса подобно другим кладоцерам панцирь лопается на границе головного и грудного отделов. Линочный шов проходит сзади присоски, при этом покровы последней входят в состав сбрасываемого головного щита. Остальная часть экзuvia сходит как одно целое. Однако схождение старых створок затрудняется тем, что их наибольшая высота приходится на середину дорсального киля, в то время как высота отверстия на границе отчленения головного щита, сквозь которое предстоит выйти новым мягким покровам, значительно меньше. Сбрасывание створок начинается лишь после того, как под давлением растущих новых створок на дорсальном крае старого экзuvia появляется продольная трещина. Первоначально она имеет небольшую длину. Лопнувшая

часть спинного кия старого панциря позволяет „выскользнуть“ не-большому участку новых, еще не затвердевших покровов. Удлинение трещины кия в большинстве случаев происходит не плавно, а скачкообразно, освобождая при этом последовательно новые участки молодых покровов (рис. 3, В). При этом на быстро затвердевающих новых створках, более крупных по размерам, чем старые, возникает рубец в виде маленького зубчика, направленного назад. Рост трещины протекает до тех пор, пока она не достигнет участка наибольшей высоты спинного кия. Лишь иногда ее длина превышает расстояние до максимальной высоты створок. Таким образом, число направленных назад зубцов на передневерхнем крае кия, как правило, соответствует числу этапов удлинения продольной трещины экзувия. Однако иногда наблюдалось „выскальзывание“ участка новых покровов без видимого удлинения разрыва сбрасываемого панциря. Но и в этом случае образуется „зарубка“ в виде направленного назад зубца. Средний участок нового кия, соответствующий меньшей высоте тела, высвобождается легче и быстрее, на нем редко возникают зубцы.

Имеющий наибольшие размеры задненижний край кия, подобно передневерхнему, испытывает значительные затруднения в освобождении от прежних створок. В этой части кия новые растущие покровы оказывают основное давление не вверх, как это имеет место в переднем отделе, а назад. При этом жесткий киль старого экзувия как бы вдавливают новый мягкий карапакс (рис. 3, Г). По мере роста молодых покровов давление на сбрасываемые створки увеличивается, и при достижении некоторой пороговой величины с поверхностей тела и конечностей стягивается небольшая их часть, за счет чего сбрасываемый экзувий сдвигается несколько кзади относительно тела рачка. Такой сдвиг панциря назад вызывает высвобождение следующего участка молодого карапакса. Очень быстрое затвердение покровов приводит и здесь к образованию зубчиков. Однако они направлены уже к головному отделу. Ни одного случая „выскальзывания“ нового панциря за счет продолжения роста трещины отмечено не было. Высвобождение покровов задненижнего края кия всегда происходило вследствие уменьшения давления старого панциря при его сдвигании назад. Все рассмотренные личинные шкурки имели продольный разрыв лишь до максимальной высоты створок.

Несколько раз наблюдалась очень быстрая линька рачков, при которой образование продольной трещины происходило весьма интенсивно. Новые покровы полностью освобождались от старых, еще не успев затвердеть. Никаких зубцов при таком интенсивном протекании линьки не образовывалось, и дорсальный край представлялся совершенно гладким. Последнее имело место при значительном увеличении размеров рачка по сравнению с имеющимися до этого.

Линька и рост – 2 стороны единого процесса. Интенсивность линейного роста определяет и скорость сбрасывания старого панциря, а следовательно, и наличие зубчатости. В свою очередь темп

увеличения размеров рачка зависит от ряда факторов, среди которых значительную роль играют трофические условия и температура. Будучи функцией физиологического состояния зубчатость дорсального края не может служить стойким морфологическим признаком, а отсюда и выделение самостоятельного вида *B. scutifrons* следует считать неправомерным. Ни автор американского вида [17], ни автор его наиболее полного морфологического описания [28] не смогли найти других отличий, кроме пильчатости кия, которые можно было бы положить в основу выделения второго вида. В то же время количество щетинок, приводимых для ряда торакальных конечностей *B. scutifrons* [28], не соответствует таковому у *B. serricaudata*. Так, экзоподит I пары грудных ног *B. serricaudata* имеет 2 щетинки вместо одной, приводимой Меррилл. Вторая пара конечностей несет 9 вместо 8 жестких щетинок эндита. Веер гнатобазы III пары ног *B. serricaudata* имеет на 2, а у 1У – на 1 щетинку больше. Наконец, на экзоподите У пары можно отметить не 5, как показано на рисунке у американской исследовательницы для *B. scutifrons*, а 4 щетинковидных выроста. Подобные несоответствия в работе Меррилл могут быть объяснены лишь схематичностью рисунков.

Комплекс ротовых придатков у *B. serricaudata* включает верхнюю губу, парагнаты, пару мандибул и максилл.

Верхняя губа рачка (рис. 4, А) имеет сильно развитый придаток, иногда несущий на своем дистальном конце несколько шипиков. Изнутри к склеротизированному придатку прикрепляется мускулатура, приводящая в движение обращенную внутрь ротовой камеры поверхность губы. Опушенные тонкими волосками боковые лопасти, расположенные в основании губы, придают ей вид желоба, дно которого подвижно. В дистальной части желоба расположены 2 бугорка, несущих длинные волоски. Латеральная поверхность губы также имеет ряд волосков. В основании губы рядом с ротовым отверстием находятся сильно редуцированные парагнаты (рис. 4, А).

Мандибулы, как и у большинства ветвистоусых, асимметричны. Края жевательной пластинки левой мандибулы несут ряд крупных зубцов. Ее средняя часть лишена их (рис. 4, Б). Краевые зубцы правой мандибулы несколько меньше, но внутренняя часть ее трущей поверхности покрыта 6–9 продольными рядами мелких хитиновых зубчиков (рис. 4, В). Асимметрия мандибул буюнпса проявляется также и во внутренней ее структуре. Дистальный конец правой мандибулы внутри имеет больше хитиновых складок–перекладин. Аподемы у буюнпса отсутствуют. Максиллы представлены небольшими пластинками, снабженными 3 большими оперенными щетинками (рис. 4, Г).

Рачок имеет 5 пар высоко специализированных грудных конечностей, выполняющих функции дыхания, добывания и транспортировки пищи к ротовому отверстию.

I пара ног представлена широкой изогнутой лопастью, внутренняя сторона которой покрыта многочисленными рядами шипиков.

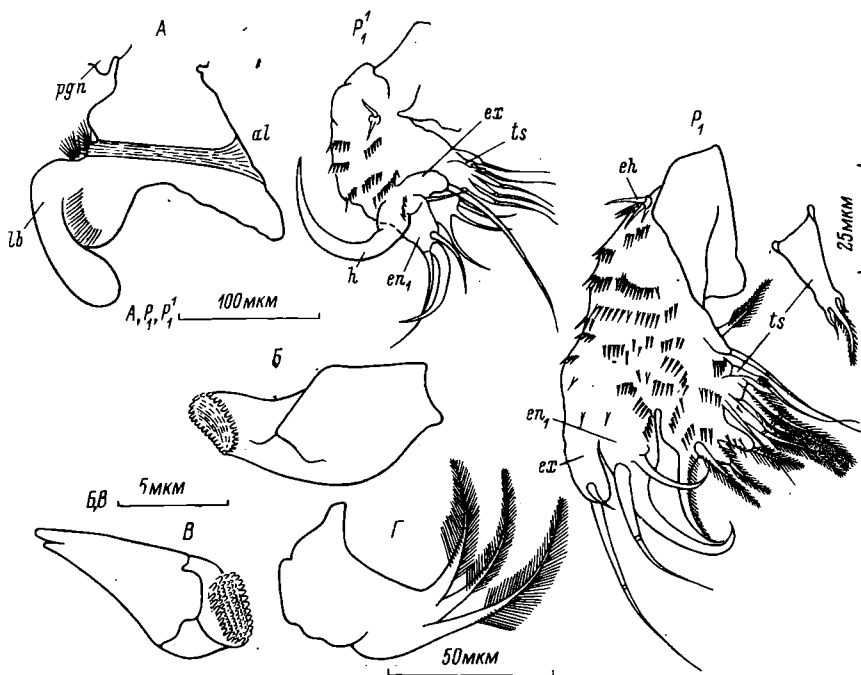


Рис. 4. Строение губы, ротовых придатков и первых конечностей *Bunops serricaudata*.

А - верхняя губа (al - придаток губы, pgn - парагнаты, lb - губа), Б - левая мандибула, В - правая мандибула, Г - максилла. P_1 - первые конечности самки, P_1' - то же самца, ex - экзоподит, en₁ - внешняя ветвь эндоподита, eh - „выбрасывательный“ крючок, h - крючок, ts - трехзубчатая щетинка.

У внешнего края проксимальной части ноги располагаются „выбрасывательные“ крючки, представляющие собой короткие щетинки со сближенными основаниями. У бунопса они, по-видимому, служат своеобразным фиксатором губы. Экзоподит вооружен 2 щетинками, одна из которых сильно редуцирована. Внешняя ветвь эндоподита несет 2 щетинки и хитинизированный крючок, который используется при фиксации рачка на субстрате и для передвижения по нему. У самцов между экзоподитом и эндоподитом имеется большой крючок. Подобные образования есть у большинства ветвистоусых рачков и служат для закрепления самца на створках раковины самки во время копуляции. Внутренняя ветвь эндита состоит из 2 лопастей, несущих по 4 щетинки. Кроме 2 первых, все они оперены волосками и снабжены крупными основаниями. Арматура внутренней

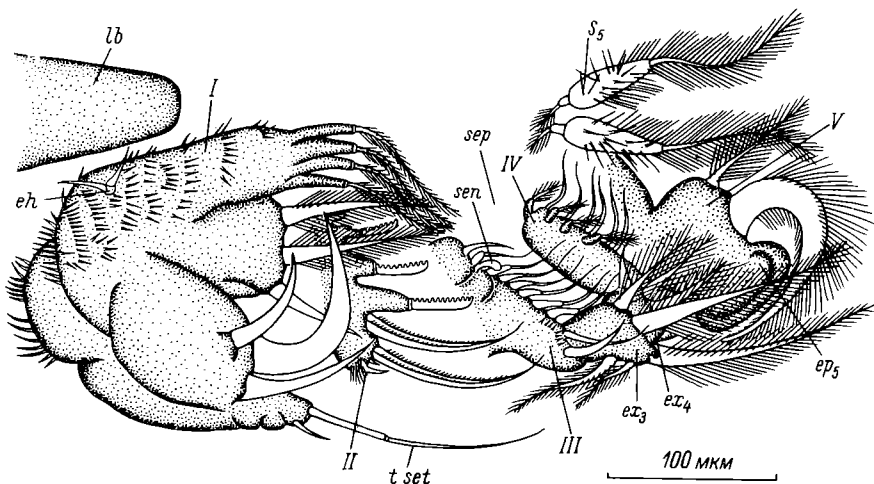


Рис. 5. Комплекс конечностей *Bunops serricaudata* (вид сверху). Левая сторона, кроме вентральной щетинки V пары (S_5), удалена.

I-V - конечности, lb - губа, eh - „выбрасывательные” крючки, t set - тактильная щетинка, sen - сенсилла, ex₃ - экзоподит III ноги, ex₄ - экзоподит IV ноги, sep - фильтрационная камера, ep₅ - эпиподит V ноги.

ветви эндита используется для фиксации и опоры на плотном субстрате. В случае же прикрепления рачка к тонкой нитчатой водоросли фиксация осуществляется с помощью особых трехзубчатых щетинок, расположенных с внутренней стороны между эндитом и гнатобазой. Такие структуры отмечались прежде только у одного представителя этого сем. - *Onchobunops tuberculatus* Fryer et Paggi, 1972 [25].

Пять длинных щетинок гнатобазы образуют боковые стенки пищевой камеры (рис. 5, 6).

II пара ног имеет вид широкой лопасти, отходящей от мощного ствола, снабженной скребками и щетинками (рис. 7). Сложная траектория движения ноги может быть разложена на 2 составляющие. Вращение конечности вокруг ствола сопровождается движением внутренней части лопасти вглубь пищевой камеры и вперед. При этом скребки эндоподита соскабливают с субстрата обростатели, ладьевидные щетинки сметают оторванные действиям скребков частицы в пищевую камеру. Кроме указанных выше щетинок эндоподит имеет еще 3 выроста (так называемые мягкие щетинки), 2 из которых с общим основанием. Опушенный экзоподит несет одну лишь маленькую щетинку. Гнатобаза кроме веера из 5 длинных неоперенных щетинок снабжена несколькими метельчатыми.

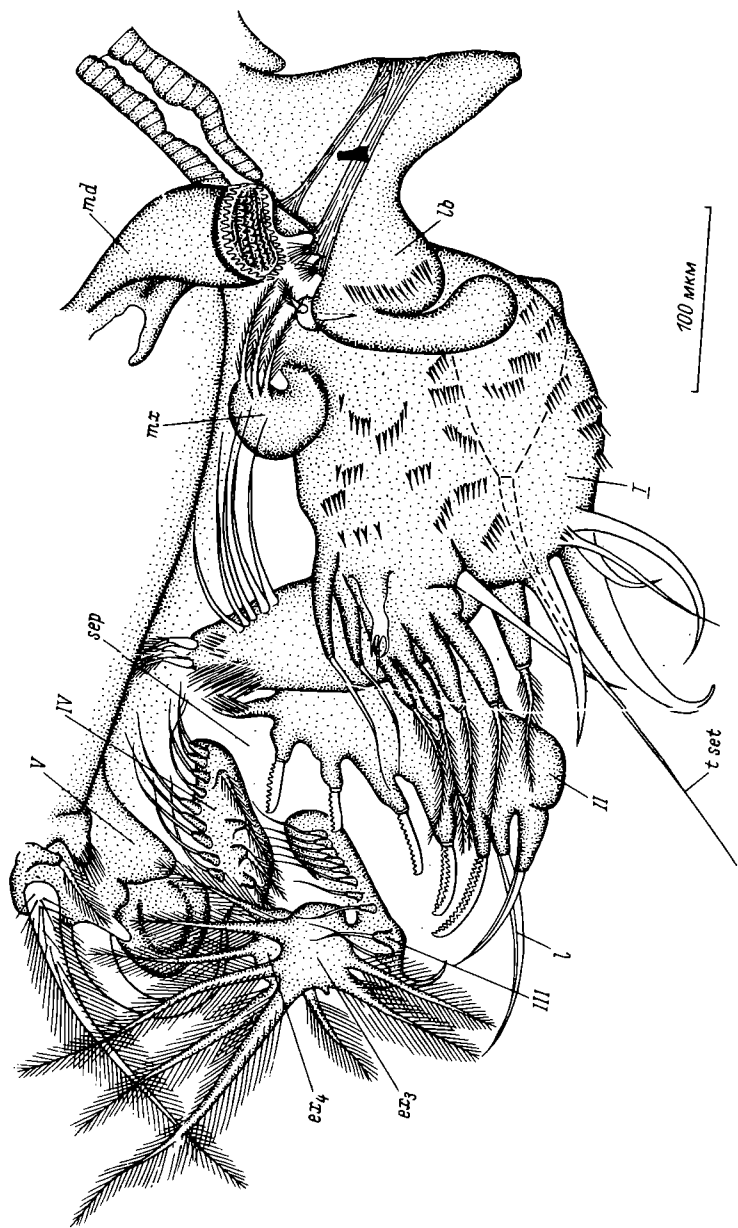


Рис. 6. Комплекс конечностей *Bupops serricaudata* (вид изнутри). Правая сторона и пост-абдомен удалены.

md — мандибула, mx — максилла, I — ладьевидные щетинки. Остальные обозначения те же, что на рис. 5.

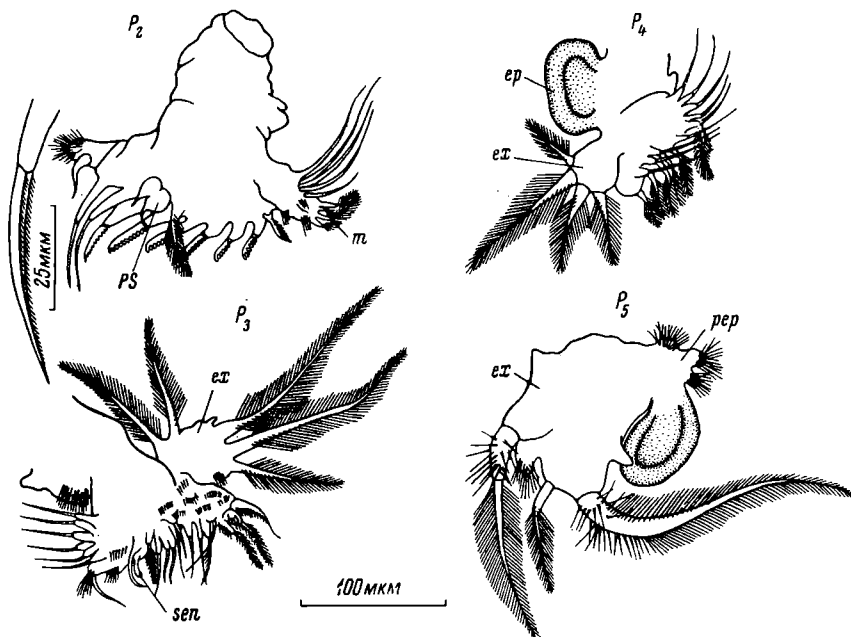


Рис. 7. II-V конечности *Bunops serricaudata*.

P_2 - P_5 - II-V торакальные конечности, l - ладьевидные щетинки, m - „метельчатые“ щетинки, PS - мягкие плоские выросты, sen - сенсилла, ex - экзоподит, ep - эпиподит, per - преэпиподит.

Строение III и IV пар ног приводится на рис. 7. Подвижность этих ног весьма ограничена. Они способны совершать только небольшие перемещения в направлении пищевого желобка. Обе пары имеют крупные экзоподиты, несущие очень длинные и густо оперенные щетинки. Эндиты III пары снабжены многочисленными неоперенными щетинками и чувствительной сенсиллой. Часть щетинок эндоподита IV пары опушена и по строению напоминает „метелковидные“ щетинки гнатобаз II пары. Кроме того, IV пара имеет эпиподит, представленный широкой неподвижной пластинкой.

Конечности последней Y пары в виде очень широких лопастей с крупными экзоподитами, несущими по 3 оперенных щетинки и 2 треугольных выроста, один из которых опушен (рис. 7). Непокрытый волосками вырост экзоподита ограничивает подвижность эпиподита и позволяет ему отклоняться лишь в одну сторону, по типу клапана. Над эпиподитом расположены бугорки преэпиподита, несущие группы волосков.

Предыдущими работами было установлено наличие 2 способов добывания пищи, свойственных различным представителям макротри-

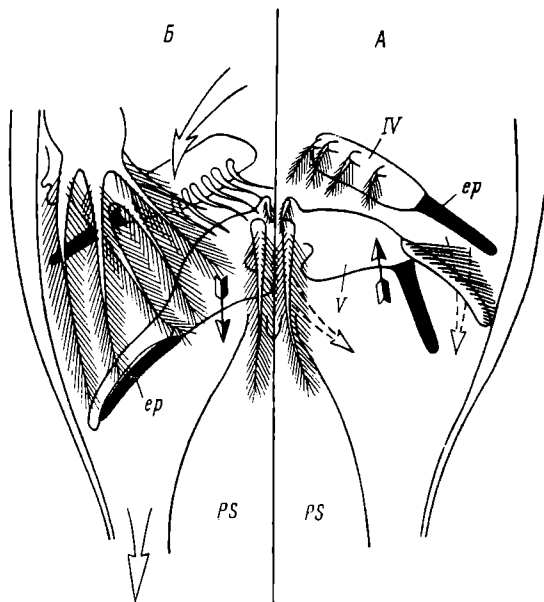


Рис. 8. Схема действия насосных камер.

А - движение конечности IV вперед, Б - движение конечности назад, ер - эпиподит, ps - постабдомен, двойные пунктирные стрелки - движение воды в первой фазе перемещения конечности, двойные сплошные стрелки - то же во второй фазе, оперенные стрелки - направление движения конечности.

цид [9, 10, 12, 24]. Один из них - механическое соскабливание пищевых частиц с поверхности субстрата - свойствен *Lathonura rectirostris* O.F. Müller [8, 24]; другой - фильтрация - характерен для представителей рода *Hyoscryptus* [11, 24]. Большинство же макротрицид совмещают оба способа [6, 7, 24].

Проведенные исследования показали, что *B. serricaudata* питается 2 способами. Однако механизм питания рачка имеет характерные особенности. Фильтрационные токи создаются действием насосных камер, устройство и принцип работы которых имеют ряд существенных отличий от подобных образований *Ophryoxus gracilis* Sars [6, 11]. Насосная камера буюпса образована IY и Y парами ног и стенками карапакса. Односторонняя подвижность эпиподита Y пары относительно конечности при ритмичном колебании последней приводит к возникновению тока воды (рис. 8). Сепаративный аппарат включает грубые фильтры, образованные неоперенными щетинками эндоподитов IY и III пар ног, и тонкие, в образовании которых принимают участие оперенные щетинки этих же ко-

нечностей (рис. 5; 6). Крупные пищевые частицы, отделенные от субстрата скребками II пары ног, подаются непосредственно в глубь пищевой камеры и перемешаются гнатобазами этих конечностей к ротовой воронке, где попадают в зону действия максилл (рис. 6). Последние передвигают частицы к опущенным бугоркам губы, а те в свою очередь на мандибулы. После механической обработки перистальтическая волна пищевода втягивает комочек пищи внутрь. Проксимальный участок губы при этом отходит, открывая доступ к ротовому отверстию. Более мелкие частицы, двигаясь с током воды, задерживаются фильтровальными щетинками III-У пар ног. С фильтров частицы периодически сметаются мягкими щетинками II пары и „метелковидными“ щетинками IV пары к пищевому желобку, где они склеиваются в более крупные кусочки. Гнатобазы II и IV пар конечностей транспортируют эти укрупненные частицы к ротовой воронке. Однако фильтрационный способ добывания пищи играет значительно меньшую роль, чем механическое соскабливание.

Рачки активно выбирают субстрат, причем из предлагавшихся им многочисленных поверхностей (стекло, песок, ил, нитчатые водоросли, крупные растительные остатки) они всегда выбирали растительные остатки и нитчатые водоросли. Слабо обросшие стеклянные капилляры быстро покидаются рачками, в то время как на покрытых перифитоном микротрубочках они проводят большинство времени. Заполнение кишечника занимает 10-15 мин, а освобождение его от пищевых остатков - около 20 мин. Дробящая сила мандибул недостаточна для размалывания оболочек многих водорослей, например *Scenedesmus*. Но, несмотря на то, что большинство клеток проходит сквозь пищеварительную систему без видимых повреждений, пищеварительный сок в кишечнике окрашивается в интенсивно зеленый цвет. Это может объясняться либо прокалыванием оболочек отдельных клеток острыми зубцами мандибул, либо воздействием самого пищеварительного сока, что менее вероятно, так как подавляющее число клеток фитопланктона сохраняет жизнеспособность после прохождения пищеварительного тракта. По-видимому, функция мандибул буюпса, как и большинства других макротрицид [24], сводится к формированию пищевого тяжа из микрообрастаний, а не к размалыванию клеток, хотя хрупкие оболочки диатомей зачастую при этом разрушаются.

Крючья и трехзубчатые щетинки I пары ног, широкий фланец вентральной части створок и присасывающее действие тока воды позволяют рачку прикрепляться и очищать от перифитона самые разнообразные субстраты, начиная от тончайших нитчатых водорослей и кончая гладкими горизонтальными поверхностями, обращенными вниз.

Таким образом, морфологическое строение и биология *B. sericaudata* приспособлены к существованию в водоемах с неустойчивым гидрологическим режимом и питанию микроорганизмами.

1. Б е н и н г А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси, 1941. 384 с.
2. В л а д и м и р о в а Т.М., С е м е н о в а Л.М. Cladocera. - В кн.: Рыбинское водохранилище. Л., 1972, с. 325-326.
3. Г а е в с к а я Н.С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. III. Прибор для изучения питания водных животных (дворики). - Зоол. журн., т. 18, вып. 6, 1939, с. 1064-1066.
4. М а к р у ш и н А.В. Функциональная пластичность воспроизводительной системы некоторых ветвистоусых рачков и ее адаптивное значение. - Автореф. канд. дис. Л., 1968. 13 с.
5. М а н у й л о в а Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л., 1964. 326 с.
6. С е р г е е в В.Н. Механизм питания *Ophryoxus gracilis* G.O. Sars (Macrothricidae, Cladocera). - Гидробиол. журн., т. 6, вып. 2, 1970, с. 80-87.
7. С е р г е е в В.Н. (S e r g e e v V.N.). Feeding Mechanism, Feeding Behavior and functional Morfology of *Ophryoxus gracilis* G.O. Sars (Macrothricidae, Cladocera). - Intern. Revue ges. Hydrobiol., 1970, vol. 55, N 2, p. 245-279.
8. С е р г е е в В.Н. Поведение и механизм питания *Lathonura rectirostris* (Cladocera, Macrothricidae). - Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 7, с. 1002-1010.
9. С е р г е е в В.Н. Способы питания некоторых макротрицид (Cladocera, Macrothricidae). - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 29-34.
10. С е р г е е в В.Н. Структурные особенности и поведение некоторых макротрицид (Cladocera, Macrothricidae). В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972, с. 123-125.
11. С е р г е е в В.Н. Функциональная морфология, механизмы питания и поведение в процессе питания некоторых макротрицид (Cladocera, Macrothricidae). - Автореф. канд. дис. Л., 1972. 30 с.
12. С е р г е е в В.Н. (S e r g e e v V.N.). Feeding Mechanism and Comparative Functional Morfology of Macrothricidae (Crustacea, Cladocera). - Intern. Rev. ges. Hydrobiol., 1973, vol. 58, N 6, p. 903-917.
13. С м и р н о в Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. - Л., 1971, т. 1, вып. 2. 529 с.
14. С м и р н о в Н.Н. Биология ветвистоусых ракообразных. - Зоол. беспозвоночных. М., 1975, т. 3, 115 с.
15. С м и р н о в Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Л., 1976, т. 1, вып. 3. 236 с.

16. Ч и р к о в а З.Н. О видовом составе и экологии Macrothricidae (Cladocera) водоемов бассейна р. Волги. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 6, с. 32-36.
17. B i r g e E.A. Notes on Cladocera. III. - Trans. Wisconsin Acad. Sci., 1893, vol. 9, N 1, p. 275-317.
18. B r e t s c h k o G. Zur Ehippienablage bei Chydoridae (Crustacea, Cladocera). - Zool. Anz., 1970, Bd 33, S. 95-97.
19. B r o o k s I.L. Cladocera. - In: Fresh water Biology. N.Y.-L.-Sydney, 1966, p. 587-656.
20. D e j d a r E. Zur Biologie von Bunops serri-caudata (Daday). - Zool. Anz., 1972, Bd 70, S:100-104.
21. F l ö s s n e r D. Krebstiere, Crustacea. Keimen- und Blattfüsser, Branchiopoda Fischläuse, Branchiura. - In: Tierwelt Deutschlands, Jena, 1972, Bd 60, 501 S.
22. F r y e r G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea, Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. - Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1968, Bd 795, N 254, p. 221-385.
23. F r y e r G. Observations on the ehippia of certain macrothricid cladocerans. - Zool. J. Linnean soc., 1972, vol. 51, N 1, p. 79-96.
24. F r y e r G. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea : Cladocera) a study in comparative functional morphology and ecology. - Philos. Trans. Roy. Soc. London B, 1974, vol. 269, N 898, p. 137-274.
25. F r y e r G., P a g g i I.C. A new Cladoceran genus of the family Macrotrichidae from Argentina. - Crustaceana, 1972, vol. 23, N 3, p. 255-262.
26. H r b á č e k J., S t r a š k r a b a M., K o ř í n e k V. Cladocera. - In: Limnofauna Europea. Stuttgart, 1967, p. 156-161.
27. L i l l j e b o r g W. Cladocera Sueciae. - Nova Acta royala soc. Scient. Upsalae, 1901, Bd 19, 701 S.
28. M e r r i l l H.B. The structure and affinities of Bunops scutifrons Birge. - Trans. Wisconsin Acad. Sci., 1893, vol. 9, N 1, p. 319-342.

К БИОЛОГИИ *ISOCYPRIS PRIOMENA* (G.W. MÜLLER)
И *LIMNOCYTHERE INOPINATA* (BAIRD)
(OSTRACODA)

Isocypris priomena (G.W. Müller) впервые указан для фауны СССР [3] и известен только для водохранилищ Верхней Волги [5]. Диагностические признаки вида без иллюстраций приведены Фоксом [7]. *Limnocythere inopinata* (Baird) широко распространен по всей Палеарктике. Обитает в пресных и слабосоленых водоемах [1]. Экологические особенности вида изучены довольно хорошо [2, 8]. Детально описана морфология конечностей, даны ширина, длина, высота тела, приведены рисунки всех стадий развития, кроме первой [9].

В настоящем сообщении изложены результаты полевых и экспериментальных наблюдений по биологии этих видов остракод, широко распространенных в водохранилищах Верхней Волги. Изучены сезонные изменения возрастной структуры популяции, определены сроки развития личинок, продолжительность жизни половозрелых особей, темп роста, плодовитость, число генераций. Данные по биологии *Is. priomena* приводятся впервые, как и сведения о продолжительности жизни, сезонной динамике, росте, плодовитости *L. inopinata*.

Материал собран в 1975–1977 гг. на постоянных станциях, расположенных в прибрежье Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Пробы отбирались скребком с апреля по июль каждые 3 дня, с августа по ноябрь 1 раз в неделю, в зимнее время 2 раза в месяц. Остракод выбирали из грунта живыми под биноклем МБС-1 и фиксировали 70%-м спиртом с добавлением глицерина. При обработке проб измеряли длину тела особей 9 возрастных групп не менее 30 экз. в каждой. Обработано 400 проб, промерено более 17 тыс. рачков. При изучении сезонной динамики и структуры популяции учитывалась относительная численность особей в пробе. В лаборатории поставлено более 150 опытов по воспитанию этих видов от яйца до половозрелого состояния. Методика лабораторных исследований описана ранее [6].

Is. priomena обитает преимущественно в устьях рек и на хорошо прогреваемом мелководье на глубине 0.1–3.0 м. Предпочитает песчаные, илисто-песчаные грунты, задернованные почвы с наилком и слоем отмершей органики, избегает густых зарослей высшей растительности. Вертикальные миграции не выражены. Для вида характерны горизонтальные перемещения весной к берегу, а осенью на глубины. Это связано с сезонными изменениями уровня воды в водохранилище. У рачка хорошо развиты плавательные щетинки на II антеннах, благодаря чему он быстро перемещается в придонных слоях воды, питаясь детритом, отмирающими водорослями, высшими растениями, ослабевшими или погибшими животными. Рачки способны зарываться в верхний слой грунта, особенно на мелководьях. Создается впечатление, что они избегают яркого освещения. Размножение партеногенетическое. Яйца откладывают либо непосредственно на грунт, либо на листья и стебли вегетирующей и отмершей растительности.

Весенняя популяция *Isocypris* состоит исключительно из молодки самых ранних стадий развития длиной 0.19–0.35 мм. К концу мая–началу июня животные представлены старшими возрастными группами и единично половозрелыми самками. Количество половозрелых особей быстро растет, и через 40–50 дней в середине июня–июле начинается массовое размножение поколения, вышедшего из зимних яиц (рис. 1). Далее в течение всего периода вегетации в водоеме присутствуют рачки всех возрастных групп. Это связано с порционным икрометанием, характерным для всех видов остракод. Судя по пикам численности половозрелых самок, можно выделить 3 отчетливые генерации (рис. 1). Количество особей третьей генерации постепенно уменьшается, в конце октября–ноябре они отмирают. Отложенные самками яйца перезимовывают, весной из них появляется молодь, значительно уступающая по численности молодки летних генераций. Зимой ни разу не был найден, что подтверждает зимовку вида на стадии яйца. В более холодном 1976 г. численность рачков была ниже и наблюдались лишь 2 генерации (рис. 2).

Из отложенных самками яиц выплывают личинки I стадии длиной 0.19 мм, у которых в отличие от других остракод [4, 10] 4 пары конечностей: 5-члениковые антенны I, 4-члениковые антенны II, зачатки мандибул и ног второй пары с очень длинной коготкообразной щетинкой (табл. 1; рис. 3, А). Особи II и III стадий существенно не отличаются от предыдущей (рис. 3, Б). У рачков I У стадии видны зачатки максилл и фурки, членистое шупальце и ствол мандибул. Вторая пара ходильных ног двучлениковая (рис. 3, В). В У стадии закладываются ногочелюсти, в У1 – конечности 3-й пары ног в виде небольшого пальцевидного отростка со щетинкой (рис. 3, Г). Таким образом, у личинок У1 стадии имеются все 8 пар конечностей: одна развита полностью и 7 недоразвитых. На VII стадии заканчивается формирование мандибул, максилл и ходильных ног (рис. 4, А), на VIII – появляется половая железа

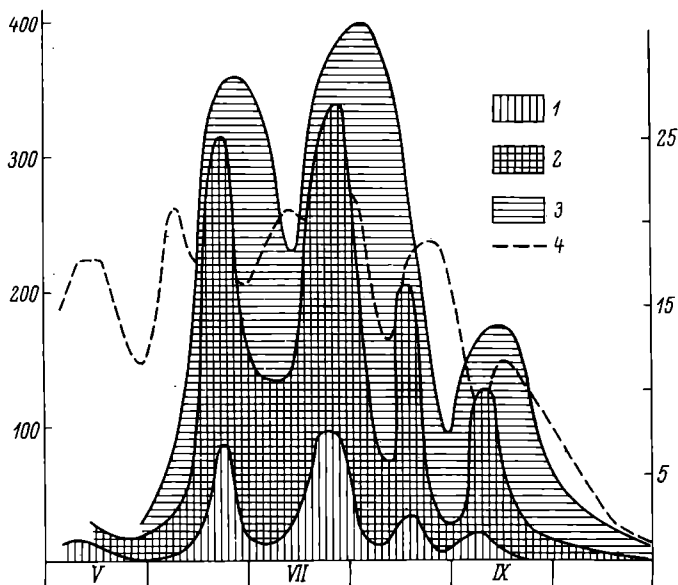


Рис. 1. Структура популяции *Isocypris priomema* в 1975 г.

1 - новорожденные, 2 - молодежь, 3 - половозрелые самки, 4 - температура воды. По оси ординат: слева - относительная численность, экз., справа - температура, °C; по оси абсцисс - месяцы.

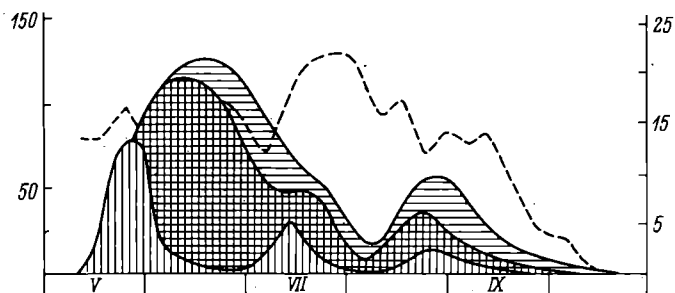


Рис. 2. Структура популяции *Isocypris priomema* в 1976 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Т а б л и ц а 1

Развитие конечностей *Is. priomera*

	I	II	III	IV
I антенны	5-члениковые	5-члениковые с зачатком коготков и щетинок	как во II	5-члениковые с более длинными щетинками
II антенны	4-члениковые	4-члениковые	как во II	5-члениковые без плавательных щетинок
Мандибулы	Зачаток	Зачаток в виде бугорков	Появляется жевательный ствол	Ствол и 3-члениковое щупальце
Максиллы	Нет	Нет	Нет	Зачатки
1-я нога	"	"	"	Нет
2-я нога	Зачаток	Отросток с очень длинной щетинкой	Как во II	2-члениковая с когтевидной щетинкой
3-я нога	Нет	Нет	Нет	Нет
Фурка	"	"	"	Зачаток
Органы размножения	"	"	"	Нет
Число конечностей:				
недоразвитых	4	4	4	6
развитых	Нет	Нет	Нет	Нет

П р и м е ч а н и е. Римские цифры - стадии развития.

У	У1	УII	УIII	1X
6-члениковые	Как в У	7-члениковые с недоразвитыми щетинками	Развиты со всеми щетинками	Развиты
Как в 1У с 1 плавающей щетинкой	Появились 2 плавающие щетинки	5-члениковые с 4 плавательными щетинками	Развиты с 5 плавательными щетинками	"
Как в 1У	Развиты	Развиты	Развиты	"
Как в 1У	Развиты, нет лучей на жаберных придатках	"	"	"
Зачаток	Шупальце и зачаток протопода	Появился жаберный придаток	Развита	Развита
4-члениковая с когтевидной щетинкой	Как в У	5-члениковая с когтем	"	"
Нет	Отросток со щетинкой	3-члениковая без щетинок	"	"
Толстая с зачатком коготков	С нижним коготком и 2 щетинками	Развита	"	"
Нет	Нет	Нет	Появилась половая железа	Развита
7	7	4	Нет	Нет
Нет	1	4	8	8

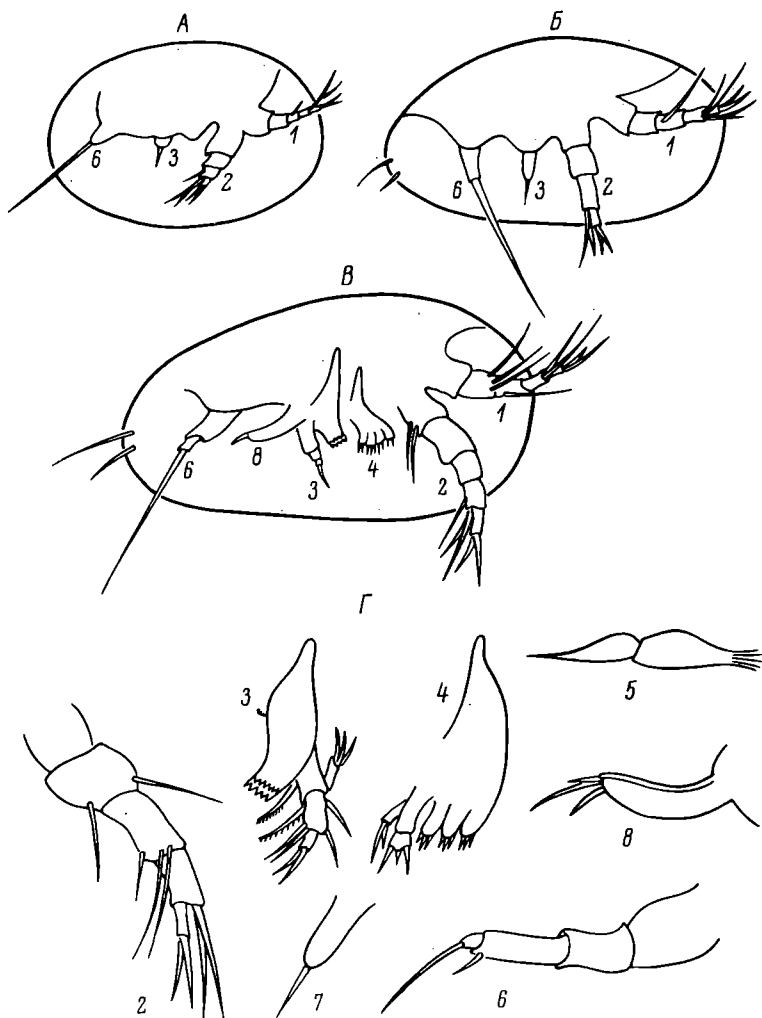


Рис. 3. Развитие конечностей *Isocypris priomena*.

А - личинка I стадии, Б - личинка III стадии, В - личинка IV стадии, Г - личинка VI стадии, 1 - I антенна, 2 - II антенна, 3 - мандибула, 4 - максилла, 5 - ного-
челюсть, 6 - 2-я пара ног, 7 - 3-я пара ног, 8 - фурка.

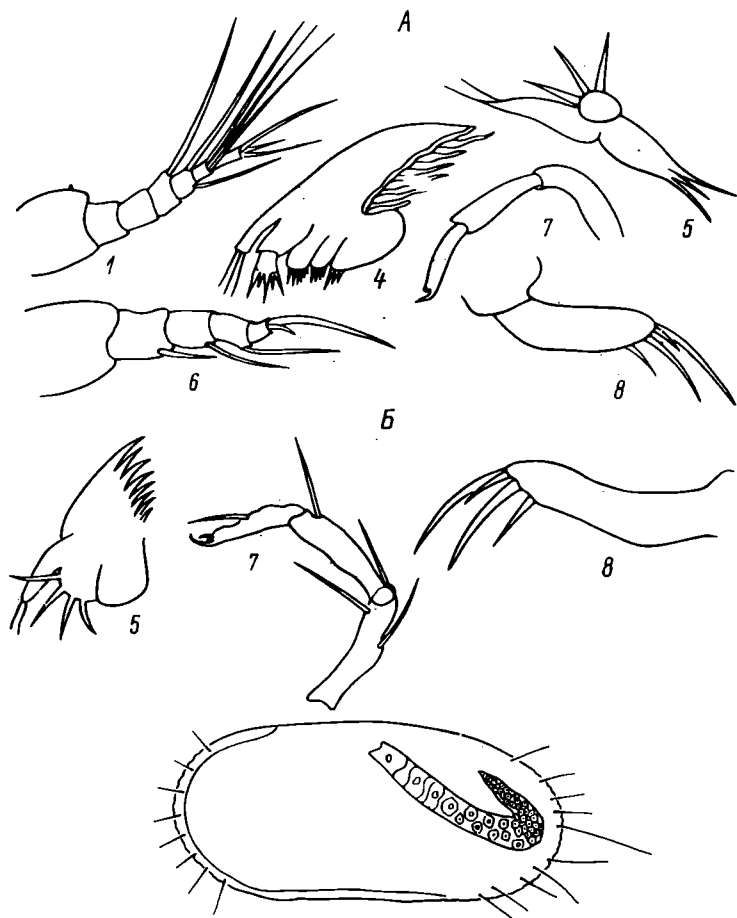


Рис. 4. Развитие конечностей *Isocypris priomena*.

А - личинка VII стадии, Б - личинка VIII стадии. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.



Рис. 5. *Isocypris priomena* - половозрелая особь.

8 - правая фурка, 9 - левая фурка. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

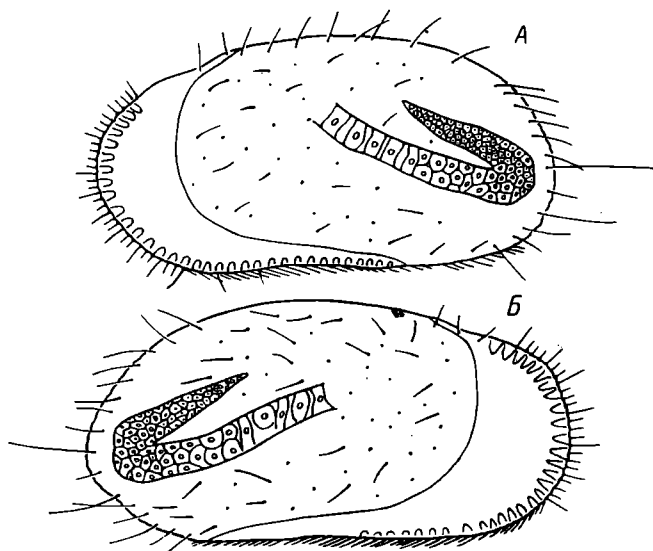


Рис. 6. Створка раковинки *Isocypris priomena*.

А - левая створка, Б - правая створка.

(рис. 4, Б). К 1X стадии особи достигают половозрелости и обладают хорошо развитыми, содержащими яйца яичниками (рис. 5, 6).

Продолжительность пребывания в каждой последующей стадии возрастает от линьки к линьке. Поскольку рост особей происходит между очередными линьками, то длина тела каждой стадии сильно варьирует (табл. 2). Линейный рост рачков от рождения до половозрелой формы увеличивается в 8 раз (рис. 7). Причем первые 6 стадий животные проходят за 18.5 дней, 3 остальные - за 24.5. Половозрелые особи не растут. Таким образом, личинки I-VIII стадий развиваются 43 дня, половозрелая самка в опыте живет не более 30 дней, в течение этого времени она выметывает 80-100 яиц за 6-12 кладок. Общая продолжительность жизни рачка составляет 76 дней.

Limnocythere inopinata населяет самые разнообразные грунты: от илистых до песчаных и даже каменистых, преимущественно на глубине 0.1-1.0 м, редко и единично на глубине 3-5 м. Локализуется главным образом на прогреваемом мелководье с небогатой растительностью. Живет только на грунте или ползает по поверхности различных растений. Конечности для плавания не приспособлены. Как и предыдущий вид, совершает горизонтальные миграции. Размножение партеногенетическое.

Весенняя популяция *L. inopinata* состоит только из личинок длиной 0.1-0.39 мм (рис. 8, 9). Первые половозрелые самки

Т а б л и ц а 2

Постэмбриональное развитие *Is. priomera*

Стадии развития	Средняя длина тела, мм (опыт)	Колебание длины тела, мм (водоем)	Продолжительность развития каждой стадии, сутки (опыт)
I	0.19±0.000	0.19-0.20	2.5±0.88
II	0.24±0.010	0.24-0.29	3.5±0.62
III	0.30±0.010	0.30-0.34	3.5±0.62
IV	0.35±0.012	0.35-0.43	4.0±0.67
V	0.44±0.012	0.44-0.54	5.0±1.10
VI	0.55±0.010	0.55-0.71	6.5±1.10
VII	0.72±0.007	0.72-0.98	7.0±1.20
VIII	0.99±0.015	0.99-1.30	11.0±0.90
IX	1.31±0.020	1.31-1.52	
Итого:	-	-	43.0

Т а б л и ц а 3

Постэмбриональное развитие *L. inopinata*

Стадии развития	Средняя длина тела, мм (опыт)	Колебание длины тела, мм (водоем)	Продолжительность развития каждой стадии, сутки (опыт)
I	0.10±0.000	0.10	2.0±0.48
II	0.12±0.010	0.12-0.15	2.0±0.48
III	0.16±0.014	0.16-0.19	2.5±0.44
IV	0.20±0.010	0.20-0.24	3.0±0.48
V	0.25±0.010	0.25-0.31	3.5±0.63
VI	0.32±0.011	0.32-0.38	3.5±0.63
VII	0.39±0.014	0.39-0.48	3.5±0.63
VIII	0.49±0.015	0.49-0.59	4.0±0.60
IX	0.60±0.015	0.60-0.65	
Итого:	-	-	24.0

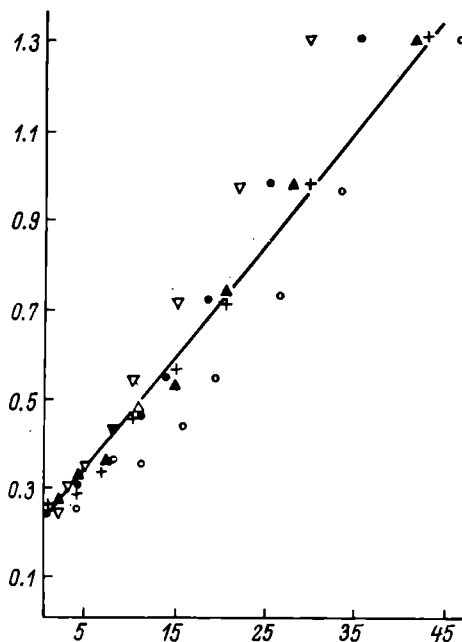


Рис. 7. Линейный рост *Isocypris priomena*.

По оси ординат – длина, мм; по оси абсцисс – возраст, дни.

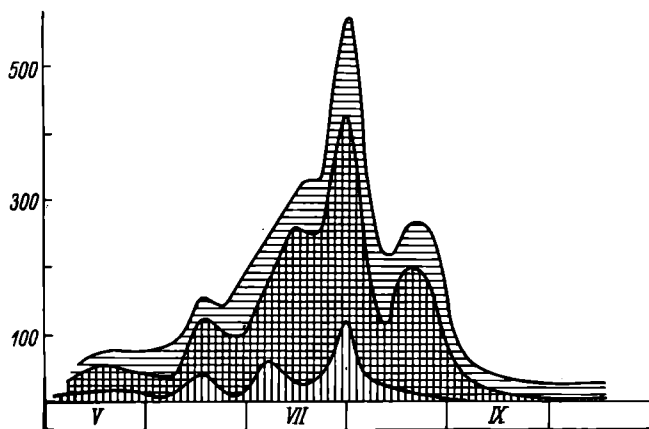


Рис. 8. Структура популяции *Limnocythere inopinata* в 1975 г.

По оси ординат – относительная численность, экз.; по оси абсцисс – месяцы. Обозначения те же, что на рис. 1.

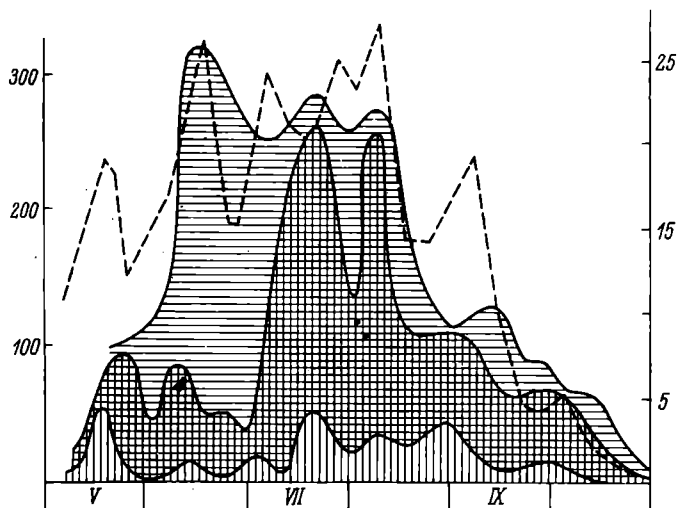


Рис. 9. Структура популяции *Limnocythere inopinata* в 1977 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

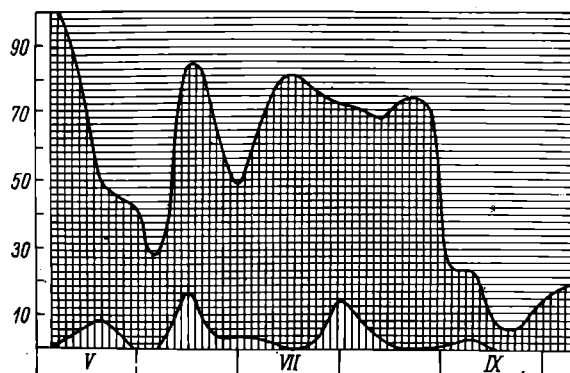


Рис. 10. Процентное соотношение различных возрастных групп *Limnocythere inopinata* в 1975 г.

По оси ординат – численность, %; по оси абсцисс – месяцы.
Обозначения те же, что на рис. 1.

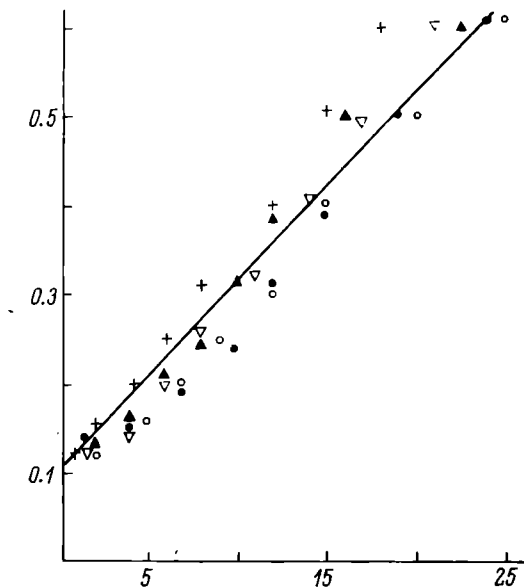


Рис. 11. Линейный рост *Limnocythere inopinata*.

Обозначения те же, что на рис. 7.

появляются во второй половине мая, их количество нарастает к июню. А далее на протяжении всего вегетационного периода в водоеме присутствуют рачки всех возрастных групп. Поздней осенью более 80% популяции составляют взрослые особи (рис. 10), к концу октября—началу ноября они отмирают. Линейный рост особей показан на рис. 11. Длина тела в процессе роста увеличивается в 6 раз.

Продолжительность жизни *L. inopinata* составляет в среднем 44 дня, из которых 26 приходится на рост личинки, 18 дней живет половозрелая особь (табл. 3). На протяжении жизни одна самка выметывает 60–90 яиц за 5–8 кладок.

Таким образом, *L. inopinata*, как и *Is. priomera* полициклический вид, который в водоеме в течение года может давать 4 и более генераций.

Л и т е р а т у р а

1. Б р о н ш т е й н З.С. Ostracoda пресных вод. Фауна СССР. М.–Л., 1947, т. 2, вып. 1. 339 с.
2. К о в а л е н к о А.Л. Экологические особенности остракод водоемов бассейна Днестра. – В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1974, вып. 12, с. 95–105.

3. Луферова Л.А. К фауне Ostracoda Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 76-81.
4. Луферова Л.А. К биологии Cypridopsis vidua (Ostracoda). - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 107-118.
5. Семенова Л.М. Материалы по фауне остракод (Ostracoda) Иваньковского водохранилища. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 35, с. 41-44.
6. Семенова Л.М. К биологии Candona candida O.F. Müller (Ostracoda). - Гидробиол. журн., 1979, т. 15, вып. 2, с. 26-31.
7. Fox Munro H. A new species of Isocyparis (Crustacea, Ostracoda) from the Lago Maggiore and new Subspecies from ricefields in Piedmont. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 1963, vol. 16, p. 127-136.
8. Schäfer H.W. Über Meeres- und Brackwasser-Ostracoden aus dem Deutschen Küstengebiet. - Hydrobiologia, 1953, vol. 5, N 4, S. 351-389.
9. Schaefer-Ostermeyer E. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Süßwasserostacoden. - Zool. Jahrb., 1940, Bd 66, H 3, S. 349-370.
10. Schreiber E. Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise der Süßwasserostacoden. - Zool. Jahrb., 1922, Bd 43, S. 483-538.

ДИАГНОСТИКА НИМФ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ РОДА
HYGROBATES KOCH, 1837
(HYGROBATIDAE, ACARIFORMES)

В 1974-1976 гг. в окрестностях Борка нами были собраны нимфы 6 видов водяных клещей рода *Hygrobates*: *H. longipalpis*, *H. longiporus*, *H. nigromaculatus*, *H. trigonicus*, *H. calliger*, *H. fluviatilis*. Сведения по морфологии нимф этих видов имеются в работах многих исследователей: *H. calliger* [3, 7, 9, 15, 16, 18], *H. fluviatilis* [3, 5, 6, 11, 12, 15], *H. longipalpis* [3, 4, 6, 8, 10, 11, 13, 16], *H. longiporus* [2, 6, 9, 14], *H. nigromaculatus* [3, 15, 19, 20], *H. trigonicus* [2, 5, 6, 15, 19]. Приводимые в литературе описания очень кратки, недостаточно или вовсе не иллюстрированы и практически нимфы рода *Hygrobates* не различимы. Поэтому считаем целесообразным сделать переописание нимф перечисленных видов и дать определительную таблицу. Синонимика клещей дана по Фитсу [17].

Установление видовой принадлежности нимф велось следующим образом. Нимфы отлавливались в природе, рассаживались поодиночке в цилиндрические стеклянные садки объемом 1-3 см³, где они превращались во взрослых клещей. Для того чтобы нимфы перелиняли, им зачастую необходимо дополнительное питание. В качестве корма предлагались личинки хирономид и поденок младших возрастов, собранные в том же водоеме, что и клещи. Молодых нимф (эпимеральный панцирь занимает более половины длины туловища) редко удается воспитать до имаго даже при дополнительном питании. Нимфы, у которых коксальные щиты составляют менее половины длины туловища, могут перелиняться во взрослых клещей не питаясь.

Общее строение нимф водяных клещей
рода *Hygrobates*

Тело овальной формы. Глаза попарно соединены между собой с каждой стороны туловища. Туловищный хетом (рис. 1, А, Б) такой

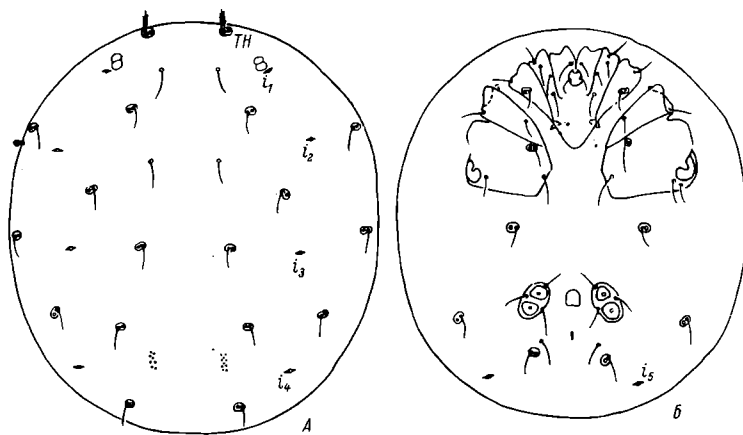


Рис. 1. Нимфа *Hygrobatas longipalpis*.

А - сверху, Б - снизу, ТН - теменная наружная щетинка,
 i_1-i_5 - лировидные органы.

же, как и у взрослых клещей рода *Hygrobatas* [1]. Теменные наружные щетинки (ТН) крупные, опушенные, палочковидные, тогда как остальные туловищные хеты тонкие, волосовидные, иногда расщепленные. Лировидные органы 5 пар (i_1-i_5), из них i_1-i_4 расположены на спине, а i_5 на заднем скате вентральной стороны туловища. В задней части дорсальной поверхности между внутренними поясничными и крестцовыми щетинками заметны уплотненные участки покровов, к которым прикрепляются пучки мышц. Коксальные щиты расположены в 3 группы. Передние тазики срослись между собой и с гипостомом до полного исчезновения швов. Ротовое отверстие находится на вентральной поверхности гипостома и окружено 2 парами щетинок. Тазики I и II образуют общий небольшой подкожный вырост. Половой орган с 4 присосками, расположенными попарно на небольших пластинках по обе стороны от гентального щитка, форма и размеры которого более или менее специфичны для вида. На каждой генитальной пластинке 3, иногда 4 щетинки. Базальный членик хелицеры (рис. 2, А) с дорсальным заостренным бугром и дистальным гиалиновым отростком. Подвижный палец хелицеры серповидный, с мелкими зубцами по вогнутому краю и мелкими ребрами на выпуклой поверхности членика. Педипальпы состоят из вертлуга, бедра I, бедра II, колена и тибiotарзального комплекса. Вертлуг короткий, без щетинок. Бедро I с 3 дорсальными перистыми щетинками и более или менее выраженным вентродистальным бугром, усеянным небольшими зубцами. Форма бугра и число зубцов на нем существенно отличаются от таковых взрослых клещей. Бедро II с вентральными зубцами и 2 дорсодистальными перистыми тактильными щетинками. Кроме то-

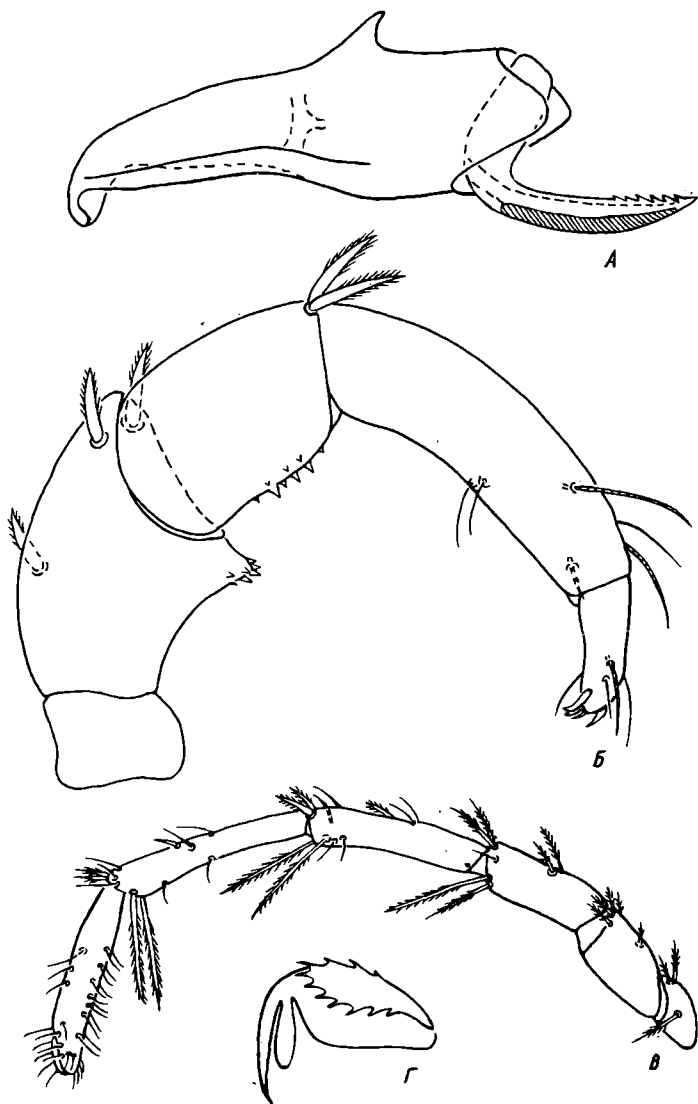


Рис. 2. Нимфа *Hygrobates longipalpis*.

А - хелицера, Б - педипальпа, В - нога I, Г - коготок.

го, у *H. fluvialis* на бедре II имеется еще солений. На колене педипальпы 2 вентральные тактильные щетинки, 2 дорсальные и 1 латеральный солений и дорсальная тактильная хета. Тибio-тарзальный комплекс педипальпы снабжен 4 дистальными шипами, 3 тактильными щетинками и 1 солением. Ноги шестичлениковые: вертлуг, бедро I, бедро II, колено, голень, лапка. Первые 3 членика всех ног вооружены преимущественно перистыми щетинками; кроме того, на коленях и голеньях имеются солении. Особенно многочисленны солении на лапках. У большинства видов отсутствуют плавательные щетинки на ногах, но у *H. trigonicus* и *H. nigromaculatus* имеются немногочисленные плавательные волоски. Коготки с коготковой и надкоготковой пластинками и 2 зубцами: длинным наружным и коротким внутренним.

Нимфа *Hygrobates longipalpis* (Hermann, 1804).

Длина туловища 500–750 мкм. Дорсальные пластинки находятся между внутренними поясничными и крестцовыми щетинками (рис. 1, А). Передние и задние медиальные края тазиков IY (рис. 1, Б) прямые и образуют тупой угол между собой. Задний край тазиков IY прямой или слабо вогнут, но без выемки у заднемедиального угла. Генитальный щит небольшой, по величине примерно равен генитальной присоске. Проксимальная щетинка на бедре I педипальпы (рис. 2, Б) находится перед серединой дорсальной поверхности членика, а 2 другие сближены у его дистального конца. Все щетинки на бедре I более или менее равны по величине. Вентродистальный бугор хорошо развит, с небольшим числом зубцов в вершинной части. Дорсодистальные щетинки на бедре II равной величины. Проксимальная часть вентральной стороны членика на 1/3 гладкая, а остальная поверхность усеяна зубцами. Вентральные щетинки на колене педипальпы сидят на небольших бугорках, равны по величине и располагаются близ середины членика. Длина члеников педипальпы 20, 90, 65, 115, 40 мкм. Ноги без плавательных волосков. Вентродистальные щетинки на бедрах II, коленях и голеньях всех ног крупные, их длина составляет половину или несколько больше длины последующих члеников (рис. 2, В). Коготок (рис. 2, Г) с короткой коготковой пластинкой. Ее вентральный край прямой.

Нимфа *Hygrobates longiporus* Thor, 1898.

Длина тела 350–580 мкм. Вентральная поверхность (рис. 3, А) сходна с таковой *H. longipalpis*. Основное различие заключается в строении тазиков IY. Задний край тазиков IY с выемкой у заднемедиального угла тогда как у *H. longipalpis* он прямой или равномерно слабо вогнут. Генитальный щиток мельче передних половых присосок. Вентродистальный бугор на бедре I педипальпы

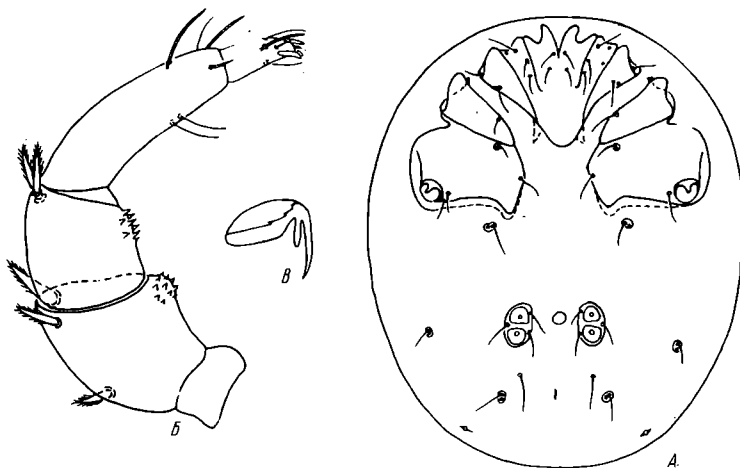


Рис. 3. Нимфа *Hygrobatas longiporus*.

А - снизу, Б - педипальпа, В - коготок.

(рис. 3, Б) едва выражен, с тупозакругленной вершиной. Дорсодистальные щетинки не равны по величине. Острые зубы на бедре II занимают половину вентральной поверхности. Вентральные щетинки на колене педипальпы равны по величине и размещаются несколько дистальнее от середины членика. Длина члеников педипальпы 20, 75, 50, 90, 35 мкм. Ноги без плавательных волосков. Вентральный край коготковой пластинки амбулакр прямой (рис. 3, В).

Нимфа *Hygrobatas nigromaculatus* Lebert, 1879.

Длина туловища 400–630 мкм. Форма кожальных щитов и расположение щетинок на них приводятся на рис. 4, А. Генитальный щиток продолговатый, немногим длиннее передних половых присосок. Вентродистальный бугор на бедре I педипальпы (рис. 4, Б) отсутствует. На его месте имеется небольшое вздутие, усеянное острыми зубцами. Все дорсальные щетинки на бедре I примерно равны по величине. Проксимальная щетинка расположена несколько дистальнее середины членика. Вентральная сторона бедра II прямая, в дистальной части снабжена зубцами. Вентральные щетинки на колене педипальпы на небольшом расстоянии друг от друга. Длина члеников педипальпы 15, 60, 45, 75, 30 мкм. Ноги с плавательными волосками. На голених II и III (рис. 4, В) по 1 плавательной щетинке. Амбулакры (рис. 4, Г) с длинной коготковой пластинкой, вогнутой по вентральному краю. Покровы с густой морщинистостью (рис. 4, Д).

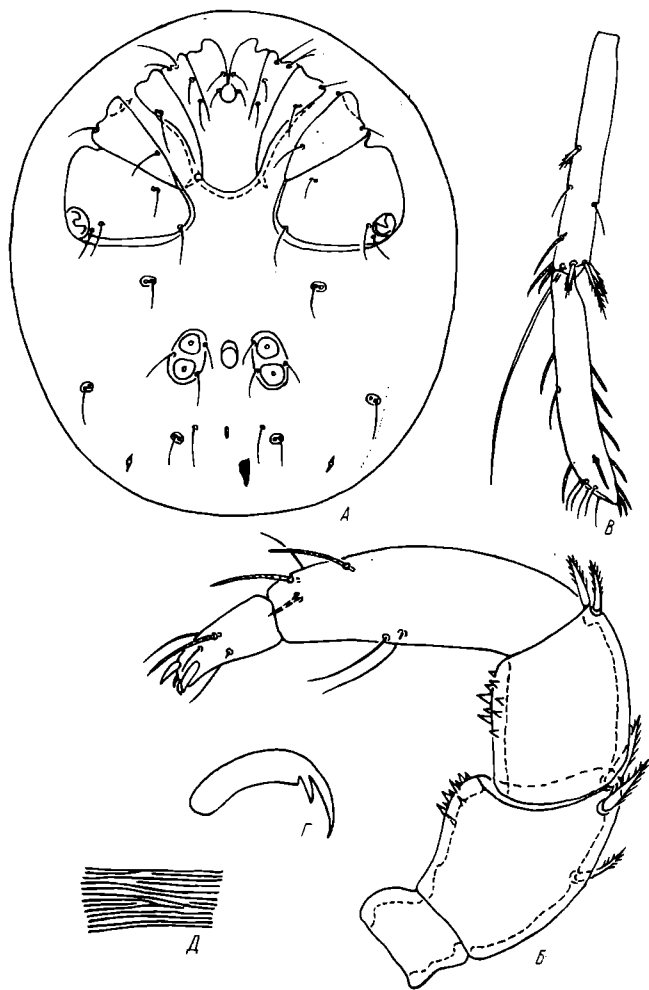


Рис. 4. Нимфа *Hygrobatas nigromaculatus*.

А - снизу, Б - педипальпа, В - голень и лапка ноги III, Г - амбулакра, Д - участок покровов.

Длина тела 300–500 мкм. Задний край тазиков I широко закруглен (рис. 5, А). Тазики IY сильно сужены медиально, почти треугольной формы. Генитальный щит очень крупный, немногим короче половых пластинок. Вентродистальная часть бедра I педипальпы (рис. 5, Б) с небольшим овальным бугром, вершина которого усажена острыми зубцами. Дистальные щетинки на бедре I не равны по величине. Вентральная поверхность бедра II педипальпы вздута в дистальной части, образуя подобие бугра с зубцами на выпуклой части. Дорсодистальные щетинки на бедре II равной величины. Вентральные щетинки на колене педипальпы широко расставлены, причем проксимальная крупнее дистальной. Длина члеников педипальпы 15, 55, 40, 70, 35 мкм. Голени ног II–III (рис. 5, В) несут по 1 плавательной щетинке. Коготок (рис. 5, Г) с вогнутой коготковой пластинкой. Покровы с густой штриховкой (рис. 5, Д).

Нимфа *Hygrobates calliger* Piersig, 1896.

Длина туловища 340–750 мкм. Форма коксальных щитов и расположение на них щетинок показаны на рис. 6, А. Генитальный щиток треугольной формы, его передний край выступает за половые пластинки. Передние генитальные присоски несколько крупнее задних. Вентродистальный бугор на бедре I педипальпы (рис. 6, Б) конический, с широким основанием. Вершина бугра с крупными зубцами (рис. 6, В), находится на значительном расстоянии от вентрального конца членика. Передняя дорсальная щетинка на бедре I расположена проксимальнее середины, а 2 другие (короткая и длинная) сближены у дистального конца. Вентральная поверхность бедра II слабовыпуклая, на 2/3 покрыта зубцами. Дорсальные соленидии и вентральные щетинки на колене педипальпы широко расставлены, причем проксимальный соленидий и вентральная хета расположены близ середины членика. Длина члеников педипальпы 20, 60, 50, 80, 30 мкм. Ноги без плавательных волосков. Вентральный край коготковой пластинки слабо вогнут, почти прямой (рис. 6, Г). Покровы близ полового органа и анального отверстия с густой штриховкой, а на остальной поверхности туловища полосы расположены на значительном расстоянии друг от друга (рис. 6, Д).

Нимфа *Hygrobates fluviatilis* (Ström, 1768).

Длина тела 400–600 мкм. Форма и пропорции тазиков ног приводятся на рис. 7, А. Генитальный щиток небольшой. Его длина составляет около половины таковой половых пластинок. Вентральный бугор на бедре I педипальпы (рис. 7, Б) длинный, острый, усажен мелкими острыми зубцами, сидит на самом дистальном конце чле-

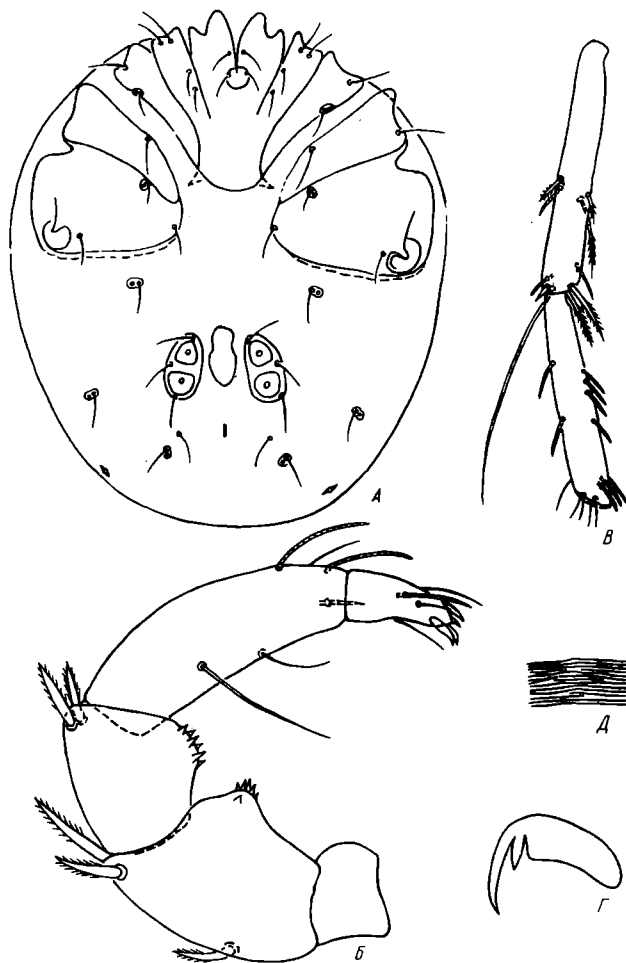


Рис. 5. Нимфа *Hygrobatas trigonicus*.

А - снизу, Б - педипальпа, В - голень и лапка ноги 1У,
Г - коготок, Д - участок покровов.



Рис. 6. Нимфа *Hygrobates calliger*.

А - снизу, Б - педипальпа, В - вентральный бугор бедра I педипальпы, Г - коготок, Д - участок покровов.

ника. Все дорсальные щетинки на бедре I примерно равной величины. Вентральный край бедра II слабоогнутый, с немногочисленными зубцами в дистальной части. Помимо 2 дорсальных перистых щетинок на бедре II имеется длинный бичевидный соленидий. Дорсальные соленидии на колене педипальпы сближены у дистального конца, а вентральные щетинки широко расставлены. Длина члеников педипальпы 15, 70, 60, 100, 40 мкм. Покровы на дорсальной поверхности (рис. 7, В) с сетчатым рисунком, а на вентральной (рис. 7, Г) с густой штриховкой. Ноги без плавательных волосков. Коготковая пластинка на амбулакрах с прямым вентральным краем (рис. 7, Д).

Определительная таблица дейтонимф водяных клещей
рода *Hygrobates* Koch, 1837

- 1(4). Ноги с плавательными волосками. Вентральный край коготковой пластинки амбулакр вогнутый.
- 2(3). Вентродистальный бугор на бедре I педипальпы отсутствует, дорсодистальные щетинки примерно равны по величине. Вентральная поверхность бедра II педипальпы прямая. Проксимальная и дистальная щетинки на колене педипальпы равной длины и сближены между собой. Генитальный щиток ма-

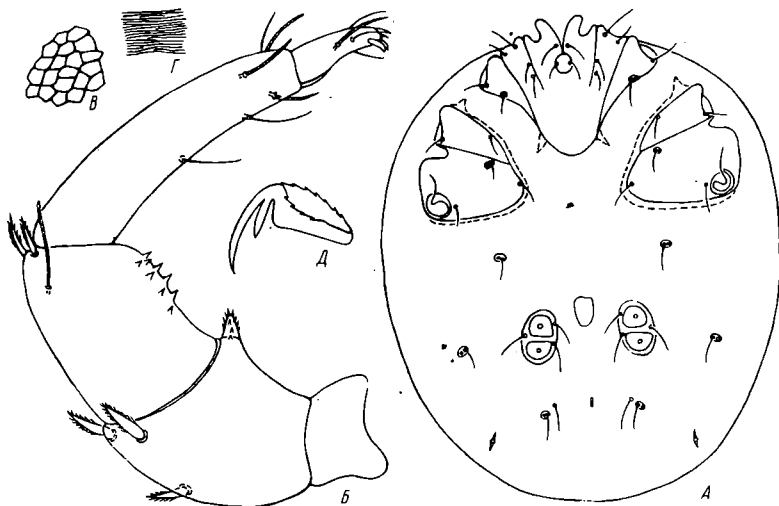


Рис. 7. Нимфа *Hygrobates fluviatilis*.

А - снизу, Б - педипальпа, В - участок дорсальной поверхности, Г - участок вентральной поверхности, Д - коготок.

- ленький, около $1/2$ длины половых пластинок
 *H. nigromaculatus* Lebert.
- 3(2). Вентродистальный бугор на бедре I педипальпы хорошо выражен, дорсодистальные щетинки не равны между собой. Вентральная поверхность бедра II вздута у дистального конца. Проксимальная щетинка на колене педипальпы крупнее дистальной, далеко отстоят друг от друга. Генитальный щиток крупный, около $4/5$ длины половых створок
 *H. trigonocus* Koenike.
- 4(1). Ноги без плавательных волосков. Вентральный край коготковой пластинки амбулакр прямой или выпуклый.
- 5(8). Вентральный бугор на бедре I педипальпы длинный, с заостренной вершиной. Вентральные щетинки на коленях педипальпы широко расставлены. Покровы на дорсальной поверхности с сетчатым рисунком или редкой штриховкой.
- 6(7). Покровы на спине с ячеистой скульптурой. Вентральный бугор на бедре I педипальпы у самого дистального конца, дорсодистальные щетинки равны по величине. На бедре II помимо 2 тактильных щетинок имеется соленидий. Дорсальные соленидии на коленях педипальпы сближены у дистального конца. Расстояние между вентральными щетинками на колене педипальпы равно таковому между дистальной щетинкой и концом членика *H. fluviatilis* Ström.

- 7(6). Покровы на спине с широко расставленными полосками. Вентральный бугор на бедре I педипальпы на расстоянии от дистального конца, дорсодистальные щетинки разной длины. На бедре II только 2 тактильные щетинки. Дорсальные соленидии на коленях широко расставлены. Расстояние между вентральными щетинками на коленях педипальп вдвое короче такового между дистальной вентральной щетинкой и концом членика *H. calliger* Piersig.
- 8(5). Вентральный бугор на бедре I педипальпы короткий, с округлой вершиной. Вентральные щетинки на коленях педипальп сближены между собой. Покровы гладкие.
- 9(10). Задний край газиков 1У прямой. Вентральный бугор на бедре I хорошо развит, конусовидной формы *H. longipalpis* Hermann.
- 10(9). Задний край газиков 1У с выемкой у медиального угла. Вентральный бугор на бедре I педипальпы едва выражен, с широко закругленной вершиной *H. longiporus* Thor.

Л и т е р а т у р а

1. В а й н ш т е й н Б.А., Т у з о в с к и й П.В. Туловищный хетом водяных клещей, его онтогенез и эволюция. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 230-269.
2. С о к о л о в И.И. (S o k o l o w I.I.). Beiträge zur Kenntnis der Hydracarinafauna des Ussuri - Gebietes. II. Hydracarinae der fließenden Gewässer. Zoll. Jahrb. Syst., 1934, Bd 65, H. 3-4, S. 309-388.
3. С о к о л о в И.И. Hydracarina - водяные клещи. Ч. I. Фауна СССР. Паукообразные, М.-Л., 1940, т. 5, вып. 2. 511 с.
4. A n g e l i e r C. Contribution à l'étude de la faune hydracarienne de la Marne. - Mém. Fac. Sci. Univ. Paris, 1931, N 459, p. 1-54.
5. B e s s e l i n g A.J. Nederlandsche Hydrachnidae. Genus Hygrobatas. - Entomol. ber., 1942, Bd 11, N 243, S. 2-6.
6. B e s s e l i n g A.J. De Nederlandse Watermijten (Hydrachnellae Latreill, 1802). - Monogr. Ned. Ent. Veren. Amsterdam, 1964, N 1. 199 S.
7. H a l b e r t J.N. Acarinida: I - Hydracarina. Clare Island Survey, part 39, N 1. - Proc. Irish Acad. Dublin u. London, 1911, vol. 31 (Sect. 2, part 39), p. 1-44.
8. I m a m u r a T. On the life-history of a water-mite, Hygrobatas longipalpis (Herm). - Gakugei, Hokkaido Univers., 1950, vol. 2, N 1, p. 74-78.

9. I m a m u r a T. Some water-mites from Hiroshima Prefecture. - J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Sapporo (s. 6), Zool., 1953, vol. 11, N 2, p. 193-260.
10. I m a m u r a T. Studies on water mites from Hokkaido. - J. Hokkaido Gakugei Univ. Sapporo, sec. B, 1954, Suppl. 1, p. 1-148.
11. K o e n i k e F. Acarina, Milben. - In: Brauer Die Süsswasserfauna Deutschlands. Jena, 1909, Bd 12, S. 13-184.
12. K r a m e r P. Neue Acariden. - Arch. Naturg 1879, Bd 45, N 1, S. 1-18.
13. P i e r s i g G.R. Deutschlands Hydrachniden, Zoologica, 1897-1900, Bd 19, N 22, 601 S.
14. P i e r s i g G.R. Acarina, Hydrachnidae. - In: Piersig u. Lohmann, Acarina, Hydrachnidae und Halacaridae. Tierreich, Berlin, 1901, Bd 13, S. 18-336.
15. S o a r C.D., W i l l i a m s o n W. The British Hydracarina. - Roy. Soc. London, 1927, vol. 11, N 112, p. 8-215.
16. V i e t s K.H. Wassermilben oder Hydracarina (Hydrachnellae und Halacaridae). - In: F. Dahl. Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile. Jena, 1936, Bd 31-32, S. 10-574.
17. V i e t s K. Die Milben des Süßwassers und des Meers (Hydrachnellae et Halacaridae, Acari). II, III. Katalog und Nomenclator. Jena, 1956, T. 2, 3. 870 S.
18. W a l t e r C.W. Die Hydracarinen der Schweiz. Rev. suisse zool., 1907, Bd 15, S. 401-573.
19. W a l t e r C.W. Hydracarinen aus den Alpen. - Rev. suisse zool., 1922, Bd 29, N 7, s. 227-411.
20. W a l t e r C.W. H. Laberts Hydracarinen des Genfer Sees. - Arch. Hydrobiol., 1928, Bd 18, S. 534-586

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ФАУНЫ СТРЕКОЗ (ODONATA)
ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
И ПРИЛЕГАЮЩИХ К НЕМУ ВОДОЕМОВ

В районе Рыбинского водохранилища найден 31 вид стрекоз, из них в личиночной фазе 28 видов, в имагинальной – 23. Видовой состав личинок и имаго в течение сезона меняется.

Материал собирали в течение 1974–1977 гг. в районе Борка в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища и прилегающих к нему водоемах различного типа: проточных, слабопроточных и непроточных. Имаго отлавливали воздушным энтомологическим сачком около водоема и вдали от него со времени появления первых взрослых стрекоз до их полного исчезновения. Отмечали начало и сроки вылета, время массового лёта и лёта вообще. Личинок отлавливали водным сачком или скребком со времени образования водоема до его полного замерзания. Для массовых видов точно определяли стадию развития. Личинок остальных видов делили на 3 возрастные группы по длине тела – младшие, средние, старшие. Отмечали время нахождения кладок стрекоз в водоеме.

Имаго

Первыми в природе появляются стрекозы *Erythromma najas* Hans – в начале–середине мая. Жизненный цикл одногодичный, зимуют в фазе личинки на финальной стадии. Вылет имаго синхронный в течение 2–5 дней. Лёт имаго непродолжительный: последняя особь наблюдалась в конце июня. Численность этого вида стрекоз невелика.

Несколько позже вылетают стрекозы *Coenagrion hastulatum* Sharp. Появление первых особей отмечалось в середине–конце мая. Жизненный цикл одногодичный, зимуют в фазе личинки на средних и старших стадиях развития. В зависимости от стадии зимовки различен и тип вылета имаго: менее синхронный при зимовке на средних стадиях развития и более синхронный – на старших. В период

лёт стрекоз этого вида в массе наблюдали около водоема. Лёт продолжается до середины августа—начала сентября.

Одновременно с появлением *C. hastulatum* отмечается и синхронный вылет *Aeschna grandis* L. Жизненный цикл двухгодичный. В период вылета имаго на растительности в массе можно видеть шкурки перелинявших на имаго личинок и молодых окрылившихся стрекоз. Зимуют *Ae. grandis* в фазе личинки в 1-й год на средних стадиях, во 2-й — на финальной. Вылет имаго происходит через 2 года после выплывания личинок из яйца. Лёт имаго продолжительный. В это время их можно видеть как около водоема, так и вдали от него. Лёт стрекоз *Ae. grandis* продолжается до октября.

В мае вылетают и стрекозы *Cordulia aenea* L., единичные экземпляры которых можно наблюдать вдоль берегов рек до августа. Относительно типа вылета имаго ввиду их немногочисленности сказать что-либо трудно. Одновременно с *C. aenea* появляются стрекозы *Libellula quadrimaculata* L. и *Leucorrhinia rubicunda* L., единичные экземпляры которых летают в течение всего сезона. Зимуют эти виды в фазе личинки на последних стадиях развития.

Если в мае летят стрекозы в основном из подотряда *Anisoptera*, то в июне к ним добавляются виды преимущественно из подотряда *Zygoptera*. Так, в середине—конце июня почти в одно время появляются *Coenagrion pulchellum* Lind, *C. puella* L. и *Enallagma cyathigerum* Charp. Жизненный цикл этих видов одногодичный. Зимуют в фазе личинки на средних стадиях. Вылет имаго растянут и продолжается 1–2 недели. Численность стрекоз в природе невелика. Лёт имаго продолжительный — исчезают они в конце августа.

В середине—конце июня в природе в массе появляются *Lestes dryas* Kirby. Жизненный цикл одногодичный, зимуют в фазе яйца. Одновременное развитие личинок во временных водоемах способствует синхронному вылету имаго. Массовый лёт заканчивается в конце июля, хотя единичные особи отмечаются и в августе.

Немного позже — в начале июля — появляются стрекозы *Lestes sponsa* Hans. Жизненный цикл одногодичный, зимуют в фазе яйца. Развитие личинок неодновременное, вылет имаго растянут на 1–2 недели, а иногда и месяц. В массе стрекозы этого вида летают до середины сентября, а единичные особи до конца этого месяца.

В конце июля появляются первые особи *Sympetrum flaveolum* L. Жизненный цикл одногодичный, зимуют в фазе яйца. Вылет имаго происходит синхронно. Массовый вылет наблюдается в конце июля—начале августа. Лёт имаго продолжается до октября. В период лёта численность стрекоз большая.

Одновременно с этим видом летят стрекозы *Sympetrum scoticum* Don. Зимуют в фазе личинки на средних и младших стадиях. Единичные экземпляры этого вида можно наблюдать уже в июне.

но массовый вылет отмечался в начале августа, когда большое количество стрекоз *S. scoticum* появилось в природе, преимущественно на солнце и в защищенных от ветра местах. Лёт продолжается до октября.

Во второй половине августа появляются *Sympetrum vulgatum* L. Жизненный цикл одногодичный. Зимуют в фазе яйца. Вылет имаго несинхронный, растянут на 2-3 недели. Лёт продолжается до октября. Численность стрекоз этого вида в природе велика.

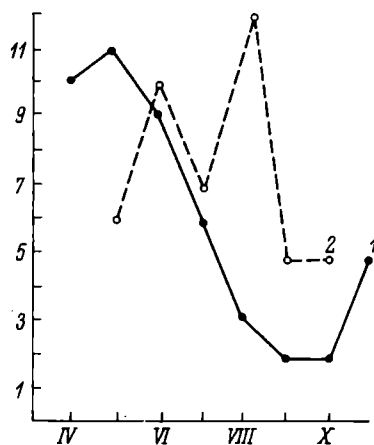
Таким образом, наибольшее число видов имаго отмечается в июне-августе – 9-11 видов (см. рисунок). Начиная с августа, преобладают стрекозы рода *Sympetrum*, численность остальных видов сокращается.

Сроки лёта стрекоз в районе Рыбинского водохранилища при сравнении с данными для других географических областей (табл. 1, 2) в одних случаях приблизительно одинаковы, а в других значительно различаются. Но нельзя сказать о том, что эти сроки сдвинуты в одну сторону, т.е. либо запаздывают, либо опережают.

Так, если *Aeschna grandis* вылетает во всех районах в середине июня, а в Верхнем Приобье даже в начале июля, то в районе Рыбинского водохранилища вылет этого вида начинается в середине мая, т.е. гораздо раньше, нежели в других областях.

Начало лёта *Enallagma cyathigerum*, по нашим наблюдениям, отмечается во 2-й или 3-й декадах июня. Оно запаздывает по сравнению со сроками лёта в других географических районах: в ГДР вылет начинается 15 мая, в Латвии – 25 мая, в Ярославской обл. и Оленецком крае [3, 4] – 5 июня, в Верхнем Приобье – в конце мая.

Относительно сроков лёта стрекоз 2 близких видов рода *Leses* – *L. dryas*, *L. sponsa* – в литературе существуют разноречивые данные. Так, для Ярославской обл. и Оленецкого края отмечается одновременный лёт стрекоз этих 2 видов с 15 июня до октября. В Московской обл. и ГДР наблюдается также одновременное появление их в начале июля и исчезновение *L. dryas* в сентябре, а *L. sponsa* в октябре. В Сибири и в Донцке эти виды объединяются в группу летних стрекоз, которые появляются в июне и исчезают в сентябре. Около г. Кременца Тернопольской обл. [6] первые стрекозы *L. dryas* появляются немного раньше, чем



Сезонная динамика видового состава стрекоз.

1 – личинки, 2 – имаго. По оси ординат – число видов; по оси абсцисс – месяцы.

Сроки лёта стрекоз в районе Рыбинского водохранилища

Вид	1975 г.	1976 г.
<i>Lestes dryas</i> Kirby	VI-VIII	VI-VIII
<i>L. sponsa</i> Hans	VII-IX	VII-IX
<i>Coenagrion hastulatum</i> Charp	V-VIII	V-IX
<i>C. puella</i> L.	V-VIII	VI-VIII
<i>C. pulchellum</i> Lind	V-VIII	VI-VIII
<i>Erythromma najas</i> Hans	V-VI	V-VII
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charp	VI-VIII	VI-VIII
<i>Sympetrum scoticum</i> Don	VII-X	VIII-X
<i>S. flaveolum</i> L.	VII-X	VII-X
<i>S. vulgatum</i> L.	VIII-X	VIII-X
<i>Aeschna grandis</i> L.	V-X	V-X
<i>Cordulia aenea</i> L.	V-VIII	V-VII

L. sponsa. Последние относятся уже к летне-осенним видам. А.Н. Попова [7] отмечает, что вылет стрекоз *L. sponsa* происходит на 2 недели раньше, чем *L. dryas*. В Канаде сроки лёта стрекоз *L. dryas* совпадают с нашими - 2 июня 1970 г. и 24 июня 1971 г. [13].

Для вылета и лёта стрекоз *L. dryas* и *L. sponsa* в районе Рыбинского водохранилища характерна следующая закономерность: вылет имаго *L. dryas* всегда происходит раньше, чем *L. sponsa*, у *L. dryas* вылет синхронный, а у *L. sponsa* растянут; лёт *L. dryas* всегда менее продолжительный - до августа, *L. sponsa* - до сентября.

Вылет стрекоз *Sympetrum flaveolum* в районе Рыбинского водохранилища более поздний, чем в других регионах. Так, для Ярославской обл. и Оленецкого края указывается появление этих стрекоз в середине июня, около г. Кременца даже в конце мая, а во всех остальных - в начале июля. Массовый вылет *S. flaveolum*, по нашим наблюдениям, происходит несколько позже - в середине июля. Нами также отмечается несколько более поздний вылет имаго *S. vulgatum*. У нас он наблюдается в конце июля - начале августа, в других районах - в середине июля.

Несмотря на то, что видовой состав в течение сезона меняется, существует строгая сезонная закономерность появления отдельных видов в природе, хотя иногда она может нарушаться незначительно. Так, стрекозы *L. sponsa* появляются в природе раньше, нежели *S. flaveolum* и *S. vulgatum*. Но в 1976 г. из-за плохих погодных условий вылет *L. sponsa* был так растянут, что их появление совпало с вылетом *S. flaveolum* и даже *S. vulgatum*.

Т а б л и ц а 2

Сроки лёта стрекоз в различных географических областях

Вид	Московская обл.*	ГДР*	Ярославская обл., Оленегский край*	СССР**	Латвия***	Верхнее Приобье****	Донецк*****
<i>Lestes sponsa</i> Hans	5 VII-X	5 VII-15 X	15 VI-X	VII-1X	15 VI-15 1X	15 VI-15 1X	Летний
<i>L. dryas</i> Kirby	1 VII-15 1X	5 VII-20 1X	15 VI-X	VII-VIII	10 VI-20 1X	25 VI-15 1X	"
<i>Coenagrion hastulatum</i> Charp	20 VI-15 VIII	20 VI-1 VII	20 VI-1 VII	V-VIII	15 VI-10 VIII	15 V-25 VIII	-
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charp	1 VI-15 1X	15 VI-15 X	5 VI-15-1X	VI-X	25 V-15 X	25 V-5 1X	Позднелетний
<i>Erythromma najas</i> Hans	20 VI-15 VIII	20 VI-10 1X	5 VI-15 1X	V-VIII	15 VI-1X	15 V-25 1X	Раннелетний
<i>Aeschna grandis</i> L.	15 VI-X	15 VI-15 1X	15 VI-X	VI-1X	10 VI-15 X	5 VII-15 X	-
<i>Sympetrum flaveolum</i> L.	1 VI-15 1X	10 VII-15 X	15 VI-X	VI-X	15 VI-18 1X	5 VIII-15 X	Летний
<i>S. vulgatum</i> L.	15 VI-15 1X	15 VII-15 X	-	VII-X	1 VII-15 X	25 VIII-5 X	Летне-осенний
<i>S. scoticum</i> Don.	10 VII-X	1 VI-X	15 VI-X	V-X	5 VII-30 X	5 VII-15 X	Осенний
<i>Cordulia aenea</i> L.	1 VI-15 VIII	1 VI-VIII	20 VI-15 VIII	-	10 VI-25 VIII	15 V-25 VII	Весенний

П р и м е ч а н и е. По данным: * - А.Н. Баргенева [1], ** - А.Н. Попова [7], *** - 3.Д. Стурис [8], **** - Б.Ф. Бельшева [2], ***** - А.И. Олигер [5].

Наибольшее число видов в водоеме отмечается в апреле-июне, до 9-10 видов (табл. 3). Всех личинок в этот период можно разбить на 3 группы. В первую группу входят виды стрекоз, которые перезимовали и присутствуют в это время в фазе личинки на финальной стадии: *Coenagrion hastulatum*, *Erythromma najas*, *Aeschna grandis* (2-й год развития), *Cordulia aenea*, *Libellula quadrimaculata*. Ко второй группе относятся виды, перезимовавшие в фазе личинки на средних стадиях: *Coenagrion puella*, *C. pulchellum*, *hastulatum*, *Aeschna grandis* (1-й год развития), *Enallagma cyathigerum*, *Calopteryx splendens* Harr. К июню эти стрекозы достигают уже старших стадий развития. В третью группу входят виды, зимующие в фазе яйца. Весной в водоеме они присутствуют в фазе личинки на младших стадиях, а по мере их развития достигают и более поздних стадий: *Lestes dryas*, *L. sponsa*, *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum*.

Начиная с июня, по мере постепенного вылета имаго сокращается число видов личинок в водоемах. Так, в конце июля найдены только личинки *Aeschna grandis*, *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum*. Далее вылетают *S. flaveolum* и *S. vulgatum*, появляется новое поколение личинок *Coenagrion hastulatum* и *Erythromma najas*, а в сентябре молодые личинки рода *Coenagrion*, идентификация которых до вида невозможна. Таким образом, к осени видовое разнообразие личинок в водоеме увеличивается (см. рисунок).

В природе численность и видовое разнообразие личинок и имаго находятся в обратной зависимости, т.е. при большом разнообразии видов имаго отмечается сокращение числа видов личинок в водоемах.

Численность отдельных видов неодинакова. Точных количественных учетов не проводилось. Оценку численности проводили визуально, наблюдая за поведением имаго, а также по соотношению числа особей видов личинок и имаго в пробах. В фауне стрекоз в районе Рыбинского водохранилища можно выделить массовые, немногочисленные и единичные виды. К массовым видам относятся те, численность личинок которых с момента их появления в водоеме до вылета имаго, а также численность имаго с момента вылета до конца массового лета превосходит численность остальных видов: *Lestes dryas*, *L. sponsa*, *Erythromma najas*, *Coenagrion hastulatum*, *C. puella*, *Aeschna grandis*, *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum*, *S. scoticum*. К единичным видам относятся стрекозы, единичные экземпляры которых (как личинок, так и имаго) находили в течение всего сезона: *Lestes virens* Charp, *Ischnura pumilio* Charp, *Sympetrum pedemontanum* Allioni, *Crocothemis erythraea* Brull. Остальные виды стрекоз встречались в количестве гораздо меньшем, чем массовые, но боль-

Т а б л и ц а 3

Сезонная динамика видового состава личинок стрекоз
в районе Рыбинского водохранилища

Вид	1974 г.						1975 г.					
	IY	Y	YI	YII	YIII	IX	IY	Y	YI	YII	YIII	IX
<i>Lestes dryas</i> Kirby	+	+					+	+	+			
<i>L. sponsa</i> Hans.	+	+	+				+	+	+	+		
<i>Coenagrion hastulatum</i> Charp	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+
<i>C. puella</i> L.			+					+	+	+		
<i>C. pulchellum</i> Lind			+					+	+	+		
<i>Erythromma najas</i> Hans	+	+					+	+		+		
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charp		+						+	+			
<i>Aeschna grandis</i> L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cordulia aenea</i> L.	+						+					
<i>Libellula quadrimaculata</i> L.	+						+					
<i>Sympetrum scoticum</i> Don			+	+	+				+	+	+	
<i>S. vulgatum</i> L.	+	+					+	+	+	+		
<i>S. flaveolum</i> L.	+	+					+	+	+	+		

шем, чем единичные. Они все объединяются в группу немногочисленных.

Массовые виды стрекоз в районе Рыбинского водохранилища найдены в большом количестве и в других географических областях (табл. 4). Исключение составляет только *S. scoticum*, который в более южных областях встречается редко. Некоторые немногочисленные для района Борка виды встречаются в массе в Прибалтике [8-11] (*Enallagma cyathigerum*, *Coenagrion pulchellum*, *Erythromma najas*, *Ischnura elegans*, *Cordulia aenea*, *Libellula quadrimaculata*) и в районе Донецка (*Calopteryx splendens*, *Platycnemis pennipes* Pall, *Phyrosoma nymphula* Sulz, *Sympetrum sanguineum* Müll.). Единично встречающиеся в Рыбинском водохранилище виды (*Sympetrum pedemontanum*, *Ischnura pumilio*, *Lestes virens*) более многочисленны в Прибалтике и в южных областях.

Вылет и лёт стрекоз каждого вида характеризуются определенным периодом и степенью синхронности. В своей работе П.С. Корбе [12] разделяет всех стрекоз на 2 группы - весенние и летние ви-

Обилие стрекоз в различных географических областях

Вид	Рыбин- ское во- дохрани- лище	Латвия*	Литва**	Донецк***
<i>Calopteryx splendens</i> Harr	Обычен	Обычен	Обычен	В массе
<i>C. virgo</i> L.	"	-	Единично	-
<i>Lestes virens</i> Charp	Единично	Единично	"	Обычен
<i>L. dryas</i> Kirby	В массе	Обычен	Обычен	Редко
<i>L. sponsa</i> Hans	То же	В массе	Часто	Часто
<i>Sympyca fusca</i> Vand.	Единично	-	-	Редко
<i>Platycnemis pennipes</i> Pall.	Обычен	Обычен	Обычен	В массе
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charp	"	В массе	В массе	Редко
<i>Coenagrion concinnum</i> Joh	"	Единично	-	-
<i>C. hastulatum</i> Charp	В массе	Обычен	Редко	-
<i>C. armatum</i> Charp	Обычен	Единично	-	-
<i>C. puella</i> L.	В массе	Обычен	Часто	В массе
<i>C. pulchellum</i> Vand.	Обычен	В массе	Обычен	Часто
<i>C. ornatum</i> Selys	"	-	-	"
<i>Erythromma najas</i> Hans	В массе	Обычен	В массе	Единично
<i>Phyrosoma nymphula</i> Sulz	Обычен	-	Единично	-
<i>Ischnura elegans</i> Vand.	"	В массе	В массе	В массе
<i>Is. pumilio</i> Charp	Единично	Единично	Единично	То же
<i>Aeschna grandis</i> L.	В массе	Обычен	В массе	-
<i>Anax imperator</i> Leach	Обычен	"	-	Обычен
<i>Epithea bimaculata</i> Charp	"	"	Единично	-
<i>Cordulia aenea</i> L.	"	В массе	В массе	Обычен
<i>Somatochlora metalica</i> Vand.	"	Обычен	Единично	-
<i>Libellula quadrimaculata</i> L.	"	В массе	Часто	Редко
<i>Sympetrum flaveolum</i> L.	В массе	Обычен	Обычен	Обычен
<i>S. scoticum</i> Don	То же	"	"	Уникальный
<i>S. vulgatum</i> L.	"	"	В массе	Часто
<i>S. pedemontanum</i> Allioni	Единично	-	Единично	Обычен
<i>S. sanguineum</i> Müll	"	Обычен	"	Часто
<i>Leucorrhinia rubicunda</i> L.	Редко	Единично	В массе	-
<i>Crocothemis erythraea</i> Brull	Единично	-	-	-

П р и м е ч а н и е. Прочерк - отсутствует. По данным: * - 3.Д. Спурс [8, 9], ** - А.И. Олигер [5].

ды. Эти группы признают многие одонтологи. Весенние виды зимуют в фазе личинки на финальной стадии, имаго вылетает ранней весной синхронно. Летние виды зимуют на иной фазе развития или же на иной стадии личинки, вылетают позже весенних видов и менее синхронно. Для стрекоз района Рыбинского водохранилища некоторые виды (представители фауны временных водоемов) не укладываются в эти группы, так как они зимуют в фазе яйца и характеризуются ранним и синхронным вылетом имаго или поздним (род *Sympetrum*), но также синхронным. По фазе зимовки (в фазе личинки учитывается стадия развития), срокам вылета имаго, типу вылета имаго, характеру водоема, в котором обитает вид, фауну стрекоз Рыбинского водохранилища можно разбить на 5 эколого-фаунистических групп.

1. Весенние виды. Обитают в постоянных водоемах, зимуют в фазе личинки на финальной стадии, вылет имаго в мае, синхронный: *Coenagrion hastulatum*, *Erythromma najas*, *Aeschna grandis*, *Cordulia aenea*.

2. Весенне-летние виды. Обитают во временных водоемах, зимуют в фазе яйца, вылет имаго в июне синхронный – *Lestes dryas*.

3. Летние виды. Обитают в постоянных водоемах, зимуют в фазе яйца или личинки на средних стадиях, вылет имаго в июне-июле несинхронный: *Coenagrion hastulatum*, *C. puella*, *C. pulchellum*, *Enallagma cyathigerum*, *Lestes sponsa*.

4. Летне-осенние виды. Обитают во временных водоемах, зимуют в фазе яйца, вылет имаго в июле синхронный – *Sympetrum flaveolum*.

5. Осенние виды. Обитают в постоянных водоемах, зимуют в фазе личинки или яйца, вылет имаго в июле-августе несинхронный: *Sympetrum scoticum*, *S. vulgatum*.

Л и т е р а т у р а

1. Б а р т е н е в А.Н. Опыт биологической группировки стрекоз Европейской части СССР. – Русск. зоол. ж., 1930, т. 10, вып. 4, с. 57-31.
2. Б е л ы ш е в Б.Ф. Стрекозы Сибири. Новосибирск, 1974, т. 1, 620 С.; т. 2, 350 с.
3. Д ъ я к о н о в А.М. Odonata озера Сандала и его окрестностей. – Тр. Оленецкой науч. экспед., 1922, т. 4, № 1, с. 1-37.
4. К о л о с о в Ю.М. Стрекозы Ярославской губернии (*Pseudoneuroptera*, *Odonata*). – Тр. Яросл. ест.-ист. и краев. об-ва, 1925, т. 4, № 1, с. 39-44.
5. О п и г е р А.И. Эколого-фаунистическая характеристика стрекоз (*Odonatoptera*) Донбасса. – Автореф. канд. дис. Донецк, 1975. 24 с.

6. П а в л ю к Р.С., К у з ь м о в и ч Л.Г. Стрекозы (Insecta, Odonata) окрестностей города Кременца Тернопольской области. - Вест. зоол., 1976, № 3, с. 82-84.
7. П о п о в а А.Н. Личинки стрекоз. М.-Л., 1953. 235 с.
8. С п у р и с З.Д. Стрекозы Латвийской ССР. Рига, 1956. 359 с.
9. С п у р и с З.Д. О фауне стрекоз Литовской ССР. - В кн.: Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий. Рига, 1959, с. 88-93.
10. С т а н е н и т е А.П. Биология и паразиты стрекоз (Odonata) Литовской ССР. - Автореф. канд. дис. Вильнюс, 1963, 22 с.
11. С т а н е н и т е А.П. Фауна стрекоз (Odonata) озера Жувинтас и его окрестностей. - В кн.: Заповедник Жувинтас. Вильнюс, 1968, с. 232-243.
12. C o r b e t P.S. The life-histories of *Lestes sponsa* (Hansemann) and *Sympetrum striolatum* (Charpenter) (Odonata). - Tijdschr. Entomol., 1956, vol. 99, p. 217-229.
13. S a w c h y n W.W., G i l l o t t C. The life histories of three species (Odonata, Zygoptera) in Saskatchewan. - Canad. Entomologist, 1974, vol. 102, N 12, p. 1285-1283.

СТАДИИ РАЗВИТИЯ ЛИЧИНОК
SYMPETRUM FLAVEOLUM L. (ODONATA)

Стрекозы *Sympetrum flaveolum* L. – представители фауны временных водоемов [1, 3, 4]. Зимуют в фазе яйца. Личинки появляются весной одновременно с образованием водоема, а затем быстро и синхронно развиваются. К моменту высыхания луж они достигают финальной стадии развития, но вылета имаго не происходит. Личинки остаются на месте пересохшего водоема, закапываясь во влажные верхние слои грунта. Имаго вылетают синхронно в конце июля–начале августа.

Сведения о стадиях развития личинок *S. flaveolum* в литературе отсутствуют. Известно только, что личинка линяет 7 раз [3]. Нами были проведены исследования по определению числа стадий развития личинок этого вида. В настоящей работе впервые приводится описание всех стадий развития личинок.

Материал собирали во временных лужах около дер. Григорово близ Борка. Личинок отлавливали с момента их появления в водоеме до вылета имаго. При определении стадий применяли методику, описанную ранее [2]. Параллельно с наблюдениями в природе проводили и лабораторные опыты. Личинок содержали в аквариумах из оргстекла с природной водой и водной растительностью из тех же водоемов. Кормом служили ракообразные, олигохеты и личинки насекомых: хирономиды, поденки, стрекозы, ручейники. Наблюдали за линьками личинок и описывали шкурки личинок, оставшихся после линек.

Личинка *S. flaveolum* в течение своего развития проходит 11 стадий. Число стадий для данного вида стрекоз постоянно. Личинки различных стадий четко различаются по морфометрическим признакам (см. таблицу).

Длина тела изменяется от 2.5 мм у личинок 1-й стадии до 18.5 мм у 11-й (средние размеры личинок финальной стадии 17.3 мм). Крыловые зачатки отсутствуют у личинок 1-й и 2-й стадий. Они появляются на 3-й стадии и вырастают до 5.2 мм у личинок финальной стадии. Ширина головы увеличивается с 0.8 до

Характеристика личинок *S. flaveolum* L.
различных стадий развития

Стадии развития	Длина тела, мм	Длина крыловых зачатков, мм	Ширина головы, мм	Ширина маски, мм
1	2.5±0.00	0	0.8	0.7
2	3.0±0.00	0	1.0	0.9
3	4.0±0.00	0.1±0.00	1.3	1.1
4	5.0±0.00	0.3±0.00	1.7	1.4
5	6.4±0.17	0.5±0.08	2.0	1.5
6	8.0±0.14	0.9±0.10	2.5	2.0
7	9.3±0.80	1.1±0.17	3.0	2.5
8	10.8±0.60	1.5±0.35	3.5	3.0
9	13.7±1.00	2.5±0.17	4.0	3.5
10	16.2±1.30	4.7±0.21	4.7	4.0
11	17.3±0.90	5.2±0.14	5.5	5.0

Продолжение таблицы

Стадии развития	Число члеников		Число щетинок	
	антенны	лапки	боковых	подбородочных
1	3	1	2	2
2	4	2	4	5
3	4	2	5	5
4	6	3	5	7
5	6	3	6-8	7-11
6	6	3	7-9	8-11
7	7	3	8-9	10-12
8	7	3	10	10-13
9	7	3	10-11	12-14
10	7	3	11	13-14
11	7	3	11	14

5.5 мм. Ширина маски изменяется с 0.7 до 5.0 мм. Причем длина тела и крыловых зачатков для личинок одной стадии изменчива, а ширина головы и маски – величина постоянная. Таким образом, зная размеры ширины головы и маски, можно определить стадию развития личинки.

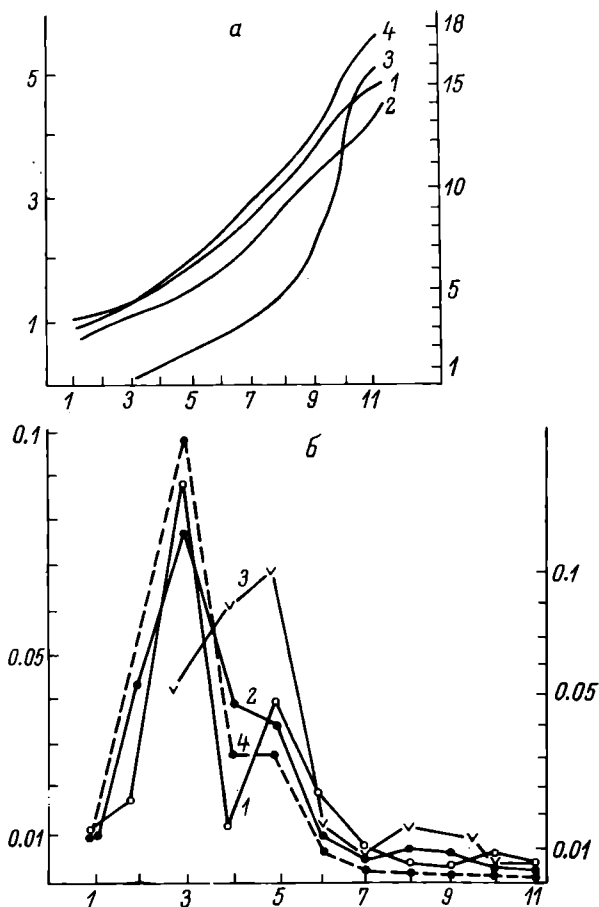


Рис. 1. Рост личинок.

а - линейный рост, б - относительная скорость роста. По оси ординат: справа - длина тела (4), слева - ширина головы (3) и маски (2), длина крыловых зачатков (1); по оси абсцисс - стадия развития.

Линейный рост длины тела, ширины головы и маски проходят почти параллельно, т.е. эти параметры увеличиваются пропорционально друг другу (рис. 1, а). Рост крыловых зачатков, появляющихся на более поздней стадии развития, опережает рост других частей тела. Относительная скорость роста вычислялась по формуле:

$$V_0 = \frac{L_{n+1} - L_n}{L_n \times \Delta t},$$

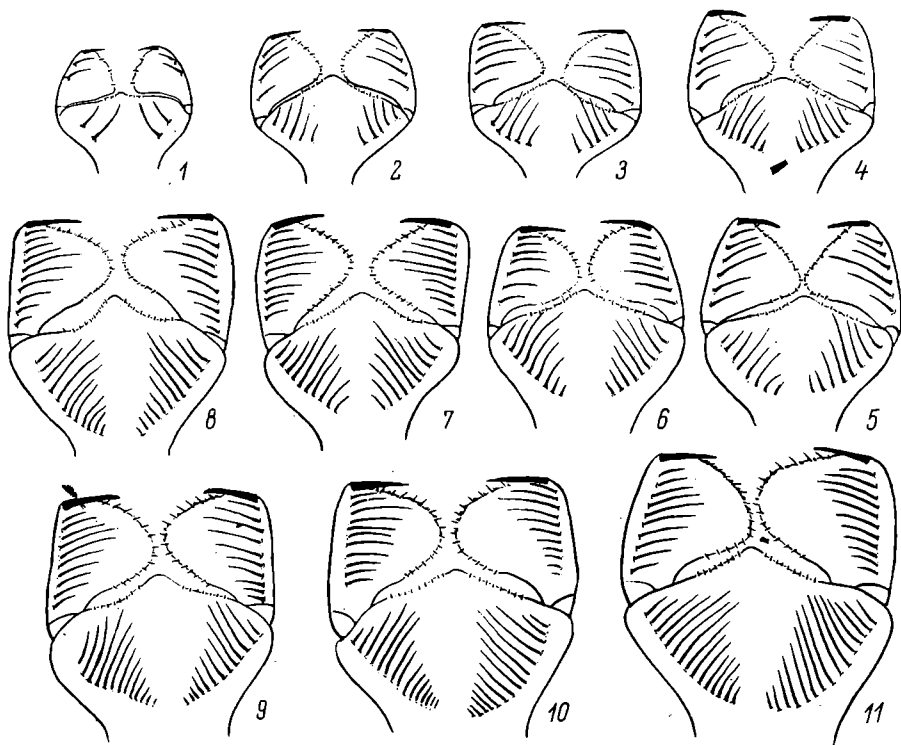


Рис. 2. Строение маски личинок различных стадий.

Цифры - стадии развития.

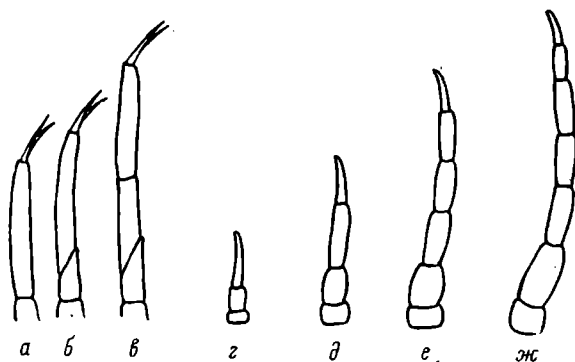


Рис. 3. Строение лапки и антенны личинок различных стадий.

а - лапка 1-й стадии, б - то же 2 и 3-й, в - то же 4-11-й стадий, г - антенна 1-й стадии, д - то же 2 и 3-й, е - то же 4-6-й, ж - то же 7-11-й стадий.

где L_n - средние размеры личинок стадии n , Δt - продолжительность развития личинки стадии [6]. Относительная скорость роста личинок наибольшая на 2-6-й стадиях и значительно меньше на 1-й и 7-11-й (рис. 1, б). Продолжительность развития и относительная скорость роста связаны между собой обратно пропорциональной зависимостью.

При переходе из одной стадии в другую наблюдается не только увеличение линейных размеров тела, но и морфологические изменения. У личинок 1-й стадии 2 подбородочные и 2 боковые щетинки. Затем с каждой последующей стадией их число постепенно увеличивается на 1-3 щетинки и достигает максимального значения - 14 подбородочных и 11 боковых щетинок на 9-й стадии. На 1-4-й стадиях число боковых и подбородочных щетинок постоянно для каждой стадии. Начиная с 5-й стадии, несмотря на то, что число щетинок с каждой последующей стадией увеличивается, для личинок каждой стадии оно непостоянно и может колебаться в пределах от 2 до 5 щетинок. Нарастание подбородочных щетинок происходит в большей степени к центральной линии, а боковых - к переднему краю маски.

У личинок 1-й стадии на переднем крае основной лопасти и на дистальном крае боковой лопасти по 3 зубца. Далее с каждой последующей линькой это число увеличивается неравномерно, обычно у личинок одной стадии сильно варьирует. По мере развития личинки становится более выраженной зазубренность дистального края боковой лопасти и более хигенизированным подвижный зубец (рис. 2).

У личинок 1-й стадии трехчлениковые антенны. Далее делится пополам последний членик и образуются четырехчлениковые антенны на 2-й и 3-й стадиях. После деления пополам последнего и предпоследнего члеников образуются шестичлениковые антенны на 4-6-й стадиях. Затем делится последний членик. Семичлениковые антенны характерны для личинок 7-11-й стадий (рис. 3, г-ж).

У личинок 1-й стадии одночлениковая лапка. На 2-й и 3-й стадиях лапка двухчлениковая. Трехчлениковая лапка образуется у личинок 4-й стадии и характерна для личинок всех последующих стадий. Характер деления лапки такой же, как и у ранее описанных видов [5] (рис. 3, а-в).

В процессе развития личинки изменяется и строение анальной пирамиды. Дорсальный придаток у личинок 1-3-й стадий в ширину больше, чем в длину, голый, без щетинок. На последующих стадиях он вытягивается в длину и на нем появляются щетинки, т.е. опушается.

Начиная с 9-й стадии, опушение вновь исчезает. На финальной стадии длина превышает ширину в 1.5 раза. Церки за период развития вытягиваются в длину и принимают более продолговатую форму. Церкоиды появляются только у личинок 5-й стадии, они треугольной формы. На всех последующих стадиях церкоиды растут в длину больше, чем в ширину. У личинок финальной стадии их длина превышает ширину в 5 раз (рис. 4).

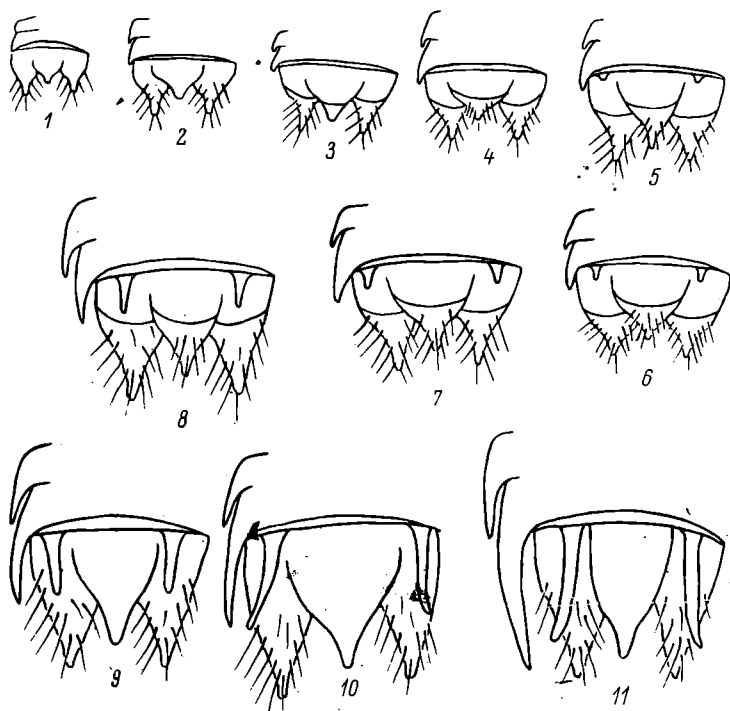


Рис. 4. Строение анальной пирамиды личинок различных стадий.

Цифры – стадии развития.

Латеральные шипы появляются у личинок 2-й стадии. У личинок финальной стадии на 10-м сегменте они достигают размеров анальной пирамиды, а на 9-м – 0.5 ее длины (рис. 4).

Дорсальные шипы появляются у личинок 5-й стадии на 5-8-м сегментах в виде небольших и закругленных вздутий. Начиная с 9-й стадии, шипы становятся более крупными и заостренными и присутствуют на 2-8-м сегментах.

Таким образом, несмотря на то, что морфологические признаки изменяются от стадии к стадии, какого-либо одного из них, который бы однозначно определял стадию развития, найдено не было. Только по ширине головы и маски, а также по совокупности морфологических признаков можно определить стадию развития личинки *S. flavaeolum* (см. таблицу).

1. Б е л ы ш е в Б.Ф. Стрекозы Сибири. Новосибирск, 1974, т. 1, 620 с.; т. 2. 350 с.
2. В а й н ш т е й н Б.А., Т а р а н о в а В.М. Различение стадий личиночной фазы развития стрекоз. - Зоол. ж., 1977, т. 4, вып. 8, с. 1239-1242.
3. П о п о в а А.Н. Личинки стрекоз. М.-Л., 1953. 235 с.
4. С п у р и с З.Д. Стрекозы Латвийской ССР. Рига, 1956. 339 с.
5. Т а р а н о в а В.М. Развитие и рост некоторых видов стрекоз (Odonata). - В кн.: Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Л., 1976, с. 88-103.
6. Ш м а л ь г а у з е н И.И. Определение основных понятий и методика исследования роста. - В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 8-60.

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *EINFELDIA* KIEFF.
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

В Советском Союзе известны 3 вида рода *Einfeldia* Kieff.: *E. carbonaria* (Mg.), *E. pagana* (Mg.), *E. longipes* (Staeg.) [12, 13]. В предлагаемой статье сводятся воедино данные по систематике этих видов.

Личинки рода *Einfeldia* заселяют стоячие водоемы и побережье водохранилищ озерного типа. Их определение осложняется двумя обстоятельствами. В определитель личинок хирономид, составленный А.А. Черновским [9], включены лишь 2 вида — *E. pagana* и *E. carbonaria*, при этом личинка первого вида приводится дважды — как *E. pagana* и как *Tendipes biappendiculatus* Kruglova. Неизвестные ранее личинки *E. longipes* сходны с личинками некоторых видов *Chironomus* и до сих пор не определялись специалистами.

Изучение фаунистических сборов всех стадий развития, а также материала по метаморфозу названных видов позволило автору дать переписание видов, впервые описать преимагинальные стадии *E. longipes*, а также дополнить и уточнить диагноз рода. В статье использованы принятые ранее сокращения [13].

Материалом для работы послужили многолетние фаунистические сборы всех стадий развития, данные по метаморфозу, полученные автором в районе Рыбинского водохранилища, а также сборы личинок *E. carbonaria* из прудов Московской обл. В.И. Бахтиной и материалы по метаморфозу этого вида из оз. Красного Ленинградской обл. К.Н. Кузьменко.

Всего собрано более 80 ♂♂, 1 LPI ♀ *E. pagana*, около 50 ♂♂, 4 LPI ♂, LPI ♀ *E. carbonaria*, около 30 ♂♂, 12 LPI ♂ *E. longipes* и многочисленные преимагинальные стадии *E. carbonaria* и *E. longipes*.

Род *Einfeldia* был выделен по самцу. Количество члеников антенны самца и самки, строение переднеспинки и пульвилл позволили некоторым авторам [21, 33, 34] рассматривать его как подрод рода *Chironomus*. Однако строение преимагинальных стадий

первоначально описанных видов, а также придатков гениталий самца свидетельствовали о справедливости выделения этой группы в самостоятельный род [23, 25, 26], что ныне общепризнано.

В Голарктике описано 17 видов рода *Einfeldia*. Из них 6 — *E. brunneipennis* (Johannsen), *E. chelonia* (Townes), *E. dorsalis* (Mg.), *E. natchitochaeae* (Sublette), *E. austini* Beck a. Beck, *E. synchrona* Oliver — указаны только для Неарктики [14, 16, 29, 33, 34], 9 видов — *E. dilatata* G., *E. dissidens* (Walk.), *E. carbonaria* (Mg.), *E. longipes* (Staeg.), *E. luctuosa* Storå, *E. mendax* Storå, *E. pallida* K., *E. pectorialis* K., *E. wiedemanni* G. — найдены в Палеарктике [18, 19, 21] и 1 вид — *E. pagana* (Mg.) — повсеместен [21, 34].

В определителе имаго хирономид Палеарктики [21] в таблице для определения видов рода приводятся 7 видов: *E. dissidens*, *E. dilatata*, *E. carbonaria*, *E. pagana*, *E. longipes*, *E. pectoralis*, *E. wiedemanni*. Однако диагнозы даны только для 6 видов, описание *E. carbonaria*, к сожалению, отсутствует. Нет этого вида и в списке хирономид, приведенном в книге „Лимнофауна Европы“ [19], где указано 10 названий. Кроме 6 вышеупомянутых видов приведены *E. luctuosa* Storå, *E. mendax* Storå, *E. pallida* K. и *E. macani* Freeman. Включение последнего вида в род *Einfeldia* [15, 19, 30] не обосновано. Строение верхних придатков гениталий самца и преимагинальных стадий свидетельствует о его принадлежности к роду *Chironomus*, куда этот вид, известный пока с места описания (Англия) и из СССР (Иркутская и Ярославская области), был справедливо отнесен специалистами, изучавшими его с различных позиций [1, 13, 20].

В новом, недавно опубликованном, списке видов хирономид лимнофауны Европы [18] вид *E. macani* Freem. также указан в пределах рода *Chironomus*, в него же включен и вид *E. carbonaria* Mg.

Самец *E. pallida* K., полученный Киффером от Ленца, так и не был им описан [26], преимагинальные стадии изучены Ленцем [25, 26]. По его данным, личинка *E. pallida* не отличается от *E. pectoralis*. Указанные Ленцем отличия куколки, по нашему мнению, не убедительны и могут быть связаны с полиморфизмом.

E. mendax Storå [32], судя по описанию, по-видимому, идентична *E. longipes*, *E. luctuosa* Storå очень сходна с *E. carbonaria*, возможно, синоним этого вида.

Все европейские виды *Einfeldia* по окраске имаго, строению гениталий самца и преимагинальным стадиям четко делятся на 3 группы.

I группа. Имаго однотонно темное, с хорошо развитыми лобными штифтами. X тергит узкий, стройный, гоностили стройные, их ширина почти одинакова по всей длине.

Личинка с темной снизу головной капсулой. Срединный зубец нижней губы простой, без дополнительных зубцов. VIII брюшной сег-

мент с одной парой вентральных отростков. Куколка с двойными чехлами лобных штифтов, задние углы VIII сегмента без шипов.

II группа. Имаго зеленое, полосы среднеспинки темно-зеленые или светло-коричневые, лобные штифты едва развиты, X тергит очень широкий, не уже нижних придатков. Гоностили резко сужены в вершинной трети.

Личинка со светлой головной капсулой, с овальной впадиной в передней трети фронтального склерита, вокруг которой расположены средние и задние фронтальные щетинки, на месте эпистомального шва полоса щитков, расположенных в 2-3 ряда. Срединный зубец нижней губы с добавочными зубцами выглядит тройным, как у личинок *Chironomus*. VIII брюшной сегмент с одной парой вентральных отростков. Куколка с короткими простыми чехлами лобных штифтов, с 0-3 светло-коричневыми короткими обособленными друг от друга шипами в задних углах VIII сегмента.

III группа. Окраска имаго сходна с таковой некоторых видов *Chironomus*. Комары темно-зеленые, полосы среднеспинки, заднеспинка и среднегрудь от светло- до темно-коричневых, брюшко светло-коричневое, коричневое или зеленое с коричневым рисунком на I-V тергитах и коричневыми последними сегментами. Гоностили нерезко сужены в вершинной трети, строение гоностилия и X тергита как у видов *Chironomus* группы *thummi*.

Личинка со светлой снизу головной капсулой. Фронтальный склерит, эпистомальный шов и нижняя губа как у *Chironomus*. VII сегмент с латеральными отростками, на VIII две пары вентральных отростков, степень их развития различна и, по-видимому, зависит от содержания растворенного в воде кислорода. Куколка сходна с таковой рода *Chironomus*. Чехлы лобных штифтов хорошо развиты, в задних углах VIII сегмента обычно длинные простые шипы.

Три группы рода по преимагинальным стадиям были также кратко описаны Ленцем [26]. Наша первая группа соответствует группе, обозначенной Ленцем как *insolita* K., вторая - группе *pagana* (Mg.), третья близка к группе *pectoralis*, но личинки последней без отростков на VIII сегменте как, очевидно, и на VII. К сожалению, половозрелые стадии, полученные Ленцем при воспитании личинок, были переданы Кифферу, давшему диагнозы лишь 2 видов - *E. insolita* и *E. pectoralis*. Описание имаго *E. pallida* K. из группы *pectoralis*, как уже упоминалось, не было опубликовано.

Диагнозы преимагинальных стадий, приведенные Ленцем, позволяют распознавать группы, но хороших признаков видов внутри групп нет или имеется указание на идентичность преимагинальных стадий видов, входящих в одну и ту же группу.

К сожалению, автору не удалось ознакомиться с типами видов. Однако многолетнее изучение фауны хирономид СССР регионально и в сезонном аспекте, данные по распространению (лишь 4 вида - *pagana*, *longipes*, *dissidens*, *carbonaria*¹. - почти повсе-

¹ Два последних вида, как будет показано ниже, идентичны.

местны, остальные известны только с места описания), а также собственный материал по метаморфозу 3 видов (*E. pagana*, *E. longipes*, *E. carbonaria*) позволяют высказать предположение о том, что этот род в Европе, по-видимому, представлен лишь 3 видами (*carbonaria*, *pagana*, *longipes*), четко различающимися по всем стадиям развития. Остальные виды, на наш взгляд, являются синонимами этих видов.

Einfeldia Kieff., 1924

Л и ч и н к а. Длина тела 9–12 мм. Тело стройное. Степень развития анальных папилл различна. На VIII брюшном сегменте обычно имеются вентральные отростки. Головная капсула едва длиннее ширины, впереди чуть сужена. Антенны 5-члениковые, 3-й членик обычно короче 4-го или равен ему. В группе *pectoralis*, по Ленцу [25, 26], 3-й членик длиннее 4-го, однако, судя по рисунку антенны (см. рис. 102, [26]), он короче. Кольцевой орган расположен на $1/2$ – $1/3$ от основания 1-го членика. Клипеус с 2 парами щетинок; на фронтальном склерите, который неверно трактуется некоторыми авторами как клипеус [25, 26], 3 щетинки с каждой стороны. Хетотаксия верхней губы сходна с таковой *Chironomus*, только по бокам губы по одному зубцевидному хетонду, у *Chironomus* их 2–3. Премандибула с 2–3 зубцами; строение эпифарингеального гребня характерно для каждого вида. Максилла как у *Chironomus*. Мандибула с 1–2 светло-коричневыми верхними и 4 темно-коричневыми нижними зубцами. Нижняя губа со срединным зубцом и 6 боковыми. Срединный зубец простой, с зарубками или с дополнительными боковыми зубцами, и тогда выглядит как срединный зубец нижней губы личинок *Chironomus*.

К у к о л к а. Длина тела 5–7 мм. Оральные рожки с апикальной щетинкой, простые или двойные. Орган дыхания обычный. Задние углы II сегмента с короткими выростами. Задние углы V–VII сегментов покрыты шипиками. I тергит без шипиков, на II–VIII мелкие шипики образуют поля разного размера и формы. Задний край VIII сегмента близ углов с отростками, аналогичными вентральным отросткам VIII сегмента личинок. Строение задних углов VIII сегмента характерно для каждого вида. LS V–VII сегментов 4, 4, 4; на VIII число LS различно у разных видов.

С а м е ц. Длина крыла 1.95–4 мм. Теменные щетинки расположены в 1–2 ряда. Степень развития лобных штифтов и их форма характерны для каждого вида. Антенны 12-члениковые, 3–5-й членики с короткими светлыми хетонидами.

Переднеспинка хорошо развита, видна сверху, с небольшим вырезом спереди. dm и $d1$ длинные, но редкие. У самок *E. carbonaria* dm редуцированы [6]. Щетинки скутеллума разноразмерные, расположены разбросанно или в 2 ряда. Вершина t_1 как у *Chironomus*, гребешки t_2 и t_3 соприкасаются, с равноразмерными шпо-

рами. Пульвиллы не короче половины длины коготков. Передние жилки крыла и r-m светлые, но более четкие, чем задние; на рукоятке R 2-4 щетинки.

Гениталии с ясно отделенным от гоноксита гоностилем, приблизительно равным ему по длине. Строение верхних придатков характерно для рода, их базальная половина расширена, густо покрыта волосками и щетинками, дистальная часть узкая, голая.

С а м к а (Родова, 1978).

З а м е ч а н и е. Род близок к *Chironomus*, самцы отличаются строением верхних придатков гениталий, имеющих расширенную базальную половину, покрытую волосками и щетинками, и голую узкую дистальную часть. Нижняя губа личинки сходна с таковой личинок *Chironomus* (*E. pagana* и *E. longipes*) и *Fleuria* (*E. carbonaria*). Для куколок характерны вентральные отростки заднего края VIII сегмента.

В многочисленных источниках выделение рода приписывается разным авторам: Тинеману [15, 21, 23] без указания года, Ленцу, 1928 [25], Кифферу, 1924 [6, 26, 28, 30]. Показательно, что в работе Киффера [23], на которую ссылаются все указанные авторы, диагноза рода нет, имеется описание нового вида - *E. rectoralis*, а авторам рода указан Тинеман. Работа Киффера выполнена на материале, присланном ему Тинеманом, возможно, давшим название рода на этикетке самца, описанного Киффером как новый вид. Поскольку мы не имели возможности ознакомиться с ранними работами Тинемана, то не смогли окончательно решить этот запутанный вопрос, и формально, согласно зоологической номенклатуре [28], указываем автором рода Киффера [23]. Тип рода *E. rectoralis* Kieff. наиболее близок, судя по первоописанию самца, к *E. longipes*, однако по личинке отличается от этого вида отсутствием отростков на VIII и, очевидно, на VII брюшных сегментах. Что представляет из себя на самом деле этот вид, можно судить только, ознакомившись с типовым экземпляром.

Einfeldia carbonaria Mg., 1838

Syn. *E. dissidens* Walk., 1856; *E. insolita* Kieff., 1922; ? *E. luctuosa* Storå, 1937.

Л Чепровский, 1949 - *E. carbonaria* Mg.; LP Lenz, 1937, 1954 - *E. dissidens* Walk., *E. insolita* Kieff.; I⁶ Meigen, 1838; Goetghebuer, 1937 - *E. carbonaria* Mg.; Edwards, 1929; Coe, 1950; Pinder, 1978 - *E. dissidens* Walk.; I^q Родова, 1978 - *E. carbonaria* Mg.

Л и ч и н к а. Длина тела до 12 мм. Головная капсула почти круглая, ее ширина 400-410 мкм, длина 430-450 мкм. Голова сверху желтая, кзади от основания антенн темно-коричневые вытяги-

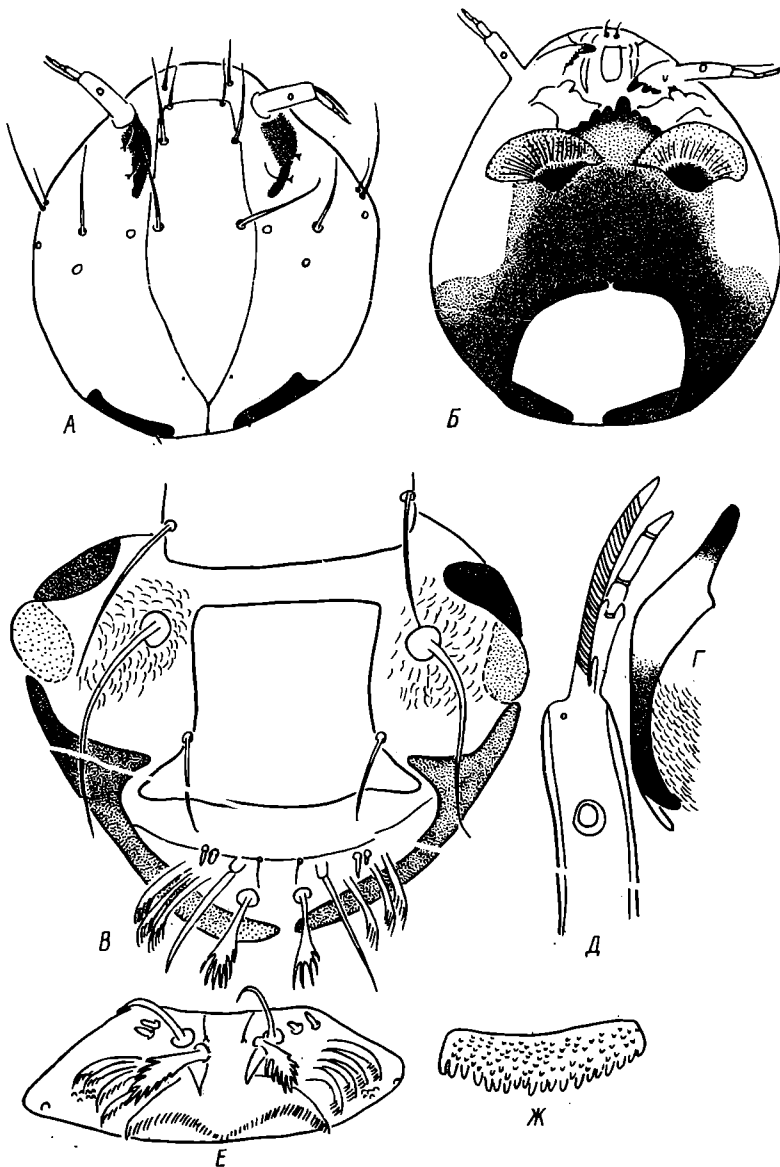


Рис. 1. Личинка *Einfeldia carbonaria*.

А - голова сверху, Б - то же снизу, В - клипеус и лабрум сверху, Г - премандибула, Д - антенны, Е - лабрум, Ж - эпифарингеальный гребень.

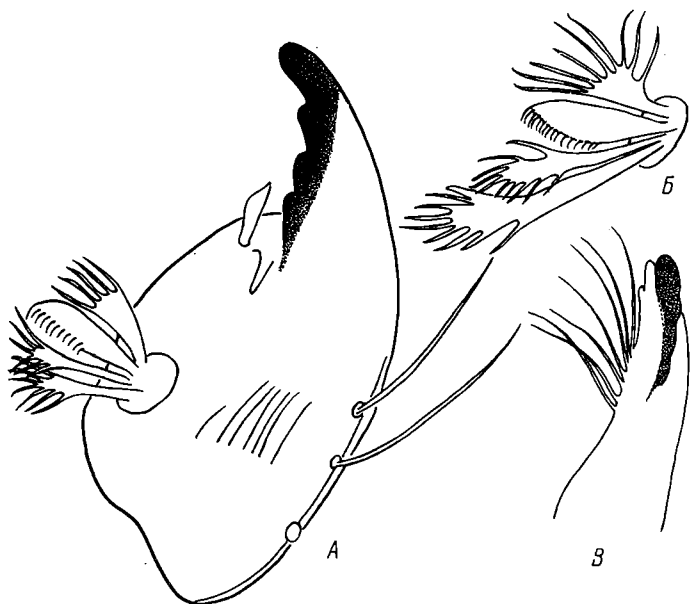


Рис. 2. Мандибула личинки *Einfeldia carbonaria*.

А - общий вид, Б - внутренняя щетинка, В - вершина мандибулы спереди.

нутые пятна, снизу от нижней губы до затылочного отверстия коричневого пятна, расширяющееся кзади (рис. 1, А, Б). Зубцы нижней губы, верхней челюсти и основания паралабиальных пластинок темно-коричневые; затылочный склерит темно-коричневый, сверху сзади фронтального светлый. Фронтальный склерит широкий, его задний край почти доходит до затылочного склерита. Эпистомальный шов прямой, ясный. Задние клипеальные щетины расположены близ переднего края фронтального склерита, передние и задние фронтальные - в передней половине склерита. Близ заднего края фронтального склерита едва заметные только на экзuviaх коронарные поры, а на затылочном склерите коронарные щетины. Теменные щетины расположены почти на одном уровне с задней фронтальной, 2 щечные неравной длины едва впереди них. Надглазничных щетинок 2. Теменных пор по 2 с каждой стороны, передняя находится на одном уровне с теменной и задней фронтальной щетинками, задняя - сзади теменной щетинки. Задняя теменная пора может быть значительно меньше передней. Близ щечных щетинок - щечная пора.

Клипеус (рис. 1, В) со светлым непарным срединным склеритом и двумя парными коричневыми боковыми.

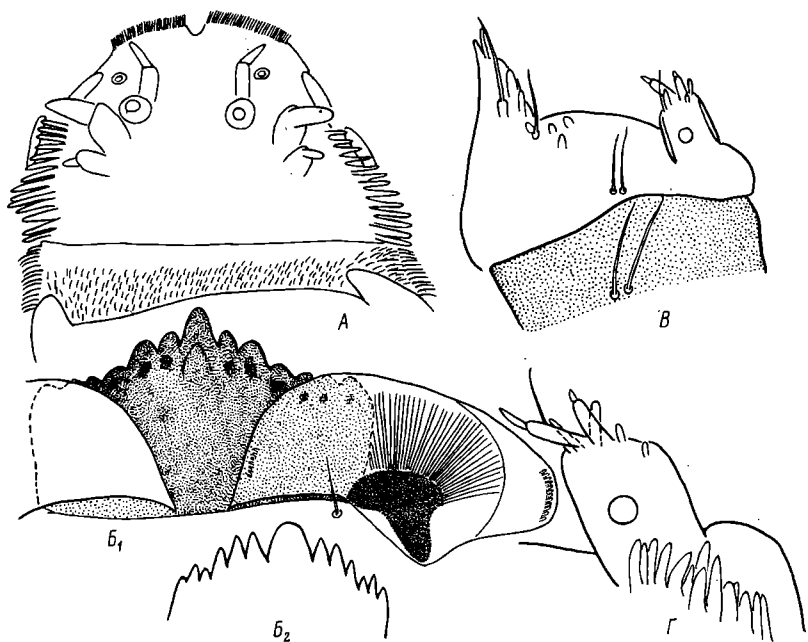


Рис. 3. Личинка *Einfeldia carbonaria*.

А - прементум, Б₁, Б₂ - лабиум, В - максилла снизу, Г - максиллярный шупик сверху.

Первый членик антенны посредине с крупным кольцевым органом и едва заметной порой близ вершины, почти равен длине всех остальных члеников, взятых вместе. Сенсилла первого членика равна длине 2-5-го члеников, взятых вместе, или едва длиннее их, ее добавочная ветвь значительно короче 2-го членика. 3-й членик значительно короче 4-го (рис. 1, Д).

Лабрум (рис. 1, Е) с обычным набором хет. Передние щетинки (SI) рассечены по краям, задние (SIII) волосовидные, срединные (SII) простые. Кроме того, с каждой стороны 3-4 длинных, рассеченных по внутреннему краю, хетоида, группа коротких хетоидов, расположенных кпереди от рассеченных, и один зубцевидный хетоид близ наружного переднего угла. Близ заднего края верхней губы одночлениковая щетинка (SIV) и сопровождающий штифт, близ переднего - верхнегубной гребень.

Эпифаринкс с каждой стороны с 7-8 рассеченными хетоидами. Эпифарингеальный гребень в виде прямоугольной пластинки, густо покрытой увеличивающимися кпереди зубцами (рис. 1, Ж).

Премандибула (рис. 1, Г) с одним темным и одним светлым, более узким, вершинными зубцами.

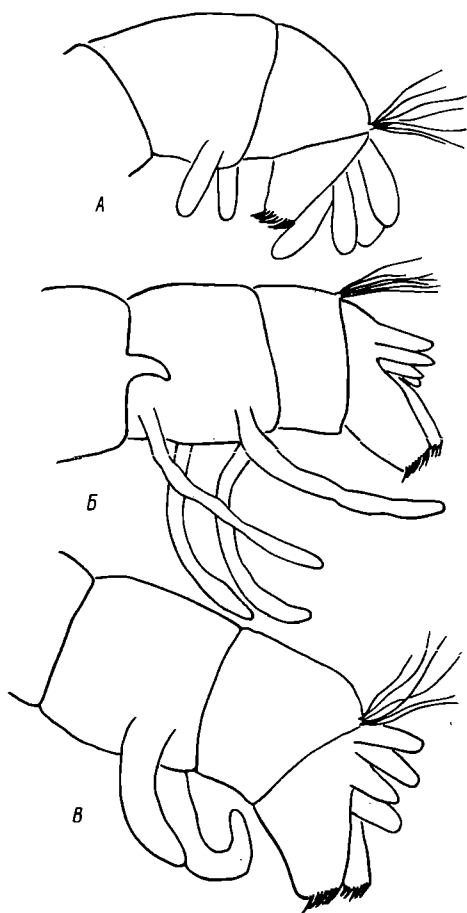


Рис. 4. Задний конец тела личинки.

А - *Einfeldia carbonaria*,
Б - *E. longipes*, В - *E. pagana*.

равна ширине нижней губы. Гипофаринкс с темно-коричневым гипофарингеальным склеритом, со щеткой, густо покрытой волосками. Прементум (рис. 3, А) с 5 двучлениковыми сенсиплами с каждой стороны, его передний край с многочисленными бахромчатыми, а наружные края с длинными палочковидными хетоидами.

У заднего края VIII брюшного сегмента имеется пара вентральных отростков (рис. 4, А).

К у х о л к а. Длина 6.5-7 мм. Экзувий с коричневатой головогрудью и желтоватым брюшком; чехлы лобных штифтов коричневатые, дорсальные выросты окрашены светлее, они значительно или

Мандибула (рис. 2) с 2 светлыми верхними зубцами и 4 темно-коричневыми или черными нижними. Плоская щетинка состоит из 4 ветвей, вторая верхняя широкая, бахромчатая по внутреннему краю, остальные кустиковидно-разветвленные. Внутренний край мандибулы близ основания гладкий, нижняя поверхность исчерчена.

Максилла с коротким шупиком (рис. 3, В), несущим на вершине 2 крупных двучлениковых штифта и 4 одночлениковых, из которых 2 крупных; кроме того, имеется обычная вершинная щетинка. Внутренняя поверхность максиллы близ основания шупика с многочисленными хетоидами (рис. 3, Г). Внутренний угол максиллы с 2 хетами и хетоидами разного размера и формы.

Лабии (рис. 3, Б₁, Б₂) с одним срединным самым длинным зубцом и 6 боковыми. Пластинки нижней губы высокие, с радиальной штриховкой, с заостренным наружным и внутренним углами. Внутренний угол расположен у основания нижней губы. Индекс пластинок около двух. Их ширина почти



Рис. 5. Куколка *Einfeldia carbonaria*.

А - полоса шипов I стернита, Б - вырост I стернита, В, Г - чехлы лобных штифтов, Д - зубцевидный вырост близ основания крыловых чехлов.

едва короче самих чехлов, несущих апикальную щетинку (253 мкм), почти равную длине чехла. Если дорсальные выросты длинные, то чехлы лобных штифтов выглядят двойными (рис. 5, В, Г).

Головогрудь спереди с мелкозернистой скульптурой близ линочного шва и 4 короткими щетинками (Mth) вдоль него, причем 2 задние щетинки сближены (рис. 6, И). Близ основания крыловых чехлов едва заметны задние боковые выросты головогруды. Передний край крыловых чехлов близ их основания с темно-коричневым зубцом (рис. 5, Д). Брюшные тергиты покрыты шипиками различной формы и по-разному расположенными (рис. 6, А-Г). I брюшной тергит голый, задний край II тергита со сплошным рядом крючков. Задние углы II сегмента с короткими боковыми выростами, несущими щетинку. Мелкие шипики (рис. 7) покрывают почти всю по-

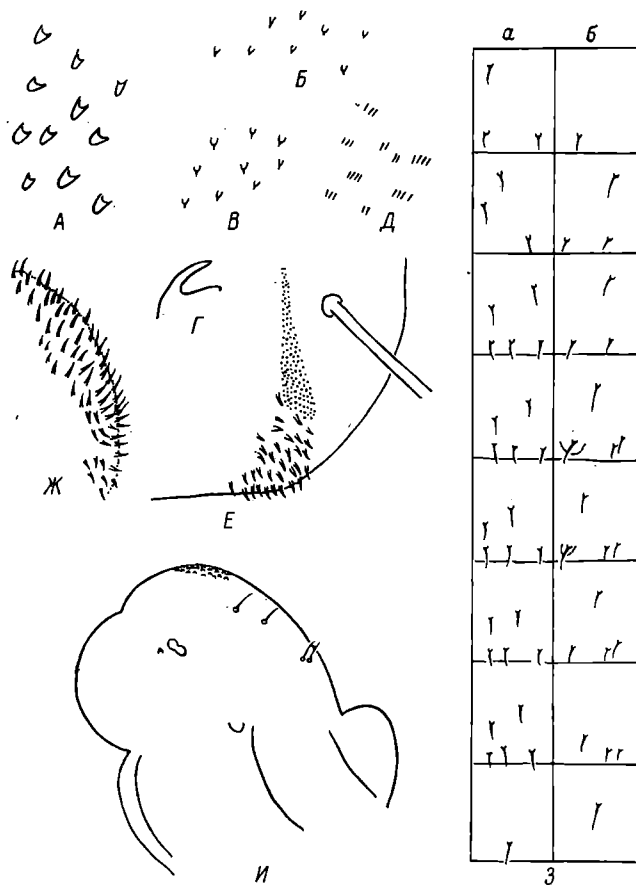


Рис. 6. Куколка *Einfeldia carbonaria*.

А - шипы, расположенные близ задних краев II-VI тергитов, Б - мелкие шипики II-VI тергитов, В - шипы, расположенные близ передних краев IY-VI тергитов, Г - крючок заднего края II тергита, Д - мелкие шипики VII-VIII тергитов, Е - задний угол Y сегмента, Ж - куколочная ножка IY сегмента, З - схема хетотаксии брюшка куколки, И - головогрудь сбоку. а - тергиты, б - стерниты.

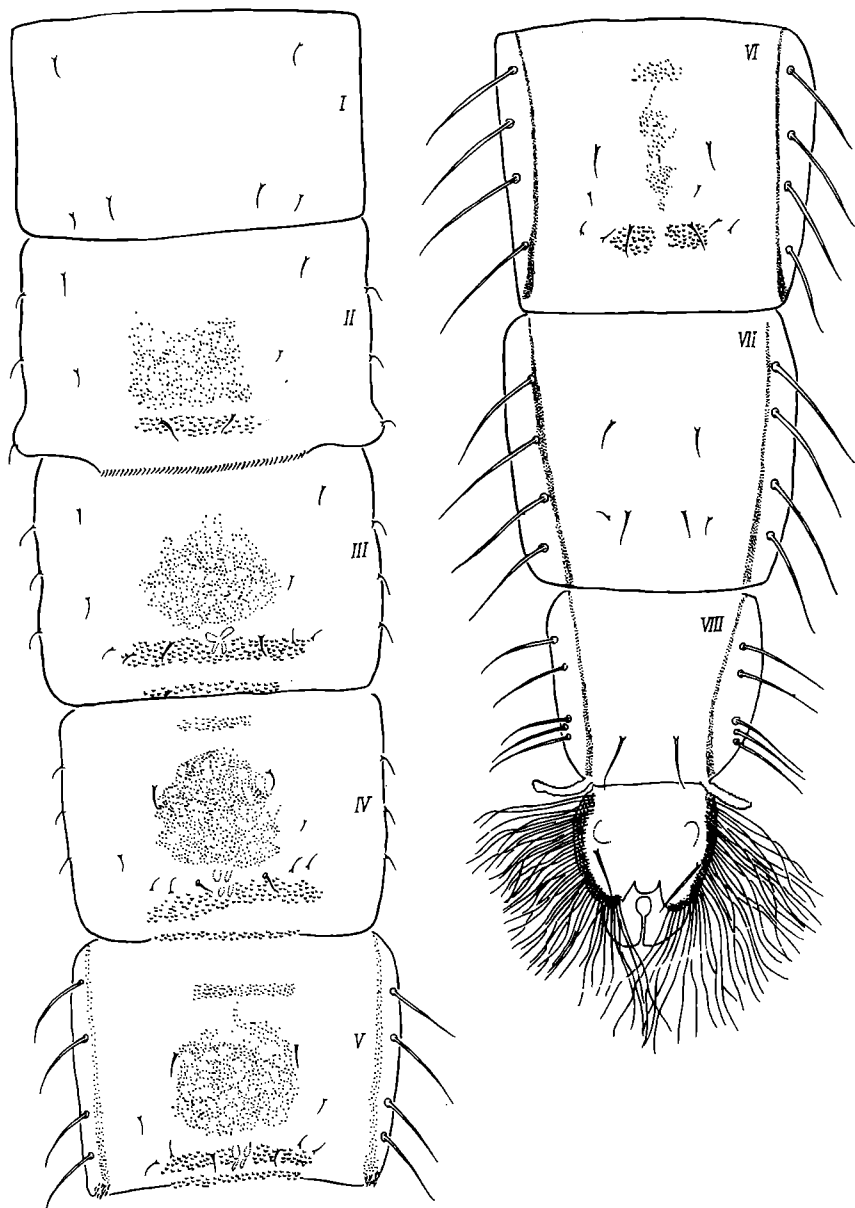


Рис. 7. Брюшко куколки *Einfeldia corbonaria* сверху.

Римские цифры – номера сегментов.

верхность II-Y1 тергитов. Близ передних краев 1Y-Y1 тергитов поперечная полоса таких же шипов. Близ задних краев II-Y1 тергитов поперечная полоса, иногда прерванная, из более крупных шипов. Интерсегментальные участки II/III, III/1Y, 1Y/Y сегментов также покрыты шипиками, с вершинами, направленными вперед, их размер едва меньше размера шипов, расположенных близ задних краев III-Y1 тергитов. Интерсегментальный участок Y-Y1 сегмента покрыт мельчайшими, различимыми лишь при большом увеличении, шипиками. Близ передних углов VII-VIII тергитов и близ задних VIII поля мелких шипиков (рис. 6, Д; 7), расположенных рядами по 2-5 шипиков в каждом.

Брюшные стерниты, кроме I, почти голые: небольшие поля мелких шипиков, расположенных рядами по 2-5 в каждом, имеются на II стерните, близ передних углов и заднего края III стернита и передних углов Y1, VII, VIII стернитов. I стернит сплошь усеян мелкими шипиками, близ его передних углов имеются овальные выросты (рис. 5, Б), покрытые крупными прозрачными шипами, а близ заднего края широкая поперечная полоса крупных прозрачных шипов, уменьшающихся к боковым краям (рис. 5, А). 1Y стернит близ задних углов с хорошо развитыми ложными куколочными ножками (рис. 6, Ж). Задние углы Y (рис. 6, Е), а иногда Y1 сегментов со светлыми шипиками.

Брюшные тергиты и стерниты несут также короткие щетинки. Схема расположения их на тергитах и стернитах показана на рис. 6, 3, где более крупные и крепкие щетинки обозначены двойной линией, а тонкие, едва заметные только на экзuviaх и при соответствующем освещении, — одной тонкой линией.

II-1Y сегменты с 3 короткими волосовидными краевыми щетинками. Полые краевые щетинки (LS) Y-VIII сегментов: 4, 4, 4, 5. Задние углы VIII сегмента без шипов, близ них 2 остротка, аналогичные вентральным остроткам VIII сегмента личинок и куколок некоторых видов *Chironomus*. Анальный плавник (рис. 7) дорсально с непарным коротким выростом.

С а м е ц. Длина тела 4.5-5 мм. Длина крыла 2.6-3 мм. Черно-коричневый или черный. Полосы среднеспинки слиты.

Ноги темно-коричневые; базальная половина Ta_1 , P_1 , базальные $2/3 f_1$ и середина t_1 светло-коричневые, почти желтые. Остальные части всех ног коричневые. Скапус черный, щетинки, антенны и жгут коричневатые. Максиллярные щупики окрашены также.

Голова. Наибольшая ширина глаза не менее, чем в 2 раза больше его ширины сзади антенн (рис. 8, Б₂). Лобные штифты (рис. 8, А₂) крупные, длина 56 мкм, ширина 24 мкм. Теменных щетинок 23-25 (42-84 мкм). Клипеус с 20-26 щетинками (132 мкм). Длина 1-4-го члеников максиллярного щупика, мкм: 38(30-50), 126(100-140), 154(130-170), 218(200-240). 3-й членик щупика длиннее 2-го. $AR=2.5-2.8$.

Грудь. dm - 3-5 (36 мкм), dI - 11-12 (80 мкм), они расположены в один ряд, $pral$ - 5-7. На щитке до 18 щетинок, расположенных в 2 ряда в средней части и в 1 ряд по бокам.

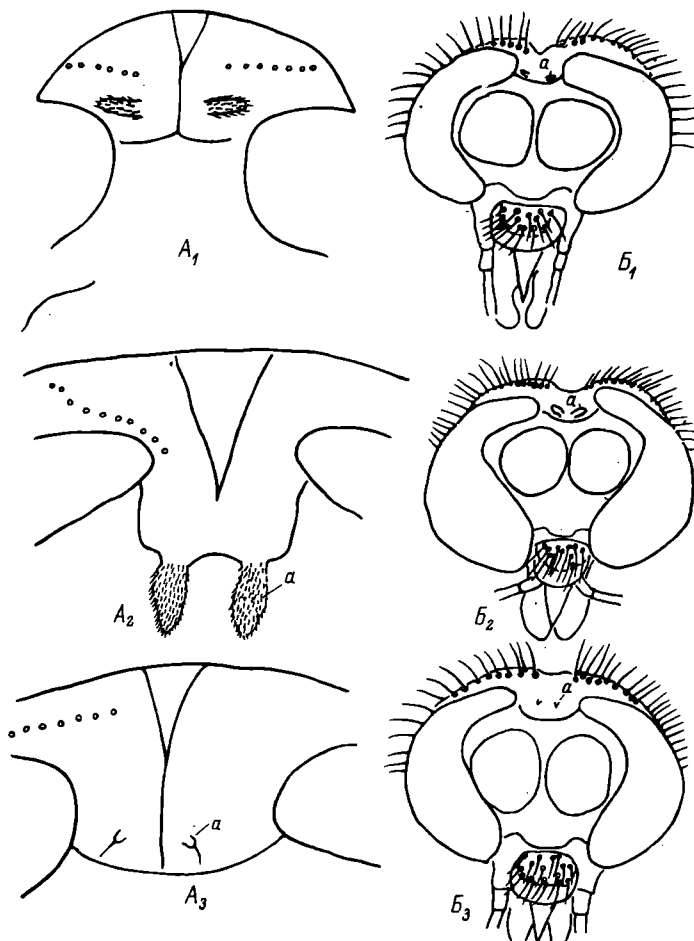


Рис. 8. Лобное поле (A_{1-3}) и голова самца (B_{1-3}).

A_1 , B_1 - *Einfeldia longipes*, A_2 , B_2 - *E. carbonaria*, A_3 , B_3 - *E. pagana*; а - лобные штифты.

Ноги. $LR=1.6$, $BRP_I=1$ или 3-4. Волоски, покрывающие переднюю лапку, редкие. Пульвиллы и эмподий устроены обычно. Коготки от основания до базальной трети покрыты шипиками. Ta_4P_{II} почти равен Ta_5P_{II} .

Крыло в 3.4-3.7 раза длиннее своей ширины. Крыловая чешуйка с 16-22 щетинками (168 мкм); рукоятка R с темным рисунком и 3 щетинками. R до r-m и дистальная половина R_{4+5} покрыты щетинками. R_1 голая.

Гениталии (рис. 9, А-В) с расширенными близ вершины нижними придатками и стройным гоностилем, по внутреннему краю которого близ его вершины 5-8 *sti*. Из них самая длинная значительно длиннее ширины гоностиля в месте ее прикрепления. *am* - 7-10. *X* тергит узкий, стройный.

З а м е ч а н и е. Вид очень близок к *E. dissidens* Walk. Отличается только опушением передней лапки. Однако волоски, покрывающие переднюю лапку, редкие, только в 3-4 раза длиннее ширины соответствующего членика и легко обламываются. В наших фаунистических сборах ноги самцов были без длинных волосков. Лишь на лапках выведенных из личинок особей волоски сохранились. По всем остальным признакам и по преимагинальным стадиям *E. carbonaria* и *E. dissidens* идентичны. Гёттебюр [21] различает эти виды только по наличию волосков на передней лапке, при этом диагноза *E. carbonaria* не приводит и не указывает величины *BR*. В определителях британских хирономид [15, 30] дается только *E. dissidens* Walk. Диагноз этого вида и гениталии идентичны *E. carbonaria*, об опушении передней ноги в сводках не упоминается. Н.С. Калугина передала нам сделанный ею рисунок гениталий, измерения и описание окраски экземпляра из Британского музея, определенного Эдвардсом как *E. dissidens* Walk. (Newtown, N. Wales 7 VIII 1843, Miss. G. Rigarde 96-123). По всем признакам этот самец, в том числе и опушению передней ноги (*BR*= 3-4), идентичен самцам *E. carbonaria* из района Рыбинского водохранилища.

Все вышеизложенное позволяет нам свести позже описанную *E. dissidens* Walk. в синонимы *E. carbonaria* Mg.

Личинка по строению ротового аппарата (лабиум, паралабиальные пластинки, мандибула), а также по характерной окраске головной капсулы сходна с *Fleureia lacustris* Kieff. Отличается наличием вентральных отростков на VIII сегменте. Это сходство ввело в заблуждение некоторых авторов [2], принявших личинок *F. lacustris* Kieff. за *Einfeldia carbonaria* Mg. и обозначавших их как *E. carbonaria* Mg. f. *l. reducta* Tshern., т.е. не имеющих вентральных отростков.

Строение куколки крайне специфично и легко позволяет опознать вид.

Einfeldia longipes Staeg., 1839

Syn. *Chironomus tricolor* v.d. Wulp.; *Ch. beguaerti* Goetgh. (Goetghebuer, 1937); n.syn. *E. dorsalis* Mg. (Townes, 1945); ? *E. mendax* (Storå, 1939).

Ю. Staeger, 1939; Kruseman, 1933; Goetghebuer, 1937 - *E. longipes*; И. Родова, 1978 - *E. longipes*.

Л и ч и н к а. Длина тела до 12 мм. Ширина головной капсулы 390-480 мкм, длина 400-500 мкм. Окраска головной капсу-

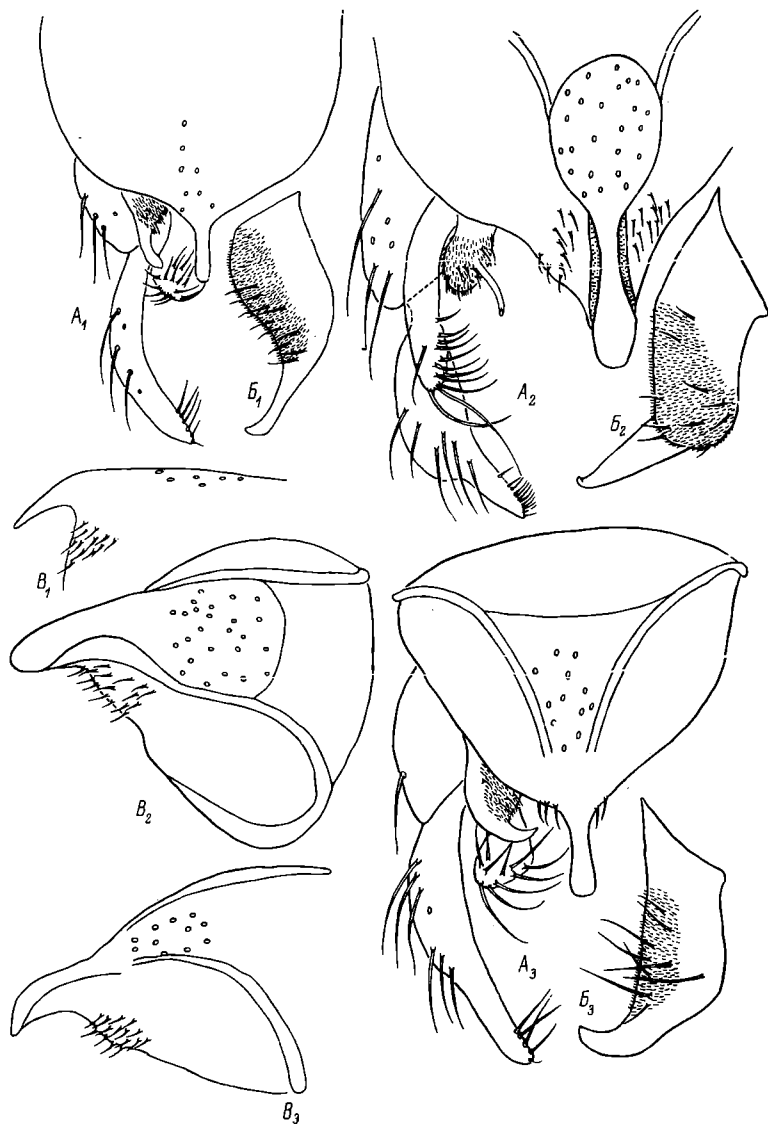


Рис. 9. Гениталии самца.

A_{1-3} - общий вид, B_{1-3} - верхние придатки, B_{1-3} - 1X и X тергиты сбоку. A_1, B_1 - *Einfeldia carbonaria*, A_2, B_2 - *E. pagana*, A_3, B_3 - *E. longipes*.

лы как у *E. pagana*, голова желтая, без темного пятна снизу, затылочный склерит, зубы мандибулы и лабиум черные. Эпистомальный шов четкий. Хетотаксия головы обычная. Клипеус как у *Chironomus*, со светлыми склеритами и зернистой скульптурой по бокам. Первый членик антенны едва длиннее остальных, взятых вместе, с крупным кольцевым органом, расположенным близ или едва ниже середины. Сенсилла 1-го членика равна общей длине 2-5-го или едва короче их. 3-й членик значительно короче 4-го (рис. 10, Б).

Лабрум и эпифаринкс обычные, передний край эпифарингеального гребня с 16-20 короткими зубцами (рис. 10, В, Д). Премандибула с 2 длинными и 1 коротким зубцом (рис. 10, Г).

Мандибула (рис. 10, И, К) с 1 верхним крупным светлым зубцом и 4 нижними черными или темно-коричневыми, 4-й зубец обычно окрашен светлее остальных. Внутренняя шетинка состоит из 4 кустиковидных ветвей. Нижняя поверхность мандибулы исчерчена, внутренний край близ основания с зубцами.

Максилла (рис. 10, Е, З) обычная, передний край ее основания почти прямой. Лабиум (рис. 10, А) с тройным срединным зубцом, 4-й боковой короче соседних; передний край паралабиальных пластинок прямой, их внутренние углы резко загнуты назад.

Гипофаринкс со светло-желтым склеритом. Прементум сходен с таковым *E. carbonaria* (рис. 10, Ж).

У заднего края VII сегмента хорошо развитые латеральные отростки, на VIII две пары длинных вентральных отростков, значительно превышающих длину задних подталкивателей (рис. 4, Б). Латеральные отростки в отличие от таковых *Chironomus* без шетинки.

К у к о л к а. Длина 7-8 мм. Экзувий с коричневатой головогрудью, светлым брюшком и серым II тергитом. Чехлы лобных щитков коричневатые, простые (рис. 11, В).

Головогрудь спереди с мелкозернистой скульптурой; Mth светлые, 2 передние и 2 задние сближены. Задние боковые выросты головогрудки как у *E. carbonaria*.

Брюшные тергиты покрыты шипиками различной формы. Более крупные и темные шипы образуют поля в виде трапеции на II-V тергитах. На VI тергите поле близ переднего края соединено узкой срединной полосой с пятном, расположенным близ заднего края. На VII-VIII тергитах шипы мельче и светлее, они образуют 2 округлых поля близ переднего края VII сегмента и 2 вытянутых поля близ боковых краев VIII (рис. 11, А, Б). Ряд желтых крючков по заднему краю II тергита сплошной.

Брюшные стерниты почти голые. Мелкие игловидные шипы, расположенные рядами по 2-5 в каждом, образуют полосы вдоль У-V стернитов, иногда VII и покрывают задние углы У, VI сегментов. Близ задних углов IV стернита небольшие, покрытые светлыми шипами, ложные кукольные ножки.

Хетотаксия тергитов и стернитов обычная. Латерально II-IV сегменты несут 3, 4, 4 волосовидные шетинки, на У-VIII - 4, 4, 4, 4 L



Рис. 10. Личинка *Einfeldia longipes*.

А - лабиум и паралабиальная пластинка, Б - антенна, В - лабрум, Г - премандибула, Д - эпифарингеальный гребень, Е - внутренний угол максиллы, Ж - прементум, З - максилла, И - внутренняя щетинка мандибулы, К - мандибула.

Задние углы УIII сегмента с массивным, обычно одиночным шипом, иногда имеются дополнительные 1-3 шипа (рис. 11, Γ_{1-3}). УIII сегмент с 4 вентральными отростками. Анальный плавник обычный.

С а м е ц. Длина тела 5-6 мм. Длина крыла 3.6 мм (3.5-3.8). Темно-зеленый или коричневый. Полосы среднеспинки оранжевые, красно-коричневые. Боковые полосы сзади темно-коричневые. Среднегрудь снизу, задняя половина заднеспинки темно-коричневые, такого же цвета пятно на плечах. Щиток зеленый. Брюшко зеленое или светло-коричневое, II-IV тергиты с коричневыми пятнами, V-VIII - темно-коричневые, почти черные. Брюшко особой первой генерации однотонно коричневое. Ноги зеленые, t_1 у основания, Ta_1 близ вершины и остальные членики лапок всех ног коричневатые. Скапус оранжевый или коричневый, жгут коричневатый, щетинки антенны светло-коричневые. Максиллярные щупики темнее головной капсулы.

Голова. Наибольшая ширина глаза менее, чем в 2 раза больше ширины глаза сзади антенн. Лобные штифты короче (24 мкм) и уже (9 мкм), чем у *carbonaria*, но хорошо различимы (рис. 8, A_1 , B_1). Теменных щетинок 25-27 (60-210 мкм). Клипеус с 26 щетинками (150-162 мкм). Длина 1-4-го члеников максиллярного щупика, мкм: 40(33-47), 230(204-240), 190(170-182), 300(282-321). 2-й членик щупика длиннее 3-го. $AR = 3-3.6$.

Грудь. $dm = 16-18$, $dl = 17-20$; dm расположены в 2 ряда, dl вначале и близ щитка в 1, в середине в 2 ряда. На щитке расположение щетинок как у *E. carbonaria*. $pral = 5-7$. Среднеспинка с небольшим бугорком близ конца срединной полосы.

Ноги. $LR = 1.6-1.9$, $BRP_I = 0.5-1$. Гребешки голеней, коготки и пувиллы обычные.

Крыло в 4.2 раза длиннее своей ширины, крыловая чешуйка с 12-16 щетинками (до 170 мкм). Рукоятка R светлая, с 2-3 щетинками. R , R_1 и R_{4+5} покрыты щетинками.

Гениталии (рис. 9, A_3-B_3) с расширенными близ вершины нижними придатками. Гоностиль постепенно сужается к вершине, $sti = 4-5$, из них вершинная щетинка значительно короче других, остальные длиннее ширины гоностиля в месте их прикрепления. $at = 12-20$. IX тергит выпуклый, X высокий, сверху он выглядит суженным в основании и расширенным близ вершины.

З а м е ч а н и е. Вид хорошо отличается по самцу. Преименительные стадии очень сходны с таковыми рода *Chironomus*. Личинка отличается по хетотаксии лабрума, элифарингеальному гребню и отросткам VII брюшного сегмента.

Einfeldia pagana Mg. 1838

Syn. *Tendipes biappendiculatus* Kruglova, 1940;
E. synchrona Oliver, 1971.

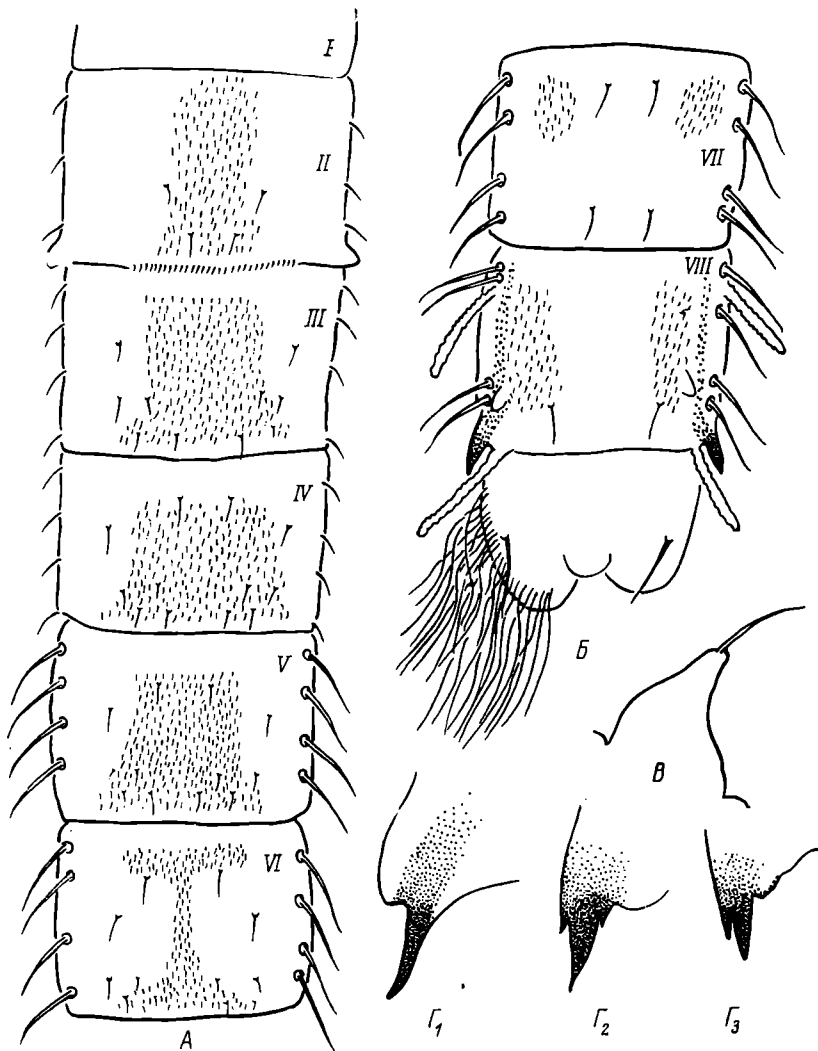


Рис. 11. Куколка *Einfeldia longipes*.

А, Б - брюшко куколки сверху, В - чехол лобного штифта,

Г₁₋₃ - шипы заднего угла VIII сегмента.

Римские цифры - номера сегментов.

L Круглова, 1940; Черновский, 1949 - *Tendipes biappendiculatus* Kруглова; Черновский, 1949 - *E. pagana*; LP Lenz 1937, 1954 - *E. pagana*; Oliver, 1971 - *E. synchrona*; Ió Meigen, 1838; Edwards, 1929; Kruseman, 1933; Goetghebuer, 1937; Townes, 1945; Coe, 1950; Шилова, 1969; Pinder, 1978 - *E. pagana*; Oliver, 1971 - *E. synchrona*; Iq Родова, 1978 - *E. pagana*.

Л и ч и н к а. Длина тела до 10 мм. Ширина головной капсулы 440 мкм, длина 550 мкм. Головная капсула желтая, зубы мандибулы, нижней губы и затылочный склерит черные, последний сверху, сзади фронтального, светлый. Низ головы без темного пятна на гулярном склерите. Фронтальный склерит слит с задним клипеальным, поэтому эпистомальный шов редуцирован, на его месте полоса четких шитков, расположенных в 2-3 ряда. Такая же скульптура, но более тонкая и различимая только на отпрепарированном склерите имеется сзади от полосы шитков. В передней трети фронтального склерита расположена овальная впадина (рис. 12, А, Б) с более тонким хитином, окруженная фронтальными щетинками. Клипеус (рис. 12, Б) с передним и двумя боковыми склеритами.

Первый членик антенны (рис. 12, Г) в 1.5 раза длиннее всех остальных члеников, взятых вместе; в его базальной трети крупный кольцевой орган. Сенсилла 1-го членика короче всех последующих члеников, взятых вместе, ее добавочная ветвь значительно короче 2-го членика. 3-й членик антенны равен 4-му.

Лабрум (рис. 12, 3) с обычным набором хет. Кроме хет имеются 3 длинных, рассеченных по внутреннему краю, хетоида, 1-2 коротких узких и зубцевидный близ наружного угла. Близ заднего края двучлениковая и одночлениковые щетинки, близ переднего - верхнегубной гребень.

Эпифарингеальный гребень состоит из пластинки с 8-12 зубцами по переднему краю.

Премандибула (рис. 12, И) с 2 широкими равновеликими вершинными зубцами.

Мандибула (рис. 12, Д, Е) с 2 светлыми верхними (один из них обычно стирается, но оба хорошо различимы у личинок III и только что перелинявших IУ возраста) и 4 черными нижними зубцами. Плоская щетинка состоит из 3 ветвей, одна из них широкая, зазубренная по краям, две другие кустиковидно-разветвленные (рис. 12, Ж). Внутренний край мандибулы близ основания гладкий.

Максилла обычная, как у рода *Chironomus*.

Лабium (рис. 12, В) с "тройным" срединным зубцом и 6 хорошо развитыми боковыми, как у личинок *Chironomus*. Паралабиальные пластинки равны по ширине нижней губе. Их внутренние углы загнуты назад и расположены на одинаковом расстоянии от переднего и заднего краев нижней губы.

На VIII членике брюшка пара хорошо развитых вентральных отростков (рис. 4, В).

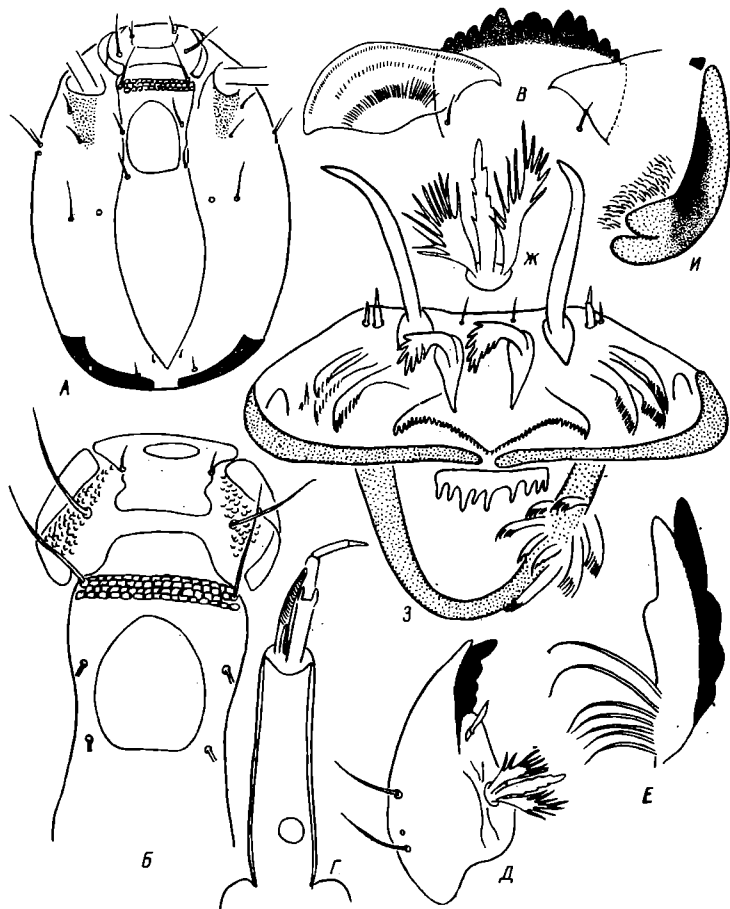


Рис. 12. Личинка *Einfeldia pagana*.

А - голова сверху, Б - клипеус и передняя часть фронтального склерита со владной, В - лабиум и паралабиальная пластинка, Г - антенна, Д - мандибула (общий вид), Е - вершина мандибулы с внутренней стороны, Ж - внутренняя щетинка мандибулы, З - лабрум и эпифаринкс, И - премандибула.



Рис. 13. Детали строения куколки *Einfeldia pagana*.

А - чехол лобного штифта, Б - дорсальные щетинки груди (Mth), В - задний угол VIII сегмента с шипами, Г - шипы близ заднего края IV-VI тергитов со щетинкой, Д - шипы срединной части тех же тергитов, Е - задний угол V сегмента, Ж - шипы полей VII-VIII тергитов и I-VI стернитов, З - крючки заднего края II тергита, И - кукольная пожная ножка IV стернита.

К у к о л к а. Длина 7.5 мм. Зеленая, головогрудь оливково-зеленая. Экзувий желтоватый с более темной головогрудью. Чехлы лобных штифтов (рис. 13, А) простые, короткие, широкие, с апикальной щетинкой, сбоку сходны с головой птицы. Скульптура покровов головогрудь в передней трети мелкозернистая. Вдоль линочного шва в задней половине головогрудь 4 светлых mth, из них 2 задние щетинки сближены (рис. 13, Б), передние и задние равны и самые длинные. Все щетинки опознаются только на экзuviaх при соответствующем освещении. Перед органом дыхания 1-2 коричневых зубца. Перед основаниями крыловых чехлов короткие, широкие, но ясные боковые выросты, как у *E. carbonaria* Mg., соответствующие задним боковым выростам головогрудь куколок *Cryptochironomus* и *Parachironomus* [10, 11].

Брюшные тергиты покрыты шипиками 2 видов. Обычные шипики, увеличивающиеся по размеру к задним краям сегментов, образуют темные поля на II-VI тергитах (рис. 13, Г, Д; 14). Мелкие стрихообразные шипы, расположенные группами по 2-5 в каждой (рис. 13, Ж), образуют небольшие поля близ передних углов VII тергита, на VIII они расположены близ боковых краев в виде 2 узких полос. Подобные шипики имеются на I-IV стернитах близ их наружных краев и около передних углов на V-VII стернитах.

Ряд крючков (рис. 13, 3) по заднему краю II тергита сплошной. Близ задних углов II сегмента выросты со щетинкой. На I-II тергитах имеется 8, на III-V - 4 серых пятна (рис. 14), аналогичных пятнам куколок *Chironomus* и *Cryptochironomus*.

Ложные кукольные ножки (рис. 13, И) на IV стерните покрыты светлыми шипиками. Задние углы V-VII сегментов (рис. 13, Е) покрыты мельчайшими шипиками, как у *E. carbonaria*. Задний угол VIII сегмента с 2-3 светло-коричневыми короткими шипиками, иногда они редуцированы, сзади и внутрь от них отходят отростки, аналогичные таковым личинок (рис. 13, В; 14). Анальный плавник помимо краевых полых щетинок несет еще подобную щетинку на поверхности лопасти. Между лопастями анального плавника непарный вырост. На V-VIII сегментах 4, 4, 4, 5 LS. Три задние LS VIII сегмента сближены.

С а м е ц. Длина тела 5.5-6.5 мм. Длина крыла 3.6-3.8 мм. Светло-зеленый. Полосы среднеспинки темно-зеленые. Брюшко светло-зеленое. Ноги зеленые, t_1 , Ta_1 , Ta_2P_1 близ вершины и Ta_{3-5} всех ног коричневатые. Скапус оранжевый, жгут коричневатый. Максиллярные щупики сероватые.

Голова. Наибольшая ширина глаза более чем в 2 раза больше ширины глаза сзади антенн. Лобные штифты едва заметны (6 мкм), не длиннее своей ширины, со щетинкой на вершине (рис. 8, Аз, Бз). Теменных щетинок 20-25 (56-120 мкм). Клипеус с 24-35 щетинками (180-194 мкм). Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 53 (50-60), 220 (210-230), 188 (170-210), 273 (270-280); 3-й членик щупика короче 2-го. $AR=3$.

Грудь. $dm - 14, 15$, $dI - 14-20$, расположены в один ряд. На щитке до 18 щетинок, их расположение как у *E. carbonaria*. $pral - 5-7$.

Ноги. $LR= 1.3-1.5$, $BRP_f = 0.5-0.8$. Гребешки голеней, пульвиллы, эмподиум, коготки обычные, как у *E. carbonaria*.

Крыло в 3.4 раза длиннее своей ширины. Крыловая чешуйка с 14-16 (до 180 мкм) щетинками. Рукоятка R светлая, с 3-4 щетинками. R , R_1 и R_{4+5} покрыты щетинками.

Гениталии (рис. 9, А₂-В₂) с прямыми, нерасширенными к вершине, нижними придатками, покрытыми очень длинными щетинками, из которых одна наибольшая. Гоностиль близ вершинной трети резко суживается, ширина его вершинной трети более чем в 2 раза меньше ширины срединной части. По внутреннему краю близ вершины гоностиль густо покрыт щетинками (sti до 14). Они не длин-

нее ширины гоностиля в месте их прикрепления. 1X тергит выпуклый. am - 18-25. X тергит очень широкий и высокий, часто с темными полосами по бокам.

З а м е ч а н и е. Первоописание преимагинальных стадий *E. pagana* [25] очень кратко и недиагностично. Наш диагноз существенно не противоречит ему, но значительно расширен и дополнен. Подробное и хорошо иллюстрированное описание *E. synchrone* Oliver [29] позволяет свести этот вид в синоним *E. pagana*. Указанные автором отличия самца (менее, чем у *E. pagana*, суженный в вершинной части гоностиль и форма верхних придатков гениталий), по нашему мнению, недостаточны для выделения нового вида. К этому следует добавить сходство преимагинальных стадий этих видов.

Строение эпистомального шва, впадина на фронтальном склерите, форма нижней губы и отростки на VIII сегменте свидетельствуют о том, что *Tendipes biappendiculatus* Kruglova следует свести в синоним *E. pagana*. *T. biappendiculatus* был описан по личинке [3]. Основные признаки этого вида, включенного в определитель личинок хирономид А.А. Черновского [9, стр. 70-71], совпадают с признаками *E. pagana*, собранной нами. На стр. 72 в определительную таблицу включена и *E. pagana*, у которой, по А.А. Черновскому, отсутствует впадина на фронтальном склерите и нет полосы „бугорков” или шитков на месте эпистомального шва. Нам удалось воспитать личинку лишь до стадии куколки самки и определить преимагинальные стадии как *E. pagana*. В наших фаунистических сборах имаго имеются самцы и самки этого вида. Они одинаково окрашены и имеют одинаковое и очень характерное строение лобных штифтов. Основные признаки различимой сквозь покровы куколки самки соответствовали признакам, характерным для самок этого вида [6].

Раннее указание автора [13] о том, что данные, полученные в результате определения личинок [4, 5, 7, 8], могут относиться к *E. pagana* и *E. longipes*, неверно. Их следует отнести только к первому виду.

Определительная таблица видов рода *Einfeldia* Kieff.

Л и ч и н к и

- 1 (2). Срединный зубец лабиум простой, без дополнительных боковых зубчиков. Эпифарингеальный гребень в виде пластинки, покрытой многочисленными зубцами. Низ головы и основания паралабиальных пластинок темно-коричневые, почти черные. - На VIII сегменте 2 вентральных отростка *E. carbonaria* Mg.

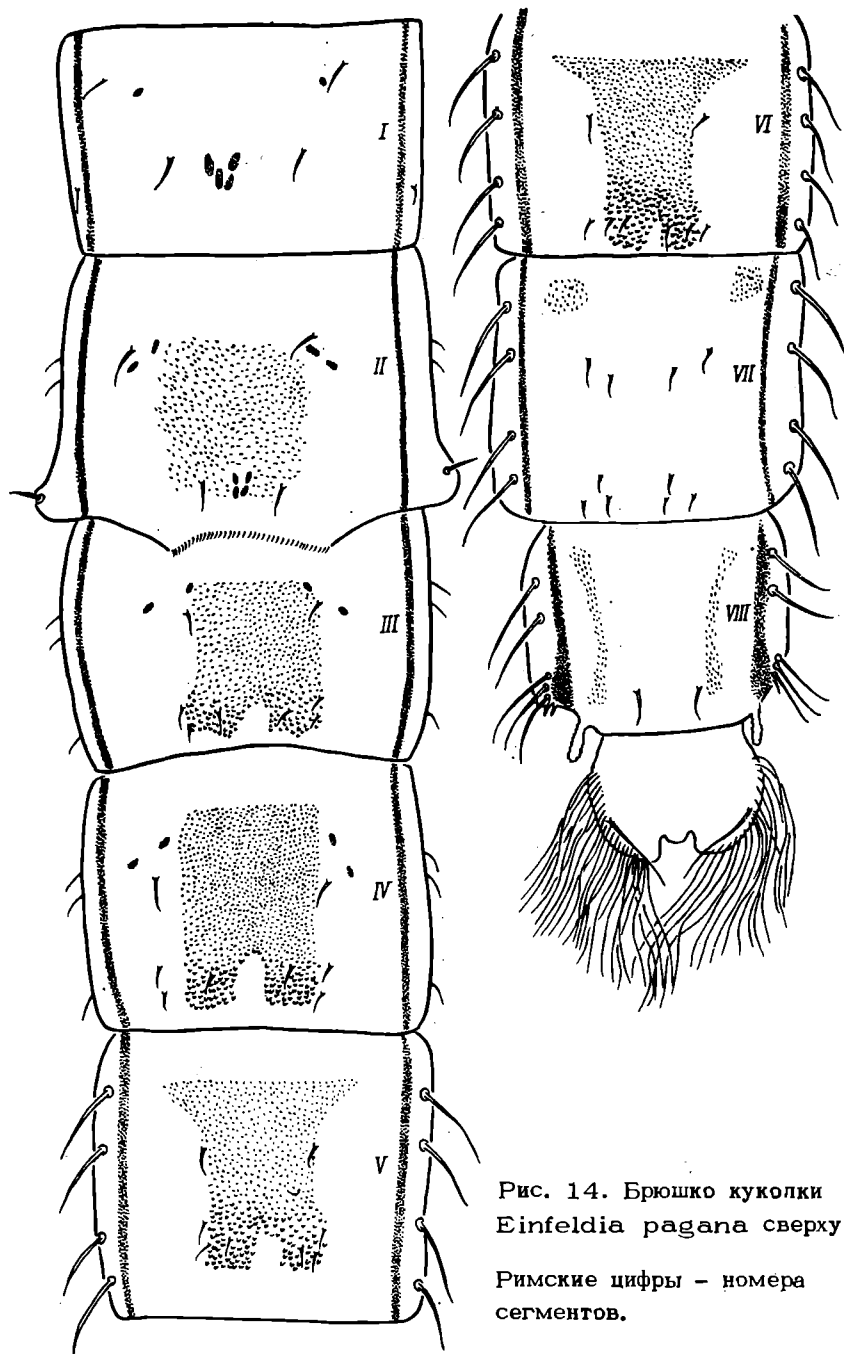


Рис. 14. Брюшко куколки *Einfeldia pagana* сверху.

Римские цифры – номера сегментов.

- 2 (1). Срединный зубец нижней губы тройной, как у видов *Chironotus*. Эпифарингеальный гребень с зубцами лишь по переднему краю. Головная капсула вся желтая. Число и расположение отростков на VII и VIII сегментах различны у разных видов.
- 3 (4). Эпистомальный шов не развит, на его месте полоска шитков. Фронтальный склерит с овальной впадиной, окруженной фронтальными щетинками. 3-й членик антенны равен 4-му. На VIII сегменте 2 ventральных отростка, как у *E. carbonaria* *E. pagana* Mg.
- 4 (3). Эпистомальный шов имеется. Фронтальный склерит без овальной впадины. 3-й членик антенны короче 4-го. VII сегмент с 2 латеральными отростками, на VIII 4 ventральных *E. longipes* Staeg.

К у к о л к и

- 1 (2). Чехлы лобных штифтов двойные, дорсальная часть чехлов равна или немного короче ventральной, несущей апикальную щетинку *E. carbonaria* Mg.
- 2 (1). Чехлы лобных штифтов обычные.
- 3 (4). Задние углы VIII сегмента с массивным темным шипом, иногда несущим 1-2 дополнительных шипика. VIII сегмент с 4 LS и 2 парами ventральных отростков *E. longipes* Staeg.
- 4 (3). Задние углы VIII сегмента без массивных шипов, иногда в задних углах имеются 1-3 маленьких желтых шипа. VIII сегмент с 5 LS и 1 парой ventральных отростков *E. pagana* Mg.

С а м ц ы

- 1 (2). Черный или темно-коричневый. Гоностили стройные, их ширина почти одинакова по всей длине. *dm* - 3-5, *am* - 7-10 *E. carbonaria* Mg.
- 2 (1). Зеленый, с темно-зелеными или красно-коричневыми полосами на среднеспинке. Брюшко все зеленое, иногда с коричневыми пятнами на передних тергитах и темно-коричневыми или черными последними сегментами. Гоностили в вершинной трети всегда заметно уже, чем в срединной части. *dm* более 10, *am* - 12-25.
- 3 (4). Весь ярко-зеленый. Гоностиль резко сужен в вершинной трети, ширина которой более чем в 2 раза меньше ширины срединной части. *sti* - 10-14, длина наибольшей из *sti* не превышает ширину гоностия в месте их прикрепления. Нижние придатки не расширены близ вершины. *am* - 18-25 *E. pagana* Mg.

- 4 (3). Грудь зеленая с красновато-коричневыми или оранжевыми полосами; среднегрудь, задняя половина заднеспинки и пятно на плеврах коричневые. Первые тергиты брюшка с коричневыми пятнами, последние коричневые, почти черные. Иногда все брюшко коричневое. Гоностили постепенно сужаются к вершине. Ширина в вершинной трети не более чем в 2 раза уже ширины срединной части. *sti* - 4-5, длина наибольшей щетинки по крайней мере в 2 раза больше ширины гоностилия в месте их прикрепления. Нижние придатки расширены близ вершины. *am* - 12-20
..... *E. longipes* Staeg.

Л и т е р а т у р а

1. Е р б а е в а Э.А. Метаморфоз *Chironomus macani* Freeman и *Ch. nigrocaudata* sp. n. (Diptera, Chironomidae) из водоемов системы реки Ангара. - В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 145-150.
2. К о л о с о в а Н.Н., Л я х о в С.М. Личинка *Einfeldia* из группы *carbonaria* Mg. f.l. *reducta* Tshern. (Diptera, Tendipedidae) и ее биология. - Зоол. ж., 1953, т. 36, № 7, с. 1101-1103.
3. К р у г л о в а В.М. Новые личинки хирономид (триба *Chironomariae*) из Западной Сибири. - Тр. Биол. ин-та Томск. гос. ун-та, 1940, т. 7, с. 219-227.
4. К р у г л о в а В.М. Личинки тендипедид водоемов Томской области. - Тр. Томск. гос. ун-та, 1951, т. 115, с. 279-290.
5. П а н к р а т о в а В.Я. Донная фауна прудов Рыбцово-Шемайного питомника и ее изменение под влиянием удобрений. - Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1959, т. 26, с. 296-346.
6. Р о д о в а Р.А. Определитель самок комаров-звонцов трибы *Chironomini*. Л., 1978. 142 с.
7. С и н я г и н а Т.М. Донная фауна Ташкепринского водохранилища. - Тр. Мургабск. гидробиол. ст. АН ТуркмССР, 1958, т. 4, с. 183-215.
8. С п у р и с З.Д. Личинки хирономид больших озер Латвийской ССР. - Тр. Ин-та биол. АН Латв. ССР, 1955, т. 11, с. 159-189.
9. Ч е р н о в с к и й А.А. Определитель личинок комаров сем. *Tendipedidae* (*Chironomidae*). Определители по фауне СССР. Л., 1949, вып. 31. 185 с.
10. Ш и л о в а А.И. К систематике *Cryptochironomus ex gr. defectus* Kieff. (Diptera, Chironomidae). - В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, с. 214-238.
11. Ш и л о в а А.И. Материалы по биологии перистоусых комаров рода *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae).

- В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с. 104-123.
12. Ш и л о в а А.И. Сем. Chironomidae (Tendipedidae). Звонцы. - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР, 1969, т. 5, ч. 1, вып. 100, с. 163-201.
 13. Ш и л о в а А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 252 с.
 14. В е с к W.M., В е с к E.C. The immature stages of some Chironomini (Chironomidae). - Quart. J. Florida Acad. Sci., 1970, vol. 33, N 1, p. 29-42.
 15. С о е R.L. Chironomidae. - In: Handbooks for the Identification of British Insects. London, 1950, vol. 9, N 2, p. 121-206.
 16. D a n k s H.V. Life history and biologie of Einfeldia synchrona (Diptera, Chironomidae). - Canad. Entomol., 1971, vol. 103, p. 1597-1606.
 17. E d w a r d s F.W. British non biting midges (Dipt., Chironomidae). - Trans. Entomol. Soc. London, 1929, vol. 77, N 2, p. 279-430.
 18. F i t t k a u E. J., R e i s s F. Chironomidae. - In: Limnofauna Europaea. Stuttgart-N. Y.-Amsterdam, 1978, S. 404-440.
 19. F i t t k a u E.J., S c h l e e D., R e i s s F. Chironomidae. - In: Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1967, S. 347-381.
 20. F r e e m a n P. Two new species of Chironomidae (Dipt.) from Britain. - Entomol. Monthly, Magazine, 1948, N 84, p. 49-50.
 21. G o e t t g h e b u e r M. Tendipedidae (Chironomidae). - In: Lindner. Die Fliegen der palaearktischen Region, Subfamilie Tendipedinae (Chironominae), 1937, Lief. 107, 13c, S. 1-72.
 22. K i e f f e r J.J. Nouveaux Chironomides a larves aquatiques. - Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1922, t. 41, p. 355-366.
 23. K i e f f e r J.J. Quelques Chironomides nouveaux et remarquables du Nord de l'Europa. - Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1924, t. 43, p. 390-397.
 24. K r u s e m a n G. Tendipedidae Neerlandicae. Rars I Genus Tendipes cum generibus finitimis. - Tijdschr. entomol., 1933, Deel 76, p. 119-216.
 25. L e n z F. Die Einfeldia - Gruppe der Chironomariae. Morphologie und Ökologie der Larven und Puppen. - Festsch. Embr. Strand., 1937, vol. 2, S. 289-301.
 26. L e n z F. Die Metamorphose der Tendipedinae (Chironomidae). - In: Lindner. Die Fliegen der pa-

- laearctischen Region, 1954, Lief. 176, 13. c, S. 129-168.
27. M e i g e n J.W. Systematische Beschreibung der bekanten europäischen zweiflüglischen Insecten, Aachen, 1838, vol. 7. 434 S.
 28. N e a v e S.A. Nomenclatur Zoologicus. 1939, vol. II. 1025 p.
 29. O l i v e r D.K. Description of *Einfeldia synchrona* n. sp. (Diptera, Chironomidae). - Canad. Entomol., 1971, vol. 103, p. 1591-1595.
 30. P i n d e r L.C.V. A key tu adult males of British Chironomidae. - Fresh. Biolog. Assoc., 1978, Sci. publ. N 37, vol. 1, 2. 163 p.
 31. S t a e g e r G. Systematik forttegnelser over de i Danmark hidtil funde Diptera. - Krøjer; Naturhist. Tidsskr., 1839, vol. 2, p. 549-600.
 32. S t o r å R. Mitteilungen über die Nematoceren Finnlands. - Acta Soc. fauna et flora fennica, 1937, N 60, S. 256-266.
 33. S u b l e t t e J.E. Chironomidae (Diptera) of Louisiana. 1. Systematics and immature stages of some lentic chironomids of west-central Louisiana. - Tulane Stud. Zool., 1964, vol. 11, N 4, p. 109-150.
 34. T o w n e s H.K. The nearctic species of *Tendipedini* (Diptera, Tendipedidae-Chironomidae). - Amer. Midl. Naturalist, 1945, vol. 34. 206 p.
 35. W a l k e r F. Insecta Britanica : Diptera. 1856, vol. 3. 352 p.

К СИСТЕМАТИКЕ РОДА *PSECTROCLADIUS* KIEFF. -
ПОДРОД *PSECTROCLADIUS* S.STR. WÜLK.
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

Личинки *Psectrocladius* встречаются повсеместно и часто в большом количестве. Обитают преимущественно в стоячих водоемах: озерах, водохранилищах, прудах, карьерах, затопленных лугах, болотах, временных лужах, в затишных и слабопроточных участках рек. В озерах и водохранилищах личинки обычны в литорали и суб-литорали и крайне редки в профундали. Живут в зарослях высшей водной растительности, в скоплениях нитчатых водорослей, в обрастаниях на камнях, на илах и заиленных песках. В районе Рыбинского водохранилища личинки подрода *Psectrocladius*, известные в гидробиологической литературе как *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* Kieff., — обычные представители донной фауны и фауны зарослей прибрежной зоны.

Нами в лаборатории при воспитании личинок *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* Kieff. получены имаго 3 видов: *Ps.* (*Ps.*) *fabricus* sp.n., *Ps.* (*Ps.*) *delatoris* sp.n., *Ps.* (*Ps.*) *sordidellus* (Zett.).

Диагностика видов, относящихся к подроду *Psectrocladius*, затруднена, поскольку преимагинальные стадии большинства видов по существующим сводкам определить невозможно, ибо они морфологически очень сходны и имеют крайне тонкие отличия. Не менее сложно определить и имаго, так как в большинстве случаев диагнозы видов кратки и плохо иллюстрированы. При описании видов по имаго большое значение придавалось окраске тела, индексам антенн и передних ног, которые, как выяснилось, сильно варьируют в течение сезона. Многие виды по имаго 2-5 и более раз описывались разными авторами под разными названиями, что еще более затруднило их определение. Сведения по систематике видов имеются в многочисленных работах [1-7, 9, 11-14, 16-28, 30-43].

Изучив достаточно большой материал по всем стадиям развития перечисленных видов, мы используем для различения видов комплекс диагностических признаков, хотя многие из них варьируют, но вместе взятые вполне надежны.

В настоящей работе даются диагноз подрода *Psectrocladius*, описание всех стадий развития видов [*Ps. fabricus* sp.n., *Ps. delatoris* sp.n., *Ps. sordidellus* (Zett.), *Ps. versatilis* Linev.] и определительные таблицы самцов, куколок и личинок 1У возраста перечисленных видов и ранее изученного нами [*Ps. simulans* (Joh.)]. Подробное описание кладки, самца, куколки и личинок I-1У возрастов приводятся лишь для *Ps. fabricus* sp.n., для других видов указываются только признаки, позволяющие опознать вид. Имаго всех видов описываются по самцам.

Материалом для работы послужили многолетние (1968-1978 гг.) фаунистические сборы имаго и личинок из района Рыбинского водохранилища, а также наблюдения над развитием всех стадий из кладок 3 видов: *Ps. fabricus* sp.n., *Ps. delatoris* sp.n., *Ps. sordidellus*. От пойманных в природе самок в лаборатории получено 38 полноценных кладок [*Ps. fabricus* sp.n. - 28, *Ps. delatoris* sp.n. - 1, *Ps. sordidellus* - 9]. Из всех кладок воспитано до имаго 152 ♂♂, получено большое количество куколок. Видовая принадлежность кладок устанавливалась по воспитанным из них самцам и куколкам. Около 700 ♂♂ получено из личинок 1У возраста, собранных в природе. При воспитании личинок до имаго мы руководствовались инструкцией, составленной А.И. Шиловой [8]. Кроме того, нами использованы фаунистические сборы имаго и материал выведения *Psectrocladius* s. str. А.И. Шиловой (в коллекции Института биологии внутренних вод АН СССР), сезонные сборы личинок и куколок в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища Т.Н. Куражсковской, материал выведения *Psectrocladius* s. str. В.И. Демидовой из Воткинского водохранилища, а также материал по метаморфозу *Ps.* (*Ps.*) *versatilis* А.А. Линевиц из района оз. Байкал. Всем названным лицам выражаю свою глубокую благодарность.

Голотипы видов (самец, куколка, личинка) хранятся в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Борок, Ярославская обл., Некоузский район). *Ps. fabricus* sp.n. - 3078, *Ps. delatoris* sp.n. - 3081, *Ps. versatilis* Linev - Иркутская обл., р. Большие-Коты, затопленный проточный карьер, 14 VI 1955.

В работе используются общепринятые сокращения [6, 10, 15, 29, 42].

Л и ч и н к а. Щетинки лабрума: SI - передние, SII - средние, SIII - волосовидные, SV - задние, AR - отношение длины первого членика антенны к общей длине всех остальных. Z - расстояние от вершины срединного зубца до заднего края головной капсулы.

К у к о л к а. Oth - передние щетинки головогруды, Mth - срединные спинные щетинки головогруды, LS - краевые полые щетинки брюшных сегментов.

С а м е ц. AR - отношение длины последнего членика антенны к общей длине второго - предпоследнего.

Щетинки груди: dm - дорсомедиальные, dl - дорсолатеральные, pral - преалярные, sc - скутеллярные.

Ноги: f_1 - переднее, f_2 - среднее, f_3 - заднее бедро; t_1 - передняя, t_2 - средняя, t_3 - задняя голень; Ta_{1-5} - членики лапки с 1-го по 5-й; P_I - передняя, P_{II} - средняя, P_{III} - задняя нога; LR - отношение длины Ta_1 к t_1 на P_I ; BR - отношение длины щетинок к ширине соответствующего членика лапки.

Подрод *Psectrocladius* s. str. Wülk.

Тип подрода *Ps. psilopterus* Kieff.

Л и ч и н к а. Длина до 10 мм. Вершинный зубец мандибулы не более чем в 1,6 раза длиннее общей ширины основания остальных 3 зубцов; внутренняя щетинка близ основания мандибулы имеется. SI лабрума глубоко расщеплены по переднему краю на 3-15 узких длинных разноразмерных лопастей. Лабрум высокий, приблизительно треугольной формы, с 1 или 2 широкими срединными зубцами и 5 боковыми с каждой стороны. Сзади близ основания подставок кисточек 2-8 коротких темных разноразмерных шипов.

Личинки строят из секрета слюнных желез и любого подсобного материала (частички песка, детрита, ила, водорослей и др.) домики-трубки, которые прикрепляют к субстрату.

К у к о л к а. Орган дыхания почти весь покрыт заостренными шипиками. Лобное поле клереди от невысоких бугорков с 2 вентральными щетинками или без них.

На III-YI или 1Y-YI тергитах в середине сегментов имеются парные или непарные группы шипов - „щетки“, число шипов в группе варьирует. На II-YI (иногда YII) тергитах близ заднего края полоса крупных заостренных шипов, расположенных в один или более рядов. На II-1Y или II-Y тергитах близ заднего края имеется выпуклость, покрытая светлыми шипиками, расположенными в несколько рядов, с вершинами, направленными вперед. На II сегменте выпуклость обычно более высокая и шипы длинные, часто с зазубренной вершиной. Ложные куколочные ножки имеются на (III) 1Y-YI стернитах. Задние углы II, редко III сегмента с выростом.

На II-Y сегментах 3 или 4 латеральные волосовидные щетинки; на YI сегменте 4 полые или 3 волосовидные латеральные щетинки, у некоторых видов 2 полые и 2 волосовидные щетинки чередуются. Число и строение этих щетинок важны для диагностики видов. На YII-IVIII сегментах 4, 5 LS (исключение: *Ps. barbimanus* Edw., у которого на VIII сегменте 5-7 LS [1, 6, 11, 38, 39]).

Лопasti анального плавника с длинными светлыми краевыми щетинками, число их у разных видов различно (10-103 на каждой лопасти). Вершинных щетинок на каждой лопасти обычно 3, реже 4-8, они длиннее плавника и загнуты на конце.

С а м е ц. Клипеус с 5-23 разбросанными щетинками. Теменных щетинок 8-16 с каждой стороны. Переднеспинка латерально

близ коксы с 5-10 шетинками; dm - отсутствуют; dl - расположены в 1 ряд, иногда сзади беспорядочно, число их у разных видов различно (5-21); pral - 3-9; sc - 2-12.

t_2 и t_3 обычно с 2 шпорами, из них наружная едва развита или редуцирована. Ta_1P_1 без шипов, $Ta_{1-2}P_{II}$ и $Ta_{1-2}P_{III}$ с двумя шипами. Последний членик лапок к вершине не расширен, с боков часто сплюснут.

З а м е ч а н и е. Данный диагноз подрода *Psectrocladius* s. str. Wülk. в основном соответствует приведенным ранее Вюлькером [42] по имаго и куколке и Тинеманом [39] по личинке, однако он значительно дополнен, снабжен детальными рисунками и дан для всех стадий развития.

Psectrocladius (Ps.) *fabricus* sp.n.

К л а д к а бледно-зеленоватая, нитевидная, петлевидно или клубкообразно свернута (рис. 1). Ширина 0.6-0.8 мм, длина 1.2-3.3 см. Наружный слой слизи кладки свободный от яиц, менее плотный, очень клейкий, прозрачный, по оптическим свойствам близок к воде и замечен лишь при соответствующем освещении. Под наружным слоем расположен слизистый тяж, представляющий собой эластичную полую трубку с волнистыми стенками из более плотной слизи. Внутри тяжа имеется слизь, в которой располагаются яйца, их длинная ось ориентирована наклонно под небольшим углом, иногда параллельно или перпендикулярно стенкам тяжа. Обычно в концевых частях кладки яйца расположены в 1 ряд, в остальной части в 2 ряда, иногда в 1 ряд или беспорядочно. Количество яиц в кладке 130-420. Длина яйца 140-270 мкм, ширина 84-96 мкм. Оболочка яиц бесцветная, содержимое серовато-коричневое. На одном из концов кладки наружный слой слизи имеет невысокий холмообразный бугорок.

Л и ч и н к а 1У в о з р а с т а. Длина тела 3.5-8 мм. Ширина головной капсулы 360-415 мкм. Тело живой личинки бледно-зеленоватое, перед окукливанием грудные сегменты темно-зеленые. Головная капсула желтая, близ затылочного склерита коричневая. Затылочный склерит узкий, по бокам темно-коричневый, почти черный, сзади фронтального склерита светлый.

Глаза (рис. 2, B) состоят из 2 пятен: переднего (меньшего) почковидной формы и заднего (большого) неправильно округлой. Между ними находятся 2 прозрачные линзы. Эпистомальный шов четкий. Наибольшая ширина фронтального склерита 144-180 мкм. Длина коронарного шва 50-60 мкм. Хетотаксия головы обычная (рис. 3, A), длина щетинок фронтального склерита 60-114 мкм.

Клипеус (рис. 2, A₁) с 3 слабо хитинизированными парными боковыми склеритами и 2 парами щетинок, из которых передние значительно короче задних. Поверхность клипеуса перед эпистомальным швом и его боковые участки с мелкозернистой скульптурой.

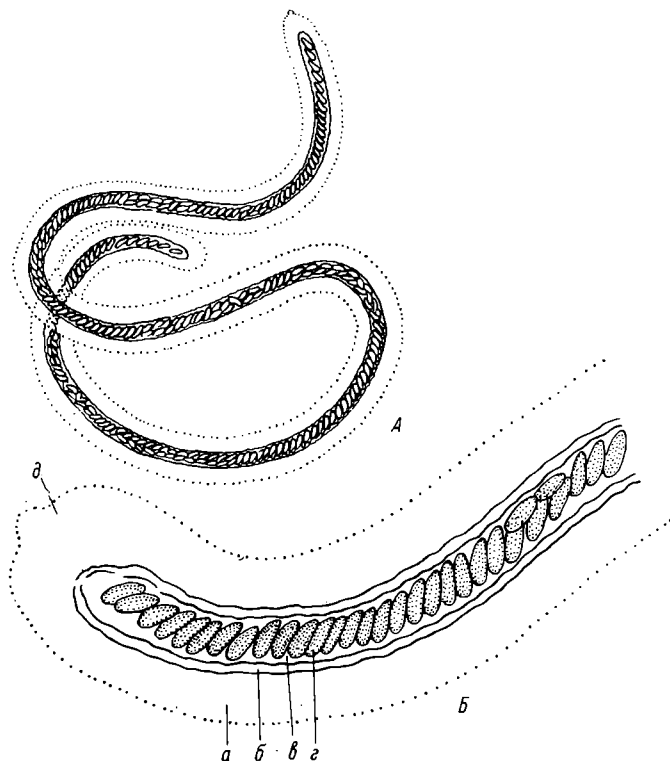


Рис. 1. Кладка *Psectrocladius fabricius* sp.n.

А - общий вид, Б - концевая часть тяжа при увеличении в 100 раз; а - наружный слой слизи, б - средний слой слизи, в - внутренняя слизь, г - яйца, д - холмообразный бугорок.

Антенны (рис. 4, A_1) составляют $1/4$ длины головы и значительно короче мандибул (длина антенны 120-138 мкм, мандибулы - 165-200 мкм).

Длина члеников антенны ($n=30$), мкм

Возраст	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	Индекс антенны (AR) 1 : (2+5)
I	6	7	5	3	3	0.3
II	18	9	6	3	3	0.8
III	36-40	12-13	8	6	5	1.2
IV	80-90	15-18	9	6	6	2.3

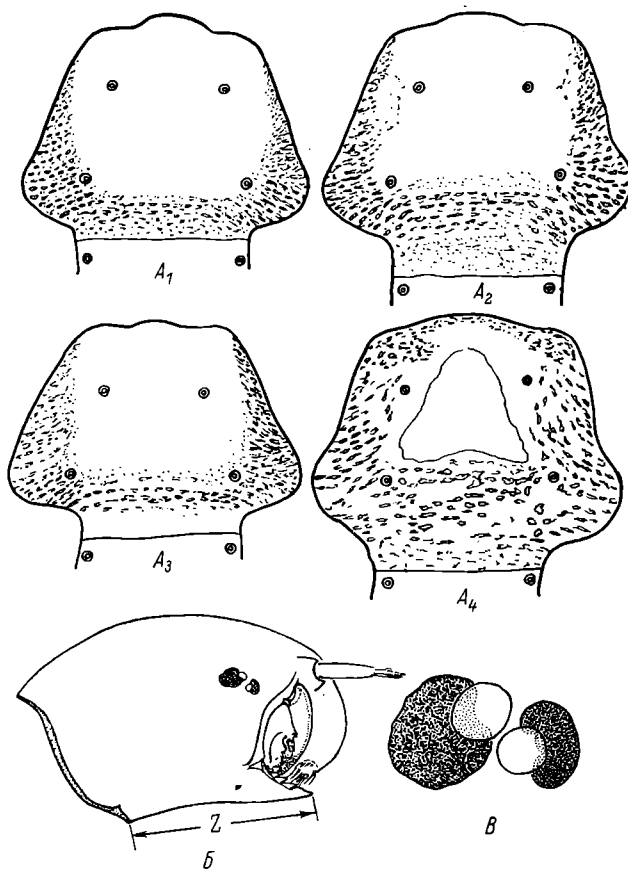


Рис. 2. Личинка 1У возраста.

A₁, Б, В - *Psectrocladius fabricus* sp.n.,
A₂ - *Ps. delatoris* sp.n., A₃ - *Ps. sordidellus*, A₄ - *Ps. versatilis*. A₁₋₄ - клипеус сверху, Б - голова сбоку, В - глаз.



Рис. 3. Голова личинки 1У возраста сверху.

A - *Psectrocladius fabricus* sp.n., Б - *Ps. delatoris* sp.n.,
В - *Ps. sordidellus*, Г - *Ps. versatilis*.

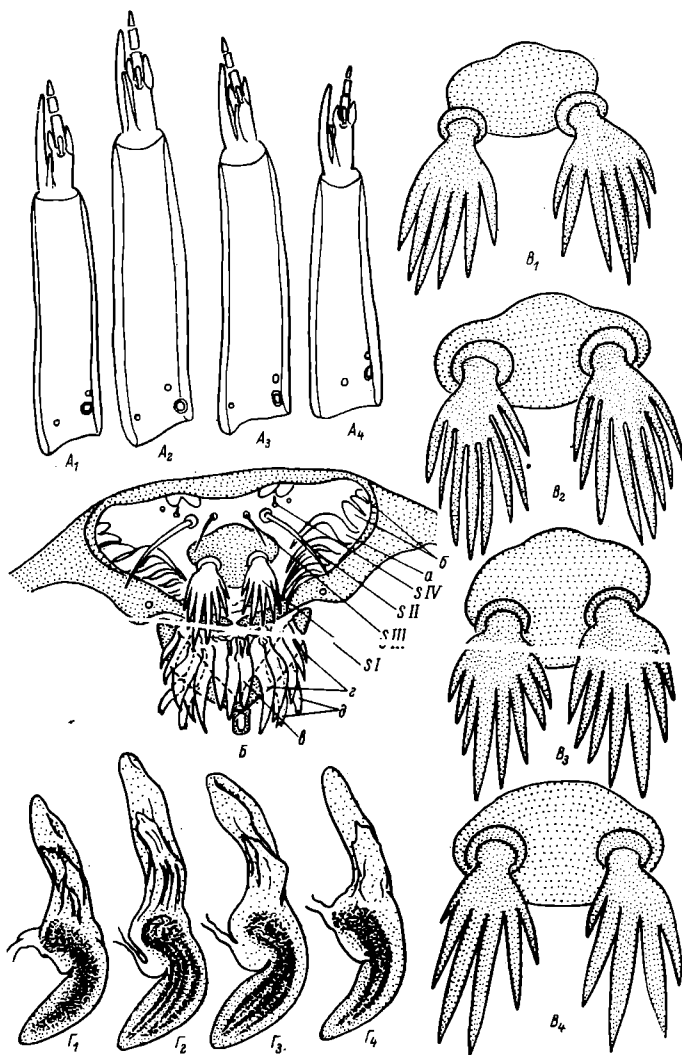


Рис. 4. Личинка 1V возраста.

A₁, Б, В₁, Г₁ - *Psectrocladius fabricus* sp.n., A₂, В₂, Г₂ - *Ps. delatoris* sp.n., A₃, В₃, Г₃ - *Ps. soridellus*, A₄В₄Г₄ - *Ps. versatilis*. A₁₋₄ - антенны, Б - лабрум и эпифаринкс, В₁₋₄ - SI лабрума, Г₁₋₄ - премандибула; а - группа длинных узких хетоидов, б - группа широких коротких хетоидов, в - зубцы эпифарингеального гребня, г - хетоиды эпифаринкса, д - палочковидные хетоиды эпифарингеального склерита, SI - переднее, SII - средние, SIII - волосовидные, SIV - задние щетинки.

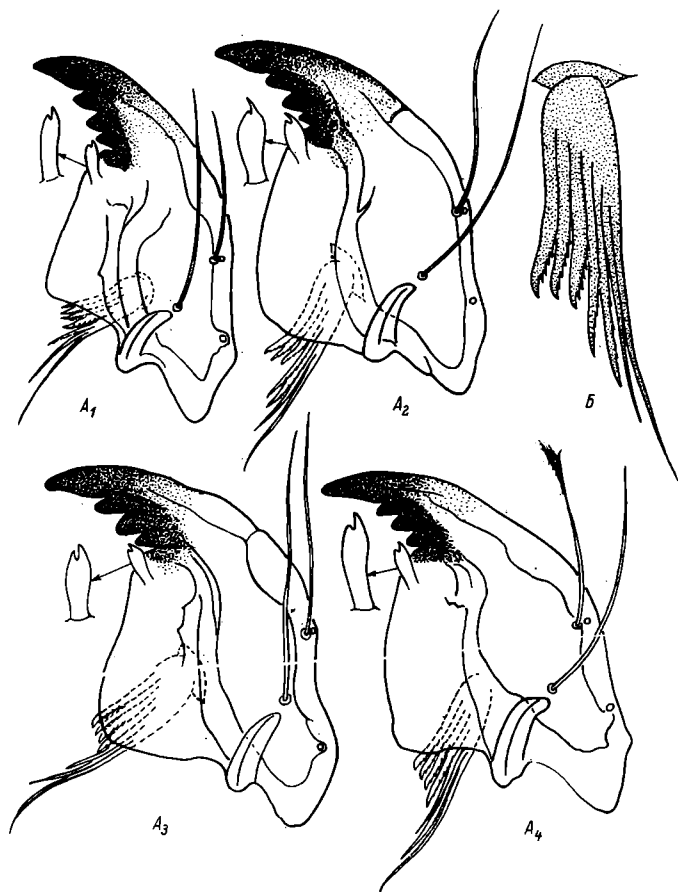


Рис. 5. Личинка 1У возраста.

A_1 , Б - *Psectrocladius fabricicus* sp.n., A_2 - *Ps. delatoris* sp.n., A_3 - *Ps. sordidellus*, A_4 - *Ps. versatilis*.
 A_1 -4 - мандибула, Б - внутренняя щетинка мандибулы.

AR= 2.2-2.5. Кольцевой орган и 2 мелкие поры расположены близ основания 1-го членика. Вершинная сенсилла 1-го членика антенны почти такой же длины, как 2-5-й членики, взятые вместе. Добавочная ветвь сенсиллы достигает вершины 2-го членика антенны, либо середины 3-го. Лаутерборновы органы едва развиты. Между этими органами близ вершины 2-го членика имеется прозрачная сенсилла. SI лабрума по переднему краю расщеплены на 5-7 длинных разноразмерных заостренных на вершине лопастей (рис. 4, Б, В₁). Кнаружи от щетинок расположены 2 группы простых хетоидов: 5-7

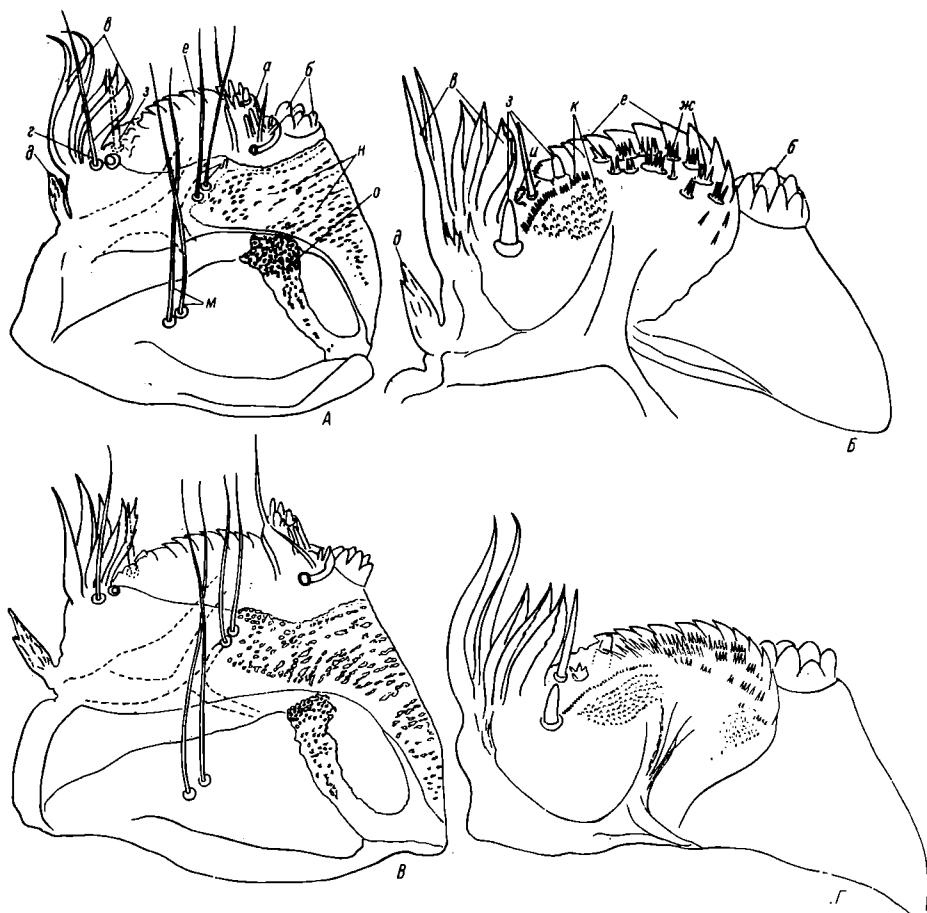


Рис. 6. Личинка 1У возраста.

А, Б - *Psectrocladius fabricius* sp.n., В, Г - *Ps. delatoris* sp.n., А, В - максилла снизу, Б, Г - максилла сверху; а - щупик, б - зубцевидные хетоиды, в - хетоиды внутреннего переднего угла максиллы, г - длинная щетинка, д - сенсилла, е - зубцевидные плоские хетоиды, ж - гребешки шиповидных хетоидов, з - сенсиллы, и - чашкообразный округлый хетоид с зазубренным краем, к - поле бугорков с полосой шиповидных хетоидов, л, м - передние и задние парные максиллярные щетинки, н - зернистая скульптура наружного края максиллы, о - склерит заднего наружного угла с зернистой скульптурой.

длинных узких серповидно изогнутых и 4 более коротких широких (рис. 4, Б, а, б).

Эпифарингеальный гребень (рис. 4, Б, в) состоит из 3 ланцетовидных плоских зубцов, из них срединный немного длиннее боковых. По обе стороны от гребня расположены группы хетоидов: 5-6 разноразмерных плоских с гладкими краями (рис. 4, Б, г), впереди от них на эпифарингеальных склеритах имеются по 2 палочковидных хетоида с зазубренными вершинами (рис. 4, Б, д).

Премандибула (рис. 4, Г₁) желтая, вершинный зубец желто-коричневый, узкий.

Мандибула (рис. 5, А₁) желтая, с 4 истинными нижними темно-коричневыми зубцами и 1 хорошо выраженным ложным. Вершинный зубец мандибулы равен общей ширине оснований 3 остальных зубцов, взятых вместе. Щетинка под зубцами (рис. 5, А₁) плоская, на вершине двуплостная, достигает 4-го зубца. Внутренняя щетинка мандибулы (рис. 5, А₁, Б) состоит из 7 разноразмерных ветвей, отходящих от общего основания, из них 5 зазубрены по внутреннему краю.

Максилла (рис. 6, А, Б) с коротким едва превышающим свою ширину шупиком, несущим на вершине 1 длинную щетинку и 5 разноразмерных сенсилл, из которых 2 на широком основании. Близ основания шупика расположен кольцевой орган, 2 длинные и 2 более короткие палочковидные сенсиллы, 1 щетинка, немного превышающая длину шупика. На внешней стороне максиллы близ шупика имеется 5-7 прозрачных зубцевидных хетоидов. Внутренний передний угол максиллы с 5-6 различной длины и формы плоскими хетоидами, обычно зазубренными по внутреннему краю, с длинной щетинкой, крупной порой и прозрачной сенсиллой, зазубренной на вершине. Сверху срединная часть внутреннего края максиллы в виде веера окаймлена прозрачными зубцевидными плоскими лопастями с вершинами, направленными к переднему внутреннему углу максиллы. Близ этих лопастей многочисленные, состоящие из 2-7 игловидных шипов, гребешки; внутри от них расположены 3 сенсиллы (2 короткие штифтообразные, 1 длинная щетинковидная) и небольшой чашкообразный округлый хетоид с зазубренным краем. Кроме того, имеется поле очень мелких многочисленных бугорков, окаймленное спереди однорядной полосой шиповидных хетоидов. На вентральной стороне максиллы расположены парные передние и задние максиллярные щетинки. Наружная боковая поверхность с мелкозернистой скульптурой. Склерит заднего угла максиллы широкий, прозрачный, его дистальная половина с мелкозернистой скульптурой.

Лабium (рис. 7, А) с 2 широкими срединными и 5 боковыми зубцами. Срединные зубцы светло-коричневые, близ основания с темно-коричневыми полосами, боковые почти черные. Срединные зубцы значительно длиннее 1-х боковых, ширина 1 срединного в 2.1-2.5 раза больше ширины 1-го бокового зубца. Бородки пластинок лабиума из 9-15 длинных (66-90 мкм) волосков (рис. 7, А, а). Расстояние „Z“ 250-300 мкм (рис. 2, Б).

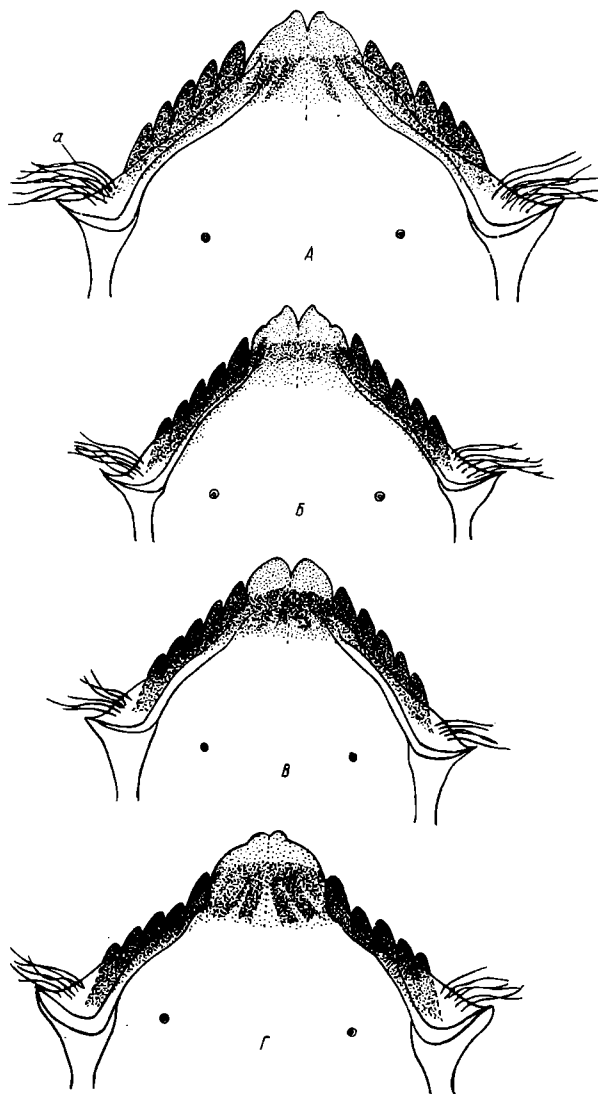


Рис. 7. Лабium личинки 1У возраста.

А - *Psectrocladius fabricus* sp.n., Б - *Ps. delatoris* sp.n., В - *Ps. sordidellus*, Г - *Ps. versatilis*; а - волоски бородки.

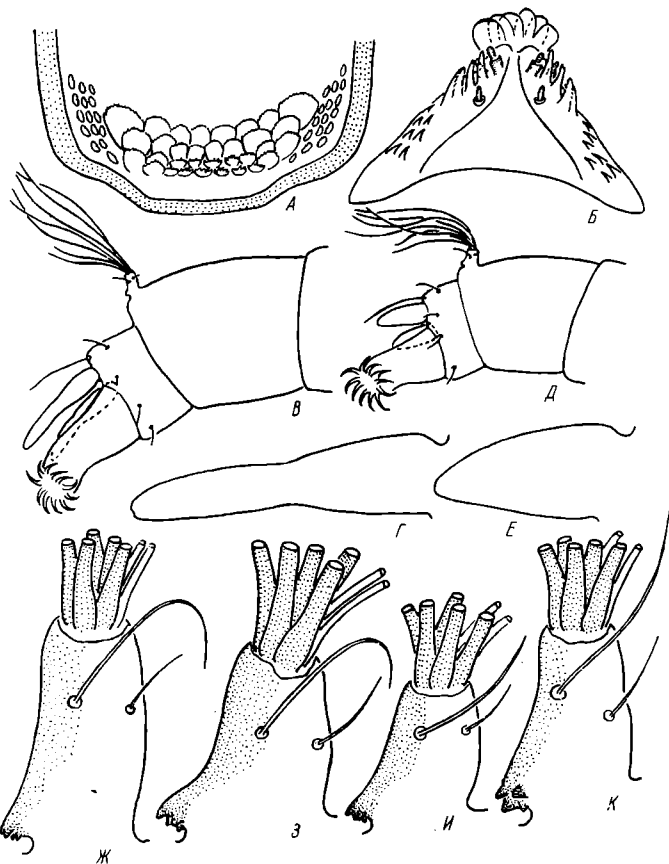


Рис. 8. Личинка 1У возраста.

А-Г, Ж - *Psectrocladius fabricicus* sp.n., Д, Е, З - *Ps. delatoris* sp.n., И - *Ps. sordidellus*, К - *Ps. versatilis*.
А - гипофарингеальный склерит и „щетка“, Б - прементум, В, Д - задний конец тела, Г, Е - анальная папилла, Ж-К - подставка кисточки.

Гипофаринкс (рис. 8, А) с темно-желтым гипофарингеальным склеритом и „щеткой“, состоящей из 4 рядов зазубренных по переднему краю различной формы и величины пластинок, по сторонам от них 3 ряда более мелких овальной формы пластинок, также зазубренных по краю. Прементум (рис. 8, Б) на вершине с 6 прозрачными лопастями, на верхней поверхности с каждой стороны 3 дву-члениковые сенсиллы, 2 палочковидные с зазубренной вершиной, 1 плоская, листовидная, зазубренная по краям и несколько мелких хетоидов.

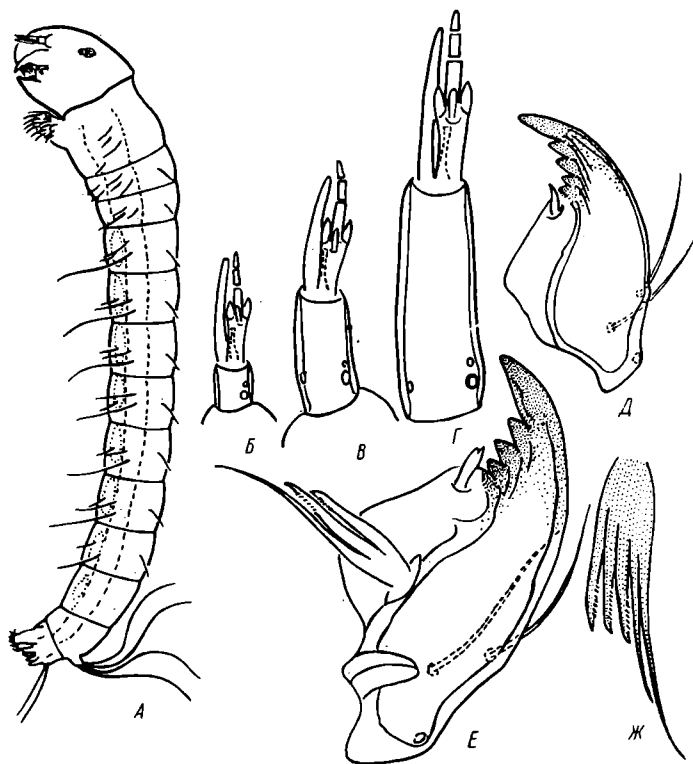


Рис. 9. Личинка *Psectrocladius fabricus* sp.n.

А, Б, Д - I возраста, В, Е - II, Г, Ж - III возраста. А - общий вид личинки сбоку, Б-Г - антенна, Д, Е - мандибула, Ж - внутренняя щетинка мандибулы.

Анальные папиллы длинные (165-210 мкм), пальцевидные, едва короче или равны длине подталкивателей (рис. 8, В, Г). Дорсальные щетинки (150-190 мкм) близ основания папилл едва короче их. Подставки кисточек стройные (рис. 8, Ж), длиной 60-72 мкм, в 2 раза длиннее своей ширины, сзади близ основания на выступе 4-6 коротких темных шипов; задняя боковая щетинка равна длине подставки, передняя в 2 раза короче ее, в кисточке 5 длинных желтых и 2 более коротких тонких светлых щетинки.

Л и ч и н к а III в о з р а с т а. Бледно-зеленоватая. Длина тела 2-3.3 мм. Ширина головной капсулы 228-240 мкм. Сходна с личинкой IY возраста. Отличие: AR=1.2 (рис. 9, Г); длина мандибулы 120-128 мкм, внутренняя щетинка мандибулы состоит из 5 ветвей (рис. 9, Ж); SI расщеплены на 4-6 лопастей (рис. 10, К), по обе стороны от SI - SIII 3 узких длинных

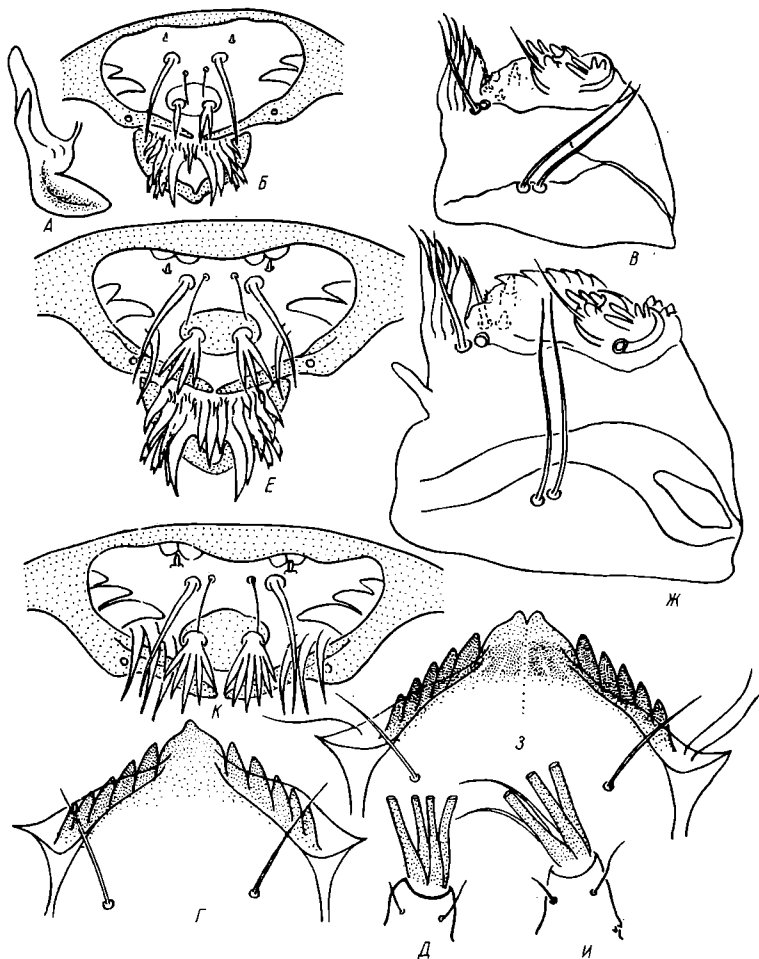


Рис. 10. Личинка *Psectrocladius fabricius* sp.n.

А-Д - I возраста, Е-И - II, К - III возраста. А - премандибула, Б, Е, К - лабрум и эпифаринкс, В, Ж - максилла с нижней стороны, Г, З - лабиум, Д, И - подставка кисточки.

и 3 коротких широких хетоида (рис. 10, К); бородки пластинок из 4-6 (50-60 мкм) волосков; расстояние "Z" 160-180 мкм. Кисточки состоят из 3 длинных желтых и 1-2 коротких светлых щетинок.

Л и ч и н к а II в о з р а с т а. Только что перелинявшая личинка бесцветная, перед второй линькой бледно-зеленоватая. Длина 1.2-2.2 мм. Ширина головной капсулы 140-156 мкм. Сходна

с личинкой III возраста. Отличие: $AR=0.8$ (рис. 9, В); длина мандибулы 70–78 мкм, внутренняя щетинка мандибулы состоит из 3 ветвей (рис. 9, Е); SI расщеплены на 3–5 лопастей (рис. 10, Е), по обе стороны от SI–SIII по 1 длинному узкому и 2 коротких широких хетоида (рис. 10, Е); бородки пластинок из 1–2 (24–27 мкм) волосков, заметных лишь при увеличении в 400 раз и соответствующем освещении (рис. 10, З); расстояние „Z” 95–110 мкм. Передние максиллярные щетинки не развиты (рис. 10, Ж), наружная боковая поверхность и склерит заднего наружного угла максиллы без зернистой скульптуры (рис. 10, Ж). Подставки кисточек едва длиннее своей ширины, сзади близ основания с 1–2 очень короткими едва различимыми желтыми шипами (рис. 10, И). В кисточке 5 щетинок, из них 3 длинные желтые и 2 более светлые короткие (рис. 10, И).

Л и ч и н к а I в о з р а с т а. Бесцветная. Длина тела 0.5–1.2 мм. Ширина головной капсулы 85–96 мкм. На грудных сегментах короткие едва различимые щетинки (рис. 9, А), на I–VII брюшных сегментах по паре боковых щетинок, из них задние значительно длиннее передних и немного превышают ширину соответствующих сегментов. $AR=0.3$ (рис. 9, Б). SI простые или двулопастные (рис. 10, Б), SII и SIII обычные, по обе стороны от SI–SIII 1–2 коротких широких хетоида. Эпифаринкс с полным набором коротких хетоидов и едва развитым эпифарингеальным гребнем (рис. 10, Б). Длина мандибулы 48–52 мкм, щетинка под зубцами мечевидная (рис. 9, Д), внутренняя щетинка не развита. Премандибула (рис. 10, А) как у личинки IY возраста. Передние парные максиллярные щетинки не развиты (рис. 10, В). Лабиум (рис. 10, Г) с 5 боковыми и 1 широким срединным зубцом, на переднем крае которого треугольный выступ. Пластинки лабиума без боронок (рис. 10, Г). Расстояние „Z” 60–66 мкм. Подставки кисточек короткие, их длина равна ширине, сзади близ основания без шипов (рис. 10, Д); в кисточке 4 длинные одноразмерные щетинки. Дорсальные щетинки X сегмента близ основания анальных папилл длинные, 90–110 мкм, в 3 раза длиннее папиллы (рис. 9, А). Анальные папиллы составляют $1/2$ длины подталкивателей.

К у к о л к а. Длина 3.3–5.3 мм. Экзuvia с коричневатой головогрудью и светлым брюшком. Шипы, покрывающие брюшные тергиты, коричневатые. Бугорки лобного поля (рис. 11, А, Б, б), расположенные сзади чехлов антенн, невысокие (54–60 мкм), без аликальной щетинки, с бугорчатой или морщинистой скульптурой. Кпереди от них на уровне заднего края основания чехлов антенн на едва приподнятых выпуклостях 2 лобные щетинки длиной 100–150 мкм (рис. 11, А, Б, а). Передняя дорсальная часть головогруды с морщинистой или тонкосетчатой скульптурой, вдоль линочного шва имеется редкая и очень мелкая зернистая скульптура. Орган дыхания длиной 310–460 мкм, его поверхность, за исключением вершины, покрыта светлыми разноразмерными шипиками

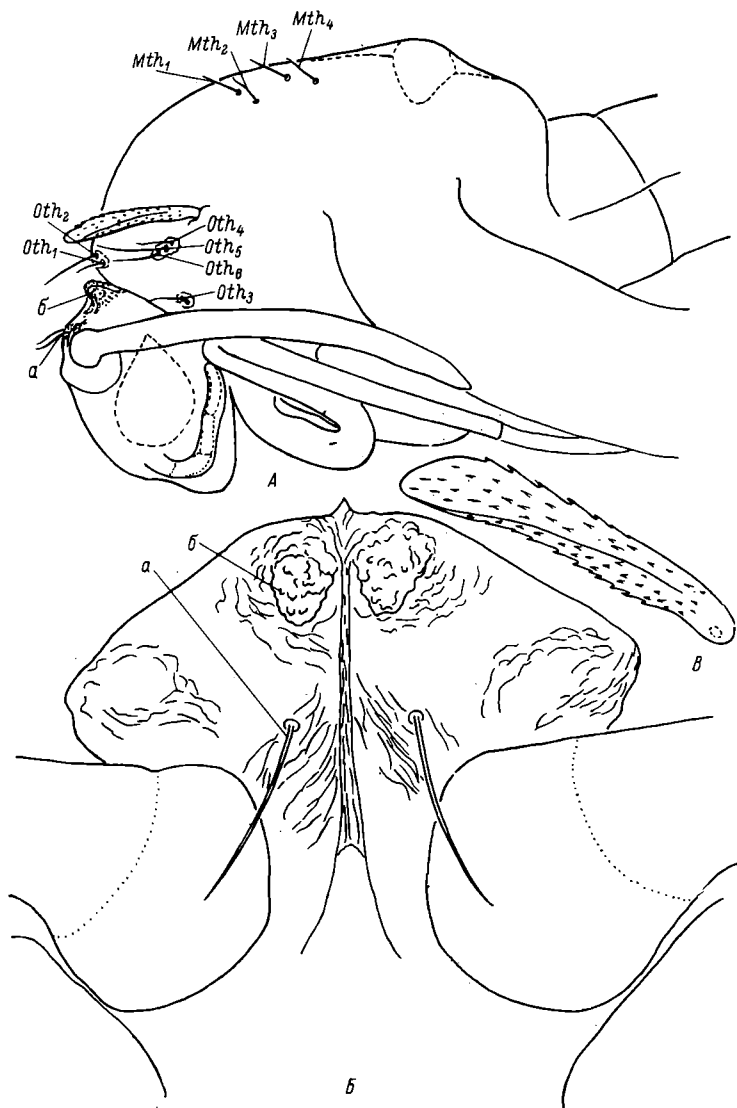


Рис. 11. Куколка *Psectrocladius fabricus* sp.n.

А - головогрудь сбоку, Б - лобное поле, В - орган дыхания;
а - лобные щетинки, б - бугорки лобного поля. Остальные обозначения в тексте.

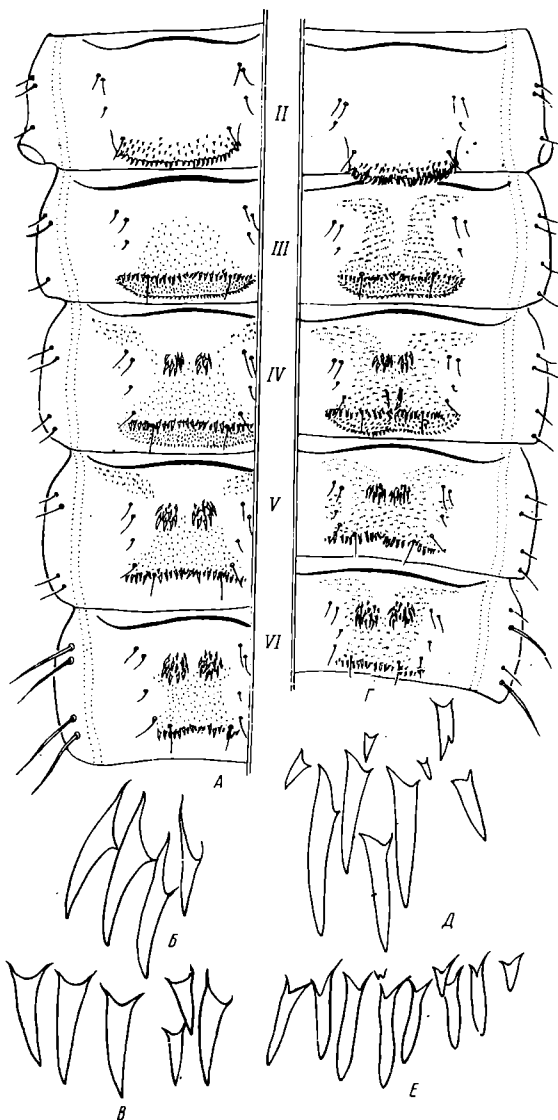


Рис. 12. Куколка.

А-В - *Psectrocladius fabricus* sp.n., Г-Е - *Ps. delatoris* sp.n., А, Г - II-VI тергиты, Б, Д - шипы в парных группах - „щетках“ IV-VI тергитов, В, Е - шипы в полосе близ заднего края III-VI тергитов.

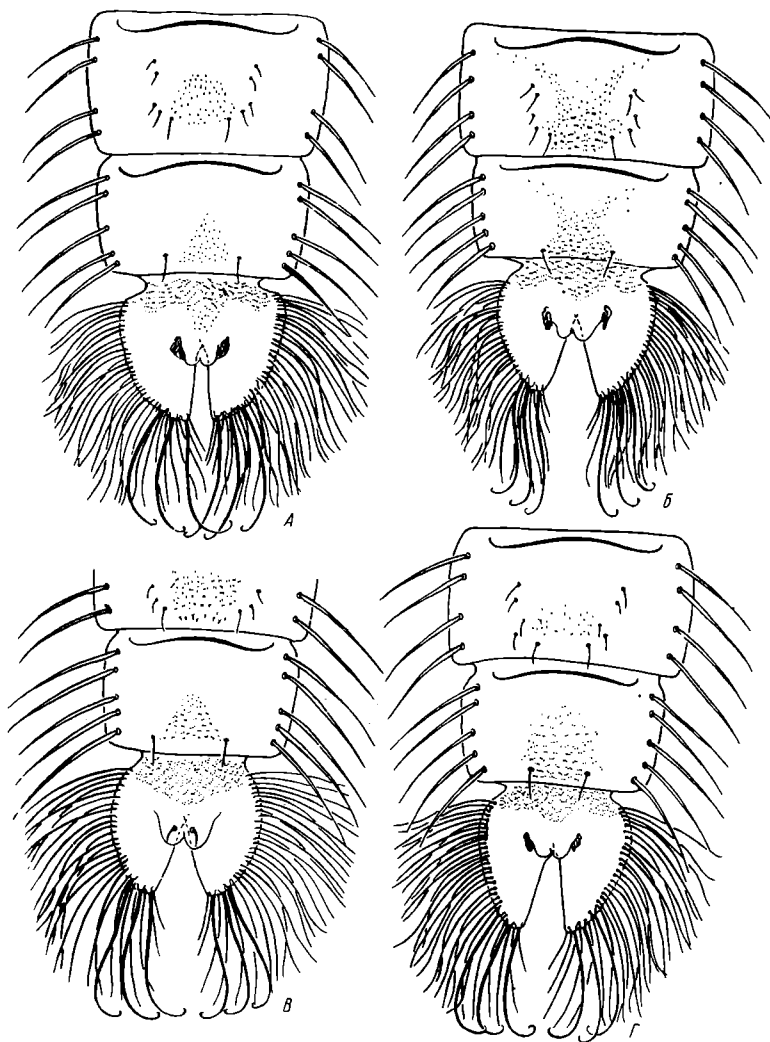


Рис. 13. VII-VIII тергиты и анальный плавник куколки.

А - *Psectrocladius fabricus* sp.n., Б - *Ps. delatoris* sp.n., В - *Ps. versatilis*, Г - *Ps. sordidellus*.

(рис. 11, А, В). На передней части головогруды 6 Oth с каждой стороны (рис. 11, А), из них 3 расположены близ органа дыхания, 2 впереди от него у линочного шва и 1 значительно ниже, видна сбоку. Все щетинки разного размера и сидят иногда на ограниченных полях. Вдоль линочного шва 4 Mth расположены в 1 ряд (рис. 11, А), из них Mth 1-я, 3-я и 4-я коричневые, мощные, Mth 2-я тонкая, светлая, волосовидная.

Передние края II-VIII тергитов и стернитов с коричневым кантом (рис. 12, А; 13, А). На IY-VI тергитах в середине имеются парные группы крупных разноразмерных шипов - „щеток“ (рис. 12, А, Б), сидящих на небольших округло-овальных выпуклостях. Количество шипов в каждой „щетке“ сильно варьирует (на IY тергите 1-9, на Y - 3-14, на VI - 5-16).

На II тергите близ заднего края крупная высокая выпуклость, покрытая шипами 2 видов разного размера: короткими коричневатými треугольной формы и сзади от них более длинными светлыми крючковидными, их вершины заострены или зазубрены и направлены вверх (рис. 12, А). На III-VI тергитах близ заднего края полоса крупных шипов с направленными назад вершинами (рис. 12, А, В); кроме того, на III-IY тергитах вдоль заднего края имеется невысокая валикообразная выпуклость, покрытая сзади светлыми короткими и узкими шипиками, расположенными в 4-5 рядов, их вершины направлены вперед (рис. 12, А). На III-VIII тергитах имеются различной конфигурации поля очень мелких редко сидящих шипиков (рис. 12, А; 13, А). На I-III тергитах с каждой стороны по 4 щетинки, на IY-VII - 5, на VIII - 1 близ заднего края тергита (рис. 12, А; 13, А).

Боковые края II-Y тергитов с короткими волосовидными щетинками (рис. 12, А), из них на II и III по 3 щетинки с каждой стороны, на IY и Y по 4, на VI-VIII сегментах 4, 4, 5 LS (рис. 13, А).

Ложные кукольные ножки имеются на IY-VI стернитах, они состоят из светлых игловидных длинных шипов, расположенных в 1 ряд (рис. 14, А, Б), их вершины направлены назад; в межсегментальных складках 5-8 рядов очень коротких светлых шипиков, направлены вершинами вперед. Очень мелкие шипики имеются на II-VIII стернитах, на II-IY они редко разбросаны близ боковых краев вдоль всего сегмента, на Y-VIII занимают небольшие участки близ переднего и заднего краев, обычно близ переднего расположены короткими рядами по 2-10 в каждом (рис. 14, А). На поверхности II-VII брюшных стернитов с каждой стороны по 4 щетинки, обычно по 1 близ переднего края и по 3 близ заднего (рис. 14, А). Близ задних углов II сегмента имеются небольшие боковые выросты (рис. 12, А).

Лопasti анального плавника едва вытянуты, обычно широко представлены (рис. 13, А). Каждая лопасть анального плавника с 25-40 краевыми длинными светлыми и 3 вершинными желтыми щетинками. Гоноподiales чехлы значительно выступают за вершины лопастей анального плавника.

С а м е ц. Длина тела 2.5-4 мм, длина крыла 1.7-2.5 мм. Основная окраска головы и груди желтая. Скапус антенн темно-

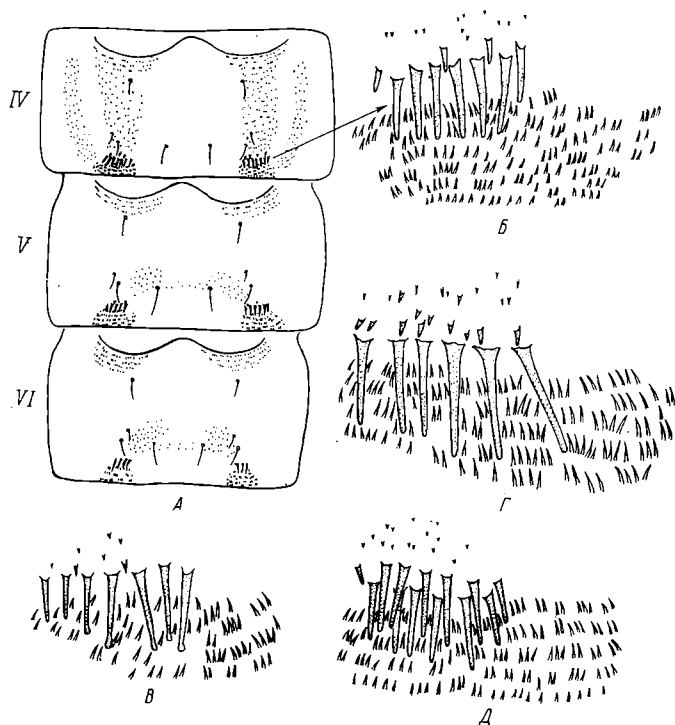


Рис. 14. Детали строения куколки.

А, Б - *Psectrocladius fabricius* sp.n., В - *Ps. delatoris* sp.n., Г - *Ps. sordidellus*, Д - *Ps. versatilis*. А - 1Y-V1 стерниты, Б-Д - ложные хуколочные ножки близ заднего края 1Y-V1 стернитов.

коричневый, почти черный, жгут черноватый. Окраска мезонотальных полос и среднегруди варьирует от желто-коричневатого до темно-коричневого, почти черного цвета. Щиток желтый. Заднеспинка темно-коричневая или черная. Крыло светлое, жилки C , R_1 и R_{4+5} едва темнее остальных, рукоятка радиальной жилки и промежуточный склерит коричневатые. Жужжальца светлые, близ основания едва затемнены. P_I коричневые, дапки темно-коричневые, почти черные, P_{II} желтые или желто-коричневатые, P_{III} желто-коричневатые или коричневые, Ta_{4-5} , P_{II} и P_{III} черноватые. Голени всех ног с внутренней стороны светло-желтые. Тергиты брюшка черноватые, стерниты бледно-зеленоватые с темноватыми пятнами различной конфигурации, обычно хорошо заметными у темно окрашенных особей.

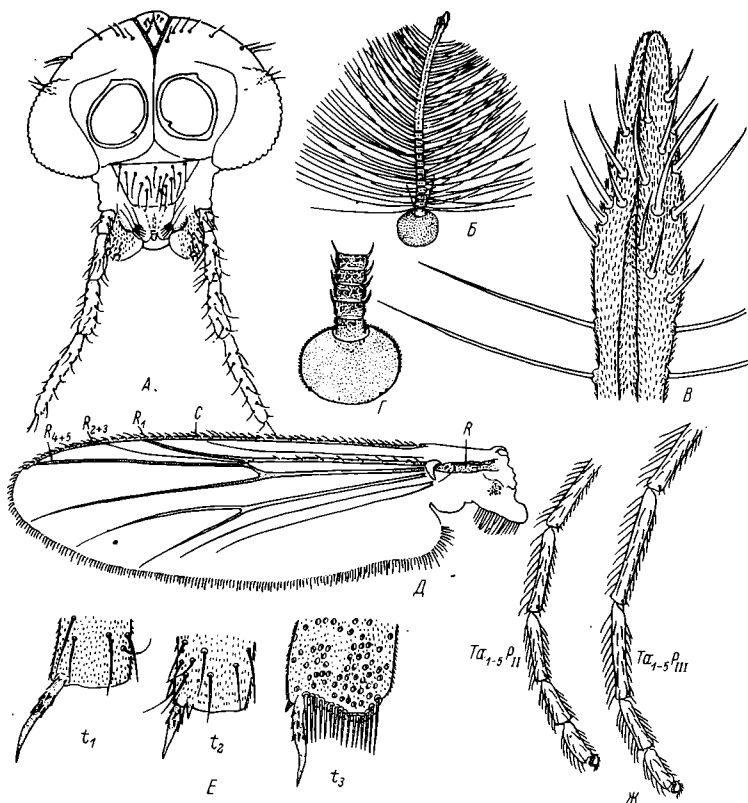


Рис. 15. Самец *Psectrocladius fabricius* sp.n..

А - голова сверху, Б - антенна, В - вершина последнего членика антенны при увеличении в 400 раз, Г - 1-6-й членики антенны, Д - крыло, Е - шпоры передней, средней и задней голени, Ж - лапка средней (слева) и задней (справа) ноги с шипами. Остальные обозначения в тексте.

Голова (рис. 15, А). Теменных щетинок 8-15 с каждой стороны. Клипеальных щетинок 10-18, расположенных по всему клипеусу. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 55, 133, 147, 190. Вершина последнего членика антенны (рис. 15, Б, В) с многочисленными светлыми хетоидами. Такие же хетойды имеются на 3-6-м члениках (рис. 15, Г). $AR = 1.2-1.7$.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 8-10 латеральными щетинками. $dl = 12-18$, $pral = 4-9$, $sc = 6-12$.

Ноги (рис. 15, Е, Ж). $BRP_I = 1.6-2$, $LR = 0.68-0.75$. t_1 с одной длинной шпорой (55-78 мкм), t_2 и t_3 с 2 разноразмерны-

ми шпорами, из них наружная едва развита (10-12 мкм), внутренняя почти такой же длины, что и на t_1 (50-65 мкм). Крупная шпора t_3 слабо S-образно изогнута, гребешок состоит из 16-17 зубцов. Ta_1P_I без шипов, Ta_1-3P_{II} близ вершины с 2 темными шипами (25-30 мкм), Ta_1-2P_{III} с такими же шипами, Ta_3P_{III} редко с 1-2 шипами.

Длина члеников ног ($n=40$), мкм

	f	t	Ta_1	
P_I	764(612-960)	876(708-1140)	626(480-756)	
P_{II}	774(614-972)	836(648-1032)	380(276-430)	
P_{III}	849(672-1140)	978(732-1236)	530(396-660)	
	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
P_I	368(276-468)	272(228-348)	175(132-216)	119(108-140)
P_{II}	234(176-288)	174(136-228)	118(90-159)	105(86-132)
P_{III}	296(208-384)	240(180-312)	142(108-180)	116(96-142)

Крыло (рис. 15, Д). Поверхность с густой мелкоточечной скульптурой. Крыловая чешуйка с 16-40 щетинками. Костальная жилка значительно заходит за R_{4+5} . R_{2+3} впадает в край крыла в передней половине между вершиной R_1 и R_{4+5} . Базальная половина R_1 иногда по всей длине покрыта темными щетинками. Рукоятка R с 1 щетинкой.

Гениталии (рис. 16, А) с узким длинным (45-65 мкм) голым X тергитом¹, близ его основания и по заднему краю 1X тергита с каждой стороны 8-12 (30-36 мкм) щетинок. 1X тергит широкий, резко сужается к заднему краю. Внутренние лопасти гоноксоита неширокие, глубоко вдаются в его основание, образуя длинную узкую вырезку, внутренний край лопастей с многочисленными щетинками. Гоностиль равномерно покрыт очень мелкими густо сидящими и более крупными редко разбросанными щетинками. На вершине гоностиль крупный темно-коричневый штифт, по обе стороны от него по 1 шипу разного размера и формы. Вентральный внутренний край гоностиль с 5-6 прямыми игловидными щетинками.

З а м е ч а н и е. Вид близок к *Psectrocladius oligosetus* Wülk. [6, 42] и ранее принимался нами за этот вид [2].

¹ Длина X тергита измерялась от вершины до расширенной части, покрытой макротрихиями.

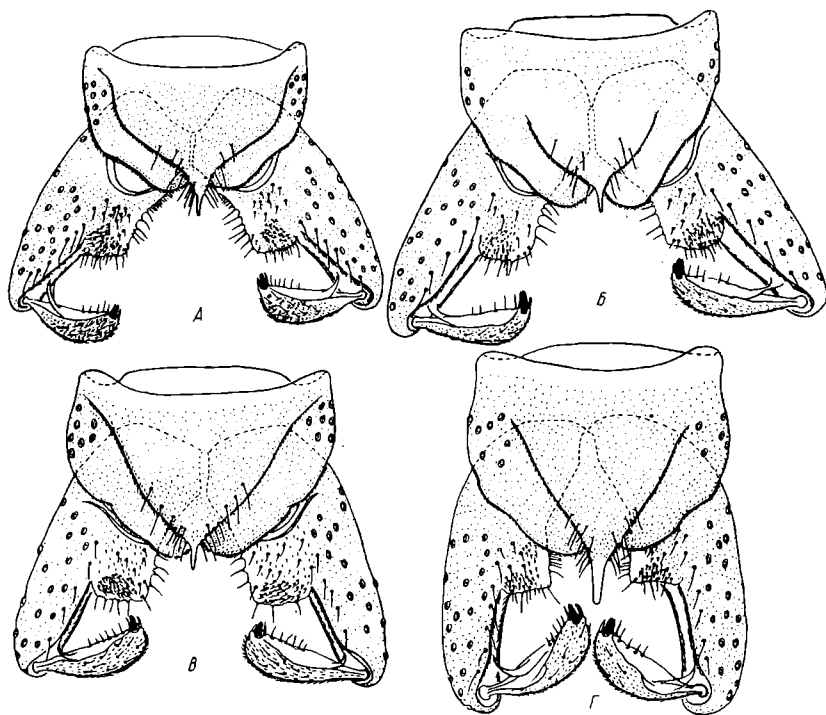


Рис. 16. Гениталии самца.

A - *Psectrocladius fabricus* sp.n., Б - *Ps. delatoris* sp.n., В - *Ps. sordidellus*, Г - *Ps. versatilis*.

Однако по самцу, куколке и особенно по личинке 1У возраста хорошо отличается от него.

Самец *Ps. oligosetus*: $AR=1.2-1.5$; теменных щетинок 4-6; крыловая чешуйка с 20-36 щетинками, 1X тергит, судя по рисунку, близ заднего края с малым числом длинных щетинок (3?) (рис. 8, стр. 22 [42]). У *Ps. fabricus* sp.n.: $AR=1.2-1.7$; теменных щетинок 8-15 с каждой стороны; крыловая чешуйка с 16-40 щетинками, 1X тергит близ заднего края с 8-12 длинными щетинками, расположение их иное.

Куколка *Ps. oligosetus* длиной около 3.5 мм; близ заднего края VII тергита полоса из нескольких шипов; на каждой лопасти анального плавника 16-36 краевых щетинок. У *Ps. fabricus* sp.n. длина куколки 3.3-5.3 мм; близ заднего края VII тергита полосы шипов нет; на каждой лопасти анального плавника 25-40 краевых щетинок.

Личинка *Ps. oligosetus*: SI лабрума с 3-4 заостренными лопастями; $AR=1$; анальные папиллы значительно длиннее подталки-

вателей, в кисточке 3 длинные щетинки. У *Ps. fabricus* sp.n. SI лабрума с 5-7 лопастями. AR=2.2-2.5. Анальные папиллы равны длине подталкивателей. В кисточке 5 длинных и 2 более коротких щетинки.

По другим признакам, имеющим важное диагностическое значение, мы не имеем возможности сравнить *Ps. fabricus* sp.n. с *Ps. oligosetus*, поскольку приведенный Вьюлькером [42] диагноз краток и снабжен лишь фрагментарными рисунками.

Распространение. Стоячие и слабопроточные водоемы Ярославской, Вологодской и Пермской областей.

В Рыбинском водохранилище личинки обитают среди зарослей высшей водной растительности, на илах, слабозаиленных мелких и крупных песках, в скоплениях нитчатых водорослей. Вид имеет 2 генерации в год. Вылет первой генерации происходит с конца мая до последней декады июня, второй – в конце июля-августе. В лаборатории при температуре 20-23° жизненный цикл длится 25-45 суток.

Psectrocladius (*Ps.*) *delatoris* sp.n.

К л а д к а. Зеленоватая. По форме и строению сходна с *Ps. fabricus* sp.n. Ширина кладки 0.5-0.6 мм, длина 7 мм. Яйца в тяже расположены в 2-3 ряда, плотно и беспорядочно налегая друг на друга, их длинная ось ориентирована под небольшим углом или почти параллельно стенкам тяжа. Яйца ярко-зеленые. Длина яйца 250-260 мкм, ширина 84 мкм. В кладке около 180 яиц.

Л и ч и н к а 1У в о з р а с т а. Зеленоватая. Длина тела 4-7 мм. Ширина головной капсулы 360-385 мкм. Очень сходна с *Ps. fabricus* sp.n. Отличие: наибольшая ширина фронтального склерита 132-168 мкм, его задний край сильно заострен (рис. 3, Б); длина щетинок 120-180 мкм; длина коронарного шва 65-96 мкм; поверхность клипеуса с более крупной зернистой скульптурой и занимает большую часть близ заднего и боковых краев (рис. 2, А₂). Антенны составляют почти 1/3 длины головы. AR=2.3-2.5 (рис. 4, А₂).

Длина члеников антенны (n=20), мкм

Возраст	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	Индекс антенны (AR) 1:(2+5)
I	6	9	4	3	3	0.3
II	21	10	6	3	3	0.9
III	45-46	13-15	9	6	5	1.3
1У	90-105	16-18	10	7	6	2.4

SI расщеплены на 7-9 длинных разноразмерных лопастей (рис. 4, B₂). Вершинный зубец премандибулы более широкий (рис. 4, Г₂). Длина мандибулы 185-213 мкм, щетинка под зубцами мандибулы почти достигает 3-го зубца (рис. 5, A₂). Наружная боковая поверхность максиллы с более крупной зернистой скульптурой, склерит заднего наружного угла максиллы несколько иной формы (рис. 6, В, Г). Срединные зубцы лабиума (рис. 7, Б) с мелкой зарубкой по переднему краю, четко выраженной у только что перелинявших личинок и обычно стертой у них перед окукливанием. Ширина одного срединного зубца в 2-2.2 раза больше ширины 1-го бокового, бородки пластинок из 6-9 коротких (35-50 мкм) волосков. Расстояние „Z” 270-330 мкм. Анальные папиллы удлинено-яйцевидные, едва превышают половину длины подталкивателей (рис. 8, Д, Е). Подставки кисточек с широким основанием (рис. 8, З), длиной 55-60 мкм.

Личинка III возраста. Длина тела 2.8-4 мм. Ширина головной капсулы 216-240 мкм. Сходна с личинкой IY возраста. Отличие: AR=1.3; длина мандибулы 126-130 мкм, внутренняя щетинка состоит из 5 разноразмерных ветвей; SI расщеплены на 6-8 лопастей. Бородки пластинок лабиума из 3-5 (30-36 мкм) волосков. В кисточке 5 разноразмерных щетинок, из которых 3 желтые длинные одноразмерные и 2 светлые более тонкие и короткие.

Личинка II возраста. Длина тела 1.1-2.7 мкм. Ширина головной капсулы 130-136 мкм. Сходна с личинкой III возраста. Отличие: AR=0.9; длина мандибулы 77-80 мкм, внутренняя щетинка состоит из 3 разноразмерных ветвей. Парные передние максиллярные щетинки не развиты, наружная боковая поверхность и базальный склерит без зернистой скульптуры. SI расщеплены на 4-7 лопастей, по обе стороны от SI-SIII 2 узких длинных и 3 коротких хетоида. В бородках пластинок лабиума 1' волосок (18-20 мкм). Расстояние „Z” 108-119 мкм.

Личинка I возраста. Длина тела 0.5-1.1 мкм. Ширина головной капсулы 84-86 мкм. Сходна с личинкой I возраста Ps. fabricus sp.n.

Куколка. Сходна с Ps. fabricus sp.n. Отличие: длина 3.8-4.2 мкм; орган дыхания длиной 318-408 мкм; окраска экзuvia коричневатая или черноватая; шипы, покрывающие брюшные тергиты, коричневые или черновато-коричневые. Лобные щетинки длинные, 145-204 мкм. Выпуклость близ заднего края II тергита (рис. 12, Г) по ее заднему краю покрыта светлыми, длинными, крючковидными шипами, впереди от них обычно единично разбросаны или расположены в один ряд коричневые короткие, треугольные, прямые шипы, либо их нет. Крупные шипы в полосе близ заднего края III-VI тергитов (рис. 12, Г, Е) прямые, сосковидной формы, в парных „щетках” на IY-VI тергитах (рис. 12, Г, Д) шипы узкие, длинные, почти прямые, иногда раздвоенные на вершине; самые мелкие шипики, покрывающие II-VIII тергиты и стерниты, расположены короткими рядами (по 2-6 в каждом), и поля этих ши-

пиков иной конфигурации (рис. 12, Г; 13, Б). Боковые края III-V тергитов с 4 волосовидными щетинками, 1-я и 3-я краевые щетинки V1 тергита всегда короткие, волосовидные, 2-я и 4-я полые, длинные (рис. 12, Г). Длинные шилы ложных кукольных ножек на вершине округлой формы (рис. 14, В). На каждой лопасти анального плавника 25-36 краевых щетинок (рис. 13, Б).

Самец. Длина тела 3-3.5 мм, длина крыла 2-2.2 мм. Голова и грудь желтые. Скапус антенн от желто-коричневого до черно-коричневого, жгут и шулики максилл черноватые. Окраска мезонотальных полос и среднегруди варьирует от желто-коричневой до темно-коричневой. Щиток желтый, обычно у основания едва затемнен. Заднеспинка черная. Передние ноги коричневые или темно-коричневые, средние и задние светлее; последние членики лапок всех ног черно-коричневые. Тергиты брюшка черноватые, стерниты бледно-зеленоватые с черноватыми пятнами разной конфигурации.

Голова. Теменных щетинок 8-13 с каждой стороны, клипеальных - 6-12, расположены полукругом ближе к основанию клипеуса. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 52, 119, 134, 173. $AR=1.5-1.65$.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 6-8 латеральными щетинками; dl - 6-9, $pral$ - 4-6, sc - 2-4.

Ноги. $BRP_F=1.8-2.5$, $LR=0.73-0.79$. t_2 и t_3 с двумя шпорами, из них наружная шпора едва развита или отсутствует, в гребешке t_3 14-16 зубцов. $Ta_{1-2}P_{II}$ и P_{III} близ вершины с 2 темными шипами.

Длина члеников ног ($n=20$), мкм

	f	t	Ta_1	
P_I	701(636-816)	800(720-888)	619(552-732)	
P_{II}	696(624-804)	756(660-876)	335(312-420)	
P_{III}	758(684-876)	884(780-1020)	526(468-624)	
	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
P_I	417(336-492)	324(288-384)	196(168-240)	109(96-120)
P_{II}	217(192-252)	169(144-204)	113(96-122)	86(84-108)
P_{III}	296(276-384)	247(216-300)	133(120-168)	106(96-120)

Крыло. На крыловой чешуйке 16-27 щетинок. Костальная жилка далеко заходит за R_{4+5} . R_{2+3} впадает в край крыла в первую треть расстояния между R и R_{4+5} . Базальная половина R_1 покрыта темными щетинками. Рукоятка R с 1 щетинкой.

Гениталии (рис. 16, Б) с довольно коротким (21–33 мкм) узким голым X тергитом, близ его основания и по заднему краю 1X тергита с каждой стороны 6–9 щетинок (25–39 мкм). 1X тергит более короткий, иной формы, чем у *Ps. fabricus* (рис. 16, А). Внутренние лопасти гонококситов широкие.

Самец близок к *Ps. fabricus*, но достаточно хорошо опознается по строению гениталий (форме 1X тергита), небольшому числу клипеальных, d1 и sc щетинок, а также отсутствию шипов на TазP_{II} и P_{III}.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Стоячие и слабопроточные водоемы Ярославской и Ивановской обл. Личинки обитают в скоплениях нитчатых водорослей, на илах и зарослях высшей водной растительности. Вид имеет 2 генерации в год. Сроки вылета такие же, как у *Ps. fabricus*. В лаборатории при температуре 20–23° жизненный цикл длится около 32 суток.

Psectrocladius (Ps.) versatilis Linev

Л и ч и н к а 1У в о з р а с т а. Длина тела 6–7 мм. Ширина головной капсулы 390–420 мкм. Тело зеленовато-серое. Головная капсула желтая, близ затылочного склерита коричневая. Фронтальный склерит в его задней половине едва затемнен. Затылочный склерит темно-коричневый, почти черный.

Сходна с предыдущими видами гр. *psilopterus*. Отличия: боковые участки клипеуса, а также его передний и задний края с крупнозернистой скульптурой (рис. 2, А₄), срединная поверхность в виде четко ограниченного треугольника, гладкая. Наибольшая ширина фронтального склерита 168–204 мкм, длина его щетинок 96–145 мкм. Длина коронарного шва 60–66 мкм (рис. 3, Г). Размеры члеников антенны, мкм: 90, 18, 9, 6, 6 (рис. 4, А₄). S_I лабрума (рис. 4, В₄) глубоко расщеплены по переднему краю на 5–6 разноразмерных лопастей. Премандибула с довольно узким вершинным зубцом (рис. 4, Г₄). Длина мандибулы 190–205 мкм (рис. 5, А₄). Склерит заднего наружного угла максиллы (рис. 17, В) узкий, характер расположения гребешков, состоящих из игловидных шипов, иной (рис. 17, Г). Лабрум с одним высоким, широким, светло-коричневым срединным зубцом (рис. 7, Г), имеющим на вершине мелкую седловидную выемку; ширина срединного зубца равна общей ширине оснований первых 4 боковых зубцов; граница между срединным и первыми боковыми зубцами едва различима; вершины 2–5-го боковых зубцов расположены по одной кривой линии. Бородаки пластинок лабрума из 6–8 (33–50 мкм) волосков. Расстояние „Z” 295–310 мкм.

Анальные папиллы такие же, как у *Ps. delatoris* sp.n. (рис. 8, Д, Е). Длина подставок кисточек 58–60 мкм (рис. 8, К).



Рис. 17. Личинка 1У возраста.

А, Б - *Psectrocladius sordidellus*, В, Г - *Ps. versatilis*.
А, В - максилла снизу, Б, Г - максилла сверху.

Куколка. Экзувий с желтовато-коричневатой головогрудью и светлым брюшком. Длина 4.5-5 мм. Орган дыхания длиной 400-420 мкм. Сходна с *Ps. fabricus* sp.n. Отличия: длина лобных щетинок 168-180 мкм. Парные группы крупных шипов - „щетки“ имеются на III-У1 тергитах (рис. 18, А), количество шипов в груп-

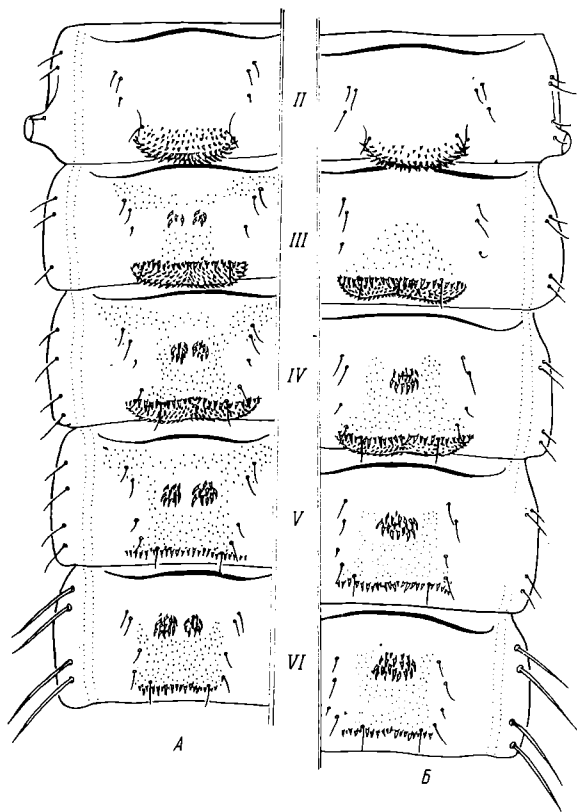


Рис. 18. Куколка.

А - *Psectrocladius versatilis*, Б - *Ps. sordidellus*,
II-VI - тергиты.

пе варьирует (на III тергите 4-7, на IV - 5-8, на V - 6-10, на VI - 10-12); боковые выросты задних углов II тергита крупные (рис. 18, А). Ложные куколочные ножки имеются на III-VI стернитах, их длинные шипы расположены в 2 ряда (рис. 14, Д). На каждой лопасти анального плавника (рис. 13, В) 30-38 краевых щетинок; на гоноподальных чехлах близ внутреннего выреза основания лопастей плавника 2 короткие щетинки (рис. 13, В).

С а м е ц. Длина тела 4-4.5 мм, длина крыла 2.4-2.5 мм. Голова, грудь и шиток желтые. Мезонотальные полосы желто-оранжевые или желто-коричневые. Среднегрудь желтая с коричневыми полосами. Скапус, заднеспинка и пятно на плеврах черно-коричневые. Щупики максилл и стержень антенны черноватые. Голени и бедра передних ног коричневатые, средних и задних - желтые, лапки всех ног черноватые.

Голова. Теменных щетинок 9-11 с каждой стороны, клипеальных 15-19. Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 54, 138, 160, 240. AR=1.6-1.7.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 7-8 латеральными щетинками. dl - 8-12, $pral$ - 5-6, sc - 5-6.

Ноги. $BRP_I = 1.6-1.7$, $LR = 0.77-0.78$. t_2 и t_3 с 2 шпорами, из них наружные едва развиты; в гребешке t_3 16-20 игловидных зубцов. $Ta_{1-2}P_{II}$ и P_{III} близ вершины с 2 темными шипами.

Длина члеников ног ($n=5$), мкм

	f	t	Ta_1	
P_I	842(828-852)	1025(1020-1032)	796(792-808)	
P_{II}	900(876-922)	950(955-960)	437(432-444)	
P_{III}	1028(1020-1044)	1192(1188-1200)	701(696-708)	
	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
P_I	521(516-528)	361(342-372)	232(216-240)	125(120-128)
P_{II}	306(300-312)	208(204-212)	130(128-132)	112(110-115)
P_{III}	426(420-432)	300(295-305)	153(150-158)	120(119-122)

Крыло. Поверхность крыла с густой мелкоточечной скульптурой, заметной при увеличении в 400 раз. Крыловая чешуйка с 25-34 щетинками. С значительно заходит за R_{4+5} . R_{2+3} впадает в край крыла посредине расстояния между R_1 и R_{4+5} . Базальная половина R_1 покрыта темными щетинками. Рукоятка R с 1 щетинкой.

Гениталии (рис. 16, Г) с длинным (54-60 мкм) мощным го-лым X тергитом. Близ его основания и по заднему краю 1X тергита 7-8 (27-33 мкм) щетинок с каждой стороны. 1X тергит удлиненно-треугольной формы.

З а м е ч а н и е. Вид по самцу и куколке близок к *Ps. ostomaculatus* Wülk. [6, 42], отличается рядом признаков (см. таблицу).

Личинка *Ps. versatilis* хорошо отличается от других видов гр. *psilopterus* Kieff. [1-3, 5-7, 36-40, 42] по строению лабиума и расположению зернистой скульптуры на клипеусе.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Западное Забайкалье. Личинки обитают в слабoproточных карьерах с холодной водой, на камнях в слизистых домиках. Моноцикличен. Вылет в июне.

Биология вида и некоторые морфологические рисунки без диагноза приведены А.А. Линевич [4].

Отличительные признаки видов подрода *Psectrocladius*
s. str. Wülk.

Признак	<i>Ps. versatilis</i>	<i>Ps. octomaculatus</i>
С а м е ц		
Число щетинок на клипеусе	15-19	6-10
Максиллярные щупики	2-й членик значительно короче 3-го	2-й членик почти такой же длины, как 3-й
SC щетинок	5-6	6-8
1X тергит	Треугольной формы	Нерегулярной формы (рис. 4, стр. 16 - Wülker [42])
К у к о л к а		
Окраска брюшка экзuvia	Светлая	Коричневая
Шипы на выпуклости II тергита	Обычные	Длинные
Ложные кукольные ножки	На III-VI стернитах, длинные шипы расположены в 2 ряда	На IY-VI стернитах, длинные шипы расположены в 1 ряд
Число краевых щетинок на лопасти анального плавника	30-38	18-34

Psectrocladius (*Ps.*) *sordidellus* (Zett.)

Syn. см. Wülker [42], Панкратова [6].

К л а д к а. Зеленоватая, нитевидная. По форме, строению и расположению яиц в тяже сходна с таковой *Ps. fabricus* sp.n. Длина 6-18 мм, ширина 0,6-0,7 мм. Длина яйца 240-280 мкм, ширина - 86-90 мкм. В кладке 105-250 яиц.

Л и ч и н к а 1Y в о з р а с т а. Зеленоватая. Длина тела 4-8 мм. Ширина головной капсулы 360-420 мкм. Сходна с другими видами гр. *psilopterus* Kieff. Отличия: наибольшая ширина фронтального склерита 95-168 мкм, длина его щетинок 75-118 мкм; длина коронарного шва 70-80 мкм (рис. 3, B); вершинный зубец премандибулы такой же, как у *Ps. delatoris* sp.n. (рис. 4, ГЗ). AR=2.3-2.8 (рис. 4, АЗ).

Возраст	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	Индекс антенны (AR) 1:(2+5)
I	6	8	6	3	3	0.3
II	21	9	6	4	3	0.9
III	42	12	7	5	4	1.5
1У	81-105	15-18	9	6	4	2.5

SI расщеплены на 6-9 лопастей (рис. 4, B₃); длина мандибулы 180-195 мкм (рис. 5, A₃). Боковая поверхность наружного угла максиллы с очень мелкой редкой зернистой скульптурой, склерит заднего наружного угла максиллы широкий (рис. 17, A, B), его дистальная половина с густо расположенной мелкозернистой скульптурой. Срединные зубцы лабиума с округлой вершиной (рис. 7, B), ширина одного срединного зубца в 1.5-1.8 раза шире 1-го бокового, бородки пластинок из 4-8 (35-55 мкм) волосков. Расстояние "Z" 240-290 мкм. Анальные папиллы около 1/2 длины подтапки-вателей. Длина подставок кисточек 48-60 мкм (рис. 8, И).

Л и ч и н к а III в о з р а с т а. Длина тела 2.5-4 мм. Ширина головной капсулы 204-260 мкм. Сходна с личинкой 1У возраста. Отличие: SI лабрума расщеплены на 4-8 лопастей, по обе стороны от SI-SIII 4 длинных узких и 2 коротких широких хетоида; длина мандибулы 110-120 мкм, внутренняя щетинка состоит из 5 разноразмерных ветвей; в бородках пластинок лабиума 2-4 (25-30 мкм) волоска; расстояние "Z" 150-168 мкм; в кисточке 3 длинные и 2 короткие щетинки.

Л и ч и н к а II в о з р а с т а. Беловато-зеленоватая. Длина тела 1.2-2.5 мм. Ширина головной капсулы 132-144 мкм. Сходна с личинкой III возраста. Отличие: SI лабрума расщеплены на 4-6 лопастей, по обе стороны от SI-SIII 2-3 узких длинных и 1 широкий короткий хетоид. Длина мандибулы 69-75 мкм, внутренняя щетинка состоит из 3 разноразмерных ветвей. Передние парные максиллярные щетинки не развиты. В бородках пластинок лабиума 1-2 (10-15 мкм) волоска. Расстояние "Z" 100-114 мкм. Подставки кисточек сзади близ основания с 1-2 темными шипами.

Л и ч и н к а I в о з р а с т а. Бесцветная. Длина тела 0.5-1.2 мм. Ширина головной капсулы 89-96 мкм. По другим признакам сходна с личинкой I возраста *Ps. fabricus* sp.n.

К у к о л к а. Длина 3.3-5.5 мм. Экзувий с коричневатой головогрудью и бесцветным брюшком. Вдоль боковых краев тергитов и стернитов с желтой или коричневатой полосой. Орган дыхания длиной 330-420 мкм, почти весь покрыт шипиками.

Отличается от других видов следующими признаками: в середине 1У-VI тергитов по одной группе крупных разноразмерных ши-

пов - „шеток“ (рис. 18, Б), количество шипов в каждой группе варьирует (на 1У тергите 4-15, на У - 7-24, на У1 - 11-25). Поля мелких шипиков на III-УIII тергитах и анальном плавнике иной конфигурации (рис. 18, Б; 13, Г). Боковые края II-У тергитов с каждой стороны с 4 короткими волосовидными щетинками (рис. 18, Б). На У1-УIII сегментах 4, 4, 5 LS (рис. 13, Г). Ложные кукольные ножки на 1У-У1 стернитах состоят из 1 ряда длинных шипов, а впереди от них беспорядочно разбросаны короткие (рис. 14, Г). На каждой лопасти анального плавника 25-42 краевых щетинок (рис. 13, Г).

С а м е ц. Длина тела 2.4-4 мм, длина крыла 1.8-2.5 мм. Голова желтая или коричневая. Скапус черный, стержень антенны и максиллярные щупики черноватые. Переднеспинка желтая. Окраска мезонотальных полос и среднегруди варьирует от желто-коричневой до черно-коричневой. Щиток желтый или коричневатый. Заднеспинка и пятна на плечах темно-коричневые или черные. Окраска ног варьирует: передних от светло-коричневой до черно-коричневой, средних и задних от желтой до желто-коричневой, последние членики лапок всех ног обычно темнее других. Тергиты брюшка черные, стерниты бледно-зеленоватые, с темными полосами вдоль боковых краев и пятнами различной конфигурации посередине.

Голова. Теменных щетинок 12-15 (42-105 мкм) с каждой стороны. Клипеальных щетинок 10-20 (90-120 мкм). Длина члеников максиллярного щупика, мкм: 50(45-60), 124(102-140), 129(104-150), 165(126-192). AR = 1.39-1.78.

Грудь. Переднеспинка близ коксы с 5-8 латеральными щетинками. dl - 8-12, pral - 3-5, sc - 4-6.

Ноги. BRP_I = 2, LR = 0.72-0.78. t₂ и t₃ с 2 шпорами, из них наружная едва развита. Гребешок t₃ состоит из 15-17 игловидных зубцов. Та₁₋₂P_{II} и P_{III} с 2 темными шипами, у некоторых особей на Та₃P_{II} 1-2 шипа (из 25 бб 12 с 1 шипом, 8 с 2 шипами и 5 без шипов). Та₃P_{III} без шипов, иногда с 1 шипом (из 25 бб 3 с шипом).

Длина члеников ног (n = 25), мкм

	f	t	Ta ₁	
P _I	715(600-910)	862(672-1056)	636(515-780)	
P _{II}	745(600-912)	842(636-972)	385(300-480)	
P _{III}	808(660-1020)	954(768-1176)	539(444-656)	
	Ta ₂	Ta ₃	Ta ₄	Ta ₅
P _I	414(348-516)	304(240-372)	188(156-228)	113(98-132)
P _{II}	233(192-276)	176(144-216)	116(108-132)	101(96-120)
P _{III}	329(264-420)	256(216-312)	141(120-168)	112(96-132)

Крыло. Поверхность крыла с густой мелкоточечной скульптурой. Крыловая чешуйка с 24-39 щетинками. С жилка значительно заходит за R_{4+5} . R_{2+3} впадает в край крыла в среднюю треть между вершиной R_1 и R_{4+5} . Базальная половина R_1 покрыта щетинками. Рукоятка R с 1 щетинкой.

Гениталии (рис. 16, В) с узким голым X тергитом длиной 30-48 мкм, близ его основания и по заднему краю 1X тергита с каждой стороны 6-10 (21-40 мкм) длинных щетинок. Внутренняя базальная лопасть гонококситов широкая, с тупым углом. Вентральный внутренний край гоностилей с 5-6 прямыми щетинками.

З а м е ч а н и е. Кладка и личинка I-III возраста описываются впервые. Наше описание самца, куколки и личинки 1У возраста в основном не противоречит первоописанию [43] и переописаниям других авторов [6, 14, 16-18, 39, 42], но значительно расширено и снабжено детальными рисунками. Основное внимание уделено признакам, позволяющим хорошо отличать этот вид от других.

Для самца Эдвардс [14] и Гётгебюр [18] указывают большее AR , так как они измеряли, вероятно, сухие экземпляры, а мы — хранившиеся в жидком фиксаторе. Кроме того, Гётгебюр отмечает наличие только одной шпоры на t_2 , по нашим наблюдениям, t_2 с 2 шпорами, из которых наружная едва развита.

Основные признаки куколки соответствуют признакам, приведенным Тинеманом [39] и Вюлькером [42], но противоречат таковым по В.Я. Панкратовой [6], указывающей, что куколка не отличима от *Ps. zetterstedti* Brund., у которой латеральные щетинки 1У-У1 тергитов „маленькие“, по-видимому, волосовидные. По нашим данным, на У1 тергите всегда 4 полые длинные щетинки.

По Тинеману [39], в кисточках у личинки 5 длинных щетинок, по нашим данным, — 7, из них 5 длинных и 2 более короткие.

Р а с п р о с т р а н е н и е. ФРГ, ГДР, Англия, Франция, Испания (по: Wülker [42]). В СССР известен для Ленинградской обл. и Кольского полуострова (имаго). Для Ярославской и Пермской областей указывается впервые. Личинки обитают на илах, среди зарослей высшей водной растительности и в скоплениях нитчатых водорослей.

Вид имеет 2-2.5 генерации в год. Вылет первой генерации из прудов и временных водоемов происходит в первой половине мая, в прибрежье Рыбинского водохранилища — с последней декады мая до второй половины июня. Вылет второй генерации наблюдается с середины июля по вторую половину августа. В лаборатории при температуре 20-23° жизненный цикл длится 25-32 суток.

Л и ч и н к и 1У в о з р а с т а

- 1 (4). Лабиум с одним широким срединным зубцом.
- 2 (3). Эпистомальный шов не развит. $AR = 2.5-3.1$. Вершинный зубец мандибулы в 1.25-1.6 раза длиннее общей ширины оснований остальных зубцов. В бородке пластинок лабиума около 20 волосков; срединный зубец лабиума едва выше первых боковых *Ps. (Ps.) simulans (Joh.)*.
- 3 (2). Эпистомальный шов ясно выражен. $AR = 2.3$. Вершинный зубец мандибулы равен общей ширине оснований остальных зубцов. В бородке пластинок лабиума 6-8 волосков, срединный зубец лабиума значительно выше первых боковых
..... *Ps. (Ps.) versatilis Linev.*
- 4 (1). Лабиум с 2 срединными зубцами.
- 5 (8). Щетинки фронтального склерита обычные (60-118 мкм).
- 6 (7). Длина коронарного шва 50-60 мкм. Срединный зубец лабиума в 2.1-2.5 раза шире первого бокового; в бородке пластинок 9-15 длинных (70-87 мкм) волосков.....
.....*Ps. (Ps.) fabricus sp. n.*
- 7 (6). Длина коронарного шва 70-80 мкм. Срединный зубец лабиума в 1.5-1.8 раза шире первого бокового, в бородке 4-8 коротких волосков*Ps. (Ps.) sordidellus (Lett.)*.
- 8 (5). Щетинки фронтального склерита длинные (120-180 мкм)
..... *Ps. (Ps.) delatoris sp. n.*

К у к о л к и

- 1 (4). Срединные группы шипов - „щетки” на 1У-У1 тергитах непарные.
- 2 (3). Лобное поле с 2 вентральными щетинками; II-У сегменты брюшка с 4 короткими латеральными волосовидными щетинками, на У1 сегменте 4 LS.
..... *Ps. (Ps.) sordidellus (Zett.)*.
- 3 (2). Лобное поле без вентральных щетинок, II-У1 сегменты брюшка с 3 короткими латеральными волосовидными щетинками *Ps. (Ps.) simulans (Joh.)*.
- 4 (1). Срединные группы шипов - „щетки” парные.
- 5 (6). Группы шипов - „щетки” имеются на II-У1 тергитах брюшка*Ps. (Ps.) versatilis Linev.*
- 6 (5). Группы шипов - „щетки” имеются на 1У-У1 тергитах.
- 7 (8). Брюшные сегменты экзюврия светлые; шипы в полосе близ заднего края III-У1 тергитов обычные; У1 сегмент с 4 полными длинными латеральными щетинками
..... *Ps. (Ps.) fabricus sp. n.*

- 8 (7). Брюшные сегменты экзuvia коричневато-черноватые; шипы в полосе близ заднего края III-VI тергитов прямые, более длинные сосковидной формы; VI сегмент с чередующимися 2 короткими волосовидными и 2 длинными полыми латеральными щетинками *Ps. (Ps.) delatoris* sp. n.

С а м ц ы

- 1 (6). Задний край IX тергита гениталий полуокруглой формы (рис. 16, Б, В).
- 2 (3). $AR=1.9-2.1$, t_2 и t_3 с одной длинной шпорой. Гоностиль треугольный, его нижний наружный угол почти прямой ([3], рис. 19, с. 126) *Ps. (Ps.) simulans* (Joh.)
- 3 (2). $AR=1.39-1.78$, t_2 и t_3 с 2 шпорами, из них наружная очень короткая. Гоностиль обычный, его нижний наружный угол плавно округлен.
- 4 (5). Ta_3P_{II} с 1-2 шипами *Ps. (Ps.) sordidellus* (Zett.).
- 5 (4). Ta_3P_{II} без шипов *Ps. (Ps.) delatoris* sp. n.
- 6 (1). Задний край IX тергита гениталий иной формы (рис. 16, А, Г).
- 7 (8). Ta_3P_{II} с 2 шипами. IX тергит широкий, резко сужается к заднему краю (рис. 16, А) *Ps. (Ps.) fabricus* sp. n.
- 8 (7). Ta_3P_{II} без шипов. IX тергит узкий, почти треугольной формы *Ps. (Ps.) versatilis* Linev.

Л и т е р а т у р а

1. А х р о р о в Ф. Новые виды рода *Psectrocladius* (Diptera, Chironomidae) с Памира и их метаморфоз. - Зоол. ж., 1977, т. 56, № 4, с. 538-549.
2. З е л е н ц о в Н.И. Возрастные изменения поведения личинок рода *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae). - Матер. второго Всесоюз. симп. по поведению водных беспозвоночных, Борок, 1975, с. 24-27.
3. З е л е н ц о в Н.И. Метаморфоз и биология *Psectrocladius obvius* (Walk.) и *Ps. simulans* (Joh.) (Diptera, Chironomidae). - В кн.: Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Ярославль, 1976, с. 103-128.
4. Л и н е в и ч А.А. К биологии комаров семейства Tendipedidae. - В кн.: Биология беспозвоночных Байкала. М.-Л., 1963, с. 3-48.
5. Л и п и н а Н.Н. Личинки и куколки хирономид. Экология и систематика. М., 1928. 179 с.

6. П а н к р а т о в а В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae-Tendipedidae). Л., 1970, № 102. 344 с.
7. Ч е р н о в с к и й А.А. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.-Л., 1949, № 31. 186 с.
8. Ш и л о в а А.И. Инструкция по воспитанию преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования. М., 1966, с. 185-189.
9. Ш и л о в а А.И. Семейство Chironomidae (Tendipedidae). Звонцы. - В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР. Л., 1969, т. 5, ч. I, вып. 100, с. 163-201.
10. Ш и л о в а А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 251 с.
11. A n d e r s e n F. Über die Metamorphose der Ceratopogoniden und Chironomiden Nordost-Grönlands. - Meddellelser Grönland, 1937, Bd 116, N 1, S. 1-95.
12. B r u n d i n L. Chironomiden und andere Bodenthiere der südschwedischen Urgebirgsseen. - Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholm, Lund, 1949, N 30. 914 S.
13. B r u n d i n L. Zur Systematik der Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae). - Rep. Inst. Freshwater Res., Drottningholm, Lund, 1956, N 37. 185 S.
14. E d w a r d s F.W. British non-biting midges (Chironomidae). - Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1929, vol. 77, Part, 2, p. 279-430.
15. F i t t k a u E.J. Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). - Abhandl. Larvalsyst. Insekt., Berlin, 1962, N 6. 453 S.
16. G o e t g h e b u e r M. Recherches sur les larves et les nymphes des Chironomides de Belgique. - Mem. Acad. roy. Belgique. Cl. sci., 1914, N 3, p. 3-48.
17. G o e t g h e b u e r M. Diptères (Nematocères). Chironomidae, IV. Orthoclaadiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae. - Faune France, 1932, v. 23, 204 p.
18. G o e t g h e b u e r M. Tendipedidae (Chironomidae). Subfamille Orthoclaadiinae. - In: Lindner, Die Fliegen der Palaearktischen Region. Stuttgart, 1940-1950, Lief., 137, 144, 148, 152, 162 (13g), S. 1-208.
19. G o u i n F. Métamorphoses de quelques Chironomides d'Alsace et de Lorraine avec la description de trois especes nouvelles par M. Goetghe-

- buer. - Revue France Entomol., 1936, N 3, p. 151-173.
20. H o l m g r e n A.E. Bidrag till Kannedomen om Beeren Eilands och Spetsbergens Insekt-Fauna, Kungl. svenska Akad. Handlingar, 1869, vol. 8, N 5, p. 1-55.
 21. J o h a n n s e n O.A. Aquatic Diptera. P. III. Chironomidae: Subfamilies Tanypodinae, Diamesi-nae and Orthocladiinae. - Mem. Cornell. Univ. agric. Exp. Stat., 1937, vol. 205, p. 1-84.
 22. K i e f f e r J.J. Description de deux nouveaux Chironomides. - Bull. Acad. R. Belg. Cl. Sci., 1908, N 8, p. 705-707.
 23. K i e f f e r J.J. Diagnoses de nouveaux Chironomides d'Allemagne. - Bull. Soc. History Natur., Metz, 1909, t. 26, N 2, p. 37-56.
 24. K i e f f e r J.J. Chironomides nouveaux ou peu connus de la région palaéarctique. - Ann. Soc. Sci. Bruxelles, 1922, t. 42, N 2, p. 71-180.
 25. K i e f f e r J.J. Deux genres nouveaux et plus-sierus, espèces nouvelles du groupe des Orthocla-diaridae (Diptères, Chironomides). - Ann. Soc. Bruxelles, 1925, t. 44, p. 555-566.
 26. K i e f f e r J.J., T h i e n e m a n n A. Über die Chironomidengattung Orthocladius. - Z. wiss. Insektbiol., 1906, N 2, S. 143-156.
 27. K i e f f e r J.J., T h i e n e m a n n A. Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. Z. wiss. Insektbiol., 1908, N 4, 286 S.
 28. P o t t h a s t A. Über die Metamorphose der Orthocladius-Gruppe. - Arch. Hydrobiol., 1915, Suppl. 2, S. 243-376.
 29. R e i s s F. Ökologische und systematische Unter-suchungen an Chironomiden (Diptera) des Boden-sees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomiden-fauna des nördlichen Alpenvorlandes. - Arch. Hyd-robiol., 1968, Bd 64, H. 2, S. 176-246.
 30. R o b a c k S.S. The immature Tendipedides of the Philadelphia area (Diptera, Tendipedidae). - Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 1957, N 9, 152 p.
 31. S a e t h e r O.A. Some Nearctic Podonominae and Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae). - Bull. Fish. Res. Board Canada, Ottawa, 1969, N 170, 154 p.
 32. S a e t h e r O.A. Female genitalia in Chirono-midae and other Nematocera: morphology, phyloge-nies, keys. - Bull. Fisch. Res. Board Canada, Ot-tawa, 1977, N 197. 210 p.

33. S t o r å R. Mitteilungen über die Nematoceren Finnlands. II. - Notulae Entomol., 1939, N 19, S. 16-30.
34. S u b l e t t e J.E. Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the Cornell University collection. - J. Kansas Entomol. Soc., 1967, vol. 40, N 4, p. 477-567.
35. T h i e n e m a n n A. Die Chironomidenfauna der Eifelmaare. Mit Beschreibung neuer Arten von Prof. dr. Kieffer. - Verh. naturh. Ver. Preussen, Rheinland und Westfalen, 1915, Bd 72, S. 1-58.
36. T h i e n e m a n n A. Chironomiden-Metamorphosen. IX. Psectrocladius Kieff. - Zool. Anz., 1934, Bd 105, S. 151-154.
37. T h i e n e m a n n A. Chironomiden-Metamorphosen. XV. - Mitt. Entomol. Ges. Halle, 1937, Bd 15, S. 22-36.
38. T h i e n e m a n n A. Arktische Chironomidenlarven und puppen aus dem Zoologischen Museum Oslo. - Norsk Entomol. Tidsskift, 1937, Bd 5, S. 1-7.
39. T h i e n e m a n n A. Bestimmungstabellen für die bis jetzt bekannten Larven und Puppen der Orthocladiinen (Diptera, Chironomidae). - Arch. Hydrobiol., 1944, Bd 39, S. 551-664.
40. T h i e n e m a n n A., H a r n i s c h O. Chironomiden-Metamorphosen. III. Zur Metamorphose der Orthocladiariae. - Dtsch. entomol. Z., 1933, H. 1-3, S. 1-38.
41. W i l l e m V. Larves de Chironomides vivant dans de feuilles. - Bull. Acad. R. Belg. Cl. Sci., 1908, N 8, p. 697-704.
42. W ü l k e r W. Zur Kenntnis der Gattung Psectrocladius Kieff. (Dipt., Chironom.). - Arch. Hydrobiol., 1956, Suppl., Bd 24, H 1, S. 1-66.
43. Z e t t e r s t e d t J.W. Insecta Lapponica. - Bibl. Paulina Monast., Lipsiae, Sumtibus Leopoldi Voss., 1840, S. 809-857.

РАННИЕ СТАДИИ РАЗВИТИЯ И БИОЛОГИЯ
STACKELBERGINA PRAECLARA SHILOVA
ET ZELENTZOV (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

В настоящей работе дается описание кладки и личинок 1-III возрастов ранее описанного нами вида *Stackelbergina praeclara* Shilova et Zelentzov [3], а также приводятся данные по его биологии.

Материал собран в 1975-1976 гг. во временных лужах близ пос. Борок. Qt пойманных в природе самок в лаборатории получено 11 полноценных кладок. Вышедшие из кладок личинки воспитывались в чашках Петри (не более 10 экз. в каждой). По мере развития личинок часть их отбиралась для изготовления постоянных препаратов и фиксировалась в 4%-м растворе формалина. Кроме того, в природе собирались личинки III и IV возрастов и воспитывались в лаборатории до имаго. Выведено несколько десятков ♂♂ и ♀♀. Наблюдения над биологией вида проводились в лаборатории и в естественных условиях.

К л а д к а (рис. 1) нитевидная. Слизистый тяж скручен в виде спирали, состоящей из 3-6 правильных витков и одного неправильного в виде U-образной петли. Наружный слой слизи свежееотложенной кладки сильно разбухает и витки яйцевого тяжа плотно склеиваются между собой, образуя общую наружную слизь, в которую и заключен яйцевой тяж. Длина кладки 1.6-3.7 мм, ширина 1-1.3 мм. Длина расправленного тяжа 8-23 мм, ширина его 0.6-0.75 мм.

В кладке различаются наружный, средний и внутренний слои слизи. Из них наружный очень прозрачный, студневатый, клейкий, по оптическим свойствам близок к воде и заметен лишь при соответствующем освещении. Средний слой слизи более плотный, хорошо заметный, образует эластичную неровную стенку яйцевого тяжа. Внутри яйцевой тяж заполнен бесцветной менее плотной слизью, в которой плотно налегая друг на друга, обычно в 2 ряда, располагаются яйца. Их длинная ось ориентирована почти перпендикулярно к стенкам тяжа или под небольшим

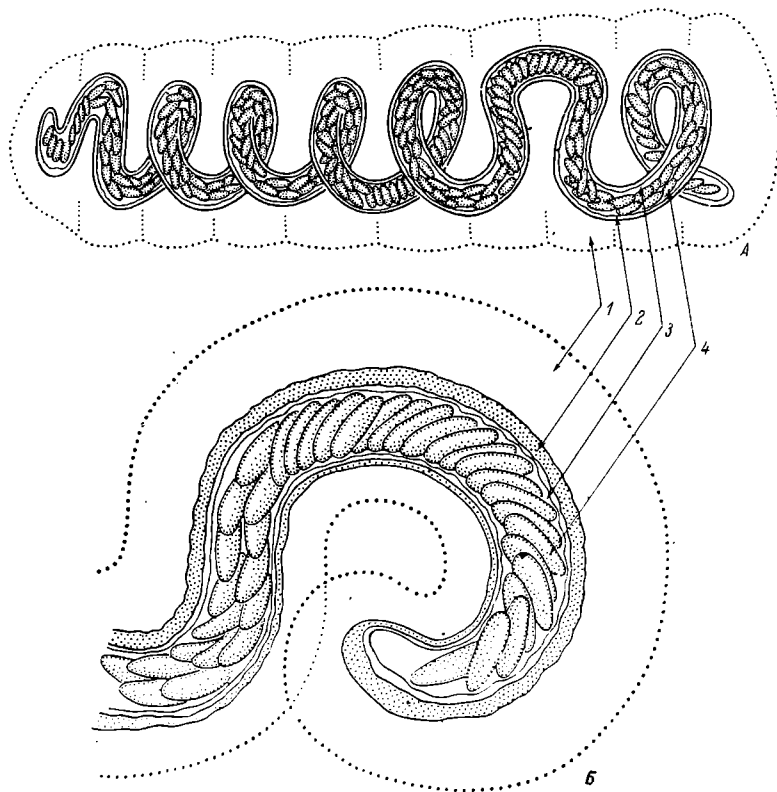


Рис. 1. Кладка *Stackelbergina praeclara*.

А - общий вид, Б - концевая часть тяжа в расправленном виде при увеличении в 100 раз. 1 - наружный слой слизи, 2 - средний слой слизи, 3 - внутренняя слизь, 4 - яйца.

углом, иногда они могут лежать параллельно. В кладке 117-327 яиц. Длина яйца 252-324 мкм, ширина 90-95 мкм. Оболочка яиц светло-коричневая, содержимое желто-зеленое.

Л и ч и н к а I, в о з р а с т а. Головная капсула черноватая, тело бесцветное, к концу возраста оно становится светло-фиолетовым. Длина тела 0.6-1.1 мм, ширина головной капсулы 84-90 мкм. Хетотаксия головной капсулы и число пор те же, что у личинки 1У возраста [3]. Эпистомальный шов тонкий, едва развит. Поверхность клипеуса гладкая. Антенны (рис. 2, Б) 5-члениковые, граница между 3-м и 4-м члениками трудно различима. Базальный членик антенны равен или едва короче 2-го.

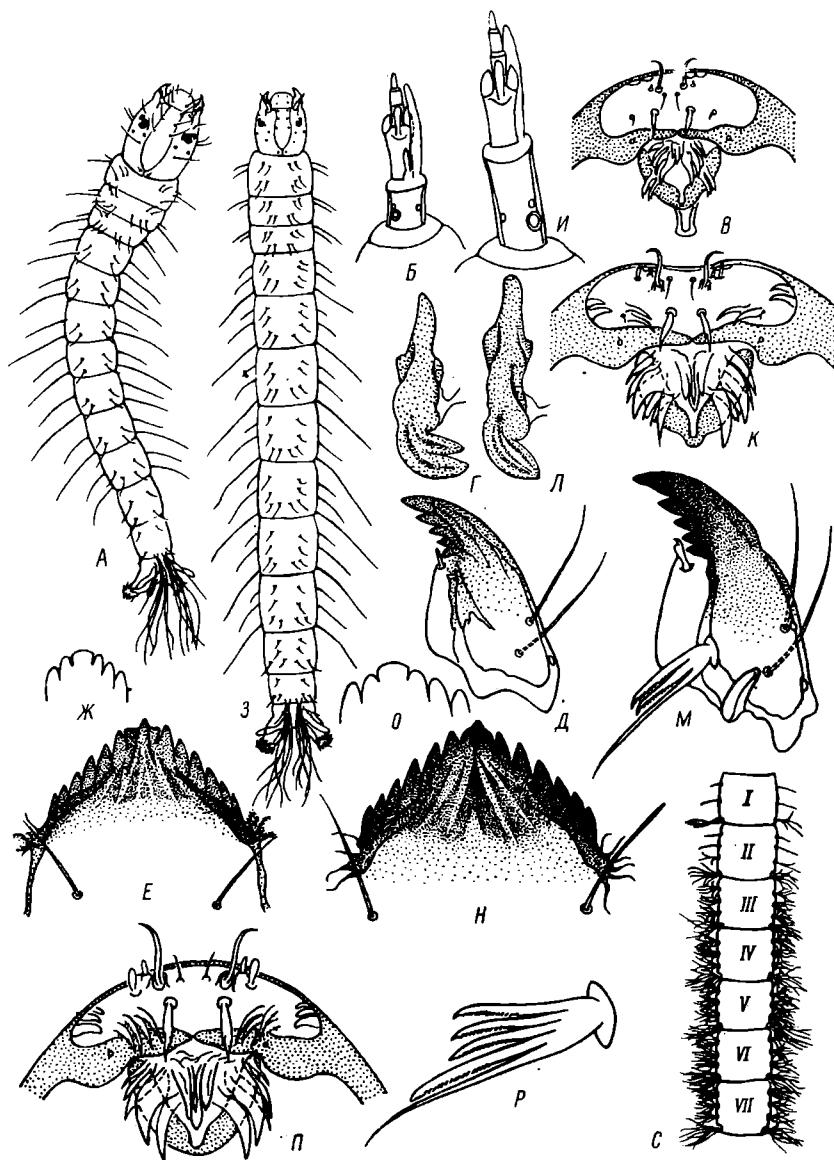


Рис. 2. Детали строения личинок *Stackelbergina praeclara*.

А-Ж - I возраст, З-О - II возраст, П-С - III возраст; А, З - общий вид личинки сверху, Б, И - антенна, В, К, П - лабрум и эпифаринкс, Г, Л - премандибула, Д, М - мандибула, Е, Н - лабиум, Ж, О - срединный и боковые зубы лабиум перед линькой, Р - внутренняя щетинка мандибулы, С - I-VII брюшные сегменты.

Возраст	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	Индекс антенны (AR) 1 : (2+5')
I	5-6	6-7	3	3	2	0.4
II	15-17	7-8	4	4	3	0.8
III	28-30	12-14	6	5	5	1
IV	63-69	17-18	8	6	5	1.8

S_1 лабрума простые, средние и задние обычные (рис. 2, В). По обе стороны от $S_1 - S_{III}$ расположен только один хетоид. Эпифаринкс (рис. 2, В) с полным набором коротких хетоидов. Премандибула (рис. 2, Г) с 2 вершинными зубцами равной длины. Наружный край мандибулы (рис. 2, Д) близ вершинной части прямой; внутренняя щетинка не развита, щетинка под зубцами мечевидная. Лабium (рис. 2, Е) новорожденной личинки и готовящейся к линьке различны (рис. 2, Ж).

На I-VII брюшных сегментах с каждой стороны по 2 латеральные щетинки, из них задние почти в 2 раза длиннее передних и едва превышают ширину сегмента (рис. 2, А). Дорсально I-IX сегменты брюшка с 2 парами коротких тонких щетинок. Анальные папиллы обычные, без перетяжек, едва короче подталкивателей. Две щетинки перед дорсальными папиллами длинные, почти равны щетинкам кисточек.

Л и ч и н к а II в о з р а с т а. Длина тела 1-2.1 мм. Ширина головной капсулы 124-129 мкм. Тело серовато-фиолетовое. Сходна с личинкой IV возраста. Отличие: клипеус вдоль боковых краев с едва заметной зернистой скульптурой, остальная поверхность гладкая. $AR = 0.8$ (рис. 2, И). По обе стороны от $S_1 - S_{III}$ лабрума (рис. 2, К) 2 группы хетоидов: 2-3 узких с зазубренным внутренним краем и 2 более коротких широких с ровными краями. Внутренняя щетинка мандибулы (рис. 2, М) состоит из 3 ветвей, из них 2 ветви равной длины и зазубрены по внутреннему краю. На I-VII брюшных сегментах с каждой стороны по 3 разноразмерные латеральные щетинки (рис. 2, 3), из них задняя самая длинная и превышает ширину соответствующего сегмента. Дорсально I-VII сегменты брюшка с 4 парами коротких тонких щетинок. Анальные папиллы равны длине подталкивателей. Премандибула и лабиум (рис. 2, Л, Н, О) как у личинки IV возраста [3].

Л и ч и н к а III в о з р а с т а. Длина тела 2-4 мм. Ширина головной капсулы 213-219 мкм. Тело коричневатое-фиолетовое. Сходна с личинкой IV возраста. Отличие: $AR = 1$. По обе стороны от $S_1 - S_{III}$ 2 группы хетоидов: 4 длинных узких, зазубренных по краю, и 3 более коротких широких с ровными

краями (рис. 2, П). Внутренняя щетинка мандибулы (рис. 2, Р) состоит из 5 ветвей, из них 4 зазубренные по внутреннему краю, I-VII сегменты брюшка с латеральными пучками тонких щетинок (рис. 2, С): на I сегменте с каждой стороны по 1 пучку и 2 щетинки, на II сегменте по 2 пучка и 2 щетинки, на III-VII сегментах по 4 пучка тонких щетинок. Число щетинок в одном пучке от 2 до 12. Пучки щетинок, расположенные близ задних углов сегментов, значительно длиннее передних и всегда с большим числом щетинок.

Б и о л о г и я. Личинки в массе обитают в хорошо прогреваемых временных лужах (глубиной до 70 см), образующихся ранней весной после таяния снега на лугах, вдоль дорог. Живут среди остатков старой наземной растительности (отмершая осока, перепревшие листья) и в скоплениях водорослей. Личинки I-IV возрастов ведут оседлый образ жизни и предпочитают находиться только в домиках, которые строят из секрета слюнных желез, частичек детрита, песчинок и обрывков водорослей. Ундулируют, прогоняя ток воды через трубку. Фототаксис отрицательный.

Вид моноциклический. Вылет имаго с 12 по 25 мая при температуре воды не ниже 10-12°. Сроки вылета могут быть очень сжатыми (около 7 дней) или растянутыми до 14 дней и зависят в основном от метеорологических условий. Вылетевшие комары не улетают далеко от водоема, а садятся здесь же на молодые побеги осоки, поднимающиеся над поверхностью воды в луже или на траву и кусты вдоль берега. Вылет комаров происходит в основном днем. Роение дневное, обычно в безветренную ясную погоду на высоте 5-50 см над поверхностью воды на берегу у уреза воды или над травой и кустами. Могут роиться в ветреную погоду. В таком случае роение наблюдается в кустах или за ними с подветренной стороны. Рои состоят из 20-30 самцов. Спариваются на субстрате (траве или поверхности воды). Откладка яиц через 2-4 дня после спаривания, при этом самки опускаются на водную поверхность или плавающие на ней побеги наземной растительности. Развитие яиц в лабораторных условиях при 20-22° длится 2-3 дня. Обычно развиваются яйца несинхронно и выход личинок из яиц продолжается 10-15 ч. Вылупившиеся личинки около 6-8 ч ползают внутри слизистого тяжа, затем начинают прогрызать стенки слизи кладки в любом месте и выходят наружу, но некоторые могут оставаться в слизи кладки до суток или несколько более.

Новорожденные личинки, только что покинувшие кладку, начинают очень быстро ползать по дну чашки Петри, иногда всплывают в толщу воды, но быстро опускаются вновь на дно и продолжают ползать, затем они приступают к постройке домиков. Примерно через сутки все личинки заселяют построенные ими домики. Большинство личинок линяет на 4-5-е сутки, остальные в течение 7-8 суток. Линька происходит в домике,

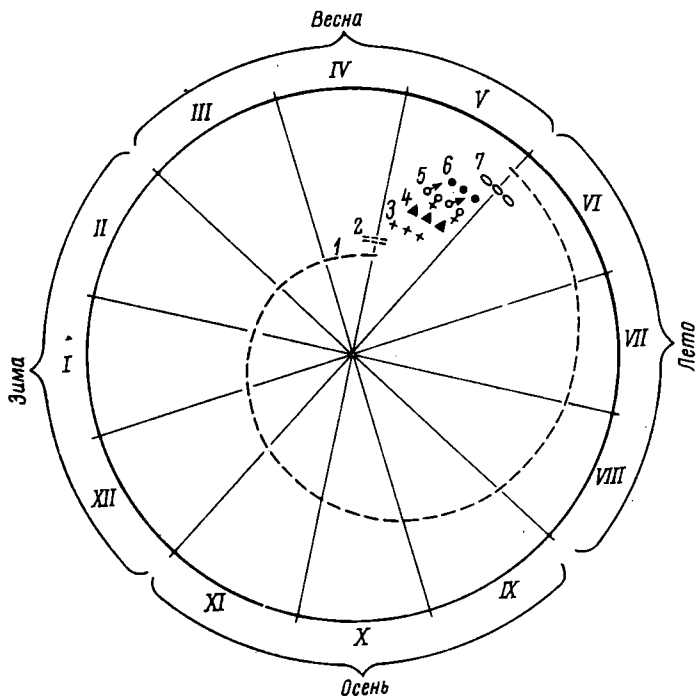


Рис. 3. Схема жизненного цикла *Stackelbergina praeclara*.

1-3 - личинки II-IV возраста, 4 - куколка, 5 - имаго, 6 - кладка, 7 - личинка I возраста.

оставленный экзувий личинки током воды выносится за его пределы.

5-7 дней после первой линьки образ жизни личинок II возраста сходен с таковым личинок I возраста. Они по-прежнему находятся в домиках, активно питаются и заметно растут. Но затем поведение их резко меняется. Личинки почти прекращают питаться, становятся вялыми, изредка ундулируют, прогоняя ток воды через домик, иногда покидают его и медленно ползают по дну аквариума. Отыскав комочек протококковых водорослей, кольцевидно огибают его телом и пытаются влезть в его толщу; если это удастся, то личинки подолгу находятся в нем, сворачиваясь в кольцо. Через некоторое время они вновь покидают комочек и начинают ползать, блуждая по дну или влезая в скопления водорослей и свободные домики. Так вели себя в лаборатории личинки II возраста около 4 месяцев, пока все не погибло. Второй линьки в этих условиях не наблюдалось. За этот период личинки подросли всего лишь на 0.4-0.5 мм. Прекращение

роста и развития личинок в начале лета связано с особенностями их биологии. *St. praeclara* диапаузирует во II личиночном возрасте. Многолетние наблюдения показали, что водоем, в котором обитают личинки, обычно обсыхает к середине-концу июня, а следовательно, и личинки прекращают свое развитие незадолго до его высыхания. Регулярное взятие проб в водоеме и воспитание личинок из кладок позволили установить, что в состоянии диапаузы личинки II возраста находятся с начала июня до последней декады апреля, т.е. в общей сложности около 11 месяцев. Где и как зимуют личинки, выяснить не удалось. Так, в зимний период (декабрь-февраль) было взято 12 проб мороженого грунта размером 20 x 20 см в различных точках лужи. Тщательно разбирая талый грунт, мы нашли только 1 личинку II возраста, личинок других стадий не обнаружено.

Ранней весной, в середине-конце апреля, водоем заполняется водой, и через 1-2 недели с момента затопления в массе появляются личинки III возраста. Они встречались с 27 апреля по 7 мая. Продолжительность развития личинок III возраста около 10-12 дней.

Появление личинок IV возраста наблюдалось с 5 по 22 мая. Продолжительность развития этой стадии 12-17 дней.

Таким образом, полный цикл развития *St. praeclara* продолжается целый год (рис. 3), но развитие всех стадий длится 1-1.5 месяца, остальное время приходится на диапаузу личинок II возраста. Сходный жизненный цикл имеют *Parachironomus kuzini* Shil. и *Trissocladius megastylus* Shil. [1, 2], обитающие в водоемах такого же типа, и можно предположить, что он характерен для большинства видов хирономид, живущих во временных водоемах.

Л и т е р а т у р а

1. Ш и л о в а А.И. Новый вид рода *Parachironomus* Lenz (Diptera, Chironomidae) *Parachironomus kuzini* sp. n. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с. 173-184.
2. Ш и л о в а А.И. Метаморфоз *Trissocladius megastylus* sp. n. (Diptera, Chironomidae). - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 123-131.
3. Ш и л о в а А.И., З е л е н ц о в Н.И. Новый род и вид хирономид подсемейства Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae). - Зоол. ж., 1978, т. 57, вып. 10, с. 1584-1588.

САМКИ ХИРОНОМИД ТРИБЫ TANYTARSINI
(DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

В статье излагаются результаты наших дальнейших исследований по морфологии самок Tanytarsini, начатых ранее [1-4].

Самок для описания собирали в природе или чаще выводили из личинок, собранных в окрестностях пос. Борок. Для хранения материала применялась жидкость Удеманса, для изготовления постоянных препаратов – жидкость Фора.

Триба Tanytarsini Meigen

Мелкие и среднего размера виды. Глаза голые, редко опушены. Форма глаз разнообразна: они могут быть линзовидными – кверху расходящимися, или почковидными – верхние края глаз более или менее вытянуты по направлению друг к другу. Лобные штифы имеются или отсутствуют. Антенны 5-7-члениковые. Максиллярные щупики обычно 4-, редко 3-члениковые. Переднеспинка редуцирована. Щетинки на среднеспинке немногочисленные. Щиток с одним рядом щетинок. Грудная и крыловая щетки небольшие, отчетливые. Посталлярные щетинки отсутствуют. Передняя голень короче метатарзуса или иногда равна ему (за исключением рода *Oeklandia*), на дистальном конце с острой длинной, реже с короткой тупой (*Micro-psectra viridiscutellata*) шпорой, без нее (*Cladotanytarsus wexionensis*) или с гребешком (род *Goetghebueria*). Средние и задние голени с двумя слитыми или раздельными гребешками, с одной или двумя шпорами, иногда гребешки и шпоры редуцированы. Пульвиллы у большинства видов в разной степени редуцированы. Крылья, как правило, покрыты макротрихиями, самое меньшее на вершине, часто все крыло в волосках. r-m обычно слабо заметна и слегка вытянута в направлении M, не косая или слегка косая. Анальная лопасть крыла редуцирована. Крыловая чешуйка голая.

8-й стернит посередине заднего края с вырезом. Обычно наружный вырез меньше внутреннего. Бугры 8-го стернита у большинст-

ва видов слабо выражены, с небольшим количеством щетинок. Щетинки расположены в 1 ряд или разбросанно. Сперматек 2, они находятся в 8-м сегменте. Аподаема 8-го сегмента светлая. Концы ветвей расширены и срослись с передней частью латеростернита. Церки небольшие.

Таблица для определения родов трибы Tanytarsini по самкам

- 1 (2). Передняя голень с гребешком *Goetghebueria K.
- 2 (1). Передняя голень без гребешка.
- 3 (4). Средние и задние голени без гребешков, с 2 сильно хитинизованными зубцами разного размера *Corynocera* Zett.
- 4 (3). Средние и задние голени без зубцов.
- 5 (6). Дистальные концы средних и задних голеней расширены, с группой удлиненных щетинок. Гребешки и шпоры варьируют по форме и размеру *Cladotanytarsus* K. (часть)
- 6 (5). Дистальные концы средних и задних голеней не расширены. Гребешки и шпоры, если имеются, постоянной формы.
- 7 (8). Глаза густо опушены. - Гребешок задней голени с 1 шпорой..... *Zavrelia K.
- 8 (7). Глаза голые.
- 9(16). Глаза линзовидные, их внутренний край прямой или слабо вогнут, верхние края глаз не вытянуты друг к другу. Расстояние между глазами не менее полуторной длины глаза.
- 10(11). Гребешки задней голени без шпор .. *Constempellina Br.
- 11(10). Гребешки задней голени с 1-2 шпорами.
- 12 13. Антенна 6-члениковая *Stempellinella* Br.
- 13(12). Антенна 5-члениковая.
- 14(15). Гребешки задней голени с 2 шпорами. На щитке более 2 щетинок *Cladotanytarsus* K. (часть).
- 15(14). Гребешки задней голени с 1-2 шпорами. На щитке 2 щетинки..... *Stempellina* (Bause) Br.
- 16 (9). Глаза почковидные, их внутренний край глубоко вогнут на уровне основания антенн, верхние края более или менее вытянуты по направлению друг к другу. Расстояние между глазами менее полуторной длины глаза .
- 17(22). Гребешки средней и задней голеней без шпор.
- 18(19). Гребешки задней голени слиты *Micropsectra* K.
- 19(18). Гребешки задней голени разделены.
- 20(21). Метатарзус передней ноги примерно равен голени.....
..... *Lauterbornia K.
- 21(20). Метатарзус передней ноги длиннее голени.....
..... *Phaenopelma K.
- 22(17). Гребешки средней и задней голеней с 1-2 шпорами.
- 23(24). Гребешки средней и задней голеней слиты, с 1 шпорой ...
..... *Lundstroemia K.
- 24(23). Гребешки средней и задней голеней разделены, обычно с 2, редко с 1 шпорой.

- 25(26). Расстояние между глазами равно длине глаза. Антенна 5-члениковая *Tanytarsus* v. d. Wulp.
 26(25). Глаза сближены, расстояние между ними менее длины глаза. Антенна 6-члениковая *Paratanytarsus* (Bause).

Звездочкой * отмечены роды, включенные в таблицу по литературным данным.

Род *Cladotanytarsus* Kieffer, 1922

Длина тела 1.2-2.5 мм. Глаза голые, линзовидные, их верхние края широко расставлены. Расстояние между ними не менее полуторной длины глаза. Швы затылочного склерита светлые. Теменные щетинки расположены в 1 ряд. Лобные штифты имеются или отсутствуют. Антенны 5-члениковые, последний членик в базальной половине с крепкими прямыми щетинками. Максиллярные щупики 4-члениковые. Щиток с несколькими щетинками. Передняя голень на вершине обычно с острым шипом, средняя и задняя - с раздельными гребешками, на каждом из которых по шпоре (исключение *Cl. wexionensis* Br.). Шпоры каждой голени разного размера. Пульвиллы в разной степени редуцированы. Крылья с макротрихиями на дистальном конце или почти голые. Костальная жилка кончается на уровне или за Sc_1 . Рукоятка радиальной жилки с 1 щетинкой посередине и обычными группами колоколовидных сенсиль.

Задний край 8-го стернита с дуговидным вырезом посередине. Наружный вырез меньше внутреннего. По бокам выреза с внутренней стороны имеются небольшие треугольные склериты, покрытые короткими щетинками. Бугры 8-го стернита слабо выражены, с задней боковой стороны ограничены светлой склеротизованной полосой. Щетинки бугров немногочисленные, расположены в 1 неправильный ряд; кроме того, имеются по 2-3 щетинки на боковых краях наружного выреза. Сперматеки у большинства видов поперечно-овальные, каналы сперматек длинные. Склериты 10-го тергита без резкой границы, без щетинок. Церки небольшие, покрыты многочисленными короткими щетинками.

У просмотренных видов по бокам 9-го тергита небольшие выступы.

Cladotanytarsus atridorsum (Kieffer, 1924) (рис. 1).

Длина тела 1.5 мм, длина крыла 1.4 мм. Окраска варьирует от желтовато-зеленой до темной. Лобные штифты крупные. 3-й и 4-й членики антенны примерно равны.

Полосы среднеспинки, постнотум и мезостернум коричневые. Латеральные полосы ярче медиальной. Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 8, дорсолатеральных - 10, преалярных - 1. На

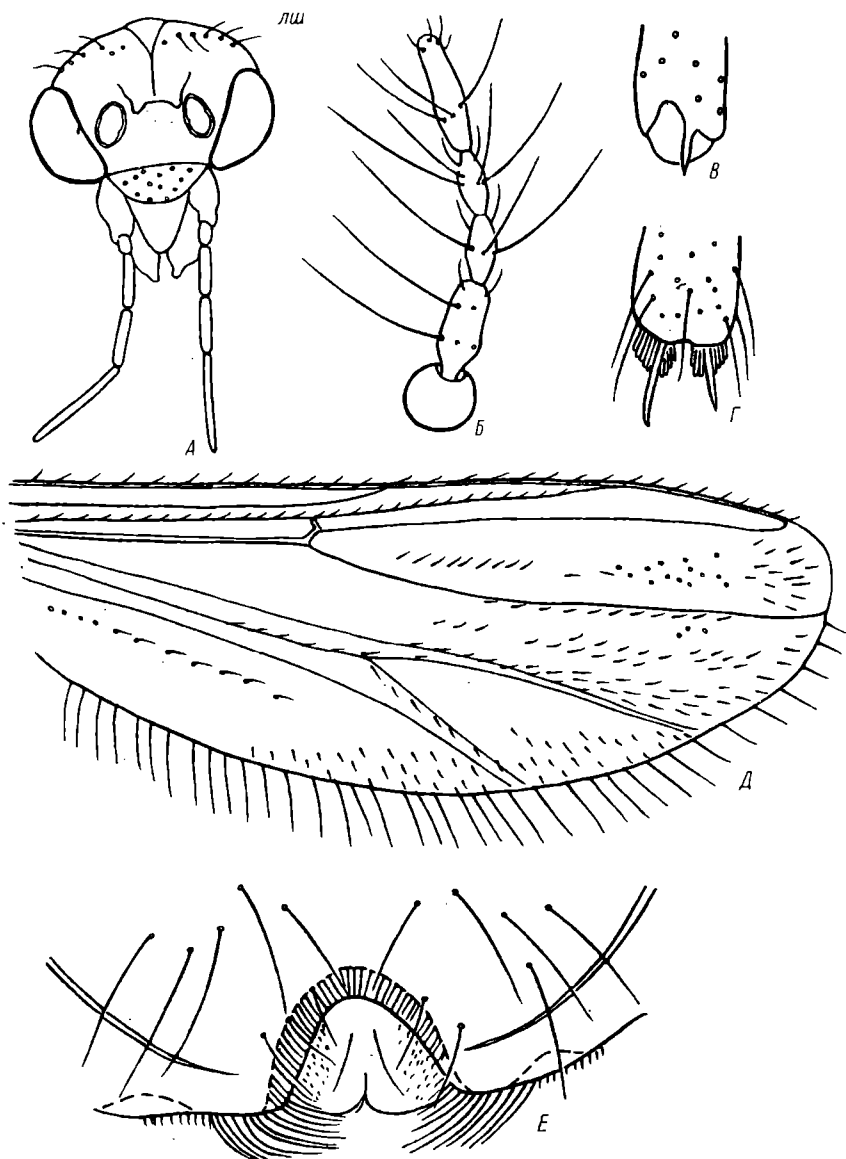


Рис. 1. *Cladotanytarsus atridorsum*.

А - голова спереди, Б - антенна, В - вершина передней голени, Г - то же задней, Д - крыло, Е - деталь 8-го стернита; лш - лобные штифты.

шитке 7 щетинок. Пульвиллы отсутствуют. Крыло в дистальной половине покрыто макротрихиями. Ряд щетинок расположен между основаниями R_{4+5} и M . Промежуточный склерит рукоятки радиальной жилки затемнен.

Брюшко зеленое. 8-й стернит окрашен так же, как предыдущие. Его вырез довольно широкий. Щеточки с длинными волосками. Бугры 8-го стернита небольшие, с редкими щетинками. Латеростернит выпуклый, несет 1-2 щетинки. Сперматеки овальные. Постгенитальная пластинка относительно крупная. Церки округлые, светлые.

Cladotanytarsus lepidocalcar Krüger, 1938 (рис. 2).

Длина тела 2.8 мм, длина крыла 2.0 мм. Зеленая. Лобные штифты очень мелкие. Последний членик антенны слегка затемнен. 3-й членик короче остальных.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 2, дорсолатеральных - 7-8, преалярных - 1. На шитке 8 щетинок. Пульвиллы редуцированы. Крыло с немногочисленными макротрихиями на вершине и в ячейке R . Промежуточный склерит рукоятки радиальной жилки удлинённый, затемнен.

Щетинки на буграх 8-го стернита немногочисленные, расположены в 1 неправильный ряд. Латеростернит с 2 щетинками. Постгенитальная пластинка относительно крупная. Церки светлые, в виде округлых лопастей.

Cladotanytarsus mancus (Walker, 1856) (рис. 3).

Длина тела 2.5 мм, длина крыла 1.7 мм. Зеленая. Лобные штифты очень мелкие. 1-й членик антенны светлый, 3-й членик короче 4-го.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 2, дорсолатеральных - 6-8, преалярных - 1. Щиток с 6-7 щетинками. Крыло с небольшим количеством светлых макротрихий. Промежуточный склерит рукоятки радиальной жилки затемнен.

Брюшко зеленое. 8-й стернит окрашен так же, как предыдущие. Бугры 8-го стернита с одним рядом щетинок. Латеростернит выпуклый, несет 1-2 щетинки. 9-й тергит закругленно-треугольный, Церки округлые, светлые.

Cladotanytarsus nigrovittatus Goetghebuer, 1922 (рис. 4).

Длина тела 2.5 мм, длина крыла 2.1 мм. Зеленая. Полосы среднеспинки, мезостернум и постнотум в задней половине желто-корич-

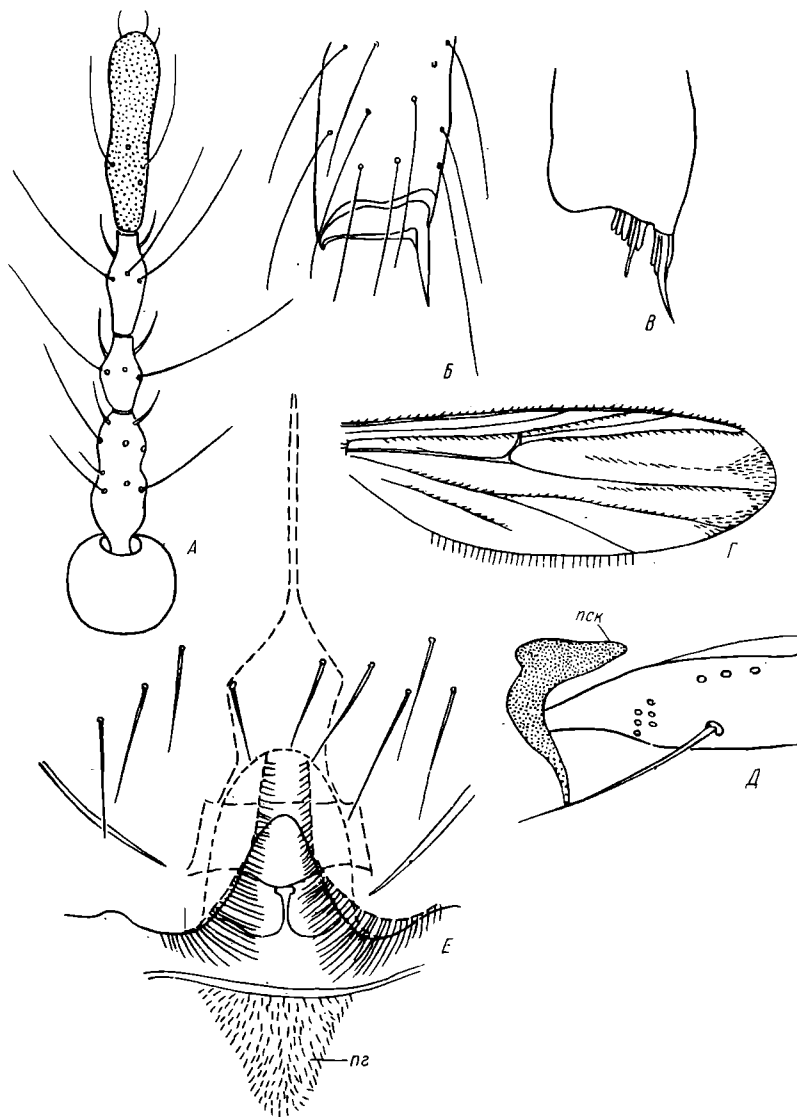


Рис. 2. *Cladotanytarsus lepidocalcar*.

А - антенна, Б - вершина передней голени, В - то же задней, Г - крыло, Д - часть рукоятки радиальной жилки, Е - деталь 8-го стернита; пг - постгенитальная пластинка, пск - промежуточный склерит.

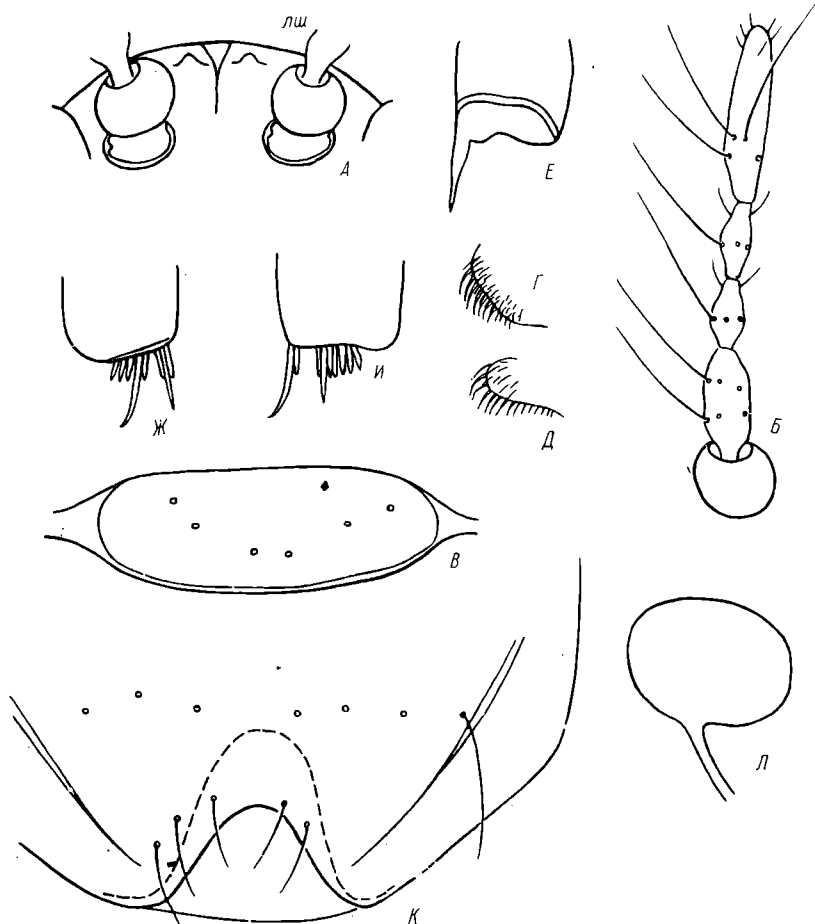


Рис. 3. *Cladotanytarsus mancus*.

А - деталь головы, Б - антенна, В - шиток, Г, Д - грудная и крыловая сетки, Е - вершина передней голени, Ж, И - то же средней и задней, К - деталь 8-го стернита, Л - сперматека; лш - лобные штифты.

невые. Лобные штифты мелкие. 1-й членик антенны затемнен, 3-й и 4-й членики одной формы и размера.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 9-11, дорсолатеральных - 12, преалярных - 1. Щиток светлый, со светлыми швами, с 5-9 щетинками. Ноги светлые. Передние бедра в дистальной половине, голени и лапки всех ног коричневатые. Крылья со щетинками на дистальном конце крыла, вдоль жилок и между жилками

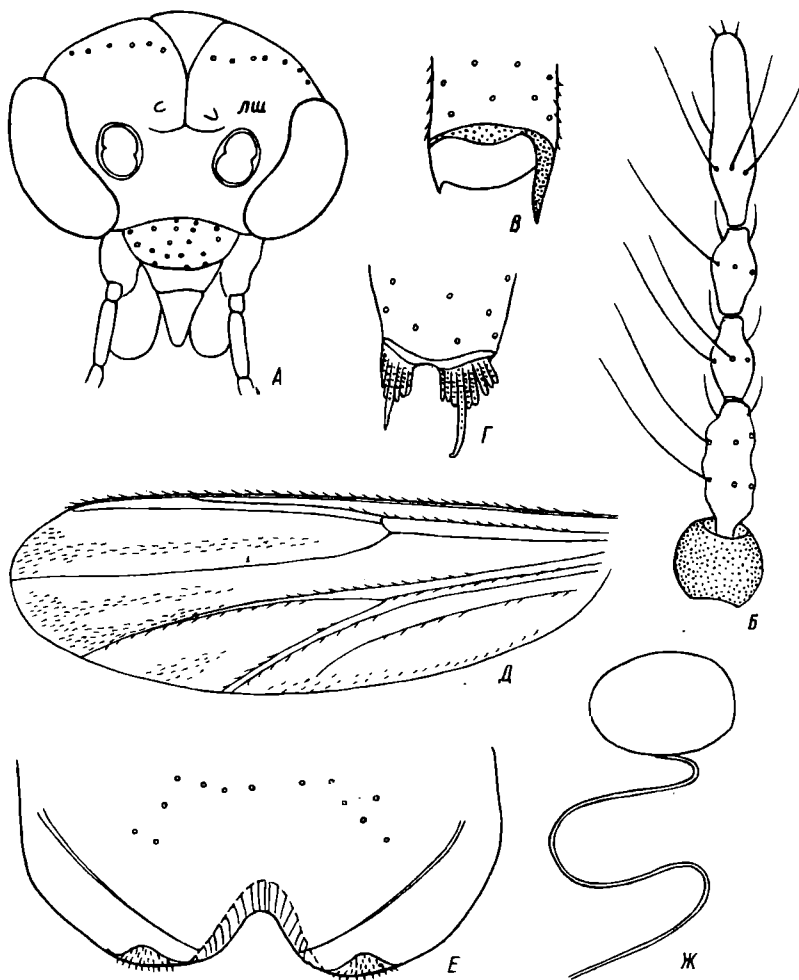


Рис. 4. *Cladotanytarsus nigrovittatus*

А - голова спереди, Б - антенна, В - вершина передней голени, Г - то же задней, Д - крыло, Е - деталь 8-го стернита, Ж - сперматека и канал; лш - лобные штифты.

R_{4+5} и М, М и Sc и по краю крыла. Промежуточный склерит рукоятки радиальной жилки черный.

Брюшко зеленое. На буграх немногочисленные щетинки. Наружный срединный вырез 8-го стернита коричневатый. На латеростерните 1 (редко 2) щетинка. Церки коричневатые, округлые.

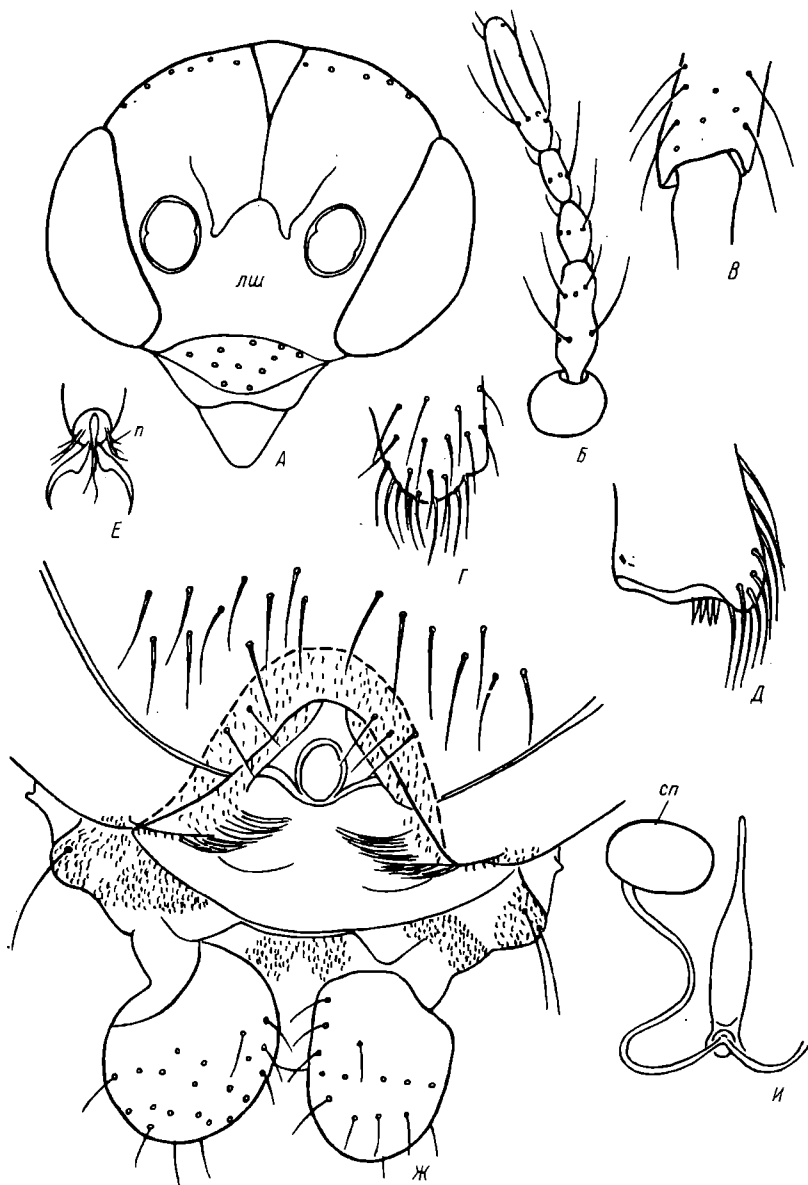


Рис. 5. *Cladotanytarsus wexionensis*.

А - голова спереди, Б - антенна, В - вершина передней голени, Г, Д - то же средней и задней, Е - вершина лапки, Ж - конец брюшка снизу, И - аподема и сперматека; лш - лобные штифты, п - пульвиллы, сп - сперматека.

Длина тела 1.2–1.8 мм, длина крыла 1.5 мм. Зелено-желтая. Лобные штифты крупные. На всех члениках антенны прямые щетинки относительно короткие, равны длине членика или немного превышают его.

Мезонотальные полосы светло-коричневые. Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 6, дорсолатеральных – 2–4, преалярных – 1–2. На шитке 8 щетинок. Ноги светлые. Передние голени на вершине часто без выступов. Гребешки и шпоры средних и задних голеней варьируют по форме, размеру и числу. Могут отсутствовать. У многих экземпляров дистальные концы голеней расширены, с группой удлинненных густо расположенных щетинок. Крыло с макротрихиями вдоль жилок, в том числе и на анальной. Промежуточный склерит рукоятки радиальной жилки светлый.

Брюшко зеленое. Бугры 8-го стернита слабо выражены, на них расположены немногочисленные щетинки. Каналы сперматек длинные, извитые. На латеростерните 1–2 щетинки. 9-й тергит треугольный. Церки округлые,

Род *Tanytarsus* v. d. Wulp, 1874

Длина тела 2–3 мм. Глаза голые, сближены, расстояние между ними менее длины глаза. Их верхние концы более или менее вытянуты по направлению друг к другу. Теменные щетинки расположены в 1 ряд. Лобные штифты имеются или отсутствуют. Антенны 5-члениковые, последний членик в базальной половине с крепкими щетинками. Максиллярные щупики 4-члениковые.

Щиток с несколькими щетинками. Передняя голень на вершине с острым, часто затемненным шипом, средняя и задняя – с 2 разделными гребешками; на каждом из которых у большинства видов по шпоре. Шпоры каждой голени разного размера, одна из шпор прямая, другая на апикальном конце изогнутая. На средних голенях разница в размерах шпор более заметна, чем на задних. Пульвиллы редуцированы. Крылья с макротрихиями. Рукоятка радиальной жилки с 1 щетинкой посередине и с обычными группами колоколовидных сенсилл.

Щетинки на буграх 8-го стернита расположены разбросанно, могут быть обособлены на каждом бугре, а могут соприкасаться в промежутке между буграми. Сперматеки просмотренных видов крупные, с расширенной шейкой. Каналы сперматек длинные, извитые. Склериты 10-го тергита с ясной границей, без щетинок. Церки покрыты многочисленными щетинками.

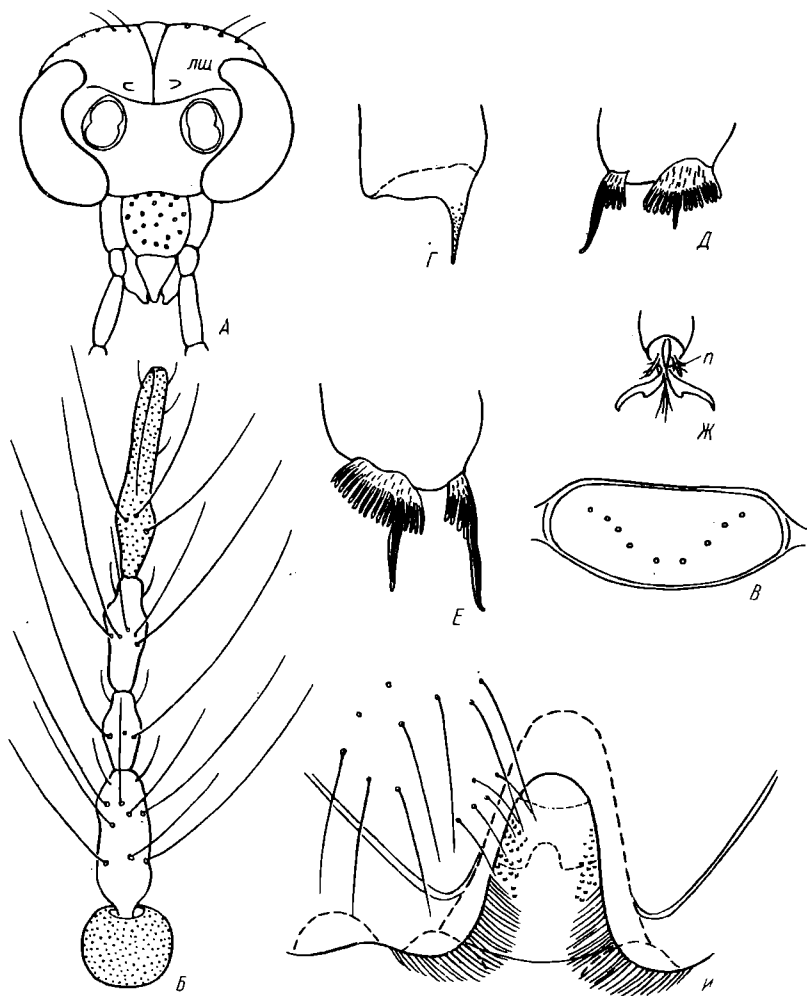


Рис. 6. *Tanytarsus excavatus*.

А - голова спереди, Б - антенна, В - щиток, Г - вершина передней голени, Д, Е - то же средней и задней, Ж - вершина лапки, И - деталь 8-го стернита; лш - лобные штифты, п - пульвиллы.

Tanytarsus excavatus Edwards, 1929 (рис. 6).

Длина тела 2.5 мм, длина крыла 2.0 мм. Зеленая. Передние ноги и антенны слегка коричневатые. Лобные штифты четкие. 1-й и последний членики антенны темнее остальных, 5-й членик в 1.5 раза длиннее 2-го, 3-й гораздо короче 4-го.

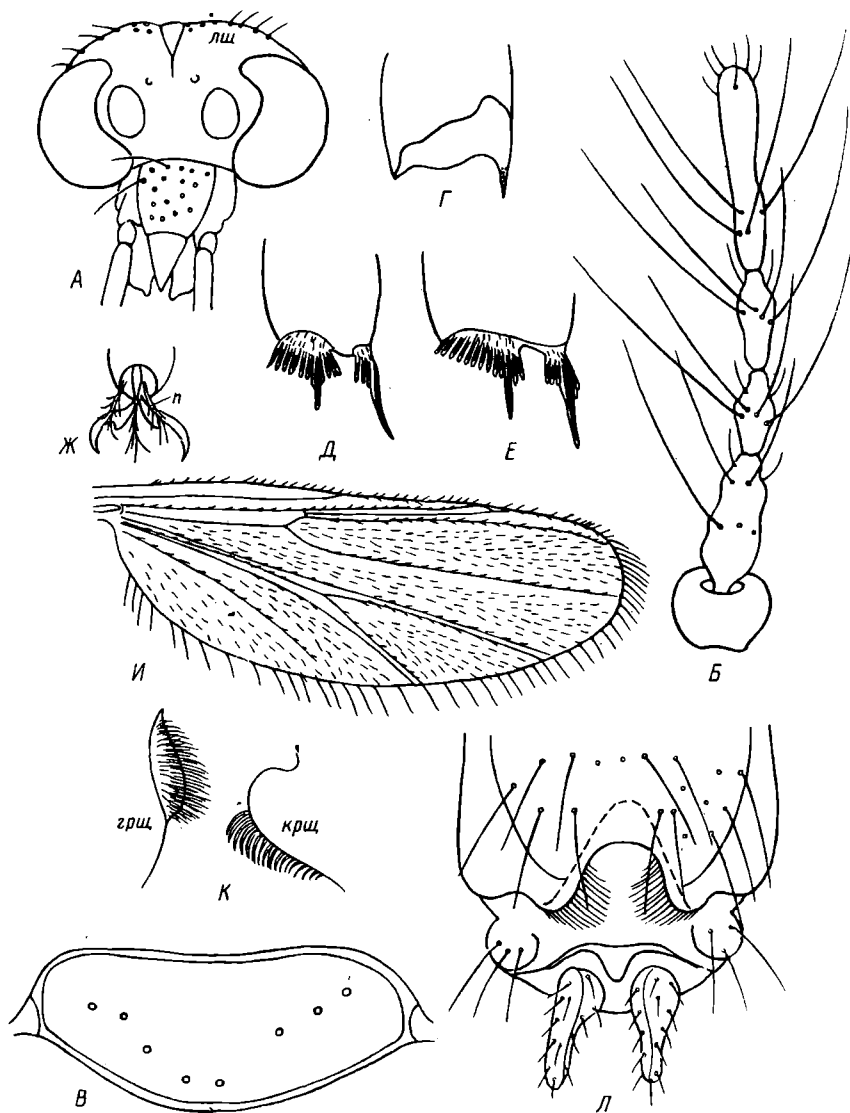


Рис. 7 *Tanytarsus lestagei*.

А - голова спереди, Б - антенна, В - щиток, Г - вершина передней голени, Д, Е - то же средней и задней, Ж - вершина лапки, И - крыло, К - грудная и крыловая щетки, Л - конец брюшка снизу; грщ - грудная щетка, крщ - крыловая щетка, лш - лобные штифты, п - пульвиллы.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 16, дорсолатеральных - 14, преалярных - 2. Щиток с 9 щетинками. Передняя голень на вершине с затемненным острым шипом. Жужжальце светлое.

Брюшко одноцветное, зеленое. 8-й стернит с 2 небольшими буграми, на которых разбросаны щетинки, образуя на каждом бугре отдельную группу. По заднему и боковому краям бугров проходит светлая склеротизованная полоса. Задний край стернита по бокам выреза с изгибом. Сперматеки шаровидные. Латеростернит с 1 щетинкой. Церки небольшие, светлые.

Tanytarsus lestagei Goetghebuer, 1922 (рис. 7).

Длина тела 3 мм, длина крыла 2.0 мм. Светло-зеленая. Лобные штифты небольшие, но четкие. 5-й членик антенны гораздо длиннее 2-го, 3-й и 4-й одинаковой формы. 3-й короче 4-го.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 14, дорсолатеральных - 12, преалярных - 1. Щиток с 6-8 щетинками. Ноги светло-зеленые. Жужжальце светлое.

Брюшко одноцветное, светло-зеленое. 8-й стернит с 2 небольшими буграми. Щетинки на буграх расположены разбросанно, однако в промежутке между буграми их группы соприкасаются, образуя почти прямой ряд. По заднему и боковому краям бугров проходит светлая склеротизованная полоса. Задний край 8-го стернита по бокам выреза с изгибом. Сперматеки шаровидные, с извитыми протоками. Латеростернит с 3 щетинками. Церки небольшие, светлые.

Tanytarsus medius Reiss et Fittkau, 1971 (рис. 8).

Длина тела 2.5 мм, длина крыла 2.1 мм. Зеленая. Лобные штифты небольшие. 1-й и последний членики антенны темнее остальных. Последний членик в базальной половине с многочисленными щетинками, у вершины с одной щетинкой. 5-й членик более чем в 1.5 раза длиннее 2-го.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 12, дорсолатеральных - 14, преалярных - 1. Щиток с 6 щетинками. Ноги зеленые. Жужжальце светлое.

Брюшко одноцветное, зеленое. Латеростернит с 3 щетинками. Церки небольшие, светло-зеленые.

Tanytarsus pallidicornis Walker, 1856 (рис. 9).

Длина тела 2 мм, длина крыла 1.8 мм. Обычно зеленая. Окраска варьирует по сезонам. Мезонотальные полосы и задняя часть постнотума коричневатые. Последний членик антенны в дистальной

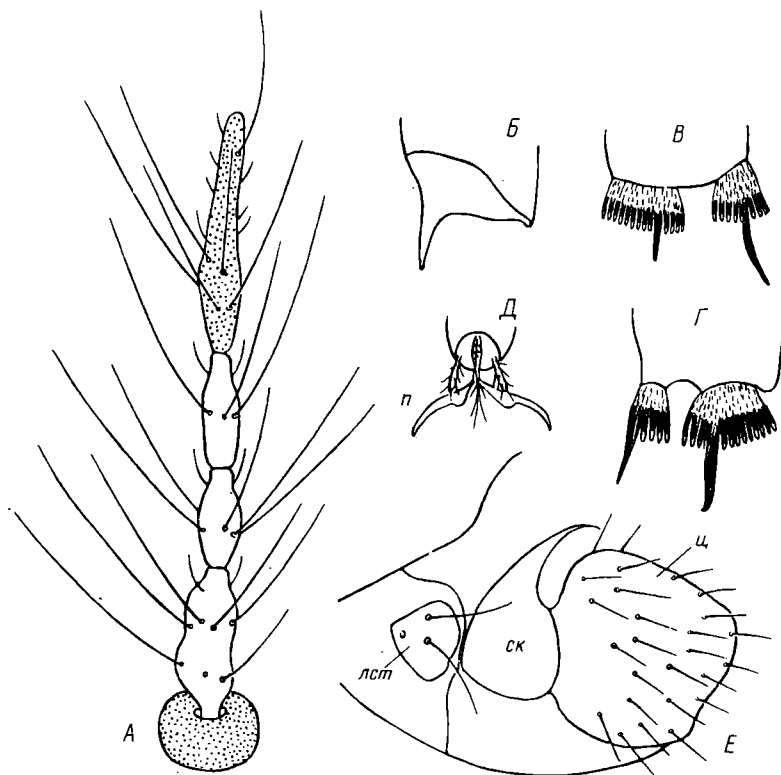


Рис. 8. *Tanytarsus medius*.

А - антенна, Б - вершина передней голени, В, Г - то же средней и задней, Д - вершина лапки, Е - конец брюшка сбоку; лст - латеростернит, п - пульвиллы, ск - склерит 10-го тергита, ц - церки.

половине коричневый. Брюшко желтовато-зеленое. Лобные штифты не развиты. Последний членик антенны в 1,5 раза длиннее 2-го, 3-й и 4-й членики сходной формы и размера. У вершины последнего членика 1 щетинка.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 10, дорсолатеральных - 12, преалярных - 1. Щиток светлый, с коричневатым кантом, с 8 щетинками. Щетинки с крупными и мелкими теками. В дистальной части крыла макротрихии расположены гуще. Жужжальце светлое.

8-й стернит с широким вырезом. Бугры 8-го стернита с многочисленными щетинками, с медиального и заднего краев ограничены светлой склеротизованной полосой. Щетинки на буграх расположены разбросанно, образуя на каждом бугре отдельную группу. Латеро-

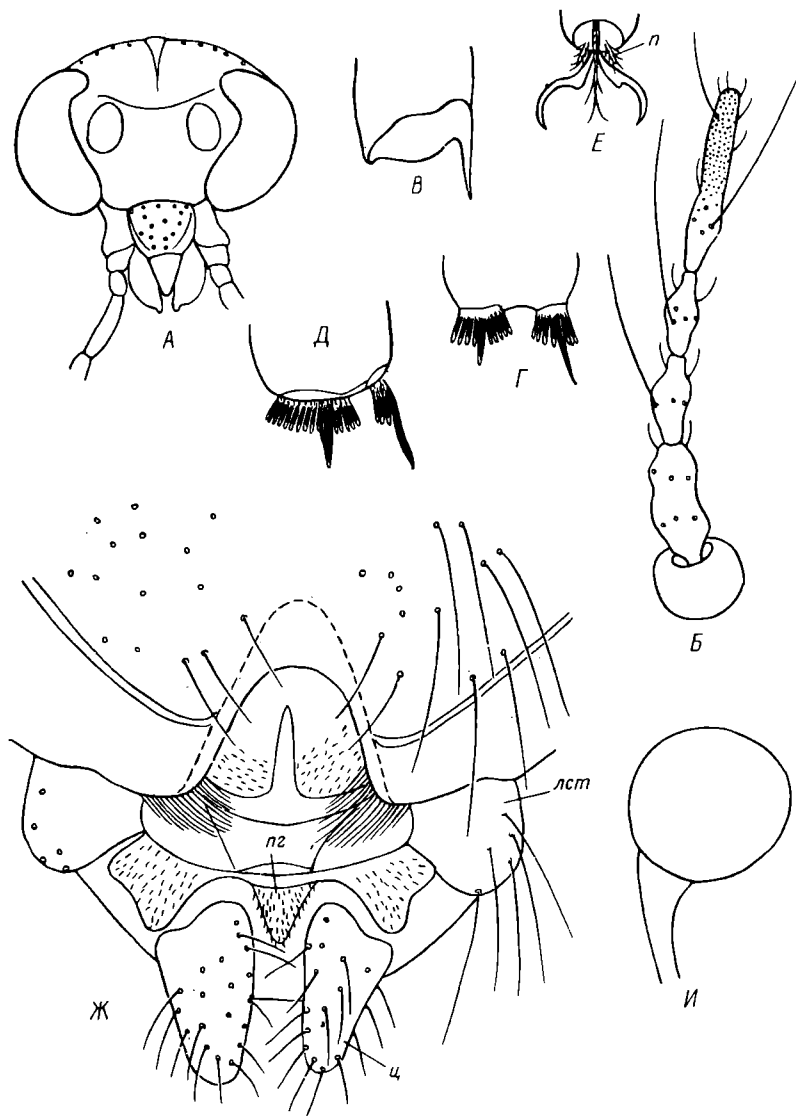


Рис. 9. *Tanytarsus pallidicornis*.

А - голова спереди, Б - антенна, В - вершина передней голени, Г, Д - то же средней и задней, Е - вершина лапки, Ж - конец брюшка снизу, И - сперматека; лст - латеросгернит, п - пульвиллы, пг - постгенитальная пластинка, ц - черки.

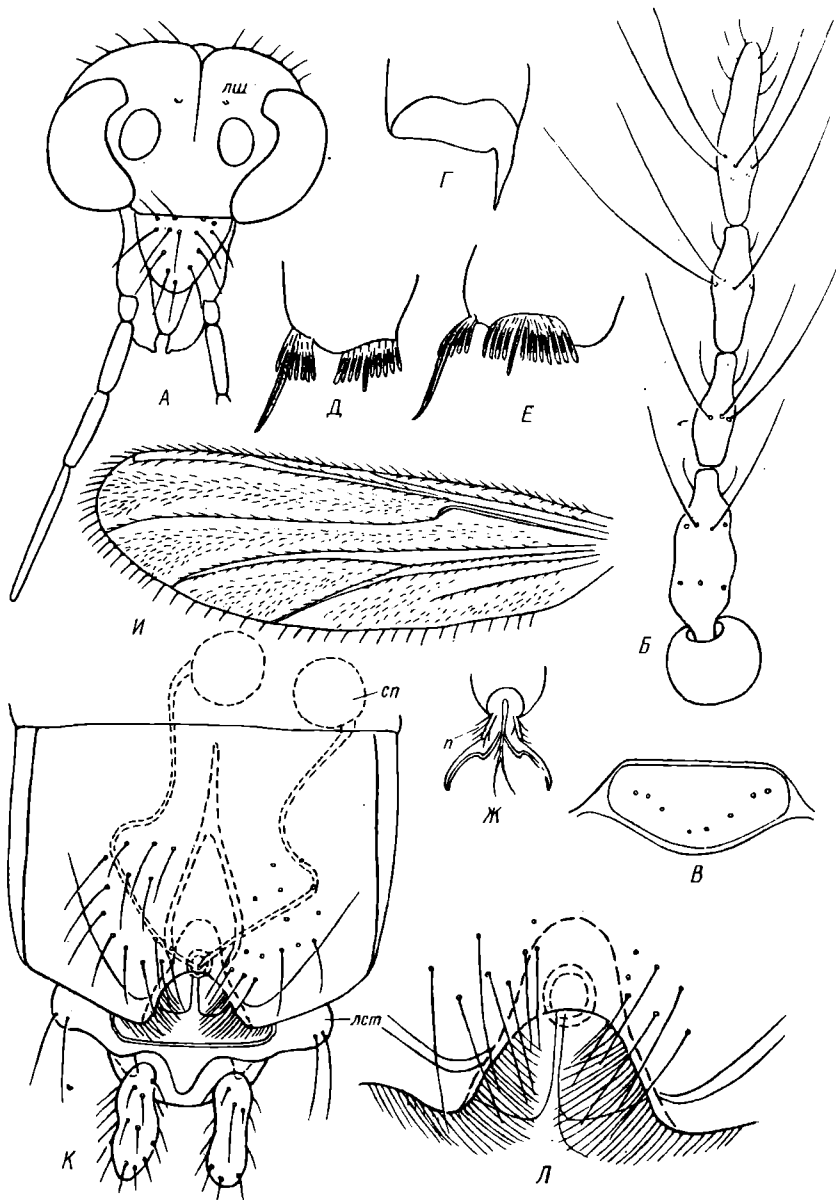


Рис. 10. *Tanytarsus verralli*.

А — голова спереди, Б — антенна, В — щиток, Г — вершина передней голени, Д, Е — то же средней и задней, Ж — вершина лапки, И — крыло, К — конец брюшка снизу, Л — деталь 8-го стернита; лст — латеростернит, лш — лобные щитфы, п — пульвиллы, сп — сперматеки.

стерниты выпуклые, с 5-6 щетинками. Постгенитальная пластинка довольно крупная, покрыта нежными светлыми волосками. Церки небольшие.

Tanytarsus verralli Goetghebuer, 1928 (рис. 10).

Длина тела 3 мм, длина крыла 2.1 мм. Зеленая. Лобные щитфы едва различимы. 2-й и последний членики антенны примерно равной длины, 3-й и 4-й одинаковой формы и размера.

Хетом среднеспинки: дорсомедиальных щетинок 15, дорсолатеральных - 14, преалярных - 1. Щиток с 8 щетинками. Жужжальце светлое.

Брюшко одноцветное, зеленое. 8-й стернит с 2 небольшими буграми, на которых разбросанно расположены многочисленные щетинки. По заднему и боковому краям бугров проходит светлая склеротизованная полоса. Лопасты в срединном вырезе очень нежные, снаружи покрыты тонкими щеточками. Сперматеки шаровидные. Латеро-стерниты с 2 щетинками. Церки небольшие, светлые.

Л и т е р а т у р а

- 1 Родова Р.А. Самки хирономид. II. *Corynocera ambigua* Zett. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1967, № 1, с. 44-47.
- 2 Родова Р.А. Самки хирономид (Diptera, Chironomidae). V. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 6, с. 40-44.
3. Родова Р.А. Самки хирономид (Diptera, Chironomidae). XVIII. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1978, № 38, с. 43-45.
4. Родова Р.А. Самки хирономид (Diptera, Chironomidae). - XIX. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1978, № 40, с. 41-43.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ СТРОЕНИЯ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ ЛИЧИНОК ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ ХИРОНОМИД (DIPTERA, CHIRONOMIDAE)

На современном уровне развития систематики анатомические признаки наряду с морфологическими широко используются для уточнения статуса и таксономических связей различных групп животных. У личинок хирономид наиболее хорошим анатомическим признаком считается строение слюнных желез, достаточно разнообразное в пределах этого семейства, что неоднократно отмечалось в литературе. А.С. Константинов [1-3], Робак [11] и Тавкар [12] специально занимались сравнительным исследованием морфологии слюнных желез личинок хирономид. Наибольшее количество видов изучил А.С. Константинов – около 30, Тавкар – 11 видов и почти столько же Робак. Изученные ими виды относятся к 3 подсемействам: *Tanyrodinae*, *Orthocladiinae*, *Chironominae*.

А.С. Константинов и Тавкар изучали морфологию всей железы, Робак ограничился только конфигурацией секрета. Дело в том, что на тотальных препаратах личинок, заделанных в жидкость Фора-Берлеза или в какую-либо другую просветляющую жидкость, клетки слюнной железы, как и все мягкие ткани, растворяются и остается видимым лишь секрет, заполняющий ее. Как показали наши многолетние наблюдения, количество секрета в железе изменяется, следовательно, изменяется и конфигурация его. Она будет неодинакова в разное время и в разных экологических условиях даже у одного и того же вида. Поэтому использовать этот признак в целях систематики нельзя.

Тавкар по форме слюнной железы разделил личинок на 2 экологические группы: строящие домики и ловчие сети и свободно живущие. Наши наблюдения это не подтвердили.

Форма слюнной железы в большей степени связана с систематическим положением вида, чем с его экологией.

В предлагаемой работе предпринимается попытка оценить степень возможности использования в систематике хирономид строения слюнной железы личинок. Выводы делаются на основании нового и ранее опубликованного материала [4-6, 10].

Методика исследования слюнных желез осталась прежней. Всего было изучено 86 видов хирономид, относящихся к 4 подсемействам: Podonominae, Tanypodinae, Orthoclaadiinae, Chironominae. При определении личинок использованы наряду со старыми [8] и новые сводки [7, 9].

Слюнные железы личинок хирономид бывают 2 типов [4, 5, 12]. Это округлые мешочки или пластинки. Стенки первых выстланы однослойным эпителием с плотно прилегающими друг к другу клетками. Секреторные клетки в железах-пластинках располагаются лишь бордюром по краю железы и окружают полость с секретом. Расположены железы, как правило, в полости грудных сегментов симметрично по сторонам пищевода или асимметрично одна железа впереди другой над пищеводом. По строению и положению желез хорошо распознаются подсемейства.

Подсем. Podonominae

Подономины распространены преимущественно в южном полушарии, у нас встречаются лишь на крайнем севере и редко в горных ручьях. Поэтому они изучены очень слабо, лишь на примере одного вида — *Podonomus* sp. Материал был фиксированный, строение и расположение желез реконструированы по срезам, окрашенным азановым методом по Гайденгайну. Железы подономин расположены по сторонам пищевода симметрично и имеют форму удлинённых мешочков. Полость железы сравнительно мала, окружена только 3 клетками, хорошо различимыми на поперечном срезе.

Подсем. Tanypodinae

Слюнные железы таниподин лежат строго симметрично по сторонам пищевода в первом грудном сегменте, за исключением *Clinotanypus*, железы которого сильно вытянуты и занимают полость до III сегмента. У всех исследованных таниподин железы округлой формы, выстланы однослойным эпителием. Строение желез у них очень однообразно и не может быть использовано для различия таксонов, стоящих рангом ниже подсемейства.

Подсем. Orthoclaadiinae

Слюнные железы ортокладиин расположены асимметрично над пищеводом. Левая железа лежит впереди правой, как правило, во II и III сегментах груди (за исключением *Protanypus morio*). Железы представляют собой мешочки, выстланные однослойным эпителием. Величина и форма варьируют. Однако четко распознаются 3 группы желез: округлые без лопастей (рис. 1), с небольшими

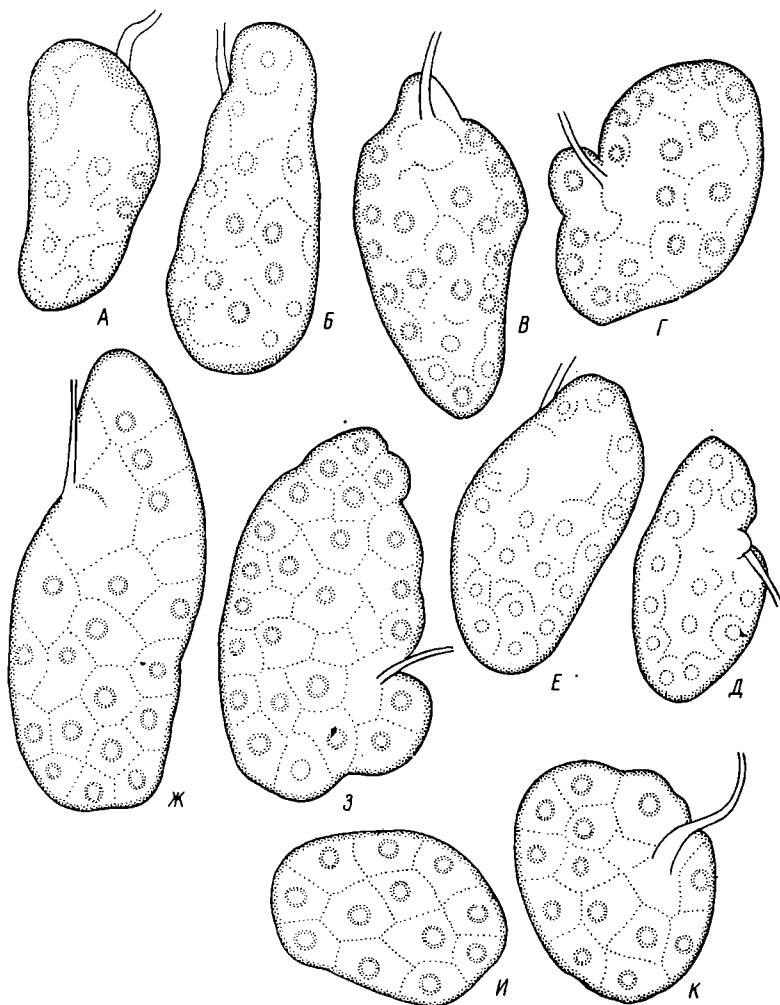


Рис. 1. Слюнные железы личинок Orthoclaadiinae.

А - левая железа *Potthastia longimana*, Б - то же правая, В - левая железа *Orthocladus consorbrinus*, Г - то же правая, Д - левая железа *Limnophyes hydrophilus*, Е - то же правая, Ж - левая железа *Parakiefferiella coronata*, З - то же правая, И - левая железа *Thienemanniella flaviforceps*, К - то же правая.

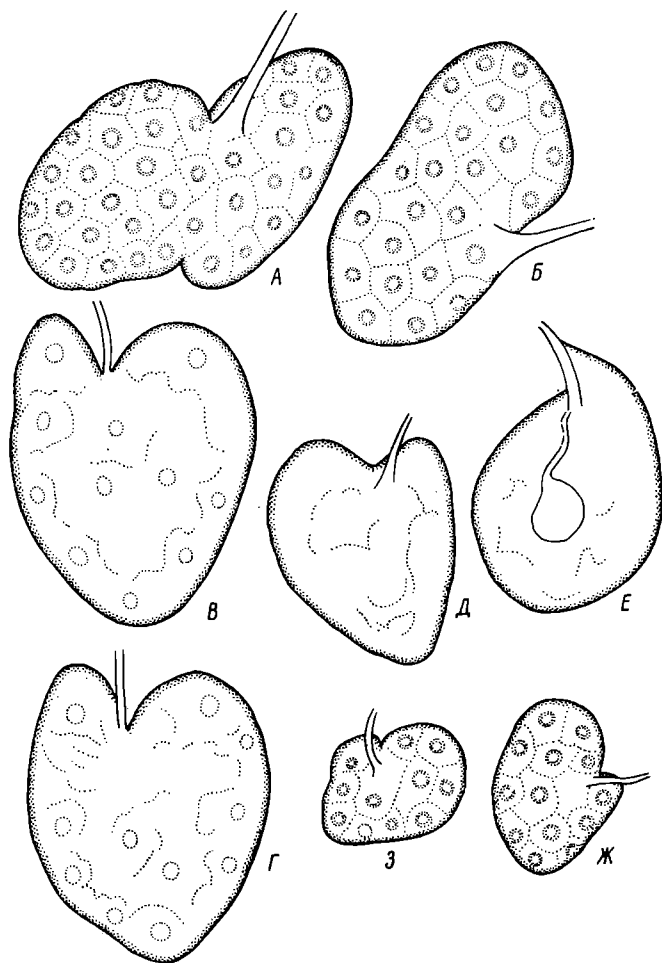


Рис. 2. Слюнные железы личинок Orthoclaadiinae.

А - левая железа *Odontomesa fulva*, Б - то же правая, В - левая железа *Psectrocladius simulans*, Г - то же правая, Д - левая железа *Corynoneura* sp., Е - то же правая, Ж - левая железа *Trissocladius megastylus*, З - то же правая.

лопастями на переднем крае (рис. 2), с хорошо развитыми лопастями как на переднем, так и на заднем краях (рис. 3).

Изучение связи между формой железы и систематическим положением вида соответственно системе Orthoclaadiinae, предложенной Брундином [10], показало, что в трибах Orthoclaadini и Metriocnemini, наиболее полно нами изученных, встречаются

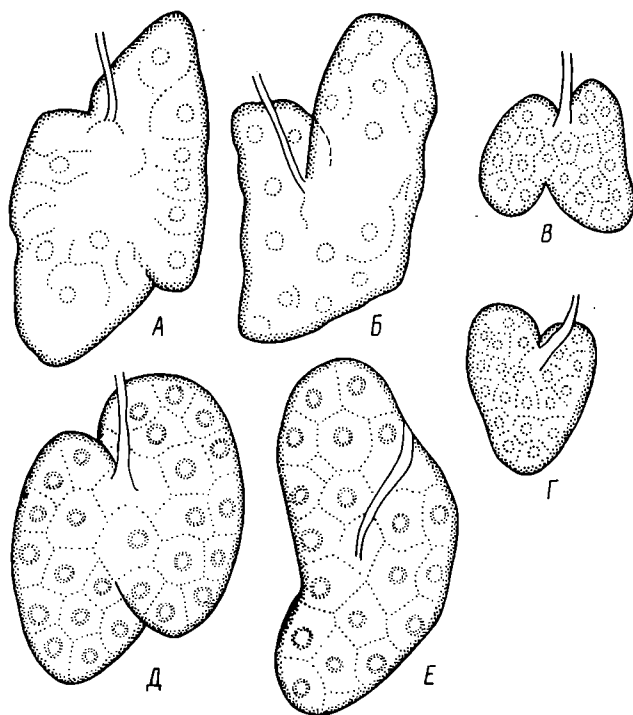


Рис. 3. Слонные железы личинок Orthocladiinae.

А - левая железа *Diploccladius cultriger*, Б - то же правая, В - левая железа *Gymnometriocnemus terrestris*, Г - то же правая, Д - левая железа *Eukiefferiella longipes*, Е - то же правая.

железы всех 3 групп (см. стр. 261). Эти трибы по строению слонных желез не различаются.

К трибе *Protanypini* относится один род. Нами изучен *Protanypus morio* (Zett.). Строение и расположение желез этого вида выпадают из общего плана их строения у ортокладиин. У личинок *Pr. morio* железы расположены в полости II-IV сегментов симметрично по сторонам пищевода и имеют вид сильно вытянутых тонких трубочек. Такое расположение желез характерно для таниподин, а среди ортокладиин отмечено только у *Pr. morio*, вида примитивного, имеющего много плезиоморфных признаков и наиболее близкого к таниподинам.

В трибе *Diamesini* изучена *Pothastia longimana* K. По строению слонных желез этот вид не отличается от представителей *Orthocladiini*.

PROTANYPINI

Protanypus morio (Zett.)

DIAMESINI

Potthastia longimana (K.)

ORTHOCLADIINI

Orthocladus consobrinus Holm.

O. frigidus (K.)

O. saxicola (K.)

Prodiamesa olivacea Mg.

Odontomesa fulva (K.)

Psectrocladius ex gr. *psilopterus* (K.)

Ps. simulans Johan.

Microcricotopus bicolor (Zett.)

Trissocladus megastylus Shilova

Eukiefferiella longipes Tshern.

Diplocladius cultriger K.

Brillia modesta (Mg.)

B. pallida Spärk

Cricotopus bicinctus (Mg.)

C. silvestris (Fabr.)

Acricotopus lucidus (Staeg.)

METRIOCNEMINI

Limnophyes hydrophilus G.

L. prolongatus (K.)

L. pusillus Eaton

Parakiefferiella coronata (Edw.)

Thienemanniella flaviforceps K.

Corynoneura sp.

Gymnometriocnemus terrestris G.

Smittia aquatilis (G.)

Pseudosmittia hamata Str.

1.
Железы без
лопастей

2.
Небольшие
лопасти на
переднем
крае железы

3.
Железы с
лопастями
как на перед-
нем, так и на
заднем краях

Таким образом, у ортокладиин возможности использовать строение слюнных желез как диагностический признак весьма ограничены. Четких различий триб по морфологии желез найти не удалось, но вариации в строении желез имеют место и дают возможность в некоторых случаях различать роды.

Подсем. Chironominae

В подсемействе нет единого типа строения слюнных желез. Различия в их строении между трибами настолько велики, что нельзя дать общую характеристику для подсемейства, так как и расположение и форма желез специфичны для каждой трибы.

Триба Tanytarsini

Железы личинок танитарзин находятся во II и III сегментах груди. Основная масса железы лежит над пищеводом. Железы представляют собой неправильной формы мешочки, стенки которых образованы секреторными клетками, расположенными весьма беспорядочно. По сложности строения слюнные железы личинок можно разделить на 2 группы: сравнительно небольшие, сердцевидной формы (*Stempellina*, *Stempellinella*, *Corynocera*); неправильной формы, с большими лопастями, направленными как вперед, так и назад (*Micropsectra*, *Paratanytarsus*, *Cladotanytarsus*, *Tanytarsus*).

Наиболее массивные, с несколькими хорошо развитыми лопастями, железы у *Micropsectra*, а у *Paratanytarsus* они более простого очертания, лопасти меньше и короче. У *Cladotanytarsus* в железе у основания протока расположена группа плотных крупных гранул. У *Tanytarsus* на правой железе характерная небольшая лопасть, расположенная несколько сбоку, а у некоторых видов (*T. lestagei* G.) у основания протока находится еще и бугор ячеистой структуры, отличающийся от структуры всей железы; у *T. holochloris* Edw. он меньше, а у *T. lobatifrons* K. и *T. excavatus* Edw. совсем отсутствует. *Cladotanytarsus* и *Tanytarsus* различаются по строению слюнной железы, и их морфология может использоваться при диагностике родов.

Триба Chironomini

Как правило, железы находятся в сегментах груди над пищеводом и по его сторонам, левая железа лежит несколько впереди правой. Железы представляют собой пластинки, секреторные клетки в которых расположены бордюром по краю железы, а в середине имеется полость с секретом (кроме *Stenochironomus gibbus* Fabr.).

Величина и форма желез личинок трибы Chironomini варьируют в наибольшей степени. Число клеток в железе бывает от 12 до 50. Наблюдается диморфизм клеток, составляющих железу. Расположение и число лопастей в железах также варьируют. В основу классифика-

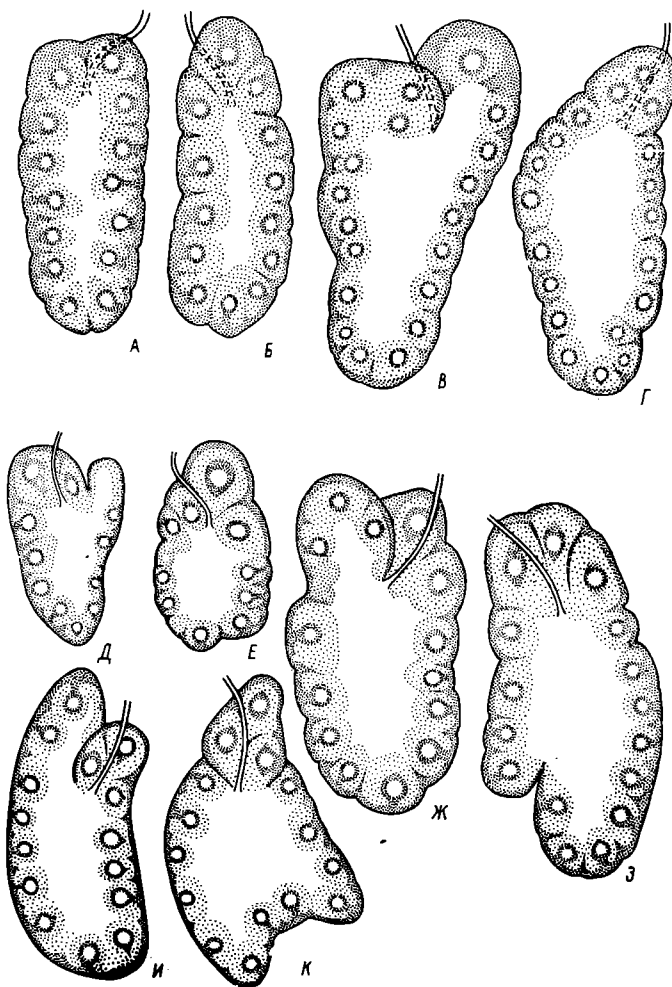


Рис. 4. Слюнные железы личинок Chironomini.

А - левая железа *Paracladopelma camptolabis*, Б - то же правая, В - левая железа *Polypedilum bicrenatum*, Г - то же правая, Д - левая железа *Polypedilum scalaenum*, Е - то же правая, Ж - левая железа *Pentapedilum sordens*, З - то же правая, И - левая железа *Endochironomus donatorius*, К - то же правая.

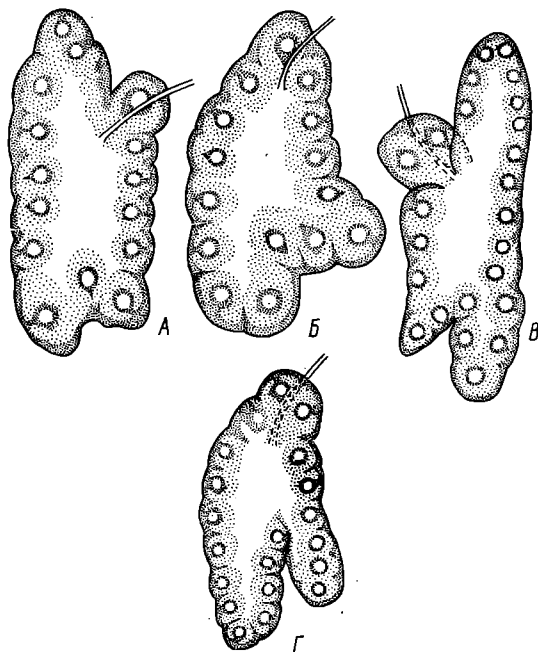


Рис. 5. Слюнные железы личинок Chironomini.

А - левая железа *Limnochironomus tritomus*, Б - то же правая, В - левая железа *L. pulpus*, Г - то же правая.

ции положено расположение лопасти в правой и левой железах. По этому принципу различается 6 групп желез: 1) овальные без лопасти (*Paracladopelma camptolabis* K. - рис. 4, А, Б); 2) левая железа с лопастью на переднем крае, правая без лопасти [*Polypedilum bicrenatum* K., *Paratendipes albimanus* (Mg.), *Stictochironomus crassiforceps* (K.), *Parachironomus kuzini* Shilova, *Leptochironomus tener* (K.), *Cryptocladopelma viridula* (Fabr.) - рис. 4, В, Г]; 3) левая железа с лопастью на переднем крае, правая - на заднем [*Polypedilum scalaenum* Schr., *P. nubeculosum* (Mg.), *Endochironomus donatorius* Shilova, *End. impar.* (Walk.), *End. dispar* (Mg.), *End. tendens* Fabr., *Pentapedilum sordens* (v.d.Wulp), *Parachironomus arcuatus* G., *Glyptotendipes varipes* G. - рис. 4, Д, Е, И, К]; 4) левая железа с лопастью на переднем и заднем краях, правая - только на заднем [*Limnochironomus nervosus* (Staeg.), *L. pulsus* (Walk.), *L. tritomus* K. - рис. 5]; 5) левая и правая железы с лопастью как на переднем, так и на заднем краях [*Chironomus anthracinus* Zett., *Ch.*

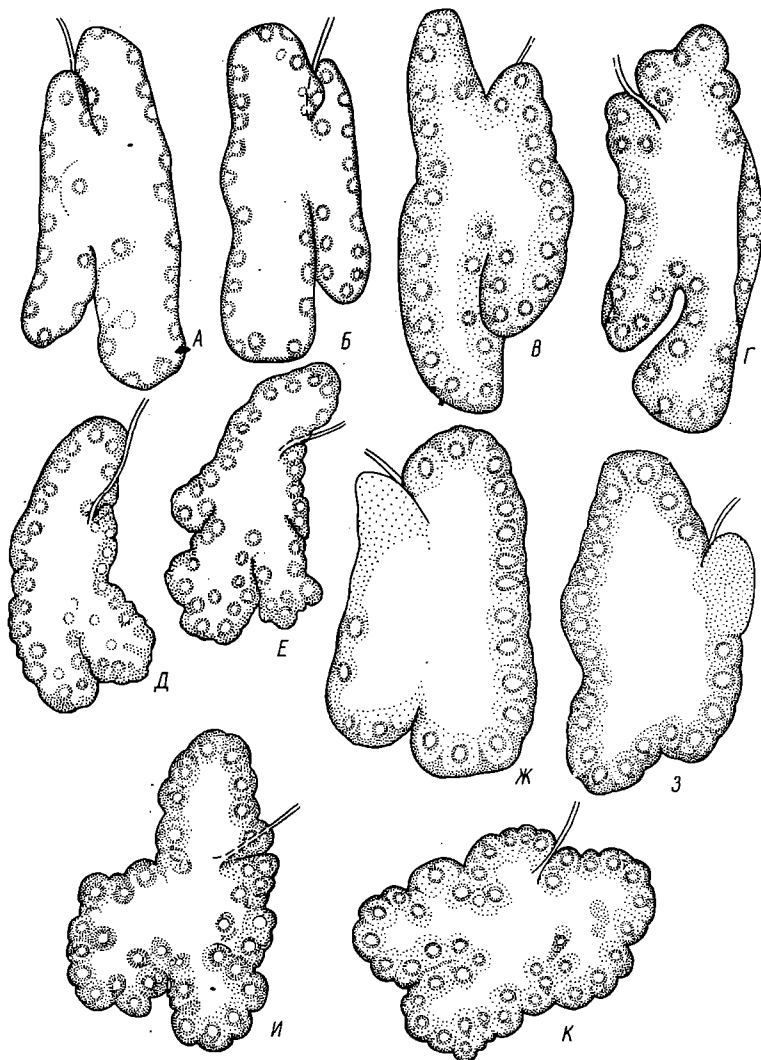


Рис. 6. Слюнные железы личинок Chironomini.

А - левая железа *Chironomus anthracinus* , Б - то же правая, В - левая железа *Ch. salinarius* , Г - то же правая, Д - левая железа *Ch. pilicornis* , Е - то же правая, Ж - левая железа *Einfeldia pagana* , З - то же правая, И - левая железа *Camptochironomus tentans* , К - то же правая.

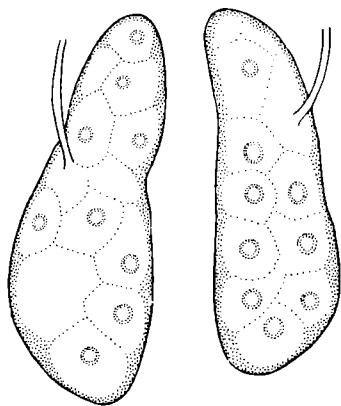


Рис. 7. Слюнные железы *Stenochironomus gibbus*.

pilicornis Fabr., *Ch. plumosus* L., *Ch. salinarius* K., *Camptochironomus tentans* Fabr., *Einfeldia pagana* (Mg.), *Endochironomus albipennis* (Mg.), *Glyptotendipes glaucus* (Mg.), *Lipiniella arenicola* Shilova - рис. 6]; 6) железы сильно удлинённые, с ярко выраженным диморфизмом клеток (виды *Cryptochironomus*, *Demeijerea rufipes* L.).

Из общего плана строения хирономин выпадают железы личинок *Stenochironomus gibbus* Fabr. (рис. 7). Железы имеют форму яйцевидных мешочков, стенки которых образованы крупными эпителиальными клетками, плотно прилегающими друг к другу. Правая и левая железы одинакового размера и формы, расположены симметрично по сторонам пищевода. По форме и строению железы личинок *St. gibbus* Fabr. близок к *Orthoclaadiinae* (*Limnophies*), а по расположению (строго симметрично по сторонам пищевода) к *Tanypodinae*.

У личинок трибы *Chironomini* слюнные железы наиболее разнообразны по форме, размеру и количеству клеток, слагающих железу, использовать их строение в систематике более перспективно.

Таким образом, у *Podonominae*, *Tanypodinae*, *Protanypus morio* (*Orthoclaadiinae*) и *Stenochironomus gibbus* (*Chironomini*) слюнные железы расположены по сторонам пищевода симметрично. При этом симметрично расположенные железы, как правило, наиболее просто устроены, они округлые или в виде вытянутых мешочков.

Расположение желез, асимметричное над пищеводом, встречается у *Orthoclaadiinae* и *Tanytarsini*. В этих группах железы более сложные, с лопастью, которые увеличивают объем железы и дают более экономичное расположение ее в полости тела.

Расположение желез, асимметричное по сторонам пищевода и несколько над ним, встречается у *Chironomini*. Железы у них еще более сложные, характерного только для них строения. Секреторные клетки, расположенные бордюром по краю железы, дают возможность растягиваться и увеличивать объем по мере наполнения полости секретом (рис. 8).

Как видно из приведенного материала, каждое подсемейство хорошо различается по строению желез, и в каждом из них возможно использовать строение железы для опознавания более мелких так-

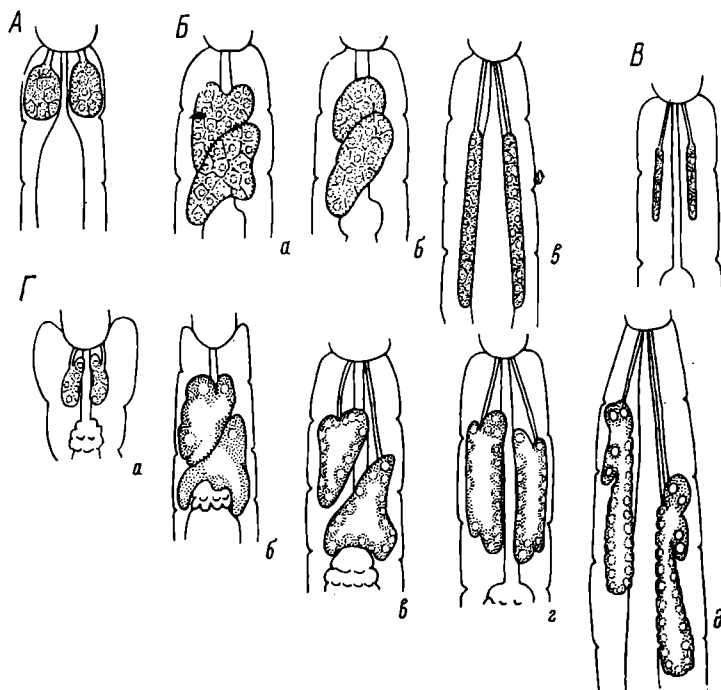


Рис. 8. Схемы расположения в полости тела слюнных желез личинок Chironomidae.

А - Tanypodinae, Б - Orthoclaadiinae (а - *Prodiamesa olivacea*, б - *Cricotopus silvestris*, в - *Protanypus morio*), В - Podonominae, Г - Chironominae (а - *Stenochironomus gibbus*, б - Tanytarsini, в - *Parachironomus*, г - *Chironomus*, д - *Cryptochironomus*).

сонов неоднородны. Самое простое и однотипное строение желез у Tanypodinae, у Orthoclaadiinae оно несколько разнообразнее, наибольший полиморфизм наблюдается в подсем. Chironominae. При построении системы семейства, решения спорного вопроса о статусе вида или рода, целесообразности выделения нового рода следует учитывать строение слюнной железы. Однако оно, как правило, не годится для идентификации видов. Последний вывод не соответствует ранее высказанному авторитетными специалистами [1, 2].

1. К о н с т а н т и н о в А.С. Особенности строения слонных желез и их хромосом как видовые признаки хирономид. - В кн.: Вопр. гидробиол., М., 1965, с. 220-221.
2. К о н с т а н т и н о в А.С. Особенности строения слонных желез и их хромосом как видовые признаки хирономид. - В кн.: Фауна Волгоградского водохранилища и влияние на нее загрязнения. Саратов, 1967, с. 65-70.
3. К о н с т а н т и н о в А.С. О строении слонных желез личинок хирономид подсемейства Chironominae. - В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969, с. 41-56.
4. К у р а ж с к о в с к а я Т.Н. Строение кишечника и слонных желез личинок Chironomidae (Diptera). - В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, с. 286-296.
5. К у р а ж с к о в с к а я Т.Н. Строение слонных желез личинок хирономид. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1968, с. 185-195.
6. К у р а ж с к о в с к а я Т.Н. Строение кишечника и слонных желез личинок Tanytarsini (Diptera, Chironomidae). - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с. 195-201.
7. П а н к р а т о в а В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae - Tendipedidae). Л., 1970, № 102. 343 с.
8. Ч е р н о в с к и й А.А. Определитель личинок комаров сем. Tendipedidae. - Определ. по фауне СССР, Л., 1949, № 31. 186 с.
9. Ш и л о в а А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 252 с.
10. B r u n d i n L. Zur systematik der Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae). - Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, 1956, 37. 185 S.
11. R o b a c k S.S. The catherwood foundation Peruvian - Amazon expedition. XII - Diptera, with some observations on the salivary glands of the Tendipedidae. - Monogr. Acad. Natural Sci. Philadelphia, 1966, N. 14, p. 305-375.
12. T a v c a r V. Grada žljezda slinovnica i gorostasnih kromosoma nekih ličinaka hironomida, njezin odnos prema načinu života i važnost za determinaciju vrsta. - Biol. glasnik. Hrvatsko prirodosl. društvo, 1966 (1967), T. 19, N 1-2, S. 11-17.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ХИРОНОМИД ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Первые подробные сведения о сезонной динамике численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища имеются в работах Ф.Д. Мордухай-Болтовского с соавторами [1] и А.И. Шиловой [4]. В результате регулярного количественного учета личинок хирономид этой зоны с 1970 по 1972 г. [2, 3] уточнен видовой состав хирономид (54 вида), дана сезонная динамика численности и биомассы. Показано, что биомасса хирономид и их роль в биоценозе прибрежья в этот период были примерно те же, что и в конце 50-х годов. Эти данные необходимы для оценки кормовой базы рыб, поэтому целесообразность продолжения подобных исследований вполне оправдана. Важны они также потому, что 2 предшествующих года уровень воды был необычно низким. В 1972 г. лишь самая глубоководная ст. 4 была залита водой с 20 мая по 10 июля. В 1973 г. уровень воды был чуть выше. Однако зона с глубинами до 1,5 м (при проектной отметке) была обнажена весь год. В связи с этим большая часть прибрежья в 1972-1973 гг. „лежала“. Прибрежная зона покрылась луговой растительностью, заросла ивняком и использовалась для выпаса скота.

Изучение сезонной динамики численности, биомассы, видового состава хирономид и их роли в биоценозах прибрежья после его двухлетнего осушения дало возможность проследить динамику заселения этой зоны хирономидами и другими гидробионтами.

Наблюдения проведены в 1974-1976 гг. на 4 постоянных станциях, расположенных в защищенном островами прибрежье на разрезе Борок-о. Хохотка по правую сторону судоходного канала.

Ст. 1 – недалеко от уреза воды у березняка. Глубина до 0,8 м. С июня полностью зарастала высшей водной растительностью, доминировали жерушник, стрелолист, частуха, гречиха, рдест, сусак. Грунт – задернованная песчаная почва.

Т а б л и ц а 1

Видовой состав хиროномид

Вид	Встречаемость, %											
	ст. 1			ст. 2			ст. 3			ст. 4		
	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.	1974 г.	1975 г.	1976 г.
<i>Camptochironomus pallidivittatus</i> Mall.	5	18	7	10	14	-	11	-	-	-	-	-
<i>C. tentans</i> Fabr.	72	9	30	63	41	22	5	4	28	-	-	-
<i>Chironomus cingulatus</i> (Mg.)	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. dorsalis</i> (Mg.)	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. plumosus</i> L.	72	-	-	84	32	11	72	43	61	83	77	77
<i>Ch. thummi</i> Piger	66	64	77	68	32	33	38	9	33	44	18	17
<i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> K.	11	18	-	32	50	-	66	56	38	66	86	77
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (F.)	5	-	-	-	4	-	-	-	-	5	-	-
<i>Einfeldia carbonaria</i> (Mg.)	-	-	-	-	4	-	28	65	-	66	91	66
<i>Endochironomus albipennis</i> (Mg.)	5	-	15	21	23	11	77	35	38	22	14	11
<i>End. impar</i> (Walk.)	5	-	7	-	23	11	5	17	22	5	-	5
<i>End. tendens</i> Fabr.	-	8	-	10	18	-	-	4	-	-	-	-
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Mg.)	61	9	7	28	41	-	50	35	11	11	4	-
<i>Glypt. gripekoveni</i> K.	-	-	-	-	18	11	-	9	5	-	4	-
<i>Glypt. polytomus</i> K.	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Mall.)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	11
<i>Limnochironomus nervosus</i> (Staeg.)	-	-	-	-	-	6	5	4	5	-	-	-
<i>Leptochironomus tener</i> K.	-	18	-	-	4	-	-	9	-	11	50	5
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	-	-	-	10	18	11	-	-	5	-	4	-
<i>Parachironomus arcuatus</i> G.	5	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-

<i>Parachironomus pararostratus</i> Har.	11	-	23	32	4	16	22	9	44	11	14	-
<i>P. vitiosus</i> G.	11	-	-	-	9	-	11	-	5	5	-	-
<i>Pentapedilum exsectum</i> K.	-	-	-	-	4	-	-	4	22	5	45	61
<i>Polypedilum bicrenatum</i> K.	-	-	7	5	4	-	44	40	66	72	91	94
<i>P. nubeculosum</i> (Mg.)	28	-	-	21	14	11	50	40	11	50	45	22
<i>Stictochironomus crassifor-</i> <i>ceps</i> K.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	4	-
<i>Cladotanytarsus ex gr. man-</i> <i>cus</i> (Walk.) Edw.	-	9	-	-	-	5	66	52	17	39	73	88
<i>Paratanytarsus</i> sp.	50	36	61	26	36	61	55	30	61	55	22	50
<i>Tanytarsus</i> sp.	55	45	54	53	18	28	55	22	33	55	32	28
<i>Corynoneura celeripes</i> Winn.	-	-	-	-	-	-	-	-	11	-	-	-
<i>C. scutellata</i> Winn.	-	9	-	-	4	5	-	-	5	-	-	-
<i>Cricotopus biformis</i> Edw.	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
<i>C. gracilis</i> K.	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. sylvestris</i> (Fabr.)	50	36	85	53	27	55	44	40	72	5	16	17
<i>Gymnometriocnemus subnudus</i> (Edw.)	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
<i>Limnophyes pusillus</i> Fat.	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Orthocladus consobrinus</i> Holmgr.	-	-	7	-	4	11	-	17	50	-	-	11
<i>Orth. saxicola</i> K.	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	5
<i>Orthocladus</i> sp.	5	27	-	5	14	5	-	13	5	-	9	5
<i>Pothastia campestris</i> Edw.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	5
<i>Psectrocladius obivius</i> v. d. Wulp.	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ps. sordidellus</i> (Zett.)	5	-	-	10	-	-	5	-	-	-	-	-
<i>Ps. ex gr. psilopterus</i> K.	55	18	46	53	14	72	44	35	72	5	64	50
<i>Pseudosmittia</i> sp.	5	-	-	-	18	5	-	26	11	-	9	-
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L.)	50	-	54	21	36	61	33	30	33	5	9	5
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries)	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Psectrotanytus</i> sp.	16	-	-	5	-	5	-	-	-	-	-	-
<i>P. varius</i> (Fabr.)	-	-	-	-	4	-	-	4	-	-	-	-
<i>Clinotanytus nervosus</i> (Mg.)	-	-	-	-	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Procladius choreus</i> Mg.	16	36	7	32	45	-	60	52	38	83	50	61

Ст. 2 – выбрана рядом с кустами ивняка. Глубина до 1,37 м. Растительный покров и грунт такие же, как на предыдущей станции.

Ст. 3 – среди островков растительности из хвоща и рдеста. Глубина до 1,8 м. Грунт – песок с наилком.

Ст. 4 – в бывшем русле Красного ручья на глубине до 2,8 м. Растительность отсутствовала. Грунт – серый ил.

В 1974 и 1976 гг. уровень воды почти доходил до проектной отметки (101,7 м), а в 1975 г. был ниже (100,6 м). Соответственно в 1975 г. ст. 1 обнажилась в июне, ст. 2, 3 с августа, на ст. 4 с сентября не было воды, но грунт был влажным, донные животные сохранились в нем живыми в небольшом количестве до октября, о чем свидетельствует ничтожно малая биомасса всего бентоса, особенно хирономид (табл. 1). Следует отметить также, что в мае, июне 1974–1975 гг. температура воздуха, количество солнечных безветренных дней были обычными для этого периода, так что вылет и роение хирономид 1-й генерации прошли при благоприятных условиях в обычные для них сроки [6, 7]. В 1976 г. почти до конца июня температура воздуха была ниже обычной, стояла ветреная дождливая погода. Первое массовое роение хирономид (*Chironomus thummi*) наблюдалось лишь в июле.

Материал собирался еженедельно штанговым дночерпателем конструкции Кожевникова с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$ (2 подъема). Пробы промывались через сито с шелковым газом № 21. Из промытых проб отбирали живых хирономид, олигохет, моллюсков и фиксировали их 4%-м раствором формалина. Всего за 3 года собрано и обработано 218 проб – 63, 78, 77 проб соответственно.

Биомасса рассчитывалась по сырому весу после фиксации формалином. Кроме хирономид учитывали олигохет, моллюсков и личинок других водных насекомых.

За три года наблюдений на всех станциях было найдено 50 видов (табл. 2). Наибольшее количество видов отмечено на ст. 2 – 39, ст. 3 – 36, ст. 1 – 33, ст. 4 – 30 видов. К массовым относятся *Chironomus thummi*, *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus silvestris*, *Procladius choreus*, *Cryptochironomus ex gr. defecatus*, *Psectrocladius ex gr. psilopterus*, *Tanytarsus*, *Paratanytarsus*. Они встречены на всех станциях во все годы наблюдений [5].

Chironomus plumosus и виды *Camptochironomus* также были массовыми, на их долю приходилась большая часть биомассы хирономид, однако распределялись они неповсеместно, что обуславливалось глубиной, на которой была расположена станция. Так, *Ch. plumosus* на ст. 1 в небольшом количестве ($0,5 \text{ г/м}^2$) встречался лишь в 1974 г., когда уровень воды был наибольшим, на ст. 4, самой глубоководной, мотыль все-

Т а б л и ц а 2

Сезонная динамика биомассы бентоса

Ст.	Месяц	Глубина, см	Температура, °C	Биомасса, г/м ²		Глубина, см	Температура, °C	Биомасса, г/м ²		Глубина, см	Температура, °C	Биомасса, г/м ²	
				общая	хириноид			общая	хириноид			общая	хириноид
1974 г.													
Ст. 1	У	30	12	0	0	2.5 вг	-	6.52	0.6	-	-	-	-
	У I	76	19	2.48	1.68	-	-	2.05	0.1	68	15	9.8	1.17
	У II	50	20.1	26.35	25.80	-	-	0	0	79	17.5	11.4	0.48
	У III	21	15.9	39.3	37.2	-	-	-	-	45.5	15	14.7	0.44
	IX	-	-	17.13	15.29	-	-	-	-	25	10	10.4	2.04
Ст. 2	Х	-	-	0.38	0.12	-	-	-	-	-	-	-	-
	У	40	12	0	0	88	17.1	6.17	3.57	70	13	1.53	0.020
	У I	160	18	3.62	3.62	50	16.6	19.61	15.57	116	14.5	5.5	1.31
	У II	137	20.4	5.87	5.45	12	20	5.33	2.49	132	16.9	7.23	0.49
	У III	108	17.3	33.4	33.36	вг	-	2.21	0	99	15	8.43	0.91
Ст. 3	IX	59	11.6	48.99	48.19	вг	-	4.34	0	57	8.5	2.91	0.7
	Х	10	-	39.50	39.36	вг	-	1.17	0.05	вг	-	3.4	0.2
	У	120	11	0.08	0.08	112	17	2.11	1.77	107	15	1.75	0.05
	У I	180	16.5	2.78	2.13	72	16.5	5.19	4.47	174	14.8	2.97	1.76
	У II	162	20.6	10.82	9.88	25	20.2	5.28	3.32	170	17.4	9.80	4.56
Ст. 4	У III	130	17.9	3.96	2.79	вг	-	0.02	0.02	125	18.1	25.78	24.74
	IX	71	13	3.49	3.37	вг	-	2.63	0.34	90	9.8	17.58	14.76
	Х	-	-	-	-	вг	-	2.59	0.3	-	-	-	-
	У	150	-	3.48	3.48	142	16	1.75	1.64	105	13.7	0.81	0.79
	У I	256	17	2.12	1.98	66	16	3.34	3.29	215	15	1.89	1.84
Ст. 4	У II	222	20.5	6.99	6.20	58	19	7.23	6.98	240	17.4	10.64	10.63
	У III	180	17.9	7.97	7.47	12	16.5	18.82	17.81	180	16.2	17.20	16.28
	IX	121	14	22.14	22.04	вг	-	0.67	0.45	135	14	17.36	16.79
	Х	-	-	-	-	вг	-	0.3	0.24	-	-	-	-

Примечание. 0 - в пробе ничего не обнаружено, прочерк - нет данных, вг - влажный грунт.

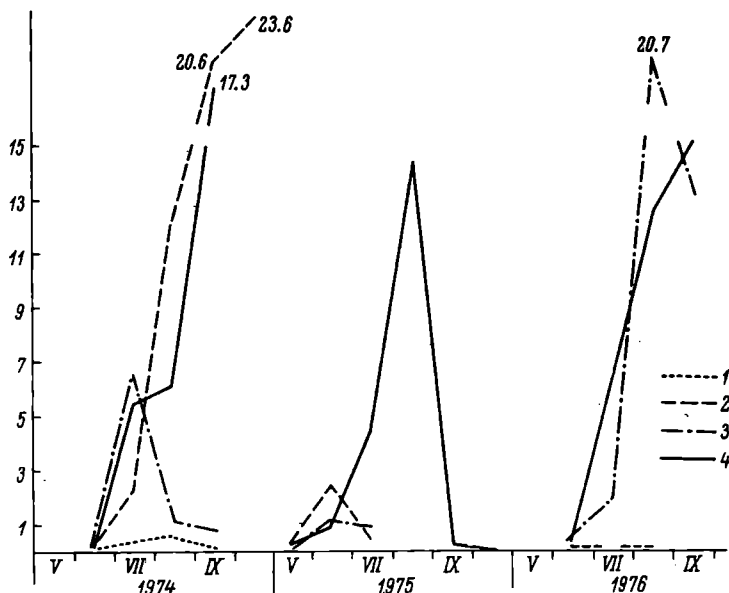


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы *Chironomus plumosus* в 1974-1976 гг.

1-4 - номера станций. По оси ординат - биомасса, г/м²; по оси абсцисс - месяцы, годы.

гда преобладал среди хирономид, на его долю приходилось более 80% биомассы (рис. 1).

Camptochironomus tentans и *Campt. pallidivittatus* не обнаружены на ст. 4, иногда в небольшом количестве встречались на ст. 3 и были массовыми на ст. 1, 2. *Polypedilum bicrenatum*, *P. nubeculosum*, *Cladotanytarsus* и *Einfeldia carbonaria* преобладали на ст. 3, 4. Остальные виды отмечались реже и в небольшом количестве.

Как и в предыдущие годы, наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в июле-августе, наименьшее - в мае-июне и в сентябре.

Численность и биомасса хирономид сильно колебались в течение сезона и в различные годы.

В 1974 г. биомасса хирономид была наибольшей на ст. 1, 2, т.е. именно в зоне, подвергавшейся ранее длительному обсыханию (рис. 2). При этом максимальные численность (5805 экз./м²) и биомасса (37.5 г/м²) на ст. 1 наблюдались в августе, на ст. 2 численность (5020 экз./м²) - в конце августа, а биомасса (49 г/м²) в сентябре. Этот максимум обеспечили *Camptochironomus tentans*, *Chironomus thummi* и в меньшей степени

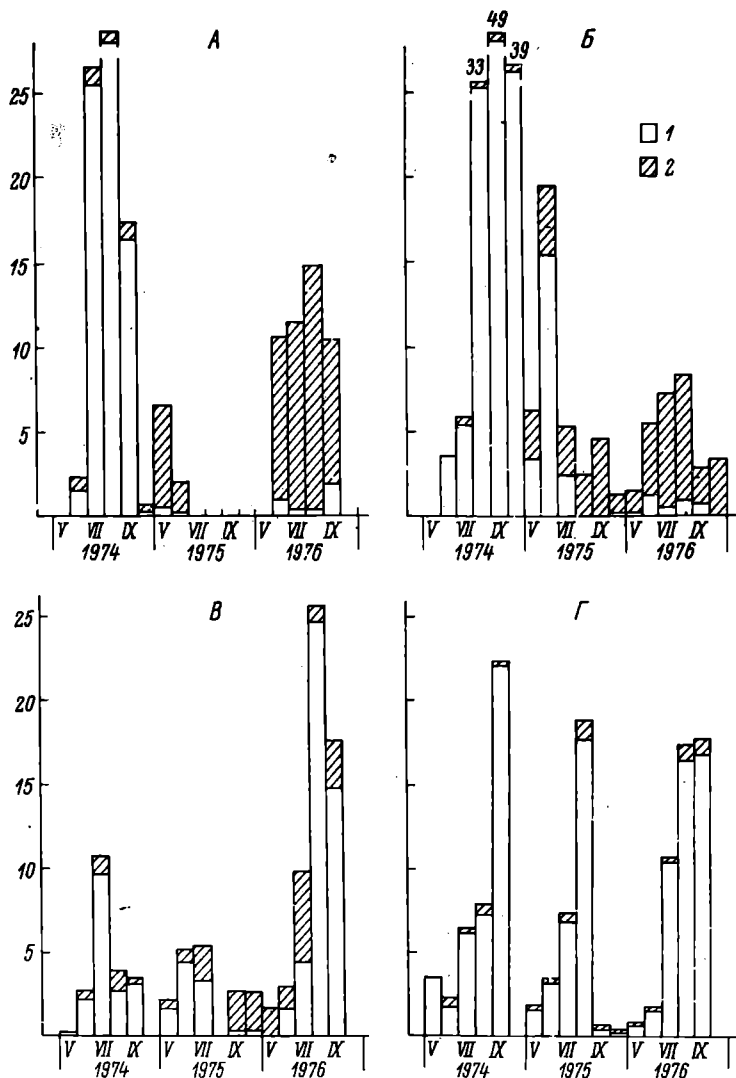


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы бентоса в 1974-1976 гг.

А-Г - 1-4-я станции соответственно. 1 - хирономиды, 2 - олигохеты, моллюски, личинки других насекомых, вместе взятые. По оси ординат - биомасса, г/м²; по оси абсцисс - месяцы, годы.

Ch. plumosus. Биомасса хирономид на ст. 3 и 4, не подвергавшихся длительному обсыханию, была значительно меньше. На ст. 4 преобладал *Ch. plumosus*, встречавшийся с мая, его численность и биомасса постепенно увеличивались и достигали максимума в сентябре (рис. 1).

В 1975 г. численность и биомасса хирономид были значительно меньше, чем в 1974 г. (рис. 2). Ст. 1, 2 обсохли уже в июле. Наибольшая биомасса хирономид отмечалась на ст. 2 во второй декаде июня (26.1 г/м^2), численность – в первой декаде того же месяца ($13\,480 \text{ экз./м}^2$) за счет развития личинок *Camptochironomus tentans* и *Chironomus thummi*. На ст. 4 наибольшая биомасса хирономид была 14 августа (30.2 г/м^2), преобладал *Ch. plumosus*, а численность 17 июля (6640 экз./м^2) благодаря массовому развитию личинок рода *Cladotanytarsus* (5280 экз./м^2). В остальное время численность и биомасса хирономид были незначительными.

В 1976 г. наблюдалось дальнейшее снижение численности и биомассы хирономид на ст. 1, 2 (рис. 2). Лишь на ст. 3, 4 они были относительно высокими за счет массового развития *Chironomus plumosus*. Уменьшение численности и биомассы хирономид в этом году связано с низкими температурами воздуха и воды, стойкой ветреной и дождливой погодой в конце мая-июне в период основного вылета и рояния имаго. Обилие хирономид в бентосе прежде всего определяется условиями размножения, а они в 1976 г. были крайне неблагоприятными.

Биомасса олигохет, моллюсков и личинок других насекомых (рис. 2) в 1975 г. на всех станциях была низкой и не превышала 2 г/м^2 ; на ст. 1, 2 она далее закономерно увеличивалась и в 1976 г. была в несколько раз больше биомассы хирономид. На ст. 3, 4 в биоценозе во все годы наблюдений преобладали хирономиды, биомасса других гидробионтов, особенно на ст. 4, была незначительной.

Биомасса хирономид на ст. 1, 2 колебалась в течение сезона и в различные годы. На ст. 3 она была относительно невелика в 1974–1975 гг. и заметно возросла в 1976 г. На ст. 4 наблюдалось закономерное увеличение биомассы хирономид к осени, а в различные годы ее уровень был почти одинаков, что, по-видимому, связано с более стабильным температурным и урочным режимами.

Таким образом, видовой состав хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1974–1976 гг. близок к установленному ранее – 50 видов, 11 из них были массовыми, встречались постоянно и почти повсеместно.

Летование прибрежной зоны в 1972–1973 гг. не повлияло на численность и распределение хирономид в последующие годы. Их развитие происходило главным образом за счет вселения насекомых из воздуха, шло очень быстро и зависело только от метеорологических условий. Так, если в первый год численность

и биомасса хирономид были наибольшими, то в 1976 г. они были невелики на ст. 1, 2, рано обсохших в 1975 г. Их заселение в 1976 г. прошло неудовлетворительно из-за неблагоприятных погодных условий в конце мая-июне, затормозивших лёт и роение имаго.

На мелководных, подвергавшихся осушению, ст. 1, 2 наблюдались более резкие колебания численности и биомассы личинок по годам. На ст. 4, находившейся в течение всего вегетативного периода под водой, численность и биомасса личинок закономерно увеличивались к осени, максимум биомассы держался на одном уровне.

Основную биомассу хирономид дают личинки *Chironomus plumosus* и *Camptochironomus tentans*. Численность *Chironomus plumosus* растет с глубиной; на ст. 1, 2 он малочислен, на его долю приходится 25% биомассы всех хирономид, а на ст. 3 и 4 до 80-100%. *Camptochironomus tentans* и *Campt. pallidivittatus* заселяют мелководье, их обилие уменьшается с увеличением глубины, на ст. 4 не встречаются.

Роль хирономид в прибрежных биоценозах очень значительна, но неодинакова на разных станциях и в различные годы. Биомасса олигохет и моллюсков на ст. 1, 2 постепенно увеличивалась из года в год, а на ст. 4 оставалась почти неизменной.

Следует отметить также, что максимальные величины биомассы хирономид прибрежной зоны в 1974-1976 гг. были значительно больше, чем в 1970-1971 гг. - 43 и 11 г/м² соответственно.

Л и т е р а т у р а

1. Мордухай - Болтовской Ф.Д., Мордухай - Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. - Тр. биол. ст. "Борок" АН СССР, 1958, вып. 3, с. 142-194.
2. Зеленцов Н.И. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1970 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, с. 199-209.
3. Зеленцов Н.И. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. - В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 185-195.
4. Шилова А.И. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* L. и *T. tentans* F. в Рыбинском водохранилище. - Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, вып. 3 (6), с. 129-142.

5. Ш и л о в а А.И. Об идентичности видов *Fleuria lacustris* Kieff., *F. nigra* Kieff. (Diptera, Chironomidae). - Информ. бюл. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1973, № 19, с. 29-34.
6. Ш и л о в а А.И. Сроки лёта и число генераций массовых видов хирономид Рыбинского водохранилища. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1974, № 23, с. 43-46.
7. Ш и л о в а А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 252 с.

Т.Л. Поддубная, Т.Э. Тимм. Морфо-биологические особенности <i>Tubifex tubifex</i> (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в различных пресноводных биоценозах . . .	3
Т.Л. Поддубная. Размножение и плодовитость <i>Tubifex tubifex</i> (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в разных экологических условиях	17
Н.Р. Архипова. Влияние кислородного и температурного режимов на интенсивность обмена, развитие и выживание <i>Tubifex tubifex</i> (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в эмбриональный период	31
Т.Л. Поддубная. О самостоятельности вида <i>Tubifex bergi</i> Hrabě (Oligochaeta, Tubificidae) из оз. Иссык-Куль	41
А.В. Монаков, Е.Б. Павельева, Р.Я. Братчик. Постэмбриональное развитие и рост <i>Leptestheria dahalacensis</i> (Rüppel) (Branchiopoda, Conchostraca)	53
А.В. Монаков, Е.Б. Павельева, Р.Я. Братчик. Дыхание и питание <i>Leptestheria dahalacensis</i> (Rüppel) (Branchiopoda, Conchostraca)	59
А.В. Монаков, Е.Б. Павельева, Т.И. Добрынина. К биологии <i>Lynceus brachyurus</i> O.F. Müller (Branchiopoda, Conchostraca)	67
Л.Г. Буторина. К изучению интенсивности дыхания стайных животных	80
А.Ф. Тимохина. Рост, размножение и продукция некоторых <i>Cladocera</i> Саратовского водохранилища	96
Г.И. Маркевич. Морфо-биологические особенности <i>Bunops serricaudata</i> (Daday, 1888) (Cladocera, Macrothricidae)	103
Л.М. Семенов а. К биологии <i>Isocypris priomena</i> (G.W. Müller) и <i>Limnocythere inopinata</i> (Baird) (Ostracoda)	119
П.В. Тузовский. Диагностика нимф водяных клещей рода <i>Hygrobatas</i> Koch, 1837 (Hygrobatidae, Acariformes)	133
В.М. Таранова. Сезонное развитие фауны стрекоз (Odonata) побережья Рыбинского водохранилища и прилегающих к нему водоемов	145
В.М. Таранова. Стадии развития личинок <i>Sympetrum flaveolum</i> L. (Odonata)	155

А.И. Ш и л о в а. К систематике рода <i>Einfeldia</i> Kieff. (Diptera, Chironomidae)	162
А.И. З е л е н ц о в. К систематике рода <i>Psectrocladius</i> Kieff. - подрод <i>Psectrocladius</i> s. str. Wülk. (Diptera, Chironomidae)	192
А.И. З е л е н ц о в. Ранние стадии развития и биология <i>Stäckelbergina praeclara</i> Shilova et Zelentsov (Diptera, Chironomidae)	232
В.А. Р о д о в а. Самки хирономид трибы <i>Tanytarsini</i> (Diptera, Chironomidae)	239
Г.Н. К у р а ж с к о в с к а я, А.И. Ш и л о в а. Использование строения слюнных желез личинок для систематики хирономид (Diptera, Chironomidae)	256
А.И. Ш и л о в а, Г.Н. К у р а ж с к о в с к а я. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища	269

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА
ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Труды Института биологии внутренних вод
Вып. 41 (44)

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.М. М а к о в с к а я
Художник Д.С. Д а н и л о в
Технический редактор З.А. С о л о в ь е в а
Корректоры А.А. Г и н з б у р г и Г.И. С у в о р о в а

ИБ № 9084

Подписано к печати 3.07.80. М-20914. Формат 60х90 1/16. Бумага
офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. 18 = 18 усл. печ. л. Уч.-изд. л.
18.30. Тираж 1150. Изд. № 7404. Тип. зак. № 1018. Цена 2 р. 80 к.

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 595.142.3(285.2)

Морфо-биологические особенности *Tubifex tubifex* (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в различных пресноводных биоценозах. Поддубная Т.Л., Тимм Т.Э. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 3-16.

Сравнительный анализ морфологических и биологических особенностей популяций *T. tubifex* в водоемах разного типа и степени загрязнения показал большой спектр его адаптивной изменчивости. Установлено существование в озерах, реках и водохранилищах 2 экологических форм *T. tubifex*: озерной, приспособленной к существованию в относительно стабильных условиях, и речной, более эврибионтной. Обнаружена способность ряда популяций озерной формы сохранять адаптивно приобретенные признаки после попадания в иные условия. Лит. - 22 назв., ил. - 2, табл. - 2.

УДК 595.142.3(285.2)

Размножение и плодовитость *Tubifex tubifex* (Müll.) (Oligochaeta, Tubificidae) в разных экологических условиях. Поддубная Т.Л. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 17-30.

В эксперименте определены величины индивидуальной и видовой плодовитости при температуре 2, 12 и 22° и плотности посадки популяции от 2 до 3000 экз. на 100 г ила, что эквивалентно 1000-150 000 экз./м². Установлена зависимость плодовитости от этих факторов. Оптимальные условия для воспроизводства популяции *T. tubifex* создаются при 22° и плотности 5000/м². При низкой температуре влияние плотности незначительно в связи с резким торможением процесса жизнедеятельности животных. Установлено наличие внутригодовых ритмов продуцирования яиц и откладки коконов, которые одинаково проявляются у червей, достигших половозрелости, весной и осенью. Первый пик оказывается всегда более мощным. Пики чередуются со спадами, вызванными снижением половой активности в результате резорбции половой системы у части производителей или их отмирания. Сравнение данных эксперимента с наблюдениями в природе позволило подтвердить решающее влияние на видовую плодовитость температуры и плотности, а также существование обнаруженных ритмов половой активности. Установлено, что в наиболее благо-

приятных природных условиях популяцией реализуется не более 35% потенциальной плодовитости. Лит. - 15 назв., ил. - 6, табл. - 2.

УДК 577.472(28):595.142.33

Влияние кислородного и температурного режимов на интенсивность обмена, развитие и выживание *Tubifex tubifex* (Müll.) (Tubificidae, Oligochaeta) в эмбриональный период. А р х и п о в а Н.Р. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 31-40.

Изучены интенсивность обмена на разных стадиях эмбриогенеза при воздействии переменных температуры и концентрации O_2 , развитие и выживание в условиях аноксии и насыщения воды кислородом при зимних и летних температурах. Самыми чувствительными к изменению концентрации растворенного в воде O_2 оказались зародыши на ранних стадиях развития. Нижний критический уровень концентрации O_2 , вызывающий заметное изменение интенсивности обмена при температуре 12-13°, равен 1.85 мг. л⁻¹. При низких температурах (1±1°) отсутствие O_2 в среде менее губительно сказывается на развитии и выживании зародышей, чем в условиях насыщения. С повышением температуры до 12-16° и увеличением концентрации O_2 число погибающих стадий сокращается. Устойчивость зародышей к воздействию неблагоприятных условий постепенно возрастает по мере развития. Лит. - 16 назв., ил. - 3, табл. - 2.

УДК 595.771

О самостоятельности вида *Tubifex bergi* Hrabě (Oligochaeta, Tubificidae) из оз. Иссык-Куль. П о д д у б н а я Т.Л. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 41-52.

T. tubifex (Müll.) и *T. bergi* Hrabě, первоначально описанные как самостоятельные виды, в 1965 г. после ревизии рода *Tubifex* были выделены С.А. Грабье в подвиды. На основании подробного морфологического и анатомического сравнения подвидов *T. tubifex tubifex* и *T. tubifex bergi*, обитающих совместно на разных биотопах оз. Иссык-Куль, выявлены дополнительные признаки, подтверждающие самостоятельность этих видов. Лит. - 4 назв., ил. - 5, табл. - 4.

УДК 595.2

Постэмбриональное развитие и рост *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel) (Branchiopoda, Conchostraca). М о н а к о в А.В., П а в е л ь е в а Е.Б., Б р а т ч и к Р.Я. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 53-58.

Исследовали развитие и рост *L. dahalacensis* из рыбоводных прудов Джапанского рыбхоза (Зап. Грузия). Приведены описания 5 науплиальных стадий. Переход рачка в 1 преимагинальную стадию сопровождается

метаморфозом, в результате которого формируется личинка, внешне похожая на взрослого рачка. Длина животных в течение 3 недель увеличивается в 30 раз (с 0.2 до 6.0 мм). Ил. - 4, табл. - 1.

УДК 574.5

Дыхание и питание *Leptestheria dahalacensis* (Rüppel) (Branchiopoda, Conchostraca). Монаков А.В., Павельева Е.Б., Братчик Р.Я. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., "Наука", 1980, с. 59-66.

Исследования проводили на рыбоводных прудах Джанганского рыбхоза (Зап. Грузия). Дана зависимость скорости потребления кислорода R от сырого веса рачков W : $R = 1.333 \pm 0.092 W^{0.793 \pm 0.031}$. С помощью радиоуглеродной методики получены величины суточных рационов, индекса усвоения и усвояемости лептестерии на водорослевых кормах. Коэффициент использования усвоенной пищи на рост K_2 колебался незначительно, составляя для науплиев 58%, для преимагинальных стадий 68%. Лит. - 19 назв., ил. - 3, табл. - 3.

УДК 574.5

К биологии *Lynceus brachyurus* O.F. Müller (Branchiopoda, Conchostraca). Монаков А.В., Павельева Е.Б., Добрынина Т.И. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., "Наука", 1980, с. 67-79.

Исследовали развитие, дыхание и питание *L. brachyurus* (L.b.), населяющего преимущественно эфемерные водоемы. Темпы линейного и весового роста *L.b.* колеблются незначительно, в среднем весовой прирост составляет 17%. Получены зависимости веса тела от длины $W = 0.144 l^{2.89}$ и потребления кислорода от сырого веса рачков $R = 0.612 W^{0.962}$. Описан механизм питания *L.b.* С помощью радиоуглеродной методики получены количественные характеристики питания (рацион, интенсивность ассимиляции, усвояемость). Показано, что *L.b.* характеризуется более высокой интенсивностью питания, чем фильтраторы подотряда Cladocera. Лит. - 12 назв., ил. - 6, табл. - 4.

УДК 595. 324.5-15

К изучению интенсивности дыхания стайных животных. Буторин Л.Г. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., "Наука", 1980, с. 80-95.

Поведение и физиологические реакции стайных гидробионтов определяются наличием, условиями возникновения и величиной врожденного группового эффекта. Основная роль в его создании принадлежит химическому фактору. В силу этого интенсивность дыхания стайных беспозвоночных в закрытых респирометрах изменяется в зависимости от продолжитель-

ности опыта, объема сосудов и плотности посадки в них животных. Однако концентрация метаболитов и феромонов – лишь фон, на котором проявляется действие зрительных и вибрационных факторов, способствующих созданию группового эффекта, управляющего всеми процессами как у отдельных особей, так и популяции в целом. Лит. – 27 назв., ил. – 3, табл. – 1.

УДК 595.324:591.524.12(28)

Рост, размножение и продукция некоторых Cladocera Саратовского водохранилища. Тимохина А.Ф. – В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 96-102.

В природных условиях изучали рост и размножение массовых видов ветвистоусых – *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *B. longispina* и *B. longirostris*, составляющих в летние месяцы до 40% общей биомассы зоопланктона. Основные показатели роста и размножения рачков значительно колеблются по сезонам. На основании данных по росту и размножению и анализа природных популяций по размерному и возрастному составу определены продукция и P/B -коэффициенты за сутки, месяц и за весь период наблюдений. Общая продукция 6 видов кладоцер составила за вегетационный период 1975 г. 8.6 г/м³, из которых 96% приходилось на долю *D. longispina*. В 1974 г. продукция *D. longispina* была в 8 раз меньше, а скорость воспроизводства в 2 раза ниже, чем в 1975 г. Лит. – 11 назв., ил. – 1, табл. – 4.

УДК 591.13+591.43.595.3

Морфо-биологические особенности *Bunops serricaudata* (Daday, 1888) (Cladocera Macrothricidae). Маркевич Г.И. – В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 103-118.

Дано описание строения и функциональная морфология питания *B. serricaudata*. Выявлено, что зубчатость дорсального края створок – результат неравномерности протекания линьки, что позволило второй вид рода – *B. scutifrons* – свести в синоним. Описывается поведение при сбрасывании эфиппия. Показаны высокая функциональная пластичность воспроизводительной системы и адаптация к жизни в водоемах с неустойчивым гидрологическим режимом. Лит. – 10 назв., ил. – 8.

К биологии *Isocypris priomena* (G.W. Müller) и *Limnocythere inopinata* (Baird) (Ostracoda). Семенова Л.М. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 119-132.

Изучены сезонные изменения структуры популяции двух видов остракод. Описана морфология конечностей всех личиночных стадий *Is. priomena*. Определены сроки развития личинок, продолжительность жизни половозрелых особей, общая продолжительность жизни, темп роста, плодовитость. Оба вида полициклически. Лит. - 10 назв., ил. - 11, табл. - 3.

УДК 595.42(28)

Диагностика нимф водяных клещей рода *Hygrobates* Koch, 1837 (*Hygrobatidae*, *Acariformes*). Тузовский П.В. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 133-144.

Иллюстрированное переописание и определительная таблица для нимф 6 видов водяных клещей рода *Hygrobates*: *H. fluviatilis* Ström, 1768, *H. calliger* Piersig, 1896, *H. longipalpis* (Hermann, 1804), *H. longiporus* Thor, 1898, *H. nigromaculatus* Lebert, 1879, *H. trigonicus* Koenike, 1805. Лит. - 20 назв., ил. - 7.

УДК 595.7-15

Сезонное развитие фауны стрекоз (*Odonata*) побережья Рыбинского водохранилища и прилегающих к нему водоемов. Таранова В.М. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 145-154.

В районе Рыбинского водохранилища найден 31 вид стрекоз, из них в личиночной фазе - 28, в имагинальной - 23. Видовой состав личинок и имаго в течение сезона меняется. Наибольшее разнообразие числа видов имаго отмечается в июне-августе (9-11). Существует строгая сезонная закономерность появления отдельных видов в природе, хотя иногда она может нарушаться ввиду колебания погодных условий. Наибольшее число видов личинок в водоемах отмечается в апреле-июне (9-10), затем по мере вылета имаго видовой состав личинок постепенно беднеет. К осени появляются личинки новой генерации стрекоз рода *Synagrion* и *Erythromma najas*, и видовое разнообразие личинок несколько увеличивается. Выделено 5 эколого-фаунистических групп стрекоз в зависимости от фазы зимовки, сроков и типа вылета имаго, типа водоема, в котором обитают личинки. Лит. - 13 назв., ил. - 1, табл. - 4.

Стадии развития личинок *Sympetrum flaveolum* L. (Odonata). Т а р а н о в а В.М. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 155-161.

Морфометрическое описание 11 стадий развития личинок *S. flaveolum* L. Лит. - 6 назв., ил. - 4, табл. - 1.

УДК 595.7

К систематике рода *Einfeldia* Kieff. (Diptera, Chironomidae). Ш и л о в а А.И. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980; с. 162-191.

Диагноз личинки, куколки и самца рода *Einfeldia* Kieff. Описание самца и преимагинальных стадий трех видов рода: *E. carbonaria* Mg., *E. longipes* Staeg., *E. pagana* Mg. Определительные таблицы для личинок, куколок, самцов. Лит. - 35 назв., ил. - 14.

УДК 595.7

К систематике рода *Psectrocladius* Kieff. - подрод *Psectrocladius* s. str. Wülk. (Diptera, Chironomidae). З е л е н ц о в Н.И. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 192-231.

Диагноз личинки, куколки и самца подрода *Psectrocladius* s. str. Wülk. Описание 2 новых видов: *Ps.* (*Ps.*) *fabricus* sp. n., *Ps.* (*Ps.*) *delatoris* sp. n. и переописание 2 ранее описанных - *Ps.* (*Ps.*) *versatilis* Linev., *Ps.* (*Ps.*) *sordidellus* (Zett.). Приведена биология и определительные таблицы для личинок, куколок, самцов. Лит. - 43 назв., ил. - 18.

УДК 595:771

Ранние стадии развития и биология *Stackelbergina praeclara* Shilova et Zelentsov (Diptera, Chironomidae). З е л е н ц о в Н.И. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 232-238.

Описание кладки, личинок I-III возраста и данные по биологии *Stackelbergina praeclara* Shilova et Zelentsov, обитающего в массе во временных весенних лужах. Вид моноциклический. Вылет в мае. Личинки живут среди остатков старой наземной растительности и в скоплениях водорослей. Ведут оседлый образ жизни и предпочитают находиться только в домиках. Фототаксис отрицательный. Вид диапаузирует во II личиночном возрасте. Лит. - 3 назв., ил. - 3.

Самки хирономид трибы *Tanytarsini* (Diptera, Chironomidae). Родова Р.А. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 239-255.

Приводятся краткие диагнозы самок родов *Cladotanytarsus* и *Tanytarsus* и 10 видов, относящихся к этим родам. Дается определительная таблица родов по самкам трибы *Tanytarsini*. Лит. - 4 назв., ил. - 10.

УДК 535.771

Использование строения слюнных желез личинок для систематики хирономид (Diptera, Chironomidae). Куражская Т.Н., Шилова А.И. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 256-268.

Изучение строения слюнных желез личинок 86 видов хирономид, относящихся к подсем. *Podonominae*, *Tanypodinae*, *Orthoclaadiinae* и *Chironominae*, позволило обсудить возможность использования этого признака в систематике хирономид. Даны описание желез и их расположение в полости тела для подсемейств. Каждое подсемейство хорошо различается по этим признакам. Использование формы железы для диагностики более мелких таксонов в различных подсемействах неодинаково. Самое простое и однотипное строение желез у *Tanypodinae* и, по-видимому, у *Podonominae*. У *Orthoclaadiinae* оно несколько разнообразнее. Наибольший полиморфизм наблюдается в подсем. *Chironominae*. Обе трибы этого подсемейства - *Chironomini* и *Tanytarsini* - легко распознаются по форме и расположению желез. При построении системы семейства, уточнении статуса того или иного таксона эти признаки могут быть достаточно надежным критерием. Однако они, как правило, не годятся для идентификации видов. Лит. - 12 назв., ил. - 8.

УДК 535.771

Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Шилова А.И., Куражская Т.Н. - В кн.: Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., „Наука“, 1980, с. 269-278.

Изучены сезонная динамика численности, биомассы, видового состава хирономид и их роль в биоценозах прибрежья на глубине до 2,8 м в 1974-1976 гг. после его двухлетнего осушения. Основную биомассу хирономид дают личинки *Chironomus plumosus* L. и *Camptochironomus tentans* (F.). Численность *Ch. plumosus* растет с глубиной, в осушенной зоне на его долю приходится 25% биомассы хирономид, в зоне, находящейся под водой в течение всего вегетационного периода, до 80-100%. Обилие *C. tentans* уменьшается с глубиной, он не встречается на глубине свыше 1,7 м. Максимальные величины биомассы хирономид прибрежной зоны в 1974-1976 гг. были больше, чем в 1970-1971 гг. Лит. - 6 назв., ил. - 2, табл. - 2.