

06
1533

ISSN 0320-9652

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

51

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ

ГИДРОБИОЛОГИИ, ИХТИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

№ 51



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1981

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
INSTITUTE OF BIOLOGY INLAND WATERS
SCIENTIFIC COUNCIL FOR PROBLEMS OF
HYDROBIOLOGY, ICHTHYOLOGY AND UTILIZATION
OF BIOLOGICAL RESOURCES OF WATERBODIES

BIOLOGY OF INLAND WATERS

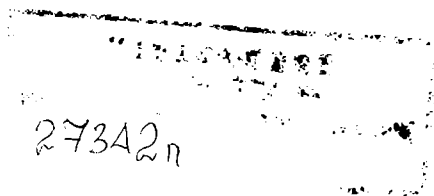
Information Bulletin

№ 51

УДК 577.472(28)

Бюллетень содержит краткую информацию об основных направлениях и некоторых результатах научных исследований коллектива сотрудников Института биологии внутренних вод АН СССР и 13 сообщений по различным проблемам современной гидробиологии, в которых отражены основные итоги многолетнего изучения систематики, морфологии, биологии, поведения и экологии гидробионтов (от простейших до рыб). Сборник представляет интерес для гидробиологов, ихтиологов, гидрохимиков, гидрологов.

Ответственный редактор А.В. Монаков



Б $\frac{21009-598}{055(02)-81}$ 590-81 2001050000

© Издательство „Наука“,
1981 г.

ИНСТИТУТУ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД АН СССР 25 ЛЕТ

В 1981 г. Институт биологии внутренних вод АН СССР, расположенный на берегу Рыбинского водохранилища в Ярославской области, отмечает свое 25-летие. Организованный в 1956 г. на базе небольшой биологической станции „Борок” им. Н.А. Морозова, ИБВВ в настоящее время головное учреждение Академии наук СССР по проблемам гидробиологии, ихтиологии и использования биологических ресурсов водоемов, а по линии Государственного комитета по науке и технике СМ СССР – по проблеме прогнозирования изменений экологических условий в водоемах в связи с перераспределением речного стока.

Создание в кратчайший срок материально-технической базы института и укрепление его высококвалифицированными кадрами были бы немислимы без титанической деятельности организатора и первого директора этого учреждения – Ивана Дмитриевича Папанина. Биологическая наука глубоко благодарна ему за это.

Генеральное направление научных исследований 9 лабораторий и Куйбышевской биологической станции института – продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах и биология пресноводных организмов. Его разработка предусматривает решение вопросов сохранения качества воды и рационального использования биологических ресурсов водоемов.

В первые годы существования института усилия его коллектива были направлены на изучение процессов формирования гидролого-гидрохимического и гидробиологического режимов создаваемых водохранилищ – водоемов совершенно нового типа с зарегулированным стоком и со специфическими флорой и фауной. В результате исследований водохранилищ было установлено наличие в них устойчивых водных масс различного происхождения, составлены водные балансы Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ и дана классификация их грунтов. Подобные работы позволили уточнить имеющийся и составить новый прогноз гидролого-гидрохимических режимов каскада водохранилищ.

Многолетние стандартные гидробиологические наблюдения выявили общие для многих водоемов этапы формирования их флоры и фауны. Результаты этих исследований широко используются в настоящее время для составления различных заключений и рекомендаций при решении народнохозяйственных проблем. На их основе даны прогнозы

качества воды Иваньковского водохранилища до 1990 г. и предварительный прогноз изменения экологических условий водоемов волжского бассейна под влиянием переброски части стока северных рек.

Изучение процессов круговорота органического вещества в водоемах невозможно без знания биологии массовых видов гидробионтов. Поэтому наряду с постоянными исследованиями на водоеме в институте большое внимание было уделено развитию экспериментов. В результате к настоящему времени накоплены уникальные данные по развитию, росту, питанию, дыханию, морфологии и систематике массовых видов животных и растений. Они дали возможность оценить роль различных организмов в продукционных процессах и в формировании качества воды водоемов.

В институте разработаны и нашли широкое применение радиоуглеродные методы изучения питания гидробионтов и биотелеметрические методы исследования поведения рыб. Успешно развиваются и новые направления гидробиологии – водная микробиология, протозоология, экологическая биохимия и др.

Исследованиями института охвачены многие районы территории СССР – от Карелии до Кавказа и от Прибалтики до Камчатки. Его сотрудники неоднократно принимали участие в комплексных экспедициях на водоемы стран Африки и Латинской Америки. Институт активно участвует в реализации межправительственных соглашений с США и Англией в области охраны окружающей среды и сотрудничает с учреждениями академий наук социалистических стран.

Растущему авторитету и широкому международному признанию института способствуют издания его научных трудов. За 25-летний период коллективом Института биологии внутренних вод опубликовано свыше 25 монографий, 42 выпуска трудов и более 60 номеров информационного бюллетеня, посвященных различным сторонам жизни водоемов и их обитателям. Печатная продукция, имеющая важное теоретическое значение, это не только пропаганда науки, но и форма использования ее достижений в практике народного хозяйства страны.

Успехи Института биологии внутренних вод в развитии советской науки и в использовании ее результатов в практике возможны благодаря слаженной работе всего коллектива и высоким профессиональным качествам научных сотрудников. Многие из них работают в институте со дня его создания и прошли путь от старших лаборантов до руководителей лабораторий и групп. Специалистами ИБВВ подготовлено и защищено 90 диссертаций, в том числе 9 докторских.

В настоящий номер бюллетеня включены информации о различных направлениях и некоторых результатах исследований сотрудников института.

В.И. Романенко

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ЛАБОРАТОРИИ МИКРОБИОЛОГИИ

Достижения в технике исследований, физике, химии, математике предопределили стремительное развитие микробиологии. Новейшие оптические, электронные просвечивающие и сканирующие микроскопы, люминесценция, радиоактивные и стабильные изотопы, новые микротомы, ультрацентрифуги, хроматография позволили проникнуть в тончайшую структуру клеток, определить интенсивность отдельных бактериальных процессов в натуральных условиях и дать, хотя еще и приближенную, оценку деятельности бактериальных ценозов. Значение микробиологических исследований сильно возросло за последние 20 лет в связи с проблемой загрязнения водоемов. Она стала частью более широкой проблемы – круговорота веществ в природе, где микроорганизмам принадлежит решающая роль. Несомненно, развитие микробиологии будет диктоваться самой жизнью, неустанным поступательным развитием хозяйственной деятельности человека.

По мнению И.П. Павлова, наука развивается толчками в зависимости от развития методов исследования. Согласно Декарту, „метод есть основание основания“. Действительно, новые результаты обычно получаются с применением новых методов исследования в той или иной области науки. Они позволяют подняться на новую ступень понимания явлений природы.

В конце XIX и начале XX века в почвенной и водной микробиологии были выявлены принципиальные схемы круговорота важнейших элементов и участие в них микроорганизмов – углерода, азота, серы, железа, марганца и др. Были открыты новые бактериальные процессы: редукция сульфатов, окисление серы, фиксация азота, нитрификация и денитрификация, образование и окисление метана и водорода, окисление восстановленных соединений железа и т.д. Лет 30 назад наступил новый период в развитии водной микробиологии – исследование количественных закономерностей круговорота отдельных элементов, чему особенно способствовало применение меченых атомов.

Методы анализа. За время существования лаборатории разработке новых методов придавалось исключительное значение. Она стала методическим центром по водной микробиологии. Здесь были разработаны: принципиально новая схема определения продукции фитопланктона под 1 м² поверхности водоема с учетом распределения живых водорослей и световых кривых, определяемых с помощью

^{14}C ; метод определения продукции бактериальной биомассы, времени удвоения количества бактерий и дыхания по гетеротрофной ассимиляции CO_2 ; способы разграничения величин интенсивности хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции углекислоты; применение ассимиляции CO_2 гетеротрофными бактериями в качестве индикатора при воздействии токсических соединений; экспресс-методы определения радиоактивности растворов, меченных ^{14}C и ^{35}S ; калибровочные кривые для внесения поправок на самопоглощение β -излучения; оценка деструкции органических веществ в донных отложениях за счет аэробных и анаэробных процессов; радиоавтографический метод учета колоний хемосинтезирующих бактерий; применение натуральной воды в качестве питательной среды для определения роста и учета численности водной микрофлоры; разделение вегетативных клеток и спор с помощью этилового спирта; метод обрастания предметных стекол и электронно-микроскопических сеток на границе раздела фаз вода-воздух, вода-ил; микрометод определения скорости оборота низкомолекулярных соединений в поверхностной пленке воды; метод определения продукции бактериальной биомассы и скорости размножения и деструкции органических веществ в поверхностной пленке воды; метод определения толщины бактериальной пленки на поверхности воды; высокочувствительный метод определения потенциальной способности бактерий к окислению клетчатки и многие другие.

В лаборатории разработано много новых приборов: батометры для отбора проб воды с поверхности, с больших глубин – с цилиндрическими и шарообразными, устойчивыми к гидростатическому давлению воды, баллонами; стратометр с системой отверстий в трубке для определения окислительно-восстановительного потенциала в илах; прибор для стерильной доставки стекол обрастания на большие глубины в водоемах; подложка для быстрого определения радиоактивных растворов под счетчиком Гейгера; усовершенствован политермостат для определения температуры развития бактерий и т.д.

Многолетние стандартные наблюдения на Рыбинском водохранилище. Наблюдения над численностью бактерий и интенсивностью ряда процессов на Рыбинском водохранилище, которые проводятся 26 лет с частотой отбора проб летом через каждые 15 дней, позволили установить естественный размах колебания количества микроорганизмов и интенсивности важнейших процессов (фотосинтеза, деструкции, продукции бактериальной биомассы и др.) в зависимости от естественных причин. Без этих фоновых величин немыслимы прогнозирование и определение изменений параметров во времени.

Было установлено, что основные величины в экосистеме Рыбинского водохранилища в течение ряда лет могут изменяться в 3–5 раз. Резкие скачкообразные изменения наблюдаются 1 раз в 10–12 лет.

Анализ средних величин многолетних наблюдений свидетельствует, что решающие биологические процессы и организмы теснейшим образом связаны между собою и с абиотическими факторами окружающей среды. Эта связь динамическая, с синусоидальными коле-

баниями, с опережением или запаздыванием одних параметров по отношению к другим. Главнейшие факторы, влияющие на биологические процессы продукции и деструкции органического вещества в водоемах, на численность бактерий следующие: солнечная активность, солнечная радиация, температура, осадки, ветер, колебания уровня воды. Продукция фитопланктона в Рыбинском водохранилище за длительный период изменялась от 30 до 150 г С /м² за сезон, количество бактерий – от 0.69 до 2.7 млн/мл. При этом численность бактерий в водохранилище медленно возрастает во времени с шагом 0.04 млн/мл за каждые 5 лет, что свидетельствует о слабом, но неуклонном евтрофировании. Степень его может быть выражена временем удвоения бактерий, которое в среднем оказалось равным 120 годам. Это не означает, что через указанный период времени количество бактерий удвоится, но свидетельствует о происходящем процессе евтрофирования в настоящий момент с такой именно скоростью. С помощью этого параметра можно сравнивать различные водоемы или наблюдать за изменениями, которые произойдут в них через некоторое время.

Микробиологические процессы в различных водоемах. Благодаря тщательному изучению гидробиологических процессов в каскаде волжских водохранилищ (результаты работ ряда биологических учреждений, находящихся на Волге, в том числе ИБВВ АН СССР) удалось подвести продукционно-деструкционный баланс органического вещества в целом для всего каскада: продукция фитопланктона – 2200 тыс. т С, деструкция – 3750 тыс. т С.

В кратковременных экспедициях обследованы десятки озер и водохранилищ различных географических зон: Карелии, Латвии, Эстонии, Ярославской области, Марийской АССР, Армении, Азербайджана, Туркмении, Таджикистана, Камчатки, соленых и рапных водоемов Крыма, Памира, а также тропических водоемов на Кубе.

Эти исследования позволили установить изменения количества бактерий, интенсивность процессов продукции и деструкции органического вещества в зависимости от типа и особенностей различных водоемов, климатических зон, высоты над уровнем моря, солености воды и т.д.

Соотношение между деструкцией и продукцией органического вещества. Давно уже исследователи сталкивались с явлением, что в некоторых водоемах количество разрушенного органического вещества больше создаваемого в процессе фотосинтеза. Но этому не придавали большого значения и относили или за счет ошибок анализа, или рассматривали как необъяснимый феномен. Следует отметить, что интенсивность деструкции определяли не во всей толще воды, а чаще всего лишь в эвфотической зоне, как и фотосинтеза. В ИБВВ АН СССР впервые было обращено особое внимание на то, что превышение деструкционных процессов над продукцией – скорее закономерность, чем исключение.

При подведении баланса органического вещества в различных водоемах, а также в Рыбинском водохранилище с учетом деструк-

ционных бактериальных процессов на всех глубинах и в донных отложениях получили, что в водоемах разрушается органического вещества всегда больше, чем образуется. Это свидетельствует о том, что с водосборной площади в них поступает громадное количество органических соединений, оказывающих существенное воздействие на всю экосистему. Через бактериальное звено оно входит в трофическую цепь всего живого населения водоема.

Интенсивность фотосинтеза. Наряду с деструкционными процессами лаборатория занималась и определением продукции фитопланктона, так как без этого параметра нельзя полноценно судить о деструкции. Анализировались не только валовые величины продукции, но и особенности распределения фитопланктона, воздействие на фотосинтез ослабления радиации с глубиной и пр. Впервые было выражено в отрицательных величинах фотосинтеза световое голодание фитопланктона на разных глубинах, которое зачастую превосходит продукцию в 3-10 раз. Одновременно с зарубежными исследователями установлено, что в ряде случаев в тонких слоях воды на глубине 20-30 см (в результате взаимодействия ряда факторов) продукция фитопланктона может превышать эту же величину у поверхности воды в 5-10 раз.

При тщательном анализе световых кривых впервые в лаборатории микробиологии было вскрыто замечательное явление - теснейшая связь между интенсивностью фотосинтеза в интегрированных по глубине пробах воды и прозрачностью по диску Секки, что может быть выражено следующей формулой: $\Phi_M = \Phi_{\text{и}} \cdot 0.7 \cdot 3l \cdot 1000$, где Φ_M - продукция фитопланктона под 1 м² поверхности водоема, $\Phi_{\text{и}}$ - то же в 1 л интегрированной по глубине воды за сутки (мг С /л·сутки⁻¹), 0.7 - коэффициент связи фотосинтеза с прозрачностью воды, l - прозрачность воды по диску Секки. Эта закономерность была подтверждена при обработке данных по многим озерам как умеренного, так и тропического климата, а также Каспийскому морю. Из нее вытекают громадные последствия как для методов анализа продукции фитопланктона, так и для общей теории процессов фотосинтеза в водоемах.

На большом фактическом материале было установлено, что синтезированное в процессе фотосинтеза органическое вещество чрезвычайно быстро вовлекается в деструкцию и значительная часть его выделяется водорослями в виде CO_2 . Доказано, что прижизненное выделение водорослями органического вещества происходит быстрее на свету и что противоречивые сведения по данному вопросу, бытующие в литературе, предопределены временем мечения водорослей ^{14}C . Правильный ответ получается лишь при сплошной метке клеток.

В водоемах разного типа проведены массовые анализы суточной динамики продукции органического вещества в процессе фотосинтеза. Наряду с тем, что были подтверждены основные положения ряда зарубежных исследователей, выявлены и новые закономерности. Показано, что наиболее интенсивно инсоляция подавляет фотосинтез

в середине дня, особенно в озерах, находящихся высоко над уровнем моря (Памир). Это свидетельствует в пользу высказываний об отрицательном воздействии ультрафиолетового излучения. Любопытно, что в тропических водоемах световая депрессия фотосинтеза выражена крайне слабо, а кривая его суточной динамики подобна равнобедренному треугольнику, из чего следует, что скляночный метод определения первичной продукции органического вещества с суточным экспонированием проб может быть использован и в тропиках.

Хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2 . Этой проблеме в лаборатории было уделено особое внимание. До настоящего времени вопрос об интенсивности процессов хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO_2 решен пока в общих чертах. В настоящее время мы можем лишь сказать, что в любой пробе воды протекают как хемосинтез, так и гетеротрофная ассимиляция CO_2 , но в подавляющем большинстве случаев преобладает второй процесс. Лишь в некоторых экологических нишах – над слоем сероводорода в мезомиктических озерах или в придонных слоях воды, где из ила активно выделяются метан, водород и сероводород, за счет хемосинтеза может ассимилироваться больше CO_2 , чем за счет гетеротрофных химических реакций.

О необходимости углекислоты для гетеротрофных бактерий знали уже в конце прошлого века, но количественные закономерности этого явления были вскрыты в лаборатории микробиологии. Они сводятся к следующему. Между приростом бактерий и ассимиляцией CO_2 имеется прямая пропорциональность. По крайней мере на белковых питательных средах и на органических веществах натуральной воды на каждые 100 частей углерода биомассы ассимилируется 6 частей углерода CO_2 . Эта закономерность не столь строгая, она несколько колеблется у разных видов и достигает особенно больших величин у таких специфических бактерий, как метанокисляющие и сульфатредуцирующие. У некоторых споровых организмов она меньше, чем у беспоровых. Более точное определение ее зависит не от анализа ассимилируемой CO_2 (который можно сейчас проделать хорошо), а от других параметров – биомассы, содержания воды в клетках и т.д.

Столь же интересное явление было вскрыто при исследовании дыхания и ассимиляции CO_2 у гетеротрофных бактерий. Оказалось, что в культуре и естественных биоценозах на 1000 мкг O_2 потребляется 7 мкг C/CO_2 .

Эти закономерности позволили разработать новые методы для определения продукции бактериальной биомассы в водоемах с применением высокочувствительных радиоактивных меток, времени удвоения численности бактерий, интенсивности деструкции органических веществ в очень бедных водах, где кислородный метод не может быть использован из-за низкой чувствительности.

Олигокарбофилия и олигокарбофильные бактерии. За последние годы в лаборатории произведены тщательные исследования развития бактерий на жидких питательных средах, близких по своему

составу к натуральной воде. Попытки использовать для роста бактерий более бедные питательные среды делались и другими исследователями. В лаборатории подошли к данному явлению исходя из постулата, что естественная среда обитания – наилучшая среда для роста водных бактерий, что она селекционирует определенные вицы. Предварительно были произведены тщательные анализы развития водных бактерий на таких питательных средах. Установлено, что микрофлора интенсивно развивается на них даже при таких малых концентрациях органического вещества, которые меньше аналитических возможностей их определения. В результате был разработан новый метод определения количества бактерий в водоемах и показано, что численность живых клеток в воде и донных отложениях, учтенных методом титров, приближается к их прямому подсчету под микроскопом. На этих же средах были проанализированы доминирующие виды, развивающиеся в предельных разведениях. Оказалось, что чаще всего это другие организмы, чем ранее выделяемые на мясных средах, из чего вытекают большие последствия.

В настоящее время путем прямого микрокопирования под электронным микроскопом изучаются формы бактерий, господствующие и редкие, в различных экологических нишах водоемов. Установлено их большое разнообразие.

Бактерии в поверхностной пленке воды и ила. В настоящий период в лаборатории проводятся исследования бактерий в поверхностной пленке воды. Были разработаны новые подходы к исследованиям и получены совершенно новые результаты. Так, было установлено, что на границе раздела воздух–вода происходит исключительно интенсивное обрастание предметных стекол, по которому удалось впервые точно определить толщину бактериальной пленки. В большинстве водоемов она оказалась равной 5–50 мкм, и мощность ее зависит от содержания в воде легкоусвояемого органического вещества. Впервые были определены продукция бактериальной биомассы в ней, деструкция органических соединений, интенсивность фотосинтеза в тропических водоемах, поток низкомолекулярных соединений (глюкоза, ацетат и др.). Начаты исследования обрастания предметных стекол на границе раздела вода–донные отложения.

Оказалось, что в этих тонких экологических нишах настолько интенсивно протекают процессы деструкции веществ, что с ними необходимо считаться даже при подведении баланса в водоемах с глубинами до нескольких метров. Во многих озерах в поверхностной пленке воды господствуют виды рода *Caulobacter*, а в рапе озер Крыма в ней обнаружены квадратные микроколонии бактерий.

Бактериальное разложение фитопланктона. В экспериментальных условиях сухая биомасса фитопланктона разлагается при комнатной температуре на 60–70% за 20 дней в воде с естественным набором микроорганизмов. За 5–6 месяцев разлагается более 90% биомассы, но и через год некоторое количество ее остается неразложившейся и пополняет гуминовую часть органических соединений. В первые дни интенсивного разложения фитопланктона наблюдаются

и наиболее интенсивный поток низкомолекулярных веществ – глюкозы, ацетата, молочной кислоты и др. Через стадию глюкозы проходит до 48% подвергшейся разрушению биомассы.

Множество работ проведено по питанию бактериями и фитопланктоном беспозвоночных животных. При этом были разработаны оригинальные методы исследований, анализов и получены балансовые величины потребления и выделения органических веществ простейшими, ракообразными, червями, моллюсками, мальками рыб.

Особое внимание было уделено окислению метана в водоемах и содержанию в илах и воде жирных летучих кислот, численности сульфатредуцирующих, тионовых бактерий и клостридиальных форм. Проведен ряд тщательных работ на меромиктических озерах, и установлена сложная картина распределения в них отдельных групп микроорганизмов, фитопланктона и животных.

Впервые в СССР на внутренних водоемах произведена серия определений с помощью ацетиленового метода интенсивности фиксации молекулярного азота. В большинстве водоемов свободный азот в воде фиксируется синезелеными водорослями, а в донных отложениях – клостридиальными формами бактерий. За год за счет фиксации возобновляется около 10–15% азота от общего его содержания.

В результате совместных работ ИБВВ АН СССР и НИХТИ (Министерство машиностроения) выделены два вида бактерий и открыты два новых для науки процесса: редукция хроматов и бихроматов и редукция перхлоратов и хлоратов. Процессы нашли применение с большой эффективностью и при малых экономических затратах для очистки сточных вод ряда предприятий. Ими заинтересовались многие зарубежные фирмы.

Усовершенствованы способы определения интенсивности разложения клетчатки в водоемах и новые определения активности клетчатковых бактерий. Установлено, что они присутствуют во всех пробах воды и особенно активно развиваются в зарослях высшей водной растительности, в термоклизе, в сточных водах целлюлозных заводов.

УДК 574.58(28):581

В.Г. Десяткин

ФОРМИРОВАНИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛИТОРАЛЬНЫХ АЛЬГОЦЕНОЗОВ

Литораль водоемов выступает в роли буфера, в котором осуществляется взаимодействие между наземными и водными экосистемами. Можно ожидать, что биоценозы прибрежных мелководий первыми реагируют на антропогенное преобразование природы, поэтому необходимость их изучения очевидна.

В большинстве равнинных водоемов население прибрежной зоны вносит существенный вклад в продукцию, а часто определяет общую

Т а б л и ц а 1

Средневегетационная биомасса (в % от общей) некоторых руководящих видов фитопланктона в разные годы наблюдений

Вид водорослей	1953	1955	1977	1979
<i>Asterionella formosa</i>	10	6	<1	<1
<i>Diatoma elongatum</i>	5	6	<1	2
<i>Stephanodiscus</i> sp. sp.	3	12	19	25
<i>Cryptomonas</i> sp. sp.	<1	<1	16	16

продуктивность водоема. Однако особенности потока энергии в литорали водохранилищ, значительно более сложного, чем в пелагиали, до сих пор изучены недостаточно. В отличие от глубоководных участков, где в качестве продуцентов выступают лишь планктонные водоросли, в прибрежье в процессе новообразования органического вещества кроме фитопланктона участвуют бентосные водоросли (микрорифитобентос, перифитон), нитчатки (мезофитон), а также сосудистые растения. Оценка вклада различных экологических группировок водорослей в общую продукцию населения литорали – актуальная тема альгологических исследований.

Фитопланктон. Из 417 видов, разновидностей и форм водорослей, обнаруженных в составе литорального фитопланктона, 251 (60%) приходится на долю диатомовых. Далее следуют зеленые водоросли – 88 видов и внутривидовых таксонов. Остальные группы флористически менее разнообразны.

В составе прибрежного фитопланктона велика примесь бентосных члнм, однако по численности и биомассе доминируют планктонные виды. Лишь в самом верхнем горизонте литорали, а также среди густых зарослей макрофитов роль бентосных водорослей в планктоне значительна. В сравнении с фитопланктоном пелагических участков в прибрежном велико значение подвижных форм, несущих жгутики: вольвоксовых, пирифитовых, эвгленовых и золотистых водорослей. В сравнении с пелагическим прибрежный фитопланктон более насыщен видами и полидоминантен. Так, для закрытого участка прибрежья средняя величина индекса биоценологического разнообразия Маргалефа равнялась 3.92, для менее защищенного участка – 3.17, а для открытой литорали – 2.74.

За время существования водохранилища в составе руководящих видов прибрежного фитопланктона произошли заметные изменения. По сравнению с 50-ми годами в 70-х уменьшилось значение олигосапробов, β -мезосапробов *Asterionella formosa* Hass. и *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag., а роль видов *Stephanodiscus* увеличилась. В течение последнего десятилетия возросло обилие криптоноад (табл. 1).

Таблица 2

Биомасса и валовая продукция фитопланктона в прибрежье
Рыбинского водохранилища

Год	Биомасса, г/м ³					Валовая продукция, мг O ₂ /л. • сутки
	синезе- леные	диато- мовые	пирофи- товые	зеленые	общая	
1953	0.2	0.9	0.1	0.8	2.4	-
1955	0.7	1.6	0.1	0.3	2.9	-
1971	0.2	4.0	-	0.5	5.0	2.5
1977	0.2	2.5	1.3	0.7	4.8	2.4
1979	0.3	2.1	1.1	0.5	4.6	2.3

Сходные тенденции, интерпретируемые как результат антропогенного евтрофирования, характерны и для пелагиали волжских водохранилищ. Между тем в настоящее время прибрежный фитопланктон продолжает оставаться стабильным по численности, биомассе и показателям продуктивности (табл. 2). Динамика биомассы литорального фитопланктона имеет многовершинный характер, но в целом согласуется с изменениями температуры воды.

Еще более тесно с этим фактором связана динамика фотосинтетической активности планктонных водорослей. Однако на фоне ее сезонных изменений, следующих за температурой воды, наблюдаются короткопериодические колебания продуктивности планктонных водорослей со значительным размахом и периодом, равным нескольким суткам.

Удельная продуктивность литорального фитопланктона, видимо, выше, чем пелагического. Среднесезонные величины коэффициентов Ф/Б и П/Б в прибрежье водохранилища равны соответственно 0.5–0.6 и 1.3–1.5 (рассчитано по валовому фотосинтезу). Ориентировочно можно считать, что за сутки планктонные водоросли продуцируют в литорали водоема количество органического вещества, равное содержащемуся в их биомассе.

Перифитон по уровню видового разнообразия (402 вида и внутривидовых таксона) и преобладанию диатомовых (262 таксона рангом ниже рода) сходен с фитопланктоном. Однако общими для этих экологических группировок являются преимущественно бентосные виды с единичной встречаемостью в планктоне. Типично планктонные виды реже обнаруживаются в составе перифитона, за исключением некоторых видов диатомей из класса *Centricae* в период формирования биоценозов обрастаний. В целом флористическая общность планктона и перифитона сравнительно невелика. Коэффициент сходства Чекановского–Серенсена, рассчитанный по флористическим спискам, всего около 0.4.

Основу сообщества перифитонных водорослей составляют диатомовые, зеленые, а в летний период также и синезеленые водоросли. В отличие от фитопланктона пиропитовые, эвгленовые и золотистые водоросли играют в нем незначительную роль.

При заселении нового субстрата по численности и биомассе преобладают виды с широким экологическим спектром [*Melosira varians* Ag., *Diatoma vulgare* Bory., *Stephanodiscus biederanus* (Kutz.) Krieg., виды родов *Mougeotia*, *Spirogyra*], способные входить в состав различных экологических группировок водорослей. В дальнейшем они вытесняются типично перифитонными формами (виды *Cocconeis*, *Achnanthes* и *Cymbella* из диатомовых, а также *Stigeoclonium* из зеленых).

На начальных стадиях формирования биоценозов обрастаний преобладают виды с относительно крупными клетками. По мере их старения соотношение суммарная биомасса/численность уменьшается. В сложившихся альгоценозах преобладают виды со сравнительно крупными клетками весной и осенью и мелкоклеточные формы летом.

Биоценотическое разнообразие перифитона понижается при увеличении возраста сообщества. При этом увеличивается доминирование одного или немногих видов. В сезонном аспекте значения индексов разнообразия минимальны летом и максимальны осенью. В сравнении с фитопланктоном индексы биоценотического разнообразия перифитона ниже, особенно в летний период. Максимальная численность руководящих групп перифитонных водорослей наблюдается летом, максимальная биомасса — осенью, в период пика диатомей.

Значительное влияние на формирование сообщества перифитонных организмов оказывают особенности заселяемого ими субстрата. Суммарная биомасса водорослей на деревянном субстрате выше, чем на стеклах, в результате более интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей. В то же время биомасса зеленых выше на предметных стеклах. Сопоставление состава доминирующих на различных субстратах видов свидетельствует, что на стеклах преобладают типично перифитонные виды, тогда как в обрастаниях деревянного субстрата заметно большую роль играют формы, характерные для микрофитобентоса.

Микрофитобентос Рыбинского водохранилища, как и Ивановского, представлен обычными в планктоне водорослями — *Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Microcystis*, *Melosira*, *Stephanodiscus* и др. Ниже границы эвфотической зоны указанные виды составляют основную массу микрофитобентоса. В литорали водохранилища наряду с планктонными многочисленны типично бентосные виды диатомей из родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella*, а также виды *Closterium* (десмидиевые). Во время массового развития нитчатых зеленых водорослей виды *Mougeotia* и *Cladophora* в большом количестве обнаруживаются и в составе микрофитобентоса. Суммарная биомасса последнего может достигать нескольких десятков граммов на 1 м² и в некоторые периоды, особенно зимой и ранней весной, превышает биомассу фитопланктона.

Первичная продукция микрофитобентоса Рыбинского водохранилища сравнительно невысока - в среднем около $0.7 \text{ г } O_2/m^2 \cdot \text{сутки}$ (данные 1976 г.), что в 1.5-3 раза меньше, чем в водохранилищах с более высоким уровнем трофии - Киевском и Иваньковском.

Самостоятельную экологическую группировку представляют, по нашему мнению, нитчатые водоросли, или мезофитон. В литорали Рыбинского водохранилища ведущую роль в нем играет *Cladophora glomerata* (L.) Kutz., биомасса которой на отдельных участках мелководий в периоды массового развития нитчаток достигает $1.5-2.0 \text{ кг}/m^2$ сырого веса, а кислородная продукция за период вегетации - $7.5 \text{ кг } O_2/m^2$. В годы интенсивной вегетации альгоценоз *Cladophora*, по-видимому, доминирует в процессе новообразования органического вещества в открытом прибрежье водохранилища.

Однако продуктивность мезофитона сильно колеблется в разные годы. Повышение ее уровня наблюдается после затопления осушной зоны водохранилища в многоводные годы, если им предшествуют маловодные.

При сравнении различных альгоценозов Рыбинского водохранилища нетрудно заметить, что в планктоне пелагиали преобладают „парашютирующие“ в толще воды формы водорослей (виды *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Microcystis*, *Anabaena* и др.). В планктоне литорали наряду с пассивными планктерами велика роль активно подвижных жгутиковых водорослей (*Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Cryptomonas*, *Trachelomonas* и др.). Некоторые из „парашютирующих“ в планктоне видов водорослей способны к длительному сохранению жизнеспособности на дне водоема и составляют основу микрофитобентоса ниже границы эвфотической зоны.

В пределах эвфотической зоны собственно- или эвмикрофитобентос представлен преимущественно видами, обладающими опорным типом движения с помощью слизистых образований, и гомополярным типом строения клеток. Многие из этих форм могут входить и в состав перифитона, однако специализация к существованию на погруженном в толщу воды субстрате заключается, по нашему мнению, в ограничении подвижности и гетерополярности клеток или колоний водорослей.

УДК 593.16

Б.Ф. Жуков

ВОРОТНИЧКОВЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

Воротничковые жгутиконосцы (отряд *Choanoflagellida* Kent., класс *Zoomastigophorea* Calkins., *Protozoa*), как один из компонентов пресноводных биоценозов, привлекли к себе внимание

гидробиологов сравнительно недавно. Первые работы в этом плане в СССР были начаты в 1968 г. в Институте биологии внутренних вод АН СССР в лаборатории биологии низших организмов. До этого времени имелись лишь указания некоторых флористов о встречаемости нескольких видов зоофлагеллат. Состав, численность, биомасса и экология этих организмов не исследовались. Поскольку гидробиологи не учитывали эту группу простейших, невозможно было судить и о роли воротничковых жгутиконосцев в жизни водоемов.

Следует напомнить также, что эта очень своеобразная группа зоофлагеллат привлекает внимание и эволюционистов. Воротничковые жгутиконосцы – одни из древнейших на Земле организмов, возможно, являются переходным звеном к многоклеточным формам.

К настоящему времени наиболее полные данные о них накоплены для бассейна р. Волги и в особенности для Рыбинского и Ивановского водохранилищ. Все из известных видов воротничковых или чисто планктонные формы, или планктеры-эпибонты, или обрастатели, хотя две последние группировки четких отличий между собой не имеют. Как показали проведенные исследования, представители отряда *Choanoflagellida* – одна из ведущих групп среди зоофлагеллат во всех обследованных водоемах. Доминирующее положение они занимают в особенности весной и осенью, а некоторые виды в зимнее время.

В планктоне водохранилищ в весенне-летний период они обычно представлены одиночными формами, относящимися к родам *Mono-siga* и *Salpingoeca* и отчасти к *Codonosiga*. Все это не типичные планктеры, а виды, использующие в качестве субстрата планктонные водоросли, преимущественно диатомовые (*Stephanodiscus*, *Asterionella*, *Melosira*). Виды указанных родов и дают основную численность в летний период. В Ивановском водохранилище, например, в течение вегетационного периода она колеблется от 0,1 до 0,03 млн экз./л при биомассе от 0,006 до 0,016 мг/л. Весной воротничковые жгутиконосцы иногда составляют 51% от общей численности всех зоофлагеллат, а в летний период их численность может быть и значительно более высокой. В р. Сутке, впадающей в Рыбинское водохранилище в районе Борка, в 1976 г. зарегистрирована численность 21,2 млн экз./л с биомассой 3 мг/л. В это время почти все диатомовые (*Stephanodiscus*) оказались заселенными жгутиконосцами из родов *Mono-siga* и *Salpingoeca*.

Интересные данные получены и при исследовании р. Камы и ее водохранилищ. В некоторых районах бассейна воротничковые жгутиконосцы дают 100%-ные численность и биомассу, а на отдельных участках их численность достигла 0,5–0,7 млн экз./л с биомассой 0,032 мг/л. Причем в последнем случае доминировал колониальный жгутиконосец *Protospongia hackeli* – вид, ранее считавшийся редким, а для водоемов СССР вообще неизвестным.

Позднеосенние наблюдения за планктоном Шекснинского водохранилища и озер Северо-Двинской системы подтвердили наши более

ранние исследования. При низких температурах воротничковые жгутиконосцы начинают доминировать, хотя видовой состав зоофлагеллат и обедняется за счет выпадания в это время представителей отрядов *Kinetoplastida*, *Protomonadida* и отчасти *Bicosoecida*. Например, в оз. Покровском при температуре воды 1.8° подо льдом численность жгутиконосцев *Stelexomonas dichotomata* оказалась необычно высокой – 2.4 млн экз./л с биомассой 0.162 мг/л. Эти показатели близки к значениям летнего максимума для Рыбинского и Иваньковского водохранилищ, когда широко представлены все группы зоофлагеллат.

Результаты круглогодичных наблюдений за зоофлагеллатами на Рыбинском водохранилище показали, что в зимнее время подо льдом развиваются своеобразные виды жгутиконосцев, а именно колониальные планктонные воротничковые, летом практически отсутствующие. Причем в зимнем планктоне присутствуют обычно 3–4 вида: *Sphaeroeca volvox*, *Kentrosiga thienemanni*, *Protospongia hackeli* и *Stelexomonas dichotomata*, а доминирует один *S. volvox*. Оказалось, что зимой только этот вид развивается в таких количествах, что его биомасса достигает 0.425 мг/л и называется близкой к значениям, характерным для летних пиков численности всех зоофлагеллат. Явление само по себе очень интересное. Зимой практически отсутствуют водоросли и простейшие. Возможно, данный вид занимает освободившиеся экологические ниши, а температурный фактор для него является второстепенным, так как *S. volvox* встречается иногда и летом.

Широко представлены воротничковые жгутиконосцы и в обрастающих. Представители родов *Monosiga*, *Codonosiga*, *Salpingoeca* и др. заселяют в водоемах различные субстраты, используя водную растительность, животных и т.д. Наблюдения в Рыбинском водохранилище выявили, что наиболее обычным жгутиконосцем, поселяющимся на искусственных субстратах, является колониальный вид *C. botrytis*. Подсчет его численности показал, что, например, летом после 2-недельной экспозиции на стеклах развивалось до 50 тыс. экз./см² с биомассой 0.004 мг/см², однако при длительной экспозиции субстратов воротничковые жгутиконосцы вытеснялись водорослями. Тем не менее воротничковые жгутиконосцы безусловно играют значительную роль и в обрастающих.

Вообще *Choanoflagellida* – обычные виды для всех обследованных нами водоемов, хотя видовое разнообразие не везде одинаково. Они встречаются от истоков Волги до Астрахани, в Каме, в Северо-Двинской системе, в озерах Ярославской области, водоемах поймы р. Колымы, в озерах Карелии и даже в супергалинных озерах Крыма с соленостью до 83%.

К настоящему времени в водоемах СССР зарегистрировано 34 вида воротничковых жгутиконосцев из 15 родов (см. список видов). Описан один новый для науки род *Sphaerodendron* и 3 новых

вида: *Salpingoeca globulosa* Zhukov, *S. torulosa* Zhukov, *Sphaerodendron mirabilis* Zhukov.

Несмотря на то, что число известных для фауны СССР видов не так уж велико, эта группа простейших, по-видимому, должна играть в водоемах значительную роль. Развиваясь в больших количествах, особенно в водоемах мезотрофного типа, воротничковые жгутиконосцы как бактериофаги активно утилизируют микрофлору, являясь в свою очередь пищей для других гидробионтов (инфузорий, коловраток, ракообразных и т.п.). В зимнее время они, пожалуй, единственная группа из всех планктонных зоофлагеллат, активно участвующая в жизни водоема. Небезынтересна, хотя еще и не совсем ясна, связь воротничковых жгутиконосцев с планктонными диатомовыми водорослями, в которой прослеживаются черты симбиоза.

С п и с о к в и д о в

Отряд Choanoflagellida Kent

Сем. Monosigidae

Monosiga ovata Kent
M. varians Skuja
M. fusiformis Kent
Codonosiga furcata Kent
C. botrytis (Ehrnb.) Stein
C. gracilis (Kent) de Saedelleer
Diplosiga socialis Frenzel
Diplosigopsis siderotheca Skuja
Desmarella moniliformis Kent
D. irregularis Stokes
Kentrosiga thienemanni Schiller
Protospongia haeckeli Kent
Sphaeroeca volvox Lauterborn
Sphaerodendron mirabilis Zhukov

Сем. Salpingoecidae

Salpingoeca schilleri (Schiller) Starmach
S. urceolata Kent
S. amphoridium Clark
S. gracilis Clark
S. lefevrei Bourrelly
S. minor Dangeard
S. vaginicola Stein
S. clarki Stein
S. macrostoma Korschikov

Salpingoeca urnula Korschikov
S. minuta Kent
S. globulosa Zhukov
S. torulosa Zhukov
S. sphaericola Stokes
Pachisoeca longicollis Ellis
Diploeca elongata (Fott) Bourrelly
D. flava (Korschikov) Bourrelly
Lagenoeca poculiformis Schiller
Aulomonas purdyi Lackey
Stelaxomonas dichotomata Lackey

УДК 592(204)28; 595

А.И. Ш и л о в а

БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ. РЕЗУЛЬТАТЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Систематика и биология гидробионтов изучаются в Институте биологии внутренних вод со времени его создания преимущественно сотрудниками лаборатории зоологии, ныне биологии и систематики водных организмов. Необходимость такого изучения более 15 лет тому назад была обоснована Б.С. Кузиным, как одна из очередных задач гидробиологии.

Детальное и всестороннее изучение биологии руководящих видов гидробионтов – основное условие выявления закономерностей массовых биологических процессов, изыскания путей управления ими, овладения методикой составления прогнозов и сохранения окружающей нас природы.

Биологические особенности подавляющего большинства пресноводных животных изучены очень слабо. Многие существующие виды пока не описаны, определение других из-за неудовлетворительного состояния их систематики крайне сложно даже для опытных специалистов. Любое биологическое исследование начинается с определения объекта изучения, которое должно быть абсолютно точным. А это возможно далеко не для всех групп водных организмов, играющих первостепенную роль в жизни водоемов.

Обычно систематика большинства групп пресноводных организмов разрабатывается по половозрелым особям. Ювенильные стадии в лучшем случае не принимаются во внимание или же, как у хиромид, система преимагинальных стадий не соответствует таковой, построенной по имаго. Поскольку жизненные циклы большинства форм не были изучены, специалистами не учитывалась возрастная изменчивость, не отличались возрастные признаки от истинных таксономических. Ранние стадии развития рассматривались ими как

самостоятельные виды. Можно указать в связи с этим личинок хирономид, водяных клещей, конхострака и других ракообразных.

Расположение института на берегу Рыбинского водохранилища способствовало успешному изучению жизненных циклов массовых видов гидробионтов. При этом наблюдения проводились как в лаборатории, так и круглогодично в полевых условиях, что позволило получить ценнейший материал по жизненным циклам и особенностям биологии тубифицид, ракообразных, водяных клещей, ручейников, стрекоз, хирономид.

Многолетние тщательные наблюдения за жизненными циклами массовых видов тубифицид позволили установить продолжительность жизни (2–5 лет) 5 видов малощетинковых червей, сроки их размножения и плодовитость, разобраться в процессах резорбции и регенерации половой системы, открыть способность к партеногенезу. Данные об особенностях жизненного цикла обеспечили возможность разработки метода расчета продукции массовых видов.

Всесторонние многолетние исследования биологии ветвистоусых ракообразных (*Polyphemus pediculus*) выявили особенности онтогенеза, жизненных циклов, роста, питания, обмена и поведения под влиянием факторов среды, позволили решить задачу методического характера (при расчетах продукции, определении обмена и т.д.).

Наблюдения за жизненными циклами массовых видов остракод обеспечили понимание огромного многолетнего материала по сезонной динамике этих ракушковых в водохранилищах Верхней Волги, дали возможность определить сроки размножения, продолжительность жизни разных стадий развития, особенности роста, выявить моно- и полициклические виды, установить возрастную изменчивость. Особый интерес представляет впервые обнаруженное явление амфигонии для *Candona candida*. До сих пор полагали, что этот вид размножается только партеногенетически, ибо в период его размножения, весной, популяция состоит только из самок. Самцы отмечались редко и лишь в конце лета. Оказалось, что спаривание этого вида в условиях Рыбинского водохранилища происходит осенью, после чего самцы отмирают. Сперма сохраняется в семеприемниках самок до весны, когда и происходит оплодотворение.

Началось изучение листоногих раков отряда *Conchostraca*. Исследованы морфология, онтогенез, рост, питание и дыхание представителей семейств *Lynceidae*, *Cyzicidae* и *Leptestheriidae*. Выявлено число науплиальных стадий, дано их морфологическое описание, подробно изучена возрастная изменчивость и четко выявлены таксономические и возрастные признаки. Детальное изучение постэмбрионального развития способствует выявлению специфических личиночных признаков, позволяющих разобраться в системе группы, уточнить границы и истинное положение в ней таксонов разного ранга.

Почти в течение двух десятилетий собирался материал по жизненным циклам водяных клещей и проводилось исследование их он-

тогенеза, хетомы и тагмозиса. Эти данные позволили высказать некоторые обобщения по эволюции онтогенеза вообще и акариформных клещей в частности и установить таксономическую разнородность водяных клещей, не образующих единой группы в категории *Parasitengona*.

Было изучено развитие более 100 видов, описаны их личинки, составлен первый для Палеарктики и крупнейший в мировой литературе определитель личинок водяных клещей. Личинки большинства видов паразитируют на насекомых, главным образом хирономидах. Этим определяется их биологическое и практическое значение. Научная и практическая ценность такой работы очевидна, а составление определителя личинок было бы невозможным без накопления материала по развитию и биологии гидрахнелл.

Изучены жизненные циклы пяти массовых видов стрекоз. Для стрекоз временных водоемов характерны укороченные сроки прохождения отдельных возрастных стадий личинок, синхронность развития и ранний одновременный вылет имаго. В постоянных водоемах сроки прохождения стадий более продолжительные, развитие менее синхронное, вылет имаго более поздний и растянутый. Данные по росту и жизненным циклам были успешно использованы для разработки методики установления числа возрастных стадий. Известно, что личинки стрекоз линяют многократно, число же возрастных стадий не было достоверно установлено. Считалось, что оно изменяется в зависимости от условий развития, в действительности же оказалось различным для разных видов (от 7 до 11), но постоянным для каждого вида и не зависящим от типа водоема, в котором обитают личинки. Проведенное исследование по жизненным циклам стрекоз дало возможность описать морфологические признаки разных стадий, что позволяет идентифицировать до вида ранее неопределяемых личинок младших возрастов.

За 15 лет был изучен метаморфоз 120 видов хирономид и собраны данные по биологии более 160 видов. Материал по воспитанию преимагинальных стадий до имаго позволил связать имаго с личинками и куколками, свести в синонимы многие виды, описанные ранее по личинкам, уточнить систематический статус таксонов разного ранга и внести значительные исправления в определитель личинок.

Одновременное исследование преимагинальных и половозрелых стадий развития способствовало изучению систематики группы на современном уровне. При этом учитывался большой фаунистический материал из района Рыбинского водохранилища и других частей Советского Союза, использовались данные по морфологии личинок, куколок и имаго, а также по биологии, строению слюнных желез и кишечника личинок. В результате была разработана система трибы *Tanytarsini*, наименее изученной в подсемействе *Chironominae*, впервые составлен определитель этой группы хирономид, дан полный диагноз трибы, родов и видов для личинок, куколок и имаго.

При наблюдении развития разных видов была обнаружена диапауза у личинок хирономид. Оказалось, что она вызывается и снимается у разных видов разными факторами, может стимулироваться коротким фотопериодом, а сниматься длинным, или реактивируется длинным фотопериодом при одновременном охлаждении и промерзании особей. Для некоторых видов для выхода из диапаузы необходимо длительное охлаждение, а фотопериодизм не имеет значения. Интересные данные получены для видов временных водоемов, у которых диапауза наступает при длинном фотопериоде, когда личинка переходит во II возраст, а для выхода из диапаузы необходимо длительное охлаждение.

Эти данные следует учитывать при изучении темпа продуцирования биомассы хирономид в водоеме и использования личинок как лабораторных животных для решения физиологических и генетических задач.

Только всестороннее знание биологии исследуемой группы обеспечивает правильную оценку и понимание того или иного вида. Так, многолетние наблюдения за брачным поведением имаго позволили установить, что определенному типу роения (в воздухе, на твердом субстрате и на воде) соответствует определенное строение гениталий, ног и крыльев, что необходимо принимать во внимание при оценке таксономической значимости признаков и построения системы семейства.

Многолетние фаунистические сборы в сочетании с материалом воспитания личинок до имаго были использованы для изучения морфологии и систематики самок хирономид. Составленный определитель самок комаров-звонцов трибы *Chironomini* включает наибольшее распространённые в европейской части СССР 26 родов и 65 видов. Полноценные описания, снабженные оригинальными рисунками, обеспечивают надежную идентификацию самок большинства массовых видов указанной трибы подсем. *Chironominae*.

Трудно назвать работу по бентосу пресных вод, в которой не упоминался бы самый крупный и массовый вид *Chironomus plumosus*. Однако определение личинок рода *Chironomus* до последнего времени было крайне сложно, и далеко не все упоминания о нем действительно относились к виду *Ch. plumosus*.

Огромные материалы по метаморфозу *Ch. plumosus*, собранные сотрудниками лаборатории биологии и систематики водных организмов и присланные в институт специалистами из различных географических зон Советского Союза и водоемов разного типа, были основными для изучения полиморфизма природных популяций *Ch. plumosus*, выяснения факторов, обуславливающих удивительную сезонную и географическую изменчивость вида и выделения основных диагностических признаков для всех стадий развития мотыля.

Накопленные коллекции основных групп гидробионтов обеспечили возможность составления списка видов ракообразных, водяных клещей и насекомых для Иваньковского и Рыбинского водохранилищ и всего бассейна Волги. Поскольку систематике и фаунистике водяных

клешей и хирономид уделялось особое внимание, в этих группах обнаружено около 100 новых для науки видов. Лишь для трети из них опубликованы или сданы в печать диагнозы, остальные виды будут описаны в ближайшем будущем.

Ряд работ был выполнен по питанию гидробионтов с применением радиоуглеродной методики, разработанной в лаборатории микробиологии.

Наиболее полно изучены питание и пищевые взаимоотношения веслоногих ракообразных (Copepoda). На основании строения ротового аппарата выделены соответствующие способы добывания пищи, изучен пищевой спектр, интенсивность, оптимальные условия питания рачков, а также факторы, обуславливающие возможность сосуществования близких видов и исключающие их пищевую конкуренцию.

В перспективе исследование биологии и систематики гидробионтов будет естественно продолжаться. Предполагается более детально изучить особенности поведения массовых видов гидробионтов, свести и обобщить материалы по жизненным циклам тубифицид, обобщить наблюдения по биологии остракод водохранилищ Верхней Волги и перейти к исследованию этих ракушковых ракообразных в других районах бассейна Волги. Предстоит разработать систему конхострака, составить определитель самцов комаров-звонцов трибы Chironomini, провести ревизию некоторых родов хирономид, учитывая морфологические особенности всех стадий развития. Вероятно, будут вестись и фаунистические исследования, ибо в лаборатории накоплены большие материалы по фауне водяных клешей и хирономид разных регионов Советского Союза, присланные специалистами на обработку.

УДК 595.324.5-15

Л. Г. Б у т о р и н а

К ВОПРОСУ О СТАЙНОСТИ ГИДРОБИОНТОВ

Большинство планктонных ракообразных относится к числу агрегированных животных. Данное явление открыто сравнительно недавно, относительно мало исследовано и зачастую не принимается во внимание ни при работе на водоеме, ни в эксперименте. Тем не менее оно широко распространено у водных беспозвоночных и, по всей вероятности, обусловлено врожденным поведением, благодаря которому гидробионты создают всевозможные агрегации, в том числе их высшую форму — стай.

Единой терминологии в этой области пока не существует. Каждый автор, отмечая агрегированность гидробионтов, понимает ее по-своему и называет по-разному даже в пределах одной статьи, не придавая этому особого значения. Существует лишь единственное определение стай беспозвоночных, по которому обязатель-

ным условием такой агрегации является „опознание особей своего вида с помощью одного из каналов коммуникации – зрительного, химического или вибротактильного“ [2, с. 28].

Рассмотрим особенности стайного поведения на примере *Polypheumus pediculus* – одного из наиболее массовых видов пресноводных кладоцер. Исследования его биологии, выполненные нами в последнее двадцатилетие, убедили нас в том, что указанный вид в природе обитает только в скоплениях, которые по своим особенностям могут быть названы стаями без доминирования [5]. Согласно этому определению, стая представляет собой „временное объединение особей одного вида, которые находятся (все или большей частью) в одной фазе жизненного цикла, активно поддерживают взаимный контакт и проявляют или могут проявить в любой момент организованность действий биологически полезную, как правило, для всех особей данного вида“ [5, с. 5]. Оба определения дополняют друг друга и, будучи объединенными, могут быть приняты за основу понятия стай у гидробионтов.

Стаи *P. pediculus* встречаются в прибрежной зоне пресных водоемов северной и средней полосы Северного полушария. В толще воды они имеют строго очерченные контуры, напоминая по внешнему облику гриб с большим или меньшим расширением у поверхности. Ее форма меняется в течение суток и вегетационного сезона. Наибольшее количество рачков стаи сосредоточивается в верхнем 5–15–сантиметровом слое воды. По водной поверхности стаи разбросаны резко очерченными округлыми пятнами. Их размер, форма, плотность, а также количество на 1 м² и расстояние между ними зависят от типа водоема, метеорологических условий, времени суток, состава и численности входящих в нее рачков.

Стаи полифемов занимают постоянное местоположение в водоеме. Оно сохраняется неизменным на протяжении не только одного дня, но часто даже вегетационного сезона. Сосредоточение стай в отдельных местах водоемов определяется в первую очередь глубиной и защищенностью пространства от волнений и течений. Рачки предпочитают стоячие водоемы с хорошо развитой высшей водной растительностью. Оптимальная глубина их обитания 10–40 см.

В стае полифемов нет ни вожаков, ни особей второстепенного значения. Она, как любая несемейная группировка, не имеет иерархии. Стая не носит замкнутого характера. Ее состав отличается крайним непостоянством. Она быстро и многократно обновляется в течение суток в результате горизонтальных миграций отдельных рачков и вертикальных миграций всей стаи.

Горизонтальные миграции носят хаотический характер, совершаются с большой скоростью и только в светлое время суток. Неопределенное число рачков одновременно с разных сторон покидает стаю и входит в нее. Отдельные особи ненадолго задерживаются в пределах одной стаи. При горизонтальных миграциях общая форма, плотность и местоположение стаи в водоеме остаются неизменными. Однако ее состав испытывает постоянную текучесть.

Вертикальные миграции осуществляются всей стаей в течение суток при изменении освещенности водной толщи. Они носят целенаправленный ориентированный характер и происходят постепенно с очень небольшой скоростью. При таких миграциях форма стаи, ее размер, плотность и местоположение в водоеме меняются. Наиболее значительное и одновременное изменение состава стаи происходит при вертикальных миграциях в темное время суток. С заходом солнца стаи растягиваются и рассеиваются по поверхности воды настолько, что близлежащие стаи сливаются. В полной темноте они опускаются на дно и соединяются. С увеличением освещенности полифемы поднимаются к поверхности, собираясь в прежних местах, но в обновленном составе.

Состав стаи меняется также и в течение вегетационного сезона. Ранней весной и поздней осенью стаи полифема однородны. Весной они состоят из многочисленных партеногенетических самок, осенью — из гамогенетических. В остальное время сезона преобладают смешанные стаи с резким доминированием особей одного типа. Численность рачков в стаях снижается от весны к осени. Максимальная плотность стай наблюдается в конце мая—июне. Размер и форма стай зависят от состава и численности особей.

Для стай полифема характерна синхронность развития однотипных особей. Рачки, входящие в состав стаи, хорошо различают окружающий биотоп и особей своего вида и реагируют на их присутствие изменением поведения, скорости дыхания и перемещения, а вместе с ними и интенсивности всего обмена. Дальность зрения, направленность, сила реакции и восприятия отдельных стимулов, а следовательно, поведение и дыхание *P. pediculus* при равных абиотических условиях, меняются в зависимости от пола, возраста, физиологического состояния рачков, а также времени суток и температуры воды. Зрение играет одну из главных ролей в стайном поведении как отдельных особей полифема, так и всей стаи.

Перемещение стаи от возбуждающего стимула всегда носит постепенный волнообразный или поэтапный характер. Это позволяет высказать предположение о наличии у полифемов способности передавать информацию от особи к особи, в результате чего совершаются согласованные действия всей стаи, наиболее четко проявляющиеся в случае опасности. Вполне вероятно, что в передаче информации преобладает зрительный канал связи.

Судя по реакции стаи и ее особей на цветные и бесцветные стимулы, у *P. pediculus* имеется цветовое зрение. На цвет рачки реагируют моментально, в результате чего стая быстро совершает перемещение. На бесцветные стимулы реакция рачков замедлена или отсутствует, а перемещение (если оно происходит) более спокойное и плавное. Следовательно, цвет может служить стимулом, возбуждающим движение рачков.

Особь в стае постоянно вступают в активный контакт друг с другом, образуя небольшие временные и очень недолговечные „охотничьи“ микрогруппировки для совместной ловли добычи. В них обыч-

но объединяются рачки одного пола и физиологического состояния. После схватывания добычи одним или несколькими рачками группа распадается. Полифемы расходятся в разные стороны, но через некоторое время вновь собираются, но уже в другом составе. Микрогруппировки – структурная основа любой стаи полифема. Численность особей в них не превышает 15. Часть рачков в стае всегда остается вне охотничьих микрогрупп. Это так называемые „бродячие“ особи, которые либо только поймали добычу и не нуждаются в пище и, следовательно, в микрогруппе, либо только вошли в пределы стаи. Количество микрогруппировок и бродячих особей зависит от численности стаи.

Микрогруппировки и бродячие особи в пределах стаи расположены неравномерно. В результате любая стая *P. pediculus* всегда состоит из плотного ядра и рыхлого ореола, форма и плотность которых, а также характер и скорость передвижения в них рачков зависят от состава стаи и численности ее особей. У одного и того же рачка характер перемещений меняется в зависимости от места нахождения его в пределах стаи или вне ее. Для его движений характерны прямолинейные пробежки, повороты, рывки в разные стороны, кувырки, круговые вращения и парения на одном месте. У полифема наблюдается 4 типа передвижений.

Первый тип – проявляется при движении особей вне стаи, т.е. при горизонтальных миграциях рачков из стаи в стаю. Он прямолинейен, скорость и длина одного пробега максимальны. Ось тела всегда параллельна поверхности воды. Рачки двигаются только вперед и не питаются.

Второй тип наблюдается при перемещениях рачков в ореоле стаи. Сохраняя прямолинейность, он чередуется с частыми парениями на одном месте, небольшими рывками и поворотами. Скорость движения рачков минимальна, длина одного пробега средняя. Ось тела направлена под некоторым углом к поверхности воды. При парении она образует прямой угол. Перемещение особей сочетается с их питанием.

Третий тип характерен для особей, находящихся в охотничьих микрогруппировках. Их путь в основном кругообразный и челночный, чередуется с рывками в стороны, бросками за добычей, кувырками через голову и небольшими парениями. Скорость движения особей выше средней, иногда приближается к максимальной, длина одного пробега минимальная. Ось тела расположена под некоторым углом к поверхности, часто и резко меняется в зависимости от положения и скорости движения рачка. При этом типе рачки практически остаются на месте, осуществляя только охоту и питание.

Четвертый тип движения наблюдается у бродячих особей и по своему характеру занимает промежуточное положение между движениями рачков в охотничьих микрогруппировках ядра стаи и в ее ореоле. Их путь в основном прямолинейный, изредка сменяется парением на одном месте, поворотами и рывками в стороны. Скорость

движения рачков снижается до средней, длина одного пробега увеличивается, но все же остается меньше, чем в ореоле стаи. Рачки не питаются.

Таким образом, многочисленные особи внутри стаи находятся в постоянном движении, не нарушая ее строгих контуров. Характер перемещения (его направленность и скорость) непостоянный как у разных особей в одно и то же время, так и у одного и того же рачка на протяжении не только его жизненного цикла, но даже одного часа. Поскольку стая полифемов состоит из разнородных и различных особей, перемещение рачков внутри ее напоминает „броуновское“ движение частиц.

Если судить по взаимному положению рачков в пространстве, стая *P. pediculus* имеет хаотическую структуру, которую можно охарактеризовать как „структуру при питании“. Ее особенность заключается в том, „что особи в стае быстро меняют ориентацию и положение относительно друг друга“ [5, с. 68]. Стая полифемов – прежде всего пищевое объединение рачков. Она жизненно необходима для полного удовлетворения пищевых потребностей каждой особи и продолжения вида. Только в стае и в охотничьей микрогруппе особи могут поймать необходимое количество пищи, обнаружить половых партнеров и отложить латентные яйца, из которых весной выведутся партеногенетические самки. В стае у рачков улучшается скорость роста, уменьшается потребление кислорода, увеличивается продолжительность жизни, повышаются интенсивность питания, размножения и некоторые другие показатели метаболизма.

Стаи полифемов образуются и существуют в сложном комплексе взаимодействующих абиотических и биотических факторов, воздействующих на рачка и его сенсорные органы. Главные из них: химический фон и температура среды, зрительные стимулы и вибрационные колебания. Химический фон включает в себя, с одной стороны, благоприятный для полифемов состав воды, с другой – определенную концентрацию в среде алломонов, кайромонов, феромонов и ингибиторов, выделяемых рачками своего вида и другими животными данного биоценоза и воздействующих на межвидовые и внутривидовые процессы популяций и особей [1]. Зрительный фон состоит из абиотических (цветность, мутность воды, степень и характер ее освещенности) и биотических факторов (общий характер биотопа, наличие или отсутствие в нем рачков своего вида, пищи, врагов и других животных). Вибрационный фактор складывается из течений, волнения среды обитания, а также из ультразвуковых колебаний определенной силы, создаваемых работой плавательных антенн оптимального количества особей своего вида и видов других животных, составляющих биоценоз.

При благоприятных условиях в среде обитания возникновение и существование стаи как единого целого возможно только при наличии у животных врожденного эффекта группы, благодаря которому осуществляется коммуникация особей и популяций, происходит регуляция внутри- и межпопуляционных процессов [6, 7].

Действие эффекта группы выявляется и регулируется наличием в среде обитания комплекса факторов: 1) основного – оптимальной концентрации кайромонов, позволяющих находить особей своего вида, определять их пол и количество; 2) суммы положительных зрительных стимулов, благодаря которым рачки различают особей своего вида; 3) суммы ультразвуковых колебаний определенной волны и мощности, с помощью которых рачки улавливают нахождение стай своего вида и движения особей внутри них.

Таким образом, черты, характерные для стай и стайного поведения *P. pediculus*, – одного из наиболее массовых и распространенных видов ракообразных северных водоемов, во многом повторяют характер стай некоторых беспозвоночных [2, 3], рыб [4, 5], а в более общих чертах даже позвоночных животных, ведущих наземный образ жизни [4, 7]. Вполне возможно, что определение стай, даваемое для позвоночных, имеет более широкое значение и в какой-то степени может быть распространено и на беспозвоночных.

Стаи животных выработались в определенных экологических условиях, как приспособительная реакция, обеспечивающая сохранение и процветание вида в его единстве со средой обитания [5]. Это по существу может служить общим определением стай для всего животного мира.

В планктоне пресных водоемов сосредоточены и существуют стаями подобно *P. pediculus* многие *Cladocera*. Это необходимо учитывать при любой работе с ними, особенно экспериментальной.

Л и т е р а т у р а

1. Барбье М. Введение в химическую экологию. М., 1978. 230 с.
2. Зеликман Э.А. Стаеобразование, как форма нетрофических связей у ракообразных. – В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1975, с. 27–30.
3. Зеликман Э.А. Нетрофические регуляторные взаимоотношения у морских беспозвоночных. – В кн.: Биология океана. Т. 2. М., 1977, с. 23–33.
4. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М., 1980. 220 с.
5. Радаков Д.В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972. 174 с.
6. Шварц С.С., Пястолова О.А., Добринская Л.А., Рункова Г.Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., 1976. 151 с.
7. Шовен Р. Поведение животных. М., 1972. 487 с.

Б.И. Куперман

УЛЬТРАТОНКАЯ СТРУКТУРА ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ И ЖЕЛЕЗИСТЫХ АППАРАТОВ ЦЕСТОД В ОНТОГЕНЕЗЕ

Цестоды – высокоспециализированная группа плоских червей, в морфологии и жизненных циклах которых проявляются многие черты глубокой адаптации к среде обитания. Один из наиболее характерных примеров этого явления – сложноорганизованные покровные ткани (тегумент) цестод, осуществляющие как пищеварительно–абсорбционные функции, так и взаимный молекулярный обмен между паразитом и хозяином в целом. В результате электронно–микроскопических исследований к настоящему времени получено общее представление об архитектонике покровов цестод [2, 3]. Большинство работ при этом было выполнено на отдельных стадиях развития – взрослой или личиночной у ограниченного числа видов.

В перспективе необходимы более углубленные сравнительно–морфологические исследования изменений поверхностных структур в онтогенезе у цестод из разных систематических групп, работы по детальному выяснению структурных и функциональных особенностей покровов отдельных участков стробилы в разной среде обитания, а также изучение генезиса и эволюции покровных тканей цестод в онтогенезе.

В настоящей работе приводится анализ общих закономерностей формирования ультраструктуры тегумента и железистых аппаратов в онтогенезе 30 видов низших цестод, относящихся к 5 отрядам (*Caryophyllidea*, *Pseudophyllidea*, *Trypanorhyncha*, *Tetrarhyllidea*, *Proteocephalidea*).

Ультраструктура покровных тканей в онтогенезе

Формирование поверхностного слоя и связанных с ним структур происходит на первой паразитической стадии развития в процессе перехода онкосферы в процеркоид, что показано на представителях отряда *Pseudophyllidea*. В последнее время было исследовано развитие покровных тканей и их становление у видов *Eubothrium rugosum*, *Bothriocephalus gowkongensis* и *Proteocephalus exiguus* на ранних постэмбриональных этапах развития.

Наружный ресничный слой корацидия, окружающий онкосферу *Pseudophyllidea*, отделен от нее плотной, сильно складчатой оболочкой. Онкосфера покрыта тонким прерывистым цитоплазматическим слоем, образованным отростками клеток, лежащих близко от поверхности. Он ограничен тонкой базальной пластинкой, под которой лежат мышечные волокна. Выросты типа микроворсинок или

микротрихий, свойственных тегументу более поздних стадий развития, на его поверхности не встречаются. Цитоплазма клеток формирующегося тегумента содержит большое число дискоидальных, округлых и палочковидных гранул, поступающих по отросткам этих клеток в его наружный цитоплазматический слой. Дальнейшее развитие покровных тканей происходит после попадания корацидия в промежуточного хозяина, где ресничная оболочка отслаивается, а онкосфера проникает через стенку кишечника в полость тела циклопы.

На поверхности онкосферы цитоплазматические отростки клеток тегумента сливаются, образуя единый слой, который наполняется гранулами различной формы, поступающими из цитоплазмы клеток. Мембраны, окружающие гранулы, плотно прилегают и соединяются с поверхностной мембраной тегумента, служа дополнительным источником мембранного материала для формирования выростов наружного слоя цитоплазмы. Наиболее характерной чертой раннего этапа развития тегумента в период перехода онкосферы в процеркоид является образование на его поверхности многочисленных цилиндрических микроворсинок, которые покрыты цитоплазматической мембраной и имеют гранулярное или фибриллярное содержимое. По своей структуре они аналогичны микроворсинкам щеточной каймы кишечника беспозвоночных и позвоночных животных и, вероятно, осуществляют гидролиз или мембранное пищеварение и активный транспорт пищи. С ростом процеркоида наружный слой тегумента утолщается, содержит большое число везикул, вакуолей и митохондрий, микроворсинки удлиняются, располагаясь упорядоченно. Длина микроворсинок — 1 мкм, число их на 1 мкм² — 4–5. Микроворсинки сохраняются до полного формирования процеркоида, когда имеют место основные процессы морфогенеза и накопления запасных питательных веществ. Наружный синцитиальный слой цитоплазмы отделен извитой формирующейся базальной пластинкой от клеточного слоя, связанного с тегументом. Клетки однотипные, мало дифференцированы, с крупными ядрами, тесно прилегают друг к другу и к наружной цитоплазме тегумента.

Наиболее существенная перестройка поверхностных структур процеркоида наблюдается на завершающем этапе его развития, когда происходят смена микроворсинок новыми специализированными органоидами цестод — микротрихиями — и окончательное формирование тегумента, общий план строения которых сохраняется на последующих стадиях жизненного цикла. По своей организации микротрихии значительно отличаются от микроворсинок. В их образовании принимают участие электронно-плотные гранулы яйцевидной и продолговатой формы, ограниченные мембраной, формирующиеся в перинуклеарной цитоплазме клеток тегумента и поступающие по отросткам этих клеток в наружную цитоплазму. Микротрихии состоят из двух частей: короткой базальной и отходящей от нее вытянутой электронно-плотной дистальной, суживающейся к вершине. Обе части разделены многослойной пластинкой. Стенки основания укреплены осмиофильным веществом, лежащим под мембраной. Микротри-

хии покрыты поверхностной цитоплазматической мембраной и содержат в дистальной части набор плотно упакованных микрофибрилл. Микротрихии процеркоидов бывают двух типов: крупные конусовидные и мелкие трубчатые или пальцеобразные.

Таким образом, формирование покровных тканей у низших цестод характеризуется следующими этапами: 1) образование тонкого слоя наружной цитоплазмы в онкосфере, окруженной защитной оболочкой; 2) появление микроворсинок на поверхности тела процеркоида в первые дни развития; 3) упорядочение расположения микроворсинок и генезис внутренних структур тегумента; 4) исчезновение микроворсинок и образование микротрихий; 5) окончательное формирование микротрихий, тегумента и связанных с ним компонентов.

Существованию стадии микроворсинок у формирующегося процеркоида и последующей замене их микротрихиями мы придаем важное значение, так как эти процессы отражают, по-видимому, определенные этапы филогенеза покровов цестод и способствуют пониманию их отношений с другими группами плоских червей. Выявлено определенное сходство ультратонкой организации и функционирования покровов цестод и трематод на начальных этапах развития. У спороцист трематод, утративших кишечник, происходит формирование на поверхности тела многочисленных микроворсинок, на последующей стадии (у редий) с появлением кишечника микроворсинки постепенно исчезают. Структура и функция микроворсинок тегумента процеркоидов цестод, спороцист и редий трематод весьма сходны. Эволюция покровов цестод, однако, не останавливается на стадии микроворсинок: вместо них возникают и развиваются микротрихии, свойственные только цестодам.

На стадии плероцеркоида происходят смена хозяев и локализация цестод. Изменение экологии личинок обуславливает преобразования структуры и функции их покровных тканей. Толщина наружного цитоплазматического слоя тегумента по сравнению с процеркоидом заметно увеличивается, базальная пластинка хорошо выражена. На стадии плероцеркоида происходят существенная дифференциация клеточного состава и специализация субтегументальных клеток, представленных несколькими типами: дифференцированными субтегументальными, липидосодержащими, железистыми и камбиальными. Субтегументальные клетки сформированных плероцеркоидов имеют вытянутую форму, соединяются отростками между собой, с тегументом и нижележащей перенхимой. В их перинуклеарной цитоплазме присутствуют митохондрии, большое число вакуолей, дисковидных и пластинчатых гранулярных телец, аналогичных таковым в дистальной цитоплазме тегумента, куда они поступают по отросткам клеток. Крупные липидосодержащие клетки содержат в цитоплазме одну или несколько липидных капель и значительное количество гранул гликогена. Иногда удается наблюдать экскрецию липидных включений через наружную цитоплазму тегумента. Недифференцированные камбиальные клетки, по мнению ряда авторов, миг-

прируют из паренхимы в область субтегумента, где дифференцируются в субтегументальные клетки.

У плероцеркоидов и взрослых цестод микротрихии могут различаться формой, величиной и относительным числом на единицу площади. Рост числа и величины микротрихий при переходе плероцеркоида к взрослой стадии может быть обусловлен высоким уровнем абсорбции, необходимым для активного роста и морфогенеза половозрелых червей. Длина *Eubothrium rugosum*, например, увеличивается почти в 200 раз за сравнительно короткий период времени. Выявлен определенный полиморфизм микротрихий как на разных участках стробилы одного червя, так и у разных видов цестод, что отражает многообразие их функций. Различают несколько типов микротрихий: конусовидные, булавовидные, трубчатые или пальцеобразные и др. Отличия между ними касаются формы и величины проксимальной и дистальной частей. На сколексе обычно присутствуют конусовидные и трубчатые микротрихии, на остальной части стробилы преимущественно трубчатые. Последние, как считают, выполняют трофическую функцию, конусовидные – защитную, фиксаторную или способствуют передвижению цестод в кишечнике хозяина. По своей функции, согласно современным представлениям, микротрихии увеличивают скорость поступления пищевых веществ в организм и площадь абсорбции. Абсорбирующая поверхность увеличена микротрихиями цестод до 46 раз [1], микроворсинками щеточной каймы кишечного эпителия – до 30 раз. Получены доказательства существования мембранного пищеварения на поверхности тегумента цестод, имеющего слой гликокаликса.

Строение покровов тканей взрослых червей заметно различается на протяжении стробилы. Высота тегумента и субтегументального слоя достигает наибольшей величины в передних отделах тела – зоне роста и закладки гонад. Клетки субтегумента расположены на разных уровнях несколькими рядами. Образование мощного субтегументального слоя обеспечивает интенсивную трофическую функцию в этой части стробилы. Высота тегумента и субтегумента заметно уменьшается в отделах стробилы, имеющих гонады, в зрелых члениках задней части тела наблюдаются деструктивные изменения покровов, отражающие нарушение их трофической и защитной функций перед отторжением червей. В результате сравнительного изучения покровов червей 5 отрядов установлены ультраструктурные отличия на уровне отрядов, семейств и даже видов, что может быть использовано для вопросов диагностики и систематики в пределах класса цестод.

Ультраструктура железистых образований в онтогенезе

С покровами тесно связаны железистые образования, играющие важную адаптивную роль во взаимоотношениях паразита и хозяина. Субмикроскопическое изучение железистых аппаратов большой груп-

пы цестод из 5 отрядов позволило установить различие ультраструктуры желез, уровня их развития, локализации, характера секрета и способов его выведения на разных стадиях онтогенеза. В онкосферах *Diphyllbothrium latum*, *Triaenophorus crassus*, *Bothriocephalus gowkongensis* электронно-микроскопически выявлены железы проникновения, ранее у псевдофиллидных цестод не описанные. В цитоплазме железистых клеток имеются гранулы электронно-плотного секрета, сильно развитый эндоплазматический ретикулум с большим числом рибосом. Форма, величина и структура секреторных гранул в онкосферах *D. latum* весьма сходны с таковыми процеркоида и плероцеркоида этого вида.

Железистые образования процеркоидов представлены одноклеточными железами вытянутой формы с крупным ядром, расположенными в центральной паренхиме средней части личинок в количестве от 5 до 16. Их цитоплазма, заполненная мелкими округлыми гранулами секрета, содержит много мембранных элементов и сильно развитый комплекс Гольджи. Отростки клеток выполняют функцию секреторного протока, направляются к переднему концу тела, проходят через базальную пластинку в дистальную цитоплазму тегумента и образуют выросты или выпячивания под наружной цитоплазматической мембраной. Эти выросты, содержащие секрет, встречаются на передней и на латеральной поверхности личинки. У процеркоидов *D. latum* в отличие от описанных видов железистые клетки лежат в паренхиме задней, реже средней части личинки, размер гранул секрета почти вдвое больше, чем у других видов.

При сравнении процеркоидов псевдофиллидных цестод прослеживается постепенное усложнение железистых образований, обусловленное различной биологией видов. У процеркоидов *Eubothrium rugosum* и *Bothriocephalus gowkongensis*, которые паразитируют в кишечнике рыб на последующих стадиях, железы представлены 5–7 секреторными клетками. Функциональная роль их, вероятно, сводится к защите от воздействия среды кишечника хозяина. У процеркоидов *Triaenophorus nodulosus*, преодолевающих тканевый барьер при попадании в полость тела и печень промежуточного хозяина, наблюдается интенсификация функций секреторных клеток как желез проникновения, число которых увеличивается до 12–16. Процеркоиды *D. latum* попадают в рыбу через стенку кишечника и мигрируют в тканях внутренних органов и мускулатуре, функционируя как железы проникновения. Железистые клетки и особенно протоки обнаруживают тенденцию к слиянию, что находит свое завершение на стадии плероцеркоида.

У плероцеркоидов видов *Eubothrium* и *Triaenophorus* число железистых клеток значительно увеличивается по сравнению с процеркоидом. Основная масса их локализуется в центре полностью дифференцированного сколекса и вдоль верхнего и нижнего краев ботрий. Секреторные протоки большинства клеток направлены к теменной пластинке, часть из них к боковой стороне сколекса. Секрет скапливается в выростах наружной дистальной цитоплазмы, как

у процеркоидов. Большой интерес представляют периодически функционирующие субтегументальные железистые клетки плероцеркоидов *T. nodulosus*. Секрет этих желез, лежащих вдоль всего тела, служит, вероятно, для нейтрализации защитных клеточных реакций хозяина. После инкапсуляции и полного развития плероцеркоида в печени рыб железы перестают функционировать. Однако при экспериментальном заражении они обнаруживаются в большом количестве в период прохождения через стенку кишечника. У плероцеркоидов *T. crassus*, мигрирующих в мускулатуре рыб, железистые клетки в сколексе постоянно функционируют.

Железистый аппарат плероцеркоида *Diphyllbothrium latum* наиболее развит среди исследованных цестод и отличается как по структуре, так и по уровню развития. В результате слияния железных клеток и их протоков образуется крупный железистый комплекс синцитиального строения, заполняющий паренхиму от переднего до заднего конца тела плероцеркоида. Железистые клетки не имеют четко очерченных границ, в их цитоплазме присутствует сильно развитая гранулярная эндоплазматическая сеть, богатая рибосомами, что свидетельствует об активном белковом синтезе. Крупные электронно-плотные гранулы секрета, заполняющие цитоплазму клеток и секреторных протоков, достигают в диаметре 1 мкм, что почти в 5 раз превышает размер гранул секрета у других видов псевдофиллидных цестод. Многочисленные секреторные протоки, укрепленные микротрубочками, направляются к переднему концу тела, пронизывают базальную пластинку и слой наружной цитоплазмы теги-мента, открываясь в области фронтальной ямки.

Фронтальные железы процеркоидов и плероцеркоидов *Diphyllbothrium*, *Triaenophorus* и *Ligulidae* следует рассматривать как железы проникновения, что отражает их функциональное значение. Секрет желез полифункционален, способствует не только проникновению в промежуточного хозяина, но и защите паразита от клеточных реакций хозяина. Способность плероцеркоидов к реинвазии хозяев и миграции в тканях и органах рыб определяется уровнем развития железистого аппарата и количеством выделяемого секрета. Железы проникновения онкосфер, процеркоидов и плероцеркоидов исследованных цестод необходимы для обеспечения их проникновения в нового хозяина, миграции и нормального развития на последующей стадии онтогенеза, что дает основание рассматривать их как адаптацию на уровне ценогенеза.

Одноклеточные железы взрослых цестод, обитающих в кишечнике, кроме *Cyatocephalidae*, *Ligulidae*, *Bothriocephalus claviceps* и *Caryophyllidea*, локализованы в пределах сколекса. Их протоки открываются в область теменной пластинки и ботрий. По своему происхождению они связаны с железами проникновения процеркоидов и тканевых плероцеркоидов, но имеют иное строение и выполняют другие функции. Секрету желез придается некоторое иммунологическое значение, существует мнение об их участии в фиксации к трофической функции сколексов. Можно пред-

положить, что секрета фронтальных желез направлена против воздействия среды кишечника на цестод.

Секреторные клетки у плероцеркоидов и взрослых *Ligula intestinalis* и *Schistocephalus solidus* расположены в области сколекса и вдоль всего тела с выходом протоков на боковую поверхность. У взрослых *Cyatocephalus truncatus* и *Bothrioccephalus claviceps* они находятся в сколексе, в передней и средней части тела. У представителей *Caryophyllidea* - *C. laticiceps* и *Khawia sinensis* - впервые обнаружен крупный многоклеточный железистый комплекс, заполняющий большую часть тела этих цестод. Он лежит в медуллярной паренхиме и лишь отдельные выросты его проникают в кортикальную. В переднем конце тела образуются широкие протоки, направляющиеся к фронтальной части сколекса. Клеточные границы железистых клеток неразличимы, в их цитоплазме множество секреторных гранул, отличающихся по форме и величине от таковых большинства изученных нами цестод. В цитоплазме клеток встречаются сильно развитые комплексы Гольджи, участвующие в формировании секрета. По сравнению с псевдофиллидными цестодами выход секрета из сколекса осуществляется иным путем.

Нами установлено не менее трех типов выведения секреторного материала из тела цестод. Первый связан с накоплением секрета в выростах дистальной цитоплазмы тегумента, куда он поступает по секреторным протокам из железистых клеток (виды *Bothrioccephalus*, *Eubothrium*, *Triaenophorus*). Выход секрета из этих выростов происходит при частичном или полном их разрушении. Второй способ выведения секрета обнаружен у видов *Diphylobothrium* и *Ligulidae*. Их секреторные протоки пронизывают наружный слой цитоплазмы, тегумента и открываются без выростов, выделяя секрет непосредственно в окружающую червей среду. Третий способ характерен для видов *Caryophylleus*, у которых секрет заполняет дистальную цитоплазму тегумента сколекса. Выход секрета осуществляется путем образования небольших выпячиваний поверхностной плазматической мембраны, включающих несколько гранул секрета, и их последующим отшнуровыванием.

В заключение следует отметить, что изучение морфофизиологических изменений цестод при адаптации к паразитизму способствует пониманию прогрессивного и регрессивного развития в эволюционном процессе. Редукция органов чувств и пищеварительного тракта у цестод стала классическим примером морфофизиологического регресса у паразитических организмов. Однако А.Н. Северцов указывал, что в результате приспособления организма к своеобразным условиям жизни происходит субституция органов или функций. По данным ультратонкой организации последних лет покровные ткани цестод представляют собой уникальную систему с многообразными физиологическими и биохимическими функциями: барьерно-защитной, пищеварительно-абсорбционной, секреторной, экскреторной, осморегуляторной. Длительная адаптация к эндопаразитизму сопровожда-

ется постепенным переходом функций усвоения пищи от кишечника к покровам.

Мы придерживаемся мнения, что утрату органов чувств и кишечного тракта у цестод следует рассматривать не как морфофизиологический регресс или деградацию, а как высокую специализацию к изменившимся условиям, способствующую биологическому прогрессу этой группы.

Л и т е р а т у р а

1. Graeber K., Storch V. Elektronenmikroskopische und morphometrische Untersuchungen am Integument von Cestoda und Trematoda (Plathelminthes). - Zool. Anz., 1979, vol. 202, No 5/6, p. 331-347.
2. Lumsden R.D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths. - Exptl. Parasitol., 1975, vol. 37, No 2, p. 267-339.
3. Smyth J.D. Changes in the digestive-absorptive surface of cestodes during larval adult differentiation. - Symp. Brit. Soc. Parasitol., 1972, vol. 10, p. 41-70.

УДК 597-152.6(026)

А.Г. Поддубный

ПРОБЛЕМА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РЫБ ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Одной из серьезных методологических задач современной экологии в целом и гидрoэкологии в частности остается проблема количественного учета населения и его динамики под воздействием факторов среды. В ихтиологии она остро актуальна с момента становления ее как науки до настоящего времени. Уже накоплен огромный опыт определений абсолютной и относительной численности рыб, описано большое число методик и способов расчета плотности ихтиомассы в водоемах разного типа и на разных биотопах одного водоема, однако проблему еще нельзя считать решенной.

Существующие в настоящее время методы определения общей или абсолютной численности рыб условно могут быть разделены на 2 группы. К первой из них относятся все методы прямого учета числа особей, находящихся над определенной площадью дна или в определенном объеме водной толщи. Этот учет осуществляется путем отлова икры, молоди или взрослых рыб различными орудиями, по данным наблюдений с воздуха и аэрофотосъемки, путем расшиф-

ровки эхолотных записей и подводного фотографирования, прямыми подсчетами рыб, проходящих через фиксированный створ реки или рыбохода, и особей, погибших в процессе химической очистки водоемов.

Вторую группу составляют расчетно-аналитические методы и методы математического моделирования численности популяций, основанные на прямых и косвенных показателях пополнения и убыли и данных мечения.

Основным недостатком существующих методов определения численности рыб в водоеме оказывается то, что они могут быть применимы или только в строго определенных экологических ситуациях (например, методы прямого счета), или по принципу применимы широко, но очень неточны.

Основные трудности использования методов прямого учета заключаются в технической сложности облова за короткие сроки значительной акватории и в непостоянстве коэффициентов уловистости существующих орудий лова, связанном с пятнистостью распределения скоплений рыб, а также с возрастными и сезонными изменениями жизнедеятельности образующих популяции группировок особей.

Общий недостаток существующих расчетно-аналитических способов определений и математических моделей численности заключается в том, что все они пока еще построены на основе весьма условных представлений о фактическом ходе пополнения и убыли особей в изучаемых популяциях и не учитывают в нужной мере комплексного воздействия на динамику численности факторов среды.

Опыт многолетних исследований лаборатории ихтиологии института на внутренних водоемах и анализ состояния разработок в области методов учета позволяют оценить перспективы работ по прямому учету фактической численности популяций рыб и плотности ихтиомассы на типичных биотопах одного водоема и в разных водоемах. Одновременно представляется возможность дать ориентировочную оценку точности рассматриваемых методов.

В исследовательской практике на внутренних водоемах для определения численности рыб наиболее широко применяется метод площадей, принцип которого достаточно прост и заключается в том, что количество рыбы, пойманной на определенной площади или в определенном объеме воды, относится ко всей площади (объему воды) водоема или его части, занятой скоплением рыбы.

Расчет численности ведется по следующей формуле:

$$N = \frac{P \cdot m}{p} \cdot K \cdot K_1,$$

где P – площадь района учета, p – площадь, обловленная орудием лова, K и K_1 – коэффициенты горизонтальной и вертикальной уловистости орудия лова, m – улов в единицу времени.

Точность расчета зависит от суммы величин ошибок в определении всех элементов формулы. В идеальном случае (одинаковая глубина и гидрофизические характеристики водной массы, равномер-

ная плотность рыбного населения, оптимальные орудие и сроки лова, репрезентативная сетка станций и т.д.) минимальная ошибка в определении численности пелагических рыб в водоеме методом площадей может составлять, по мнению З.М. Аксютиной, при работах с лампарой в Азовском море для хамсы 27–28%. Большей точности работы методом площадей ни в одном водоеме и биотопе никем достигнуто не было. Так, например, наш учет численности модалных размерных групп синца в Рыбинском водохранилище с помощью высокостенных сетей, выметываемых по замкнутому кольцу и полностью перекрывающих рыбу от поверхности до дна, выход из обменного пространства, имеет ошибку не менее 90%, по траловым уловам она только по вариациям коэффициента уловистости превышает 100% и еще более резко возрастает при использовании обычных ставных орудий лова. И это происходит в условиях строгого учета специфики среды, поведения и распределения рыбы на участках работ с использованием достаточно хорошо отработанной схемы экологического районирования водоема. Оценить же ошибку метода площадей при поквдратной съемке, не учитывающей специфику условий биотопов и агрегированность скоплений рыбы, практически невозможно. Ясно однако, что она будет очень велика, и использовать полученные таким путем цифры для обоснования каких-либо биологических заключений или рыбохозяйственных мероприятий недопустимо.

Также не поддается оценке ошибка определения общей или абсолютной численности рыбы по интенсивности выедания корма – второму из достаточно распространенных на внутренних водоемах методов учета. Хотя, видимо, этот метод при соответствующей доработке может дать ответ на важный вопрос – какое условно максимальное количество рыб может прокормиться в данном водоеме. Пока же существующая методика только при оценке выедания бентоса, по нашим данным, не может иметь ошибку ниже 126%. Несколько более высокая точность может быть получена при анализе питания рыб–планктофагов, но и ее сегодня недостаточно для объективных расчетов численности рыб.

В 60–70-х годах лабораторией на волжских водохранилищах проверялись также методы учета численности стада рыб путем выпуска меченых особей, основанные на допущении, что число выпущенных меченых рыб так относится к числу вторичнопойманных, как количество, выловленных промыслом, ко всему промысловому запасу вида. В оптимальном варианте статистическая ошибка может здесь быть небольшой, но не исключено, что систематическая ошибка за счет неравномерности распределения меченых рыб превысит ее в десятки раз. Поэтому данные методы, учитывая еще и их огромную трудоемкость, на внутренних водоемах применения не получили.

Начиная с 1964 г. нами стал применяться биотелеметрический метод изучения поведения и миграций рыб. Полученные с его помощью данные позволили объективно представить трассы и ритмику

перемещений рыб на всех, характерных по экологической ситуации, участках реки, озера и водохранилища. Был в основных чертах документирован процесс образования скоплений рыб, оценены их приуроченность к типичным биотопам и степень устойчивости во времени и пространстве. Эти данные послужили важной основой для применения на внутренних водоемах гидроакустического метода прямого учета численности рыб, путь которому открыло появление у нас в стране и за рубежом специализированных гидролокационных приборов, способных работать в условиях малых глубин. Эффективность гидроакустического метода учета численности рыб хорошо показана применительно к морским условиям. Этот метод позволяет производить достаточно быстрый и точный подсчет численности рыб в скоплениях на значительной акватории. По данным М.Д. Трусканова, погрешность метода, если он сочетается с подводной киносъемкой, не превышает 10–15%. По данным зарубежных авторов, ошибка, например, при определении численности перуанского анчоуса составляет 11–32%, калифорнийского анчоуса – 20%, запасов тихоокеанского хека – 2–30%, общих рыбных запасов в японском море – 36%. Вариации величин ошибок связаны с особенностями применявшейся аппаратуры, степенью сложности биотопов и агрегированности рыб. Следует отметить, что приведенные цифры ошибок учета численности рыб в морских условиях и озере характеризуют или наиболее простые экологические ситуации, или относятся к небольшим частям целого. Пересчет значительно увеличивает общую ошибку оценки численности видовых популяций и еще больше многовидового сообщества рыб.

В наших работах использовались малогабаритный эхолот „Язь” и гидролокатор „Леш”. Первый из них удобен для оперативной разведки скоплений рыб и качественной оценки их плотности по принципу много-мало рыбы. Визуальная или инструментальная дешифрация фактической численности рыб этим прибором практически невозможна.

Гидролокатор „Леш”, обладающий высокой разрешающей способностью и широким диапазоном усиления, позволяет после предварительной калибровки непосредственно по эхозаписям определить число рыб в разреженном и средней плотности скоплении и дифференцировать их по размеру на 4–6 групп. Автоматизация анализа показаний рыбопоисковых приборов с помощью эхосчетчиков и эхоинтегратора значительно упрощает процесс дешифрации и повышает его точность.

Впервые этот анализ применительно к условиям внутренних мелководных водоемов был применен нами совместно с разработчиками нового отечественного эхоинтегратора, сотрудниками ВНИРО К.И. Юдановым, В.Д. Теслером и другими на Рыбинском водохранилище и оз. Плещеево. Наиболее точные результаты были получены при подсчете численности рыб, находившихся в слое воды от 1 м выше дна и 2 м ниже поверхности. Ошибка в подсчете численности рыб крупнее 20 см в разреженных скоплениях не превысила 10%,

а в плотных – 30–40%. Общая погрешность в расчете плотности рыб на биотопе варьировала в пределах 20–50%.

Выполненные нами методические разработки и полевые исследования позволяют сформулировать основные принципы и приемы работ по учету фактической численности рыб во внутренних водоемах в зависимости от конечной цели исследования и возможностей методов.

9.4
Определение плотности ихтиомассы в открытом плесе основывается на положениях теории локальных стад рыб и схемах экологического районирования, позволяющих достоверно знать и предварительно оконтурить районы предполагаемых скоплений рыбы в зонах аккумуляции биомассы водоема. Производится маршрутная съемка гидролокационным методом, параллельными галсами в зонах скоплений и прямыми переходами между ними. Плотность сетки галсов определяется эмпирически (в наших опытах они располагаются через 100–200 м). При соблюдении известных для гидролокации приемов записи и анализа ошибка в определении численности рыб в скоплениях не должна превышать 20–50%, а общей численности за пределами литорали водоема – 70–100%.

Определение численности рыб разного размера производится во время гидролокационной съемки скопления последовательным эхолотированием на каждом галсе с разным усилением прибора. С учетом инструментальной ошибки и возможного перераспределения разноразмерных рыб в процессе эхолотации общая ошибка в оценке численности размерных групп может достигать 30–60%, а при пересчете на водоем увеличится до 150%.

Определение численности популяции вида производится путем идентификации видового состава скопления контрольными тралениями. Сочетание эхолотации с отловом, производимым после тотальной гидролокационной съемки скопления, дает возможность достаточно точно определить коэффициент уловистости трала по отношению к общей плотности скопления и рассчитать затем численность особей вида и размерных групп. С учетом дополнительных погрешностей, вводимых определением коэффициента уловистости и его неоднозначности для особей разного вида и возраста, общая ошибка определения численности популяции в многовидовом скоплении рыб максимально увеличится ориентировочно до 100–150%, а в пересчете на водоем – до 250–300%. Все ошибки естественно значительно уменьшаются при работе на простых по видовой и размерной структуре скоплениях рыб.

Определение численности рыб в литорали водоема гидролокационным методом из-за малых глубин практически невозможно и должно производиться традиционными способами облова контрольных участков (типичных биотопов) неводами или электроловильными агрегатами. Для учета численности рыб, совершающих массовые перемещения из батинали в литораль и обратно, применимы различного типа ставные ловушки и заграждения, оснащенные пересчет-

ными автоматами и дающие высокую точность определения (ошибка не более 25–28%).

Погрешности учета при неводном лове значительно выше (до 100%) из-за вариабельности коэффициента уловистости неводов, различий в численности и составе скоплений рыбы на расчищенном тонеом участке и за его пределами. Пересчет данных, полученных на контрольном участке или створе на всю акваторию литорали водоема, резко увеличивает ошибку определения численности рыб. По нашим данным, для оптимальных условий учета только взрослых рыб вида она не может быть меньше 40%.

Таким образом, определения общей или абсолютной численности рыб в крупных внутренних водоемах даже при хорошо наложенном учете допускают возможность ошибки в 2–3 раза. Является ли это основанием для прекращения работ в области совершенствования методов прямого учета численности рыб, и не зря ли были затрачены усилия и средства на выполнение описанных выше весьма трудоемких исследований?

Ф.И. Баранов еще в 1926 г. писал: „ей (науке, А.П.) необходимо знать, насколько наши знания достоверны, насколько то или иное суждение наше соответствует „истине“, чтобы быть в состоянии определить на каком суждении она может строить дальнейшие выводы, а на каком нет, так как степень достоверности его еще недостаточно велика“.

Установление, хотя пока еще ориентировочное, возможных ошибок определения численности рыб во внутренних водоемах само по себе представляется важным фактом в развитии ихтиологии и переходе ее в ранг точных наук. Уже в настоящее время можно широко рекомендовать использование комплексного гидролокационно-биотелеметрического метода в сочетании с прицельными контрольными обловами типичных биотопов для учета численности рыб в скоплениях, определений коэффициентов уловистости орудий лова и объективизации представлений о размерно-весовой структуре популяций.

Ошибка определений общей численности рыб в водоеме или их промысловых запасов еще очень велика, однако и эти данные уже представляют немалую ценность при прогнозировании уловов, так как показывают степень объективности практических рекомендаций по этому вопросу.

Трудно переоценить значение указанных работ для получения надежной исходной информации, используемой при моделировании биологических процессов в водоемах и их элементов.

Важным свойством комплексного гидролокационно-биотелеметрического метода учета численности рыб является широкая возможность его совершенствования в условиях целенаправленного развития экологических исследований водоемов. Это совершенствование идет прежде всего по пути улучшения качества и повышения надежности и разрешающей способности применяемой аппаратуры. Прямо относится оно также к проблеме автоматизации трудоемких процессов сбора и обработки биологической информации (анализ состояния

и возраста рыб и пр.). И, наконец, очень важное значение при учете численности живого населения водоема и его динамики приобретают повышение класса точности гидроэкологических характеристик мест обитания гидробионтов и уточнение еще недостаточно изученных сторон их биологии.

УДК 597.0/5

В.М. Володин

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ЛЕЩА ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Для первого этапа формирования ихтиофауны волжских водохранилищ было характерным резкое уменьшение (вплоть до практически полного исчезновения) численности реофилов наряду со значительной вспышкой численности относительно индифферентных к потоку видов рыб. Последняя в популяциях леща сопровождалась уменьшением среднего размера, веса и возраста рыб, а также увеличением относительного количества тугорослых особей, что нашло отражение в снижении средних показателей темпа роста по сравнению с речным периодом. На следующем этапе численность рыб сократилась, однако качественная структура популяций не восстановилась, и в настоящее время она остается по существу такой же, как на первом этапе.

Низкое качество структуры популяций леща в водохранилищах большинством исследователей объясняет исключительно несоответствием (диспропорцией) между численностью рыб и состоянием их кормовой базы. В этой связи в качестве одной из радикальных мер, направленных на ее улучшение, часто предлагается произвести разрежение стада рыб путем снижения промысловой меры, либо полной ее отмены и даже путем снятия вообще всяких ограничений промысла.

Между тем более тщательный анализ современного состояния структуры популяций леща волжских водохранилищ, в частности Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского, и сопоставление со структурой отдельных крупных группировок этого вида в Волге до зарегулирования стока показывают, что произошедшие изменения связаны не только с обеспеченностью пищей, но и с другими факторами среды и позволяют наметить принципиально возможные пути направленного улучшения качественной структуры популяций леща в этих водоемах.

Популяции леща в водохранилищах формировались на основе местных группировок, существовавших в Волге на месте будущих водохранилищ. Структура этих группировок, разумеется, не могла не оказать влияния на состав вновь образующихся популяций. Судя

по литературным источникам, лещ Средней Волги отличался пониженным темпом линейного и весового роста, невысокой упитанностью, более поздним половым созреванием, меньшей плодовитостью однородных самок и т.д. по сравнению с лещом Нижней Волги. По мнению некоторых исследователей эта неоднородность была обусловлена различиями условий обитания леща в названных регионах, прежде всего температурой и продолжительностью вегетационного периода. С другой стороны, лещ в междуречьи Волги, Мологи и Шексны по темпу роста и упитанности, как это ни кажется странным, видимо, мало отличался от нижеволжского, хотя температурный режим и продолжительность вегетационного периода там были явно иными.

Зарегулирование стока способствовало выравниванию экологической обстановки в пределах региона, занимаемого водохранилищем, и сглаживанию различий между мелкими локальными стадами. С другой стороны, оно привело к пространственной изоляции крупных группировок, существовавших в Волге, распаду прежде единой популяции и образованию нескольких новых, отличающихся друг от друга не только основными биологическими показателями составляющих их особей, но и типом динамики численности.

Изменение качественной структуры популяций леща происходило во всех рассматриваемых водохранилищах. В ходе этого процесса наблюдался ряд общих закономерностей, но имелись и некоторые отличия. Так, в Куйбышевском водохранилище в 1973–1974 гг. темп линейного роста леща оставался по существу таким же, как в Средней Волге до зарегулирования стока, тогда как упитанность значительно снизилась, и при одной и той же длине тела рыбы стали весить почти на 400 г меньше. Произошло ускорение темпа полового созревания, в результате которого все особи поколения стали созревать на год раньше, чем прежде. В нерестовом стаде увеличилось относительное число рано созревающих рыб и сократилась численность поздно созревающих. Вместе с тем плодовитость однородных самок значительно уменьшилась.

В отличие от Куйбышевского в Волгоградском водохранилище темп роста молодых рыб оказался несколько выше, чем в Нижней Волге, а особей среднего и особенно старшего возраста – ниже. Однако размерно-весовая характеристика рыб осталась практически прежней. В нерестовом стаде несколько увеличилась относительная численность поздно созревающих рыб и возросла плодовитость однородных самок.

Наиболее низким темпом линейного и весового роста по сравнению с исходным стадом отличается популяция леща Рыбинского водохранилища. Существенно ухудшилась и размерно-весовая характеристика рыб. В настоящее время при одной и той же длине тела они весят почти на 200 г меньше, чем прежде. К сожалению, в литературе отсутствуют цифровые материалы, характеризующие время полового созревания и плодовитость леща в междуречьи до образования Рыбинского водохранилища. Все же есть основания пола-

гать, что произошли существенные изменения и этих показателей. Так, например, в конце 70-х годов среди половозрелых рыб относительное количество 7-летних особей по сравнению с началом 50-х возросло в 8 раз, 8-летних – в 4 раза, 9-летних – в 2.5 раза, 10-летних – в 1.5 раза. В то же время относительное количество 11-, 12- и 13-летних рыб уменьшилось в 1.5 раза. В результате средний возраст производителей в нерестовом стаде леща Рыбинского водохранилища за этот период понизился с 11.3 до 10.2 лет. Заметно понизилась и плодовитость одноразмерных самок.

В литературе совершенно отсутствуют сведения о структуре стада леща в Волге на месте Горьковского водохранилища. Нет сомнения, что она претерпела изменения и в этом водоеме. В настоящее время темп роста леща Горьковского водохранилища выше, чем в Средней Волге, но ниже, чем в зоне междуречья. Соотношение длина-вес хуже, чем в междуречьи и особенно в Средней Волге. Горьковский лещ становится половозрелым примерно в одни и те же сроки, что и лещ Средней Волги, но на год раньше, чем в Рыбинском водохранилище в современный период и на 3 года раньше, чем в начале 50-х годов. Плодовитость одноразмерных самок, видимо, ниже, чем в Средней Волге, но больше, чем в Рыбинском водохранилище.

Сравнительный анализ темпа линейного и весового роста, упитанности, скорости полового созревания и плодовитости леща Рыбинского, Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ показывает, что в настоящее время лучшими с рыбохозяйственной точки зрения качествами отличается структура популяции этого вида в Волгоградском водохранилище. По сравнению с другими в ней преобладают особи с хорошим темпом роста и высокой упитанностью. Относительно раннее половое созревание и большая плодовитость самок определяют достаточно быструю восстановительную способность нерестового стада, приближающуюся к короткоцикловым видам, а отсюда и поддержание высокой численности популяции. В противоположность волгоградской в популяции леща Рыбинского водохранилища преобладают рыбы с плохим темпом линейного и весового роста, невысокой упитанностью, сравнительно поздним половым созреванием и низкой плодовитостью одноразмерных самок. Восстановительная способность нерестового стада рыбинского леща значительно ниже волгоградского. Следовательно, популяция леща в Волгоградском водохранилище способна выдерживать более высокую промысловую нагрузку, чем в Рыбинском. Популяции леща Горьковского и Куйбышевского водохранилищ по своей качественной структуре занимают промежуточное положение между двумя рассмотренными.

Обзор литературных данных, кстати довольно противоречивых, показывает, что эти водохранилища различаются между собой как общей рыбопродуктивностью, продуктивностью рыб-бентофагов, в том числе и леща, так и состоянием кормовой базы рыб, в частности величиной биомассы кормового зообентоса. Исходя из этого,

структурные особенности популяций леща каждого из водохранилищ, казалось бы, можно объяснить именно разной обеспеченностью рыб пищей, как это и делает большинство исследователей. Однако даже беглый анализ этих данных обнаруживает, что не только структура популяций, но и рыбопродуктивность водохранилищ имеют весьма слабую связь с численностью и биомассой кормовых организмов. Так, исследовав ряд опубликованных в литературе показателей плотности населения и биологической продуктивности волжских водохранилищ, А.С. Константинов с соавторами пришли к заключению, что их рыбопродуктивность „в значительной степени зависит от факторов, не относящихся к категории трофических” (Вопр. ихтиол., т. 16, вып. 2, 1976, с. 238). Это заключение, видимо, справедливо не только в отношении общей рыбопродуктивности, но и в отношении продуктивности рыб-бентофагов, в частности леща. Сопоставление величины промысловых уловов с единицы площади водоема основных рыб-бентофагов и отдельно леща с данными по биомассе зообентоса, приведенными в работе А.С. Константинова с соавторами, показывает, что по крайней мере в Волгоградском, Куйбышевском, Горьковском и Рыбинском водохранилищах связь между этими параметрами отсутствует. Во-первых, биомасса бентоса в этих водоемах в общем довольно близка, тогда как продукция бентофагов, особенно леща, различается более значительно. Во-вторых, в Волгоградском водохранилище, например, величина биомассы бентоса ниже, чем в Горьковском и Куйбышевском, а промысловая рыбопродуктивность рыб-бентофагов в нем самая высокая. В-третьих, биомасса бентоса в Волгоградском и Рыбинском водохранилищах практически одинакова, а продуктивность бентофагов в целом и леща в отдельности существенно различается.

Как было показано, в Волгоградском водохранилище по сравнению с тремя другими лещ отличается наилучшим качеством структуры популяции. Между тем биомасса кормового зообентоса в нем меньше, чем в Горьковском и Куйбышевском. В Рыбинском она такая же, как в Волгоградском, но структура популяции несравненно хуже. Если по биомассе бентоса водохранилища в убывающем порядке можно расположить следующим образом: Куйбышевское-Горьковское-Волгоградское-Рыбинское, то по структуре популяций леща они располагаются в другом порядке – Волгоградское-Горьковское-Куйбышевское-Рыбинское. Следовательно, как и рыбопродуктивность, структура популяций леща в водохранилищах зависит не столько от обеспеченности пищей, сколько от каких-то других факторов.

Сопоставление качественной структуры популяций леща разных водохранилищ между собой, а также структуры каждого из них со структурой исходных группировок обнаруживает определенную связь их особенностей с гидрологическим режимом водоемов, в частности с проточностью. Об этом свидетельствует следующее. Во-первых, в каждом случае зарегулирование стока и уменьшение проточности сопровождалось явным ухудшением качественной структуры популяций леща во всех водохранилищах, в том числе и в водохранилищах

речного типа, в которых на отдельных участках сохранилась достаточно высокая проточность. Во-вторых, структура популяций леща в качественном отношении значительно лучше в водохранилищах речного типа (Волгоградское), чем озерно-речного (Горьковское, Куйбышевское) и особенно озерного типа (Рыбинское). Наиболее низкими с рыбохозяйственной точки зрения качествами отличается популяция леща Рыбинского водохранилища. В этом же водоеме величина стоковых течений ничтожна, а скорость и направление ветровых течений непостоянны. Полный водообмен осуществляется всего 2 раза в год. В противоположность Рыбинскому Волгоградское водохранилище – рекообразный водоем. Несмотря на то что по сравнению с Волгой скорости течений в нем значительно снизились, все же они остаются довольно высокими и в межень на отдельных участках составляют 0,15–0,6 м/с у поверхности и 0,06–0,3 м/с у дна. В паводок же они достигают соответственно 0,3–2,0 и 0,15–1,3 м/с. Показатель водообмена равен 8. Структура популяции леща в этом водоеме более отвечает рыбохозяйственным требованиям, чем в других водохранилищах. Горьковское и Куйбышевское водохранилища – водоемы промежуточного озерно-речного типа с резко различающимися скоростями течений на отдельных участках. В Горьковском водохранилище скорость стокового течения в верхнем участке достигает 1,4 м/с, в среднем – 0,4–0,6 м/с, а в нижнем течения практически отсутствуют. Показатель водообмена этого водохранилища равен 6.

В основной части Куйбышевского водохранилища скорости стокового течения малы и к тому же находятся под влиянием ветровых течений. Полный водообмен происходит примерно 5 раз в год. Качество структуры популяций леща в этих двух водохранилищах среднее между волгоградской и рыбинской, но все же в Горьковском несколько более лучшее, чем в Куйбышевском.

Корреляция между структурой популяции и проточностью водохранилищ приводит к мысли, что в Волге до зарегулирования ее стока существовало по крайней мере две экологические формы леща, которые условно можно назвать „реофильной” и „лимнофильной”. Обитание первой из них могло быть приурочено к участкам с более быстрыми течениями, чем второй. Особи этой формы, вероятно, характеризовались интенсивным обменом веществ, высоким темпом линейного и весового роста, хорошей упитанностью, сравнительно поздним половым созреванием и повышенной плодовитостью. В составе их пищи, очевидно, преобладали реофильные формы зообентоса. С образованием водохранилищ существенные изменения претерпел не только гидрологический режим, но качественно и количественно изменились водные биоценозы, из состава которых практически полностью исчезли реофильные формы. В результате этих изменений сложились неблагоприятные условия для существования „реофильной” экоформы, которые привели к значительному сокращению ее численности в составе популяции. С другой стороны, с образованием водохранилищ сложились благоприятные условия для раз-

вития „лимнофильной“ формы, особи которой и дали резкую вспышку численности в новых водоемах. Угнетение первой и расцвет второй привели к тому, что средние величины биологических показателей леща в каждом из водохранилищ изменились в худшую с рыбохозяйственной точки зрения сторону по сравнению с речными условиями, хотя структура популяций леща в них сама по себе в настоящее время, очевидно, вполне соответствует новой экологической обстановке.

О существовании „реофильной“ и „лимнофильной“ экологических форм леща пока нельзя говорить иначе, чем в виде гипотезы. Тем не менее в пользу предполагаемого существования разных экоформ в отдельных популяциях этого вида могут, как нам кажется, свидетельствовать следующие косвенные данные.

Во-первых, наличие в Волге до зарегулирования стока и в некоторых водохранилищах в современный период нескольких нерестовых подходов, во время которых группы производителей различаются размерно-возрастным составом и некоторыми биологическими и даже морфологическими особенностями.

Во-вторых, в водохранилищах на участках с повышенной проточностью преобладают рыбы, отличающиеся более быстрым темпом роста и повышенной плодовитостью, чем на участках с меньшей проточностью и озеровидных.

В-третьих, существование экологического типа быстрорастущего леща, обитание которого приурочено к приустьевым участкам боковых притоков водохранилищ.

В-четвертых, наличие в речных участках водохранилищ большого количества рыб старших возрастных групп по сравнению с озеровидными.

Таким образом, популяции леща волжских водохранилищ образовались на основе местных группировок, качественный состав которых не был однородным. Своеобразие их структуры в сочетании с особенностями гидрологического режима каждого из водохранилищ оказали существенное влияние на структуру новых популяций. По мере формирования последних происходил отбор особей, чей генотип наиболее полно соответствовал экологическим условиям водоема. При этом преимущество в выживании получили представители „лимнофильной“ экологической формы. За счет бурного развития именно этой экоформы популяции леща в сравнительно короткий срок смогли полностью освоить вновь залитые угодья, достичь высокой численности и составить основу промысловых запасов рыб в водохранилищах. Современная структура популяций соответствует новой экологической обстановке, однако она не вполне отвечает запросам рыбохозяйственной практики. Сравнительно низкие средние биологические показатели рыб отрицательно сказываются как на общей величине промысловой рыбопродукции, так и на ее товарном качестве. В связи с этим все более очевидной становится необходимость искусственной перестройки структуры популяций этого вида во внутренних водоемах в наиболее благоприятном для рыбного

хозяйства направлении. Сопоставление промысловой рыбопродуктивности и структуры популяций леща с величиной биомассы кормового зообентоса водохранилищ показывает, что путем простого разрежения стада рыб вряд ли можно достичь ощутимых результатов. Они могут быть получены, как нам кажется, лишь путем коренного изменения генофонда и увеличения гетерогенности популяций за счет интродукции в их состав особей, способных оптимально использовать природные ресурсы водоема при сохранении высоких биологических показателей. Эта идея генетического улучшения популяций в принципе не нова. В частности, она достаточно подробно изложена и обоснована с разных позиций в работе Р. Мува с соавторами. Ее суть заключается в гибридизации „диких“ и „культурных“ рыб с целью получения гибридного потомства, сочетающего в себе высокую продуктивность одного из родителей с приспособленностью к местным условиям существования другого. Первые полученные результаты работ в этом направлении показывают несомненную их перспективность. Только такая коренная перестройка структуры популяций поможет поднять рыбное хозяйство внутренних водоемов на более высокий уровень.

УДК 597:591.63

М.Н. И в а н о в а

ПИТАНИЕ РЫБ В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Зарегулирование стока р. Волги и образование на ее базе каскада крупных водохранилищ привели к коренной перестройке как отдельных сообществ водных животных и растений, так и всей экосистемы этой важнейшей водной артерии нашей страны. Экологические условия вновь созданных водоемов неоднозначны. Простираясь более чем на 3000 км, водохранилища различаются физико-географическими особенностями, режимом наполнения и сброски уровня и т.д. По общему гидрологическому режиму, например, можно выделить три главных типа водохранилищ: речной (Иваньковское, Угличское, Волгоградское, Саратовское), озерно-речной (Горьковское, Куйбышевское), озерный (Рыбинское). Различия экологических условий естественно оказывают существенное влияние на видовой состав, численность и биологические особенности обитающих в этих водоемах рыб и беспозвоночных, на их трофические взаимоотношения. В настоящее время представляется важным изучение питания рыб, населяющих водохранилища. Оно необходимо для правильной оценки продукционной деятельности экосистем перечисленных водоемов и поиска путей ее оптимизации.

Видовой состав и биомасса зоопланктона водохранилищ разного типа неодинаковы. В водоемах с речным и озерно-речным режимами биомасса в летний период составляет от 1.5 до 4 тыс. мг/м³,

тогда как в водохранилище озерного типа она в 2-7 раз ниже. Значительную часть речного зоопланктона составляют коловратки, в озерных участках преобладают ветвистоусые и веслоногие рачки. Биомасса бентофауны в водоемах речного типа также выше, чем в озерно-речных и в озерном. В верхневолжских водохранилищах обильны хирономиды, среди личинок которых доминирует мотыль. В нижневолжских водохранилищах численность хирономид и олигохет уменьшается, значительно возрастает количество моллюсков, среди которых преобладает дрейссена. В озерно-речных и озерном водохранилищах биомасса бентофауны невелика, представлена она преимущественно личинками хирономид и олигохетами. В период 1970-1979 гг. в озерном, самом бедном, водохранилище наблюдалось увеличение численности и биомассы бентоса, особенно на серых илах русловых участков водоема, более обильны стали малощетинковые черви.

В волжских водохранилищах отсутствуют фитофаги - виды, занимающие второй трофический уровень; наибольшей численности достигают рыбы третьего трофического звена - зоопланктофаги и зообентофаги; относительно малочисленны представители четвертого трофического уровня - хищники.

Группа рыб, питающихся зоопланктоном, наиболее богата как в видовом, так и в количественном отношении в водохранилищах озерного и озерно-речного типов. Наиболее многочисленны в них типичные планктофаги, синец в Рыбинском водохранилище и тюлька - в Куйбышевском. В речных водохранилищах относительная численность планктоноядных рыб меньше и незначительно возрастает по мере продвижения с севера на юг.

Наибольшее значение в ихтиофауне всех водоемов каскада имеет группа рыб-бентофагов. В водоемах с речным режимом их относительная численность выше, чем в озерно-речных и озерном водохранилищах. В речных водохранилищах по мере продвижения с севера на юг меняется соотношение отдельных групп бентофагов, различающихся характером питания. В речных водохранилищах Верхней Волги и в озерном доминируют рыбы с хирономидно-олигохетным составом пищи (лещ, ерш), а в южных водоемах каскада более многочисленны моллюскоеды (плотва, густера).

Большинство хищных рыб, обитающих в водохранилищах, относится к группе типичных хищников, питающихся во взрослом состоянии исключительно рыбой (щука, судак, жерех, сом, налим, окунь). Из факультативных хищников корюшка и чехонь наряду с рыбой потребляют зоопланктон, осетр - бентических животных.

Планктофаги. Состав пищи синца в водохранилищах с различным гидрологическим режимом однотипен. Во всех водоемах в пищевом ассортименте молоди и взрослых рыб преобладают планктонные ракообразные, среди которых доминируют многочисленные формы - *Bosmina*, *Daphnia*, *Mesocyclops*, *Cyclops*.

В отличие от синца в пище корюшки наряду с массовыми рачками - *Bosmina* и *Daphnia* - большой удельный вес имеют круп-

ные хищные клadoцеры – *Leptodora* и *Bythotrephes*. Изредка в пищевом комке рыб встречаются веслоногие рачки, а также личинки хирономид. У особей старше двух лет большую роль в рационе играет рыба: собственная молодь, а также сеголетки окуня, ерша и даже судака. Общей отличительной чертой питания корюшки в водохранилищах является преобладание крупных организмов – хищных клadoцер и молодой рыб.

Состав пищи ряпушки весьма разнообразен. Ее основными кормовыми объектами являются ветвистоусые рачки (*Bosmina*, *Daphnia*), куколки и личинки хирономид и имаго некоторых насекомых. Крупные *Leptodora* и *Bythotrephes* встречаются в рационе ряпушки довольно редко и в небольшом количестве.

Южный вселенец – тюлька – нашла благоприятные условия для нагула и роста в Куйбышевском водохранилище. Ее главные кормовые объекты – *Heteroscope*, *Leptodora*, *Daphnia*.

После образования каскада водохранилищ лучшие условия нагула для планктофагов сложились в озерном Рыбинском. Несмотря на низкие значения биомассы кормового планктона по сравнению с другими водоемами, в его Центральном плесе, где в летний период направленные течения практически отсутствуют, ежегодно наблюдаются значительные нагульные скопления планктофагов. Многолетние исследования характера откорма рыб и состояния кормовой базы в таких скоплениях показали, что устойчивые агрегации рачкового планктона быстро восстанавливаются после периода интенсивного питания рыб. Это способствует длительному сохранению нагульных скоплений планктофагов на одних и тех же биотопах в течение всего летнего периода. Подобное явление не отмечено в водоемах речного типа, в которых, несмотря на более обильный зоопланктон, значительная проточность препятствует образованию устойчивых скоплений рачков.

Проникновение в водоемы каскада с севера корюшки и ряпушки, с юга – тюльки, быстрое расселение их по акватории озерных и озерно-речных водохранилищ, хороший темп роста и интенсивное питание свидетельствуют о больших резервах корма для планктофагов во вновь созданных водоемах.

Бентофаги. Наиболее благоприятные условия нагула для леща наблюдаются в водоемах с речным режимом, особенно в головном Ивановском водохранилище, в котором личинки хирономид имеют наибольший удельный вес в рационах взрослых особей. В нижележащих речных и озерно-речных водохранилищах в пищу рыб хирономиды заменяются моллюсками и олигохетами. Во всех водоемах существенное значение среди кормовых объектов взрослого леща имеют планктонные ракообразные – пища, несвойственная бентофагам. Кроме того, в кишечниках леща часто встречаются детрит, грунт и песок. Менее интенсивно лещ откармливается в озерном водохранилище, где относительно богатая бентофауна сосредоточена на биотопах серого ила, занимающих незначительные по площади бывшие русла рек. В 1970–1979 гг. условия нагула этого вида рыб в Ры-

бинском водохранилище улучшились вследствие повышения численности и биомассы малошетинковых червей. Полученные в институте данные свидетельствуют о том, что лещ стал интенсивно поедать червей особенно на тех биотопах, где биомасса животных превышает 2 г/м^2 .

В отличие от леща ерш, относящийся к той же группе рыб с хирономидно-олигохетным составом пищи, откармливается в мелководном прибрежье, т.е. на наиболее высокопродуктивных биотопах водоемов. Во всех водохранилищах каскада независимо от их гидрологического режима и биомассы кормовых организмов ерш питается почти исключительно личинками хирономид, среди которых доминируют наиболее крупные формы *Chironomus*.

Два других наиболее распространенных бентофага волжских водохранилищ – плотва и густера – относятся к группе моллюскоедов. Сопоставление состава пищи, интенсивности откорма и темпа линейного роста дает возможность установить, что наиболее благоприятные условия для нагула этих рыб сложились в речных водохранилищах Нижней Волги, в бентофауне которых доминирует дрейссена. В озерном водохранилище в 60-х годах наблюдалось увеличение численности дрейссены, и старшие особи плотвы перешли на питание этим моллюском, что привело к увеличению темпа роста рыб.

Хищники. Пища взрослой щуки во всех водохранилищах состоит преимущественно (до 96% рациона) из малоценных рыб – плотвы, окуня, ерша. На долю леща и судака приходится около 4% количества корма, съеденного рыбами за год. Наиболее интенсивно нагуливается щука в озерном водохранилище. Взрослый судак также питается малоценными видами рыб, но спектр его питания уже, чем у щуки. Интенсивность его нагула выше в озерно-речных водохранилищах.

В пище окуня встречается молодь различных, в основном непромысловых, видов рыб, а также личинки насекомых, моллюски и зоопланктон. В речных водохранилищах он питается смешанным кормом, в озерных, начиная с 3 лет, преимущественно рыбой. Ценные виды рыб – лещ и судак – составляют в его рационе всего лишь около 3%.

Налим в речных и озерно-речных водохранилищах в большей степени потребляет нерыбный корм – личинок насекомых, олигохет, моллюсков, лягушек, речных раков. В озерном водохранилище в пище налима, начиная с 2 лет, доминирует рыба – ерш и окунь.

Хищные рыбы, уничтожая огромное количество малоценных рыб, играют во всех водохранилищах важную роль биомелиораторов. Влияние их на численность кормовых объектов может меняться в отдельные годы даже в одном и том же водоеме. Так, например, в озерном водохранилище годовые рационы щуки колеблются от 340 до 570%, судака – от 70 до 200%, окуня – от 170 до 280%, налима – от 280 до 320%. Интенсивность питания хищных рыб на различных биотопах Рыбинского водохранилища неодинакова, что свидетельствует о разной степени обеспеченности их кормом в отдель-

ных зонах водоема. Щука, например, наиболее эффективно откармливается на высокопродуктивных биотопах прибрежья, на которых она нагуливается весной после нереста. Судак нагуливается в зоне затопленных русел рек. На этих биотопах, незначительных по площади, интенсивность питания рыб в 1.5–3 раза выше, чем в других районах водохранилища. Обеспеченность хищных рыб пищей даже на высокопродуктивных биотопах, куда щука и судак выходят на откорм только в период жора, изменяется в зависимости от степени доступности кормовых организмов: их численности, размеров, распределения, степени концентрации и т.д.

Эффективное хозяйственное использование водохранилищ предполагает создание экосистемы, которая могла бы обеспечить возможно более высокий выход полезной биопродукции. Оценка продукционной деятельности той или иной экосистемы невозможна без попыток количественного изучения взаимоотношений рыб и кормовых организмов. За период существования волжских водохранилищ накоплен довольно большой материал, который позволяет охарактеризовать не только состав пищи, но и количество корма, которое потребляют рыбы отдельных видов, относящиеся к различным экологическим группам и находящиеся на разных трофических уровнях. Сравнение количества корма, потребляемого планктофагами, бентофагами и хищниками в Рыбинском водохранилище, например, показало, что годовые рационы более низки у группы планктоноядных рыб. Среди консументов III порядка – синец, корюшка–планктофаг – годовые рационы колеблются от 260 до 350%. У группы бентосоядных рыб годовые рационы варьируют в больших пределах – 120–1000%. Менее „экономичен” с хозяйственной точки зрения ерш, который в отдельные годы может потребить количество пищи, равное 10 собственным весам. Рационы взрослых особей консументов IY порядка колеблются от 70 до 570%. Наиболее „выгодным” звеном в пищевых цепях водоемов из хищных рыб следует считать судака (кормовой коэффициент 5). Менее рентабельны с хозяйственной точки зрения щука (кормовой коэффициент 9.7) и налим (кормовой коэффициент 12).

Одна из основных задач трофических исследований на волжских водохранилищах заключается в определении количества корма, изымаемого всем рыбным населением, с целью выяснения пищевых ресурсов каждого водоема. Первые расчеты, проведенные в этом направлении, показывают сложность стоящей перед исследователями задачи. Материалы, полученные в Институте биологии внутренних вод, свидетельствуют, что в Рыбинском водохранилище в течение вегетационного периода взрослые особи синца и корюшки потребляют количество ракообразных, которое составляет около 3% годовой продукции зоопланктона. Следовательно, величина выедания рыбами кормовых рачков в местах скопления планктофагов незначительна. Литературные данные по рыбам других водоемов весьма противоречивы. В Цимлянском водохранилище, в Белом озере и в других водоемах, как и в Рыбинском водохранилище, количество пищи, кото-

рое съедают рыбы-бентофаги, составляет незначительную долю от общей продукции бентоса. Тогда как в большинстве водоемов, например в Саратовском и Капчагайском водохранилищах, величина выедания в 2–3 раза превышает ежегодную продукцию отдельных групп организмов (до 290%). Причина существенных различий в оценке потребляемого рыбами корма заключается, по-видимому, в методических погрешностях. Общеизвестны трудности определения биомассы и численности отдельных видов и групп организмов зоопланктона и зообентоса, годовых рационов рыб и, наконец, численности рыб. Тем не менее важность и необходимость именно количественного подхода при описании трофических взаимоотношений между рыбами и беспозвоночными очевидны. Единственный путь повышения точности оценок количества пищи, съеденной рыбами, и величины выедания кормовых организмов – совершенствование методик сбора исходной информации.

УДК 591.1 2.8 : 574.24

Г.А. Виноградов

ПРОЦЕССЫ ИОННОЙ РЕГУЛЯЦИИ У ПРЕСНОВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ ВОДОЕМОВ

Жабры рыб и других водных животных находятся в непосредственном контакте со средой обитания. Они служат удобной моделью для изучения первичных реакций и функциональных нарушений, происходящих в организме гидробионтов в результате изменения параметров внешней среды.

С целью выяснения влияния низких pH , солей аммония и пестицидов на водно-солевой обмен у рыб, ракообразных, моллюсков исследовались проницаемость дыхательного эпителия для ионов, содержание электролитов во внутренней среде, активность сукцинатдегидрогеназы, интенсивность синтеза белка и РНК в жабрах и их ультраструктура.

Проведенное нами исследование показало, что адаптация рыб к увеличению кислотности воды обусловлена фазным изменением активности метаболических процессов и перестройкой структурной организации эпителиальных клеток жабр. Снижение pH среды первоначально вызывает подавление трансэпителиального активного поглощения натрия, увеличение проницаемости жабр для этого иона, стимуляцию синтетической деятельности и активности сукцинатдегидрогеназы (СДГ) клеток жаберного эпителия. На этом этапе ультраструктура хлоридных клеток характеризуется увеличением числа свободных рибосом, интенсивным развитием системы гранулярного эндоплазматического ретикулула и концентрацией в апикальной области полиморфных расширенных митохондрий. В дальней-

шем развитие этих процессов замедляется, и в последующие сроки наблюдается частичное или полное восстановление транспорта Na^+ ; снижается проницаемость жаберного эпителия, нормализуется активность СДГ и белкового синтеза в хлоридных и мукозных клетках. Отмечаются увеличение числа митохондрий, расширение и развитие агранулярного цитоплазматического ретикулула и дальнейшее насыщение цитоплазмы рибосомами.

Таким образом, на основании этих исследований впервые выявлены закономерности адаптации систем ионной регуляции у пресноводных рыб к увеличению кислотности воды.

Характерной особенностью реакции рыб при летальных значениях низких pH среды является увеличение проницаемости жаберного эпителия для ионов. Скорость диффузии солей из организма возрастает в несколько раз, одновременно происходит интенсивное поступление ионов водорода из наружной среды. Концентрация солей в крови быстро падает и происходит ее закисление. Это вызывает у рыб обессоливание и ацидоз. В основе изменений проницаемости и нарушения транспортных функций жабр лежат глубокие патоморфологические процессы, выражающиеся в перфорации клеточных мембран, лизисе их отдельных участков, расширении в 5–10 раз межклеточных пространств, деструкции клеточных контактов и деагрегации ткани. Ионы Ca^{++} нормализуют в кислой среде как натриевый, так и кислотно-щелочной гомеостаз благодаря способности кальция ограничивать проницаемость жабр для Na^+ и H^+ в результате цементирования межклеточных контактов и стабилизации наружных цитоплазматических мембран.

Анализ результатов исследования концентрации натрия в гемолимфе у эвригалинного бокоплава (*Gammaracanthus lacustris*) в процессе адаптации к pH 5.0 показал, что механизм регуляции натрия для низких pH угнетается в большей степени, чем системы, поддерживающие кислотно-щелочное равновесие. Концентрация электролитов в гемолимфе после ее снижения на первом этапе адаптации постепенно восстанавливается. Новый уровень регулирования содержания ионов позволяет поддерживать концентрацию солей в полостной жидкости лишь в диапазоне значений, близких критическому. Снижение pH в наружной среде до 4.7–4.9 приводит к быстрой гибели животных.

Установлено, что основной причиной гибели бокоплавов в морской воде при кислотном стрессе служит снижение pH гемолимфы до 6.3–6.4. Это обусловлено увеличением проницаемости покровов для ионов, в том числе для H^+ . В пресной воде (pH 4.1–4.2) токсическое действие вызывается угнетением транспорта ионов в жабрах и увеличением проницаемости покровов для натрия. При более высоких pH (4.2–5.0) постепенное обессоливание приводит к гибели животных через 2–6 суток в результате угнетения механизма абсорбции ионов из воды на 50–60%.

В отличие от бокоплава у речного рака изменение pH (4.0–6.0) не угнетает поглощения Na^+ , K^+ , Ca^{++} из внешней среды. При

значениях pH воды ниже 4.0 отмечается увеличение проницаемости покровов для натрия. У пресноводного моллюска (*Limnaea stagnalis*) в кислой среде усиливается потеря натрия из организма. Наиболее существенное увеличение проницаемости покровов для натрия наблюдается при pH ниже 4.5.

Соли аммония не оказывают влияния на процессы регуляции Na^+ у карася и окуня, но подавляют транспорт Na^+ в жабрах у колюшки трехиглой и увеличивают проницаемость жаберного эпителия для этого иона. Ионы аммония нарушают баланс натрия у моллюска беззубки (*Anadonta piscinalis*) в сторону избыточной его утечки. В растворах солей аммония (2–5 м экв/л) у беззубки значительно угнетается скорость потребления кислорода и фильтрации.

Ионы аммония вызывают у речного рака нарушения в обмене Na^+ , Ca^{++} , K^+ , подавляют дыхание и снижают в жабрах активность фермента сукцинатдегидрогеназы. В результате акклимации речного рака к сублетальным концентрациям NH_4^+ (экспозиция 36 ч) происходит восстановление интенсивности потребления O_2 и активности СДГ. Уровень скорости поглощения натрия в процессе акклимации к аммонiu не возвращается к нормальным значениям. Равновесие между утечкой натрия и его поглощением достигается в основном за счет снижения скорости этого иона (уменьшение проницаемости для натрия).

Проведенное исследование выявило у речного рака экскрецию NH_4^+ , сопряженную с транспортом Na^+ . Об этом свидетельствуют угнетение выделения NH_4^+ при ингибировании транспорта Na^+ динитрофенолом и высокими концентрациями NaCl , а также стимуляция поглощения Na^+ увеличением концентрации NH_4^+ в гемолимфе. Результаты экспериментов свидетельствуют, что экскреция аммония сопряжена не только с переносом натрия, но и с поглощением кальция и калия. Причем основная роль в выделении аммония принадлежит не $\text{Na}^+/\text{NH}_4^+$, а $\text{Ca}^{++}/\text{NH}_4^+$ обмену. Установлено, что соли аммония и закисление среды подавляют процесс накопления резервов кальция, которые необходимы ракообразным в период линьки.

На основании сравнительного изучения действия гексахлорана, хлорофоса и полихлорпинена на ионную регуляцию у рыб было установлено, что полихлорпинен оказывает выраженное влияние на проницаемость жабр для натрия. Как летальные, так и сублетальные концентрации приводят к увеличению скорости утечки ионов и одновременно к возрастанию уровня общей проницаемости для натрия. При помощи световой и электронной микроскопии было показано, что в основе изменения проницаемости лежат нарушение целостности наружных цитоплазматических мембран клеток, повреждение контактов между клетками и увеличение межклеточных пространств. На основании этих данных высказано предположение, что полихлорпинен нарушает адгезионные свойства наружных клеточных мембран, что является специфическим свойством этого токсиканта.

Количественное исследование силы сцепления клеток эпителия

жабр карася показало, что уже через 30 мин после воздействия полихлорпинена как в сублетальных (0.01 мг/л), так и в летальных (0.02 и 0.1 мг/л) концентрациях полихлорпинена клеточные контакты в значительной мере ослабляются. Наиболее выраженное действие полихлорпинена на адгезионные свойства клеток проявляется в среде, не содержащей ионы кальция. Используемый метод может послужить основой для разработки экспресс-биотестирования присутствия полихлорпинена в воде.

В отличие от полихлорпинена хлорофос не нарушает водно-солевой обмен у рыб. При отравлении хлорофосом у брюхоногих моллюсков наблюдаются патологические изменения в водно-солевом обмене, приводящие к гибели животных. Действие хлорофоса аналогично действию эзерина – ингибитора ацетилхолинэстеразы. Токсическое влияние хлорофоса объясняется антихолинэстеразным эффектом, приводящим к избыточному накоплению воды и обессоливанию моллюсков.

Таким образом, на основании проведенных исследований у пресноводных рыб обнаружен H^+/Na^+ обмен в жабрах, обладающий высокой чувствительностью к увеличению концентраций водородных ионов в воде. Установлено, что устойчивость рыб к низким pH среды связана с видоспецифичностью межклеточных контактов жаберного эпителия и проницаемостью этой ткани для ионов. У ракообразных доказано наличие H^+/Na^+ , NH_4^+/Na^+ , NH_4^+/Ca^{++} и NH_4^+/K^+ сопряженных обменов. Полученные результаты свидетельствуют о разнообразии и видоспецифичности механизмов ионной регуляции, их высокой адаптивной пластичности по отношению к естественным факторам внешней среды (pH, NH_4^+). Выявлена защитная роль ионов кальция при воздействиях, нарушающих проницаемость и адгезионные свойства клеток эпителия жабр. Установлена специфика механизма действия пестицидов на системы ионной регуляции. Показано отсутствие у рыб фенотипической адаптации при воздействии пестицидов.

Обнаружение у пресноводных животных разнообразных ионообменных насосов позволяет рассматривать проблему происхождения и эволюции пресноводной фауны в связи с формированием первичного ионообменного механизма пресноводного типа на основе процессов экскреции метаболитов и поддержания кислотно-щелочного равновесия. Вероятно, наличие такого механизма и его дальнейшая эволюция и послужили основой для проникновения животных в среду с низкой минерализацией и большими колебаниями pH. Разработка этого вопроса представляет общебиологический интерес и требует в первую очередь проведения исследований на популяционном уровне. Это позволит выявить направленность генотипической изменчивости, вызванной длительным отклонением внешних условий (pH, ионный состав, соленость) от оптимального уровня. Особое значение для понимания изменений, которые могут происходить в фауне пресных водоемов под влиянием естественных и антропогенных факторов, будут иметь работы по изучению ранних этапов онтогенеза, связанных с формированием механизмов ионной регуляции.

В.В. Кузьмина

ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ
ОСОБЕННОСТЕЙ МЕМБРАННОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ
У РЫБ РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Изучение особенностей пищевых взаимоотношений рыб в разных экосистемах, типа и эффективности их питания невозможно без тонкого понимания закономерностей функционирования пищеварительной системы у рыб разных видов и экологических групп.

После открытия А. М. Уголевым ранее неизвестного типа пищеварения – пристеночного или мембранного – произошел значительный пересмотр представлений о механизме гидролиза пищи у млекопитающих, в частности 2-звенная схема усвоения пищи (полостное пищеварение–всасывание) была заменена 3-звенной (полостное пищеварение–мембранное пищеварение–всасывание). Вскоре было доказано, что мембранное пищеварение присуще многим гетеротрофным организмам, в том числе и рыбам. При этом оказалось, что некоторые характеристики ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у рыб, обитающих в различных условиях, значительно варьируют.

Многолетнее изучение характеристик ферментов, принимающих участие в мембранном пищеварении, выполненное нами на массовых видах рыб Рыбинского водохранилища, позволило установить, что у рыб, относящихся по типу питания к разным экологическим группам, существуют значительные (в большинстве случаев статистически достоверные) различия уровня ферментативной активности, обусловленные содержанием углеводов в кормовых объектах, а у рыб со сходным типом питания уровень ферментативной активности близок.

Действительно, минимальный уровень активности карбогидраз обнаружен у типичных хищников (щука), несколько больший у хищников–факультативных бентофагов (налим, окунь), максимальный – у типичных бентофагов (лещ, плотва, карась). Поскольку наблюдаемые различия проявляются на протяжении всего годового цикла, включая период выключенного экзогенного питания, видимо, они отражают эволюционно сложившуюся и генетически закрепленную адаптацию к композиции пищи. Ранее многие исследователи отмечали большую активность карбогидраз у „мирных” рыб по сравнению с хищными. Полученные нами материалы позволяют считать адаптацию к составу пищи более тонкой, чем предполагалось ранее. Так, даже в группе типичных бентофагов наблюдаются достоверные различия уровня карбогидраз. Минимальные значения ферментативной активности обнаружены у леща, в пище которого доминируют хирономиды, олигохеты, но и присутствует детрит, снижающий общее содержание углеводов в пище. Значительная активность карбо-

гидраз зарегистрирована у плотвы, освоившей в качестве одного из основных кормовых объектов дрейссену, отличающуюся довольно высоким содержанием углеводов. У мелкой (прибрежной формы) плотвы, относящейся к группе эпифитофагов, уровень активности карбогидраз достоверно выше, чем у озерной, тогда как различия внутри группы эпифитофагов минимальны (высокое содержание углеводов в макрофитах общеизвестно).

Гидролиз полисахаридов осуществляется различными ферментами. Начальные этапы этого процесса происходят в полости кишки за счет панкреатической α -амилазы, промежуточные и заключительные этапы – на поверхности эпителиальных клеток кишечника за счет адсорбированных ферментов панкреатического происхождения (α -амилаза) и ряда собственнокислечных ферментов (различных олиго-, тетра-, три- и дисахаридаз). Сопоставление уровня активности α -амилазы и двух дисахаридаз – мальтазы и инвертазы – у рыб, относящихся по типу питания к разным экологическим группам, позволило установить, что наблюдаемые различия обусловлены главным образом ферментом, находящемся в начале ферментативной цепи, а именно панкреатической α -амилазой. Так, величина максимальной индивидуальной активности α -амилазы, функционирующей в составе слизистой (у карпов), превышает значения минимальной индивидуальной активности (у щуки) в 70–150 раз. Диапазон изменчивости уровня дисахаридаз значительно ниже – в 22 раза для инвертазы (густера-щука) и в 4 раза для мальтазы (карась-щука).

Изменение соотношения основных энергетических компонентов в пище может приводить к изменению уровня ферментативной активности (замена естественной пищи более богатым углеводами комбикормом вызывает увеличение активности α -амилазы у карпа на порядок).

Кроме того, установлено, что при возрастных перестройках типа питания, а также композиции пищи и интенсивности питания рыб в большей степени изменяется активность ферментов, находящихся в начале ферментативной цепи (α -амилаза в цепи карбогидраз). Так, у щуки в возрасте 1–2 месяцев различия уровня активности инвертазы статистически недостоверны, в возрасте 1+ инвертазная активность снижается лишь на 1/3 и у взрослых особей сохраняется на этом уровне. Активность α -амилазы у тех же рыб, напротив, резко и последовательно снижается, в результате чего уровень ферментативной активности у взрослых рыб оказывается на порядок ниже, чем у молоди. Поскольку молодь щуки на ранних этапах питается планктоном, содержание углеводов в котором значительно выше, чем в рыбе, снижение уровня активности карбогидраз может свидетельствовать о важной роли механизма „субстратной регуляции” активности ферментов. Вместе с тем объяснение возрастных перестроек ферментативного спектра, видимо, не может быть сведено к одному лишь механизму „субстратной регуляции”. Действительно, и у щук, искусственно задержанных на планктонной диете, и у особей, с первых дней жизни освоивших хищное питание,

мы наблюдали сходные изменения уровня активности ферментов, что, по всей видимости, обусловлено генетически закрепленной репрессией синтеза карбогидраз, реализуемой в первые месяцы жизни рыб.

Рыбы, относящиеся к разным экологическим группам, различаются не только спектром питания и, следовательно, химическим составом пищи, но и пищевым поведением: типичные и факультативные хищники питаются на протяжении всего годового цикла, бенто- и планктофаги в зимний период переходят на эндогенное питание. При изучении сезонной динамики инвертазы показано, что у бентофагов зимой уровень активности фермента почти в 3 раза ниже, чем летом, у типичных хищников различия статистически недостоверны. Еще большие изменения обнаружены при исследовании α -амилазы, причем для хищников отмечены значительные колебания уровня ферментативной активности на протяжении всего годового цикла, для бентофагов характерен отчетливый максимум, совпадающий с периодом активного питания рыб. Так, активность α -амилазы у леща в июле приблизительно в 500 раз выше, чем в январе-феврале.

Таким образом, результаты исследования карбогидраз, обеспечивающих гидролиз углеводов на слизистой кишечника, свидетельствуют о существовании видовых и индивидуальных адаптаций ферментов к спектру и типу питания рыб разных экологических групп.

Приведенные выше результаты отражают главным образом различия интенсивности синтеза и транслокации ферментов, так как сопоставлялись данные по уровню ферментативной активности, определяемой при стандартной температуре 20° . Вместе с тем изменение ферментативной активности может быть обусловлено также изменением характеристик ферментов ($pH_{\text{опт}}$, $t^{\circ}_{\text{опт}}$, $E_{\text{акт}}$, V , K_m и др.) и свойств мембран эритроцитов, в частности липидного матрикса плазматической мембраны.

Показано, что температурные характеристики разноименных ферментов, как правило, различны, одноименных – более однородны. В ряде случаев отмечены особенности, обусловленные различиями филогенеза видов и являющиеся общими для рыб одной экологической группы или фаунистического комплекса. Так, температурный оптимум α -амилазы соответствует 30 или 40° , инвертазы – 40° , γ -амилазы и мальтазы – 60° . При этом относительная активность ферментов в зоне низких и физиологических температур различна. Особенно значительные различия отмечены при исследовании α -амилазы: у бенто- и планктофагов относительная активность фермента составляет 10 – 15% , у типичных и факультативных хищников – 30 – 70% от максимальной активности, принятой за 100% ($t^{\circ}_{\text{опт}}$ первых соответствует 40° , вторых – 30°). У всех исследованных видов рыб температурный оптимум γ -амилазы и мальтазы соответствует 60° , у налима – единственного представителя арктического фаунистического комплекса – 50° .

Расчет значений кажущейся энергии активности α -амилазы показал, что у бенто- и планктофагов величина этого параметра в 2 –

4 раза выше, чем у хищных рыб, что может свидетельствовать о большей эффективности ферментативного процесса у хищников.

Данные, касающиеся энергии активации дисахаридаз, относительно однородны; при изучении инвертазы для всех исследованных рыб получены сходные значения – 3,14–5,83 ккал/моль. Величины энергии активности мальтазы у бентофагов очень близки приведенным для инвертазы, в то время как при изучении характеристик хищных рыб в ряде случаев был обнаружен излом на графике Аррениуса, свидетельствующий об увеличении эффективности гидролитического процесса в зоне физиологических температур приблизительно в 2 раза. Зоны минимальных значений $E_{акт}$ мальтазы у щуки и окуня находятся в интервале 0–20°, у налима – только 0–10°, что согласуется с биологией этих видов.

При исследовании влияния pH на амилолитическую активность (суммарную активность карбогидраз) слизистой кишечника рыб показано, что у бентофагов и хищников-факультативных бентофагов оптимум pH соответствует 8 или находится в зоне 7–8, у типичных хищников зона оптимальных значений смещается в более кислую сторону. Различное влияние pH на амилолитическую активность слизистой кишечника у рыб разных видов и экологических групп связано с разным уровнем активности α -амилазы в норме, а следовательно, и с разным соотношением α -амилазы и других карбогидраз. У одного и того же вида характер кривой pH-зависимости в значительной мере обусловлен функциональным состоянием организма. При этом оптимум pH амилолитических ферментов соответствует значениям pH в кишечнике рыб. В результате изучения pH-зависимости отдельных ферментов, входящих в группу карбогидраз, установлено, что оптимум pH α -амилазы и мальтазы у всех рыб находится в зоне pH 7–8. Оптимум pH инвертазы сдвинут влево (7 – у плотвы и леща, 6 – у щуки). Следовательно, различия pH-функции карбогидраз у рыб разных экологических групп обусловлены инвертазой. Кроме того, показано, что сдвиг pH среды до 5 и до 10 приводит к снижению уровня ферментативной активности на 40–60%. При исследовании pH-функции фосфатаз, функционирующих в составе слизистой кишечника, отмечено 2 максимума активности – в зоне pH 5 и 10, что соответствует наличию кислой и щелочной фосфатазы. Для последней продемонстрирована зависимость от экологических особенностей исследуемых видов – для пелагических рыб отмечена более широкая зона оптимальных значений pH.

При изучении другой кинетической характеристики – константы Михаэлиса (K_m), в известной мере отражающей сродство фермента к субстрату, установлено, что у всех исследованных видов рыб сродство карбогидраз к субстрату выше при 20°, чем при температуре, близкой к нулю. Вместе с тем отмечены значительные колебания величины этого показателя в зависимости от функционального состояния пищеварительной системы, а также принадлежности рыб к той или иной экологической группе. При этом наиболее рез-

кое увеличение значений K_m в зимний период, свидетельствующее о значительном „ухудшении“ характеристик ферментов, наблюдается у типичных бентофагов, переходящих зимой на эндогенное питание. Аналогичные закономерности обнаружены при дифференцированном исследовании инвертазы и мальтазы.

Для щелочной фосфатазы, напротив, продемонстрировано большее сродство фермента к субстрату при более низкой температуре, причем зимой минимальная величина K_m , свидетельствующая о максимальном сродстве к субстрату, обнаружена у налима, пик активности питания которого наблюдается в зимний период, максимальная — у леща. Отмечены значительные сезонные изменения величины K_m . Так, у леща зимой при гидролизе p -нитрофенилфосфата натрия значения K_m соответствуют 2,04 мМ, летом — 0,11–0,14 мМ, т.е. в период активного питания леща сродство щелочной фосфатазы к субстрату увеличивается в 15–19 раз.

Итак, полученные данные свидетельствуют, что различия уровня активности ферментов, осуществляющих мембранное пищеварение у рыб разных экологических групп, обусловлены не только интенсивностью синтеза одноименных ферментов, но и вариабельностью (иногда значительной) их кинетических и энергетических характеристик.

Для решения вопроса о роли отдельных компонентов фермент-мембранных комплексов в изменении описанных выше характеристик были использованы разные методические подходы, в частности солюбилизация ферментов при помощи детергентов и протеаз, частичная делипидизация мембран, исследование жирнокислотного состава и адсорбционных свойств слизистой кишечника. Установлено, что солюбилизация щелочнокаемых ферментов при помощи детергентов (тритон X-100) и протеаз (трипсин, папаин) приводит к сужению зоны оптимальных значений pH, изменению температурных характеристик, снижению максимальной скорости реакции и изменению величин K_m . При этом для исследованных карбогидраз отмечено последовательное снижение сродства фермента к субстрату по мере деградации фермент-мембранного комплекса. Так, для трех форм мальтазы — мембранной, детергентной (молекула, состоящая из гидрофильной и гидрофобной частей, высвобождена из мембраны целиком) и протеазной (высвобождена лишь гидрофильная, обладающая каталитическими свойствами часть фермента) получены следующие значения K_m : 34,5, 38,7 и 59,0 мМ (при максимальной скорости реакции, равной 0,12, 0,08 и 0,07 мМ · г⁻¹ · мин⁻¹). Удаление из препаратов липидов при помощи ацетона также приводит к изменению кинетических характеристик ферментов. Причем степень „ухудшения“ характеристик, полученных для безлипидных препаратов мальтазы, близка отмеченной для протеазной формы (величина K_m увеличивается с 34,5 до 55,5 мМ, значения V снижаются с 0,12 до 0,07 мМ · г⁻¹ · мин⁻¹). Эти результаты свидетельствуют о значительном влиянии мембран эритроцитов и гидрофобной части фермента на кинетические характеристики щелочнокаемых ферментов.

В последние годы получены многочисленные доказательства изменения липидного состава различных органов и тканей рыб под влиянием температурных условий среды обитания. Показано, что существуют видовые и сезонные различия как состава минорных кислот, так и соотношения мажорных. В частности, резкие сезонные изменения соотношения количества предельных и непредельных кислот отмечены нами для леща. Не меньшее влияние на характеристики щелочнокаемных ферментов оказывают адсорбционные свойства слизистой, обусловленные особенностями гликокалекса, состоящего из мукополисахаридных нитей, которые образуют на поверхности энтероцита сетевидные структуры, сходные по функции с пористыми катализаторами. Исследование адсорбционных свойств слизистой кишечника у рыб, относящихся по типу питания к разным экологическим группам, выявило существенные различия характеристик у хищных и „мирных“ рыб. В случае, если представители вида (окунь) по типу питания принадлежат к разным экологическим группам (хищники и бентофаги), наблюдаются различия в адсорбционных свойствах слизистой, характерные для хищных и „мирных“ рыб.

Таким образом, изучение особенностей мембранного пищеварения у рыб разных экологических групп позволило расширить представления о закономерностях функционирования пищеварительной системы, в частности получить новые доказательства адаптивных перестроек ферментных систем, а также установить корреляцию между уровнем ферментативной активности и состоянием кормовой базы того или иного участка водоема. Это открывает возможность для использования дополнительных подходов для изучения питания отдельных популяций рыб.

В дальнейшем необходимо провести подробное изучение характеристик протеаз и липаз – групп ферментов, связанных с гидролизом белков и липидов, а также исследование регуляторных свойств ферментов и особенностей транспорта нутриентов. Кроме того, важно начать изучение процессов индуцированного гидролиза жертвы, поскольку скорости автолиза различных гидробионтов различны и их участие в гидролитических процессах, происходящих в пищеварительном тракте рыб разных видов и экологических групп, может быть различным. Необходимо подчеркнуть, что только комплексный подход к познанию закономерностей ассимиляции пищи представителями ихтиофауны создаст предпосылки для управления трофологическими циклами в отдельных биогеоценозах и создания эффективных трофологических систем.

В.Р. Микряков

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ
МЕХАНИЗМОВ ИММУНИТЕТА У РЫБ

В 60-х годах в Институте биологии внутренних вод АН СССР были проведены планомерные исследования неспецифических факторов иммунитета у пресноводных костистых рыб и начато систематическое изучение механизмов адаптивного иммунитета к бактериальной инфекции.

При изучении факторов врожденного неспецифического иммунитета (комплемента, пропердина и лизоцима) у различных по биологии видов установлена неравномерность распределения и различный уровень активности каждого фактора. Индивидуальные различия между максимальным и минимальным уровнями достигали 20-40-кратной величины. Частота встречаемости пропердина и лизоцима среди рыб равнялась 6-48%. Низкий уровень активности неспецифических показателей гуморального иммунитета и отсутствие их у значительного числа рыб по сравнению с теплокровными животными свидетельствуют о том, что эти факторы иммунитета, по-видимому, не играют существенной роли в устойчивости рыб к заразным болезням.

Исследование механизмов и факторов иммунитета к инфекционным болезням велось на примере аэромоноза, или бактериальной формы краснухи карповых рыб. Разработка данного вопроса осуществлялась на различных уровнях организации рыб: гуморальном, клеточном и организменном. Для выяснения механизмов защиты рыб от бактериальной инфекции изучались клеточные реакции в организме, распределение бактерий в тканях и органах и выведение продуктов их распада из организма, антителообразовательная функция и специфичность антител, влияние вакцинации, кортикостероидных гормонов и некоторых факторов среды на функционирование иммунологической системы.

В результате анализа клеточных реакций в ответ на парентеральное введение бактерий показана важная роль клеток лимфоидно-макрофагальной системы (ЛМС) в нейтрализации и разрушении микроорганизмов. Бактерии, введенные в организм рыб, вызывают морфо-физиологические изменения в популяциях клеток ЛМС. Функция клеток ЛМС состоит в распознавании чужеродных тел, фагоцитозе микробов, синтезе антител и приобретении иммунологической памяти. С помощью разнообразных методов исследования (автордиографический, иммунного розеткообразования, серологический и т.д.) установлено, что распознавание микробов осуществляют малые лимфоциты, фагоцитоз – ретикулярные макрофаги, моноциты и нейтрофилы, а антитела синтезируют клетки лимфоидного и плазматического рядов. Впервые показано, что родоначальными клетками иммунцитов, способствующими появлению функционально активных

макрофагов, антителосинтезирующих клеток (АОК), реакции гиперчувствительности замедленного типа, являются малые лимфоциты. Они обладают уникальной способностью трансформации в функционально активные структуры. Между процессами синтеза антител и дифференцировкой иммунокомпетентных клеток (ИМК) в сторону АОК существует относительно прямая связь. В процессе дифференцировки в популяциях ИМК изменяется количественное соотношение макрофагальных, ретикулярных, лимфоидных и плазматических клеток, а также моноцитов и нейтрофилов.

В конечном итоге данные изучения клеточной реакции рыб впервые позволили определить состав и структуру иммуноцитов, участвующих в иммунологических процессах при бактериальном инфицировании, а также выявить закономерности изменения и трансформации клеток в процессе иммуногенеза.

Используя меченые ^{14}C бактерии, впервые проведены обширные исследования особенностей распределения антигена в тканях и органах различных видов рыб (щука, окунь, синец, плотва, лещ, карп, карась) и выведения продуктов распада бактерий из их организма. В отличие от млекопитающих, у которых большая часть микробов концентрируется в тканях печени и лимфатических узлов, у рыб наибольшая концентрация антигена обнаружена в тканях почек и селезенки. Количество поглощенного тканями рыб ^{14}C -бактерий на единицу веса при прочих равных условиях зависит от содержания в тканях клеток ЛМС, от места введения микробов и видовых особенностей рыб. Ткани карасей и окуней обладали большей поглотительной активностью, чем карпов, плотвы, леща и щуки. После поглощения бактерий клетками ЛМС начинаются процессы их разрушения. Установлено, что некоторые структуры бактерий разрушаются до углекислоты и неидентифицированных органических веществ, выводимых из организма рыб жабрами и другими выделительными системами. Некоторая часть ^{14}C -бактерий задерживается в тканях рыб более 2 лет и включается в белковый обмен, а на первых этапах иммуногенеза – в синтез антител. Определены количественные характеристики распределения и разрушения микроорганизмов у рыб и влияние ряда факторов, таких как блокады ретикуло-эндотелиальной системы (РЭС) тушью, предварительной иммунизации и температуры, на эти процессы. Показано, что скорость разрушения бактерий и выведения продуктов их распада зависит от функционального состояния РЭС и уровня активности метаболических процессов.

^{14}C Полученные результаты по распределению в тканях и выведению ^{14}C -бактерий из организма по новому раскрывают сущность защиты рыб от бактериальной инфекции. В основе иммунитета рыб от бактерий лежат процессы гидролитического расщепления (или парентерального пищеварения) микроорганизмов до конечных продуктов обмена и участие этих продуктов в метаболических и иммунологических процессах.

При исследовании антителообразовательной функции у рыб нами рассмотрен вопрос о специфичности образующихся в ответ на па-

рентеральное введение антигена антител, их защитная функция, а также влияние температуры, голодания и токсических веществ на интенсивность антителогенеза. Перекрестной реакцией агглютинации с гомологичными и гетерологичными бактериями и с помощью восходящей хроматографии на бумаге по методу Кастанеда проведено изучение степени специфичности антител. Результаты этих опытов не подтвердили мнение тех авторов, которые считали, что рыбы не способны синтезировать специфические антитела. Напротив, они синтезируют комплексные к гомологичному антигену антитела. Исследованиями антимикробных свойств сыворотки крови до и после удаления антител впервые определена роль последних в подавлении жизнедеятельности бактерий. Степень участия антител в угнетении роста и развития бактерий на разных стадиях иммуногенеза проявляется по-разному. Бактерицидность сыворотки крови в первые 5-10 дней после иммунизации рыб полностью зависит от присутствия антител. К концу первого месяца влияние антител на жизнедеятельность микробов становится незначительным.

В опытах на предварительно иммунизированных рыбах впервые изучалось влияние вакцинации на фагоцитарную активность лейкоцитов, бактерицидные свойства сыворотки крови и сопротивляемость рыб к гомологичным и гетерологичным видам и штаммам бактерий. В результате проведенных исследований получены новые данные о механизме воздействия вакцинных препаратов на функционирование иммунологической системы. У иммунизированных рыб повышаются фагоцитарная активность лейкоцитов, уровень антимикробных свойств сыворотки крови и сопротивляемость рыб к бактериям, вызывающим заболевание. Данные этих опытов раскрывают сущность вакцинации и имеют важное значение при разработке вопросов регуляции устойчивости рыб к заразным болезням.

Исследованиями влияния гормонов, температуры, пестицидов выяснено, что интенсивность функционирования иммунологической системы рыб зависит от воздействия этих факторов. Гормоны с каталитическим эффектом действия (гидрокортизон, преднизолон в смеси с адреналином), предельно допустимые концентрации хлорофоса, полихлорпинена и фенола подавляют функциональную активность клеточных и гуморальных факторов иммунитета. Аналогичный эффект обнаружен у рыб, находящихся при низкой температуре. Напротив, гормоны с анаболическим эффектом действия (дезоксикортикостерон-ацетат и инсулин) стимулируют иммунологическую реактивность рыб. Установленные данные указывают, что интенсивность функционирования механизмов иммунитета определяется факторами внутренней и внешней среды. Знание механизмов воздействия этих факторов представляет существенный интерес при управлении процессами иммуногенеза и повышении устойчивости рыб к заразным болезням.

Таким образом, в результате многолетних исследований механизмов и факторов иммунитета получены новые данные о механизмах защиты рыб от бактериальной инфекции и определены пути и способы регуляции иммунологических процессов у рыб. На основании

итогах наших исследований мнение ряда авторов о неспособности рыб синтезировать специфические антитела, ареактивности тканей и органов к антигенным раздражителям и неэффективности методов активной иммунизации не подтвердилось.

Для выяснения особенностей защиты рыб от других групп паразитов, вызывающих инфекционные и инвазионные болезни, нами проведено исследование факторов иммунитета при сапролегниозе, постодиплостоматозе и тетракотилезе рыб.

Иммунитет рыб к сапролегниозу, возбудителями которого являются грибы из родов *Saprolegnia* и *Achlya*, зависит от состава слизи и ее антигиллорунидазной активности. Выявлена связь между характером течения обменных процессов, содержанием в составе слизи водорастворимых белков, простых сахаров и мукополисахаридов. У восприимчивых рыб (щука, синец, карась, лещ, плотва) количество сахаров и белков было в 5–10 раз больше, чем у устойчивых. Антигиллорунидазная активность мукополисахаридов у иммунных особей равнялась 10–12 ус. ед., а у восприимчивых – 1.5–2 ус. ед. Из анализа результатов исследований следует, что устойчивость рыб к данной инфекции, по-видимому, подчиняется питательно-тормозной теории иммунитета.

Зараженность рыб тканевыми паразитами, как это показано нами на примере системы хозяин-паразит (лещ *Phosthodiplostomum cuticola* *Cotylurus platycephalus*), зависит от группы крови и полиморфизма тканевых белков. Определены фенотипические характеристики групп крови и полиморфизма водорастворимых белков у восприимчивых и невосприимчивых особей. Установленные связи между зараженностью рыб тканевыми паразитами и группой крови особей и полиморфизмом тканевых белков хозяина указывают на то, что иммунитет к эндопаразитам, видимо, обусловлен антигенном гистосовместимости, или биохимической мимикрией.

Проведен большой цикл исследований по изучению бактерицидной активности сыворотки крови (БАСК) рыб в различные периоды годового цикла и в онтогенезе. На основании многолетних исследований показано, что уровень БАСК в течение года колеблется и зависит от степени созревания половых продуктов, нереста, условий нагула и зимовки. Независимо от вида и экологических особенностей рыб (налим, лещ, синец, плотва, карп) защитные свойства сыворотки крови в период нереста резко падают, к концу нагульного периода нарастают, а во время зимовки существенно не меняются. Одновременно с колебанием показателей БАСК меняется зараженность рыб эктопаразитами и их устойчивость к экспериментальной инфекции – аэромонозу. У отнерестившихся особей и во время выметывания половых продуктов по сравнению с другими периодами годовых циклов восприимчивость рыб к эктопаразитам повышается, а степень сопротивляемости к аэромонозу падает. Между долей рыб, имеющих низкие величины БАСК, и гибелью карпов зимой установлена относительно прямая связь. Этот факт был положен в основу разработанного нами способа определения

выживаемости рыб во время зимовки. Биохимическими исследованиями сыворотки крови рыб, имеющих разные уровни антимикробных свойств, показано, что изменение активности неспецифического фактора иммунитета зависит от колебания соотношений между составом белков и липидов. Статистическая обработка данных электрофоретического анализа белков и БАСК методом нахождения главных компонент позволила распределить лещей Рыбинского водохранилища по соотношению белковых фракций на 13 групп. Главную роль в распределении рыб по группам принадлежит низкомолекулярным белкам - альбуминам и альфа-глобулинам. Активность БАСК зависит не только от изменения соотношений белковых фракций, но и от белково-липидного соотношения. Чем больше белка приходится на долю органического вещества сыворотки крови по сравнению с липидами, тем слабее угнетается развитие микробов и наоборот.

БАСК, установленной нами на примере леща Рыбинского водохранилища, существенные изменения претерпевает в постэмбриональный период развития. В период становления взрослого организма у неполовозрелых особей, начиная с 3+ до 7+ включительно, БАСК нарастает. Несмотря на некоторое повышение показателей БАСК, различия между этими возрастными группами оказались незначительными. У взрослых половозрелых лещей в возрасте 8+ и 10+ уровни БАСК колеблются в пределах 74-80%. На последнем этапе онтогенеза активность подавляющего действия сыворотки крови на развитие бактерий падает в среднем до 36%. Снижение средних показателей БАСК у рыб на последней стадии развития в основном происходит за счет уменьшения числа особей с высокой активностью исследуемого признака и одновременного увеличения доли рыб, сыворотки которых не угнетали развития микробов. Число рыб с антимикробным эффектом сыворотки крови свыше 50% в популяциях леща в возрасте 11+-15+ оказалось в 4 раза меньше, чем среди рыб в возрасте 3+-10+.

Из результатов исследований БАСК следует, что функциональная активность иммунологической системы рыб в течение года и в онтогенезе сильно колеблется. Изменение уровней активности иммунологической системы рыб в различные периоды годового цикла во многом определяется факторами внутренней и внешней среды. БАСК является индикатором состояния организма и отражает условия обитания и зараженность рыб паразитами. Данные этих работ говорят о том, что БАСК можно использовать в экологических и паразито-ценологических исследованиях и при оценке характера течения эпизоотического процесса у рыб.

Таким образом, изучение факторов иммунитета связано с определением механизмов устойчивости рыб к заразным болезням и имеет существенное значение при разработке вопросов управления динамикой численности популяции и повышения рыбопродуктивности в водоемах. Отсюда следует, что механизмы, обуславливающие иммунитет рыб к паразитам, требуют дальнейших углубленных исследований. Они должны быть направлены на выяснение механизмов

и факторов иммунитета рыб к различным по биологии, происхождению и систематическому положению группам паразитов. Необходимо продолжить исследования по разработке новых иммунологических приемов и методов для оценки реакции рыб к меняющимся условиям среды обитания, эпизоотического и санитарного состояния водоемов, степени устойчивости рыб к паразитам и т.д.

УДК 551.3.051

В.В. Законов

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Начиная с момента образования верхневолжских водохранилищ с интервалами времени в 8–13 лет, проводятся их грунтовые съемки. В течение последних 5 лет такие работы были проведены на Ивановском, Угличском и Рыбинском водохранилищах. По первым двум водоемам можно с уверенностью утверждать, что их грунтовой комплекс за последние 20 лет мало изменился. Этого нельзя сказать о Рыбинском водохранилище – одном из крупнейших и наиболее изученных водоемов Советского Союза.

Процессы осадконакопления, формирования и распределения донных отложений в Рыбинском водохранилище неоднократно рассматривались в работах различных авторов. Все эти материалы обобщены в монографии [1]. Приведенная в ней схема распределения донных отложений Рыбинского водохранилища относится к съемке 1955 г. и на современном этапе не удовлетворяет практической потребности. С этой целью в 1978 г. была проведена очередная (третья) грунтовая съемка водоема с помощью трубки ГОИН и дночерпателем Петерсена, повторяя сеть станций 1965 г. В результате съемки была составлена схема распределения грунтов (см. рисунок) и определены их площади (табл. 1).

Схема построена на основе сети станций (700), привязанных к судовой обстановке, береговым ориентирам и глубинам. Определение типа грунта на всех станциях осуществлялось визуально по цвету и консистенции, а на 182 из них, характеризующих разные типы грунта и отобранных с различных глубин, проведен количественный анализ содержания основных биогенных элементов. Генерализация проводилась с учетом изобатной структуры дна водохранилища и гидродинамических условий, характерных на данном участке. Определение площадей выполнено по интервалам глубин [1].

Мощность вторичных отложений в целом по водохранилищу разнообразна и колеблется от долей сантиметра до 1,5 м. Их неравномерность определяется местными условиями грунтообразования, которые зависят от гидродинамики рассматриваемого участка водохранилища, его удаленности от основного поставщика осадочного

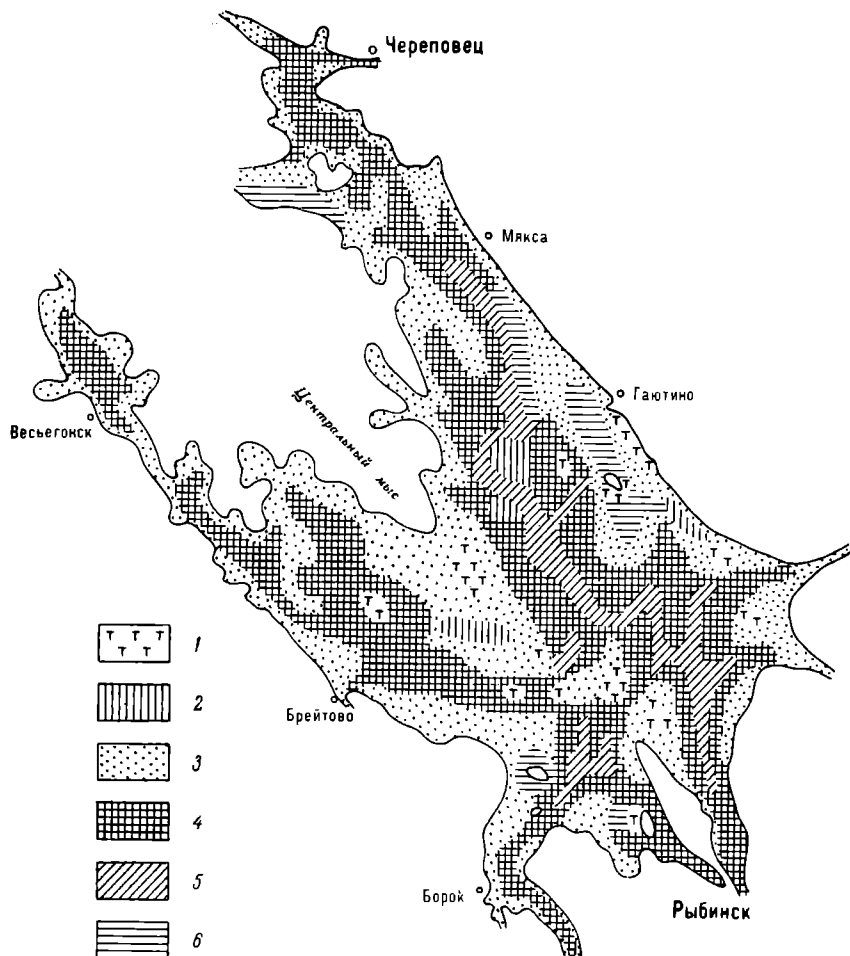


Схема распределения донных отложений Рыбинского водохранилища по материалам грунтовой съемки 1978 г.

1 - затопленный торф, 2 - почвы, 3 - песок и илистый песок, 4 - песчанистый серый и серый ил, 5 - переходный ил, 6 - торфянистый ил.

материала и от рельефа дна. По данным грунтовых съемок 1965 и 1978 гг. средняя высота слоя отложений увеличилась на 3.2 см, но темпы осадконакопления остались прежними и составили 0.25 см/год (табл. 2).

При рассмотрении осадконакопления по плесам оказалось, что по сравнению с 1965 г. в Волжском плесе оно уменьшилось за

Т а б л и ц а 1

Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище

Плес	Тип отложений	Средняя высота слоя к 1978 г., см	Площадь, км ²
Волжский	Песок	-	172.7
	Илистый песок	3.7	172.6
	Серый песчанистый ил	11.2	75.4
	Серый ил	18.6	51.7
	Переходный ил	77.0	8.1
	Торфянистый ил	6.8	69.5
Шекснинский	Илистый песок	2.5	227.4
	Серый песчанистый ил	4.7	379.8
	Серый ил	25.5	30.5
	Торфянистый ил	4.2	58.8
Моложский	Пылеватый песок	9.0	89.2
	Серый песчанистый ил	5.1	105.2
	Серый ил	15.7	25.9
Главный	Почва	-	209.8
	Песок	-	517.5
	Пылеватый песок	2.6	427.5
	Илистый песок	12.8	288.5
	Серый песчанистый ил	10.9	724.1
	Серый ил	26.7	474.4
	Переходный ил	25.7	210.6
Всего по водохранилищу:	Торфянистый ил	14.4	225.0
		9.4	4544.2

счет сокращения площадей серого и серого песчанистого ила и замещения их песком и илистым песком меньшей мощности. В Моложском плесе, наоборот, процесс осадконакопления увеличился более чем в 2 раза. Произошло замещение площадей илистого песка и серого песчанистого ила мощным слоем пылеватого песка, превышающим прежние отложения на 7 см. Ход осадконакопления в Шекснинском и Главном плесах практически остался без изменения. Общее накопление на 1 км² дна за год по сравнению с 1965 г. увеличилось с 0.9 до 1 тыс. т. Основное осадконакопление происходит на глубинах, превышающих 6 м, где сосредоточено 75% объема и 60% веса осадочного материала. Всего объем отложений к 1978 г. составил 0,429 км³, а в среднем выражении - 105 620 тыс. т.

Т а б л и ц а 2

Темпы осадконакопления в водохранилище

	Высота слоя, см		Среднее годовое накопление			
	1965 г.	1978 г.	1965 г., см	1978 г., см	1965 г., тыс. т	1978 г., тыс. т
Плес						
Волжский	6.8	6.5	0.27	0.17	434.4	364.7
Шекснинский	3.4	4.9	0.14	0.13	361.2	385.5
Моложский	2.6	8.0	0.10	0.21	167.6	403.4
Главный	7.0	11.0	0.28	0.29	3164.4	3467.9
Всего по водохранилищу:	6.2	9.4	0.25	0.25	4128	4622

Таблица 3

Площади грунтов водохранилища, %

Тип грунта	Время съемки		
	1955 г.	1965 г.	1978 г.
Почва	55	15	5
Песок и илистый песок	20	37	42
Песчанистый серый и серый ил	8	35	40
Переходный ил	4	5	5
Торфянистый ил	13	8	8
Отложения из макрофитов	-	<1	<1

Проведенная грунтовая съемка 1978 г. наглядно подтвердила, что произошло замедление темпов перестройки грунтового комплекса в последнее десятилетие (табл. 3).

Отмеченное ранее продвижение песчанистых отложений в глубь водоема имеет место и на современном этапе. Их граница четко обозначилась изобатой 6 м, на некоторых участках - 8-10 м. Илистые отложения накапливаются ниже 10-метровой изобаты. Между изобатами 6-10 м располагаются грунты различного механического состава - это переходная зона. Площади под затопленными почвами уменьшились в 3 раза, они частично сохранились в речных и Главном плесах. За счет их произошло увеличение площадей песчано-илистых отложений. Переходный ил стал характерен для бывшего русла р. Шексны и ее стариц. Площади под торфянистым илом сократились, он распространен преимущественно вокруг островов Шекснинского и Волжского плесов и узкой полосой между песком и переходным илом от пос. Мяксы до пос. Гаютино. Площади под затопленным торфом остались прежними. В закрытых от волнения заливах появились отложения из макрофитов.

Полученные данные найдут применение при определении накопления вторичных отложений, распределения и аккумуляции в них биогенных элементов.

Л и т е р а т у р а

1. Буторин Н.В., Зимина Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л., 1975. 215 с.

ИНФОРМАЦИИ

Институту биологии внутренних вод АН СССР 25 лет	3
--	---

СООБЩЕНИЯ

В.И. Романенко. Основные результаты и направления исследований лаборатории микробиологии	5
В.Г. Девяткин. Формирование и продуктивность литоральных альгоценозов	11
Б.Ф. Жуков. Воротничковые жгутиконосцы внутренних водоемов	15
А.И. Шилов. Биология и систематика гидробионтов. Результаты и перспективы	19
Л.Г. Буторина. К вопросу о стабильности гидробионтов	23
Б.И. Куперман. Ультратонкая структура покровных тканей и железистых аппаратов цестод в онтогенезе	29
А.Г. Поддубный. Проблема определения численности рыб во внутренних водоемах	36
В.М. Володин. Некоторые особенности формирования структуры популяций леща волжских водохранилищ	42
М.Н. Иванова. Питание рыб в волжских водохранилищах	48
Г.А. Виноградов. Процессы ионной регуляции у пресноводных животных в условиях антропогенного загрязнения водоемов	53
В.В. Кузьмина. Итоги и перспективы изучения особенностей мембранного пищеварения у рыб разных экологических групп	57
В.Р. Микряков. Некоторые итоги изучения механизмов иммунитета у рыб	63
В.В. Законов. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище	68

CONTENTS

INFORMATIONS

The Institute of biology of inland waters of the Ac. Sci. USSR is 25 years old	3
--	---

ARTICLES

V.I. Romanenko. Main results and direction of investigations in the laboratory of micro-biology	5
V.G. Devyatkin. Formation and productivity of littoral algocoenoses.	11
B.F. Zhukov. Collared flagellates of inland waters	15
A.I. Shilova. Biology and taxonomy of hydrobionts. Results and perspective	19
L.G. Butorina. On the problem of groupings hydrobionts	23
B.I. Kuperman. The ultrastructure of teguments and gland tissues of the cestods in ontogenesis	29
A.G. Poddubnyi. The problem of determination of number of fish in inland waters	36
V.M. Volodin. Some peculiarities in formation of the structure of bream populations in the Volga reservoirs	42
M.N. Ivanova. Feeding of fish in the Volga reservoirs	48
G.A. Vinogradov. The processes of ionic regulation in freshwater animals under the conditions of anthropogenous pollution of water-bodies	53
V.V. Kuzmina. Results and perspectives of studying peculiarities of membrane digestion in fish of different ecological groups	57
V.R. Mikryakov. Some results of studies of mechanisms of immunity in fish	63
V.V. Zakonnov. Distribution of bottom sediments in the Rybinsk reservoir	68

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД
Информационный бюллетень № 51

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства Ю.И. Галкин
Технический редактор Е.В. Поликтова
Корректоры И.В. Волкова и Е.А. Гинстлинг

ИБ № 20082

Подписано к печати 16.07.81. М-20139. Формат 60 x 90 1/16.
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ. л. $4 \frac{3}{4} = 4.75$ усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 5.16. Тираж 1150. Изд. № 8193. Тип. зак. № 657.
Цена 75 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

Имеются в продаже в библиотеке Института
биологии внутренних вод АН СССР:

Информационный бюллетень „Биология внутренних вод” №№ 1-50, средняя стоимость 70 коп.

Флора, фауна и микроорганизмы Волги, 1974, 1 р. 20 коп.

Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах, 1974, 1 р.

Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ, 1976, 68 коп.

Биология и систематика пресноводных беспозвоночных, 1976, 84 коп.

Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ, 1977, 1 р. 40 коп.

Биология низших организмов, 1978, 1 р. 13 коп.

Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги, 1979, 1 р. 75 коп.

Морфология и биология пресноводных беспозвоночных, 1981, 1 р. 50 коп.

Волга-1. Материалы 1-й конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Борок, 1971, 2 р. 84 коп.

Поведение водных беспозвоночных. Материалы 2-го Всесоюзного симпозиума в Борке, октябрь, 1975, 45 коп.

Эти издания можно получить наложенным платежом. Заказы направляйте по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борок, Институт биологии внутренних вод АН СССР.