

06

ИБВВ

ISSN 0320—9652

АКАДЕМИЯ
НАУК
СССР

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

90

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ

ГИДРОБИОЛОГИИ, ИХТИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

БИОЛОГИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

№ 90



ЛЕНИНГРАД

„НАУКА”

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1991

Academy of Sciences of the USSR

I.D.Papanin Institute of Biology of Inland Waters
Scientific Council for problems of hydrobiology,
ichthyology and utilization of biological resources
of waterbodies

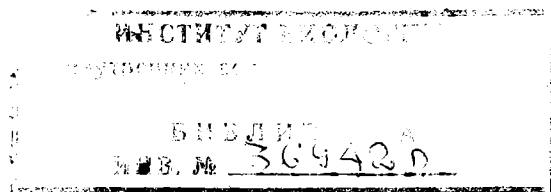
Biology of Inland Waters
Information Bulletin
№ 90

УДК 574.5(28)

Выпуск содержит ряд научных сообщений, посвященных биологии, физиологии, систематике, морфологии, биохимии разных групп гидробионтов — от диатомовых водорослей до рыб. Рассматриваются методические вопросы изучения метаболизма бактерий и мшанок, приводятся данные по межпопуляционной изменчивости рыб.

Издание рассчитано на широкий круг гидробиологов, экологов, зоологов, ихтиологов и биохимиков водных животных.

Ответственный редактор Ю.Г.ИЗЮМОВ
Рецензенты: В.Р.МИКРЯКОВ, Б.А.КРИКСУНОВ



Б 1903040100-568 484-91, I полугодие
042(02)-91

© Издательство
„Наука“, 1991

А.Ю.Горбенко

КИНЕТИЧЕСКИЙ МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЛЕГКОДОСТУПНЫХ ДЛЯ МИКРООРГАНИЗМОВ СОЕДИНЕНИЙ В СОСТАВЕ РОВ

Метаболизм бактерий чрезвычайно пластичен, что делает принципиально невозможным подбор одной химической реакции, имитирующей окислительно-восстановительные реакции, которые осуществляются бактериопланктоном в отношении растворенного органического вещества (РОВ). Вследствие этого на сегодняшний день нет удовлетворительного метода определения концентрации тех соединений, за счет которых происходит рост бактерий *in situ*.

В настоящей работе нами предпринята попытка решить эту задачу по-другому: определить заведомо все РОВ, а затем, опираясь на теорию микробного роста, вычленив в их составе легко- и труднодоступные компоненты.

Модель роста бактерий на РОВ. Предположим, что зависимость удельной скорости роста бактерий от концентрации легкодоступного субстрата описывается уравнением Моно, качественный состав легко- и труднодоступных веществ в составе РОВ за время наблюдений остается неизменным и количество труднодоступных соединений не меняется. Тогда в линеаризованном виде уравнение Моно можно записать следующим образом

$$\frac{s - z}{\mu} = \frac{s - z}{\mu_m} + \frac{K_s}{\mu_m}, \quad (1),$$

где s — суммарное содержание РОВ, z — концентрация труднодоступных его соединений, μ — удельная скорость роста, μ_m — максимальная величина μ , K_s — константа насыщения.

Очевидно, что для нахождения наиболее вероятной величины z ее необходимо подобрать таким образом, чтобы коэффициент корреляции в координатах $(s - z)/\mu - (s - z)$ был максимальным. Для решения этой задачи из уравнения (1) находим все суммы, необходимые для расчета коэффициента корреляции r , и подставляем их в соответствующую „формулу для компьютеров“. Затем находим производную полученной функции $r = F(z)$ и приравниваем ее к нулю, что позволяет найти 2 экстремальных точки, одна из которых и есть искомый максимум

$$z = \frac{B \cdot D - 2 A \cdot E}{A \cdot D - 2 B \cdot C} \quad (2),$$

$$\text{где } A = \frac{1}{n} \sum \frac{1}{\mu} \sum s - \sum \frac{s}{\mu}, \quad B = \sum \frac{s^2}{\mu} - \frac{1}{n} \sum s \sum \frac{s}{\mu}, \quad C = \sum \frac{1}{\mu^2} - \frac{1}{n} \left(\sum \frac{1}{\mu} \right)^2, \quad D = \frac{2}{n} \sum \frac{s}{\mu} \sum \frac{1}{\mu} - 2 \sum \frac{s}{\mu^2}, \quad E = \sum \left(\frac{s}{\mu} \right)^2 - \frac{1}{n} \left(\sum \frac{s}{\mu} \right)^2, \quad n -$$

количество пар s и μ . Несмотря на кажущуюся громоздкость формулы (2), расчет по ней, по существу, ничем не отличается от расчета коэффициента корреляции; к тому же объем вычислений при этом гораздо меньше, чем при решении этой же задачи численно.

Вместе с z были рассчитаны и важнейшие кинетические константы μ_m и K_s , характеризующие соответственно потенциальную скорость роста бактериального сообщества и его сродство с легкодоступным субстратом. Для этого найденную по уравнению (2) величину z подставляли в уравнение (1) и по уравнению регрессии полученной прямой оценивали величины этих констант.

Верификация модели. Эксперименты были выполнены на зимовальном с земляным покрытием пруду, заполненном 25 мая 1987 г. водой из р. Шумаровки, глубина которого 2 м, поверхность водного зеркала 250 м². Пробы воды отбирали ежедневно в 9 ч батометром Рутнера с глубины 1 м и определяли в них РОВ (методом бихроматного окисления [2]) и удельную скорость роста бактерий (прямым методом [1]). В последнем методе в фильтрованную через мельничный газ воду вносили ингибитор эукариот нейтральный красный [3] до конечной концентрации 0.5 мкмоль.

Используя предлагаемую модель и экспериментальные данные (см. таблицу), мы рассчитали величины кинетических констант:

| Серия опытов | 1 | 2 |
|---|--------|-------|
| Коэффициент корреляции | 0.90 | 0.98 |
| Концентрация труднодоступных веществ, мг С/л | 7.25 | 6.00 |
| Максимальная удельная скорость роста, ч ⁻¹ | 0.017 | 0.020 |
| Константа насыщения, мг С/л | -0.043 | 0.015 |

Для августовской серии наблюдений $K_s = -0.043$, хотя по своему биологическому смыслу константа насыщения не может быть отрицательной. Следовательно, одно из предположений, на основании которых строилась модель, не выполнялось и рассчитывать кинетические константы по формулам (1, 2) нельзя, несмотря на достаточно высокий коэффициент корреляции. По всей видимости, это связано с тем, что в данное время в водоеме наблюдалось массовое отмирание диатомовых водорослей. В результате рост микроорганизмов перестал зависеть от концентрации легкодоступных веществ и лимитировался другими факторами. Напротив, в сентябрьской серии (начало цветения синезеленых водорослей) все параметры были положительны и коэффициент корреляции приближался к единице. На основании этого можно заключить, что в данном случае модель реалистично описывала рост бактерий.

Если традиционные методы определения легкодоступного органического вещества в составе РОВ (по БПК, убыли РОВ в изолированной на несколько суток природной воде, либо по перманганатной окисляемости), дают представление лишь о потенциально доступных для микробного разложения соединениях, то предполагаемая модель позволяет оценить количество именно тех веществ, за счет которых осуществляется рост бактерий *in situ*.

Итак, предлагаемый кинетический метод определения концентрации легкодоступных органических веществ в составе РОВ может быть использован в тех случаях, когда рост бактерий лимитирован по углероду. При этом критерием его неприменимости является низкая величина коэффициента корреляции для прямой (I) и (или) отрицательная величина одной из кинетических констант.

Результаты ежедневных наблюдений
за удельной скоростью роста бактерий
и РОВ в зимовальном пруду

| Дата | Удель- ная ско- рость роста, ч ⁻¹ | Суммар- ное содер- жание РОВ, мг С/л | Дата | Удель- ная ско- рость роста, ч ⁻¹ | Суммар- ное со- держание РОВ, мг С/л |
|---------------------------|--|---|--------------------------------|---|--|
| 1-я серия опытов (август) | | | 2-я серия опытов (сентябрь) | | |
| 3 | 0.025 | 6.90 | 7 | 0.030 | 6.14 |
| 4 | 0.013 | 8.94 | 8 | 0.021 | 7.58 |
| 5 | 0.013 | 7.98 | 9 | 0.039 | 6.22 |
| 6 | 0.038 | 8.98 | 10 | 0.008 | 5.91 |
| 7 | 0.039 | 7.11 | 11 | 0.011 | 6.06 |
| 8 | 0.017 | 6.30 | 12 | 0.022 | 5.87 |
| 9 | 0.009 | 6.47 | 13 | 0.023 | 6.37 |
| 10 | 0.022 | 6.88 | 14 | 0.017 | 6.50 |
| 11 | 0.030 | 6.80 | 15 | 0.014 | 6.59 |
| 12 | 0.019 | 7.42 | 16 | 0.029 | 5.62 |

Литература

1. Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975.
2. Паников Н.С., Горбенко А.Ю., Светлов С.В. Способ определения суммарного содержания водорастворимых органических веществ в почве. А.с. 1318909 (СССР). Заявл. 06.10.85, № 3949440/30-15; Оpubл. 23.06.87 // Открытия, изобрет...., 1987. № 23.
3. Саралов А.И., Пашкаускас Р.А., Иватин А.В., Чикин С.М. Определение продукции бактерий по прямому счету с ингибированием эукариот нейтральным красным // Микробиология. 1989. Т. 58, вып. 4.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Паланина АН СССР

С.И.Генкал, В.Н.Никулина

НОВЫЕ И ИНТЕРЕСНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ (CENTROPHYCEAE) ОЗЕРА СЕВАН

Первые сведения о водорослях оз. Севан относятся к 40-50-м годам. В этот период наиболее богатыми в видовой отношении были зеленые. На втором месте по разнообразию находились диатомовые. В пелагиали озера доминировали *Asterionella formosa*, *Stephanodiscus astraеа*, *Cyclotella kutzingiana*, *C.kutzingiana* var. *planetophora*, в меньших количествах отмечались *Stephanodiscus hantzschii*, *S.astraеа* var. *minutula*, *S.astraеа* var. *intermedia*, *Cyclotella ocellata*. В прибрежном планктоне изредка встречались *Melosira arenaria* и *M.varians* [1, 2, 8]. Исследования 60-х годов не выявили изменений видового состава [3-6], лишь позднее в планктоне был зарегистрирован еще один представитель центрических диатомей — *Cyclotella comta* [7].

При изучении проб фитопланктона, собранных в 1988 г., нами с помощью трансмиссионного и сканирующего электронных микроскопов были обнаружены новые таксоны *Centrophyceae*, а также уточнено систематическое положение водорослей, которые ранее относили к *Stephanodiscus astraеа* и его разновидностям. Приводим их краткое описание и оригинальные микрофотографии.

Cyclostephanos dubius (Fricke) Round. Створка диаметром 12.4 мкм, штрихов 12 в 10 мкм (рис.1, а). Единично, осенью.

Cyclotella meneghiniana Kütz. Створки диаметром 13.3-26 мкм, штрихов 7-8 в 10 мкм (рис. 1, б). Единично, весной и осенью.

Skeletonema subsalsum (A.Cl.) Bethge. Створки диаметром 4.6-8 мкм (рис. 1, в). Единично, весной.

Stephanodiscus cf. *alpinus* Hust. Створка диаметром 22.8 мкм, штрихов 7 в 10 мкм (рис. 1, г). Единично, весной.

Stephanodiscus invisitatus Hohn et Hellerman. Створка диаметром 14 мкм, штрихов 12 в 10 мкм (рис. 1, д). Единично, осенью.

Stephanodiscus makarovae Genkal. Створка диаметром 6.5 мкм, штрихов 18 в 10 мкм (рис. 1, е). Единично, весной.

Stephanodiscus minutulus (Kütz.) Cleve et Moller. Створки диаметром 4-8 мкм, штрихов 10-20 в 10 мкм (рис. 2, а). В небольшом количестве, весной.

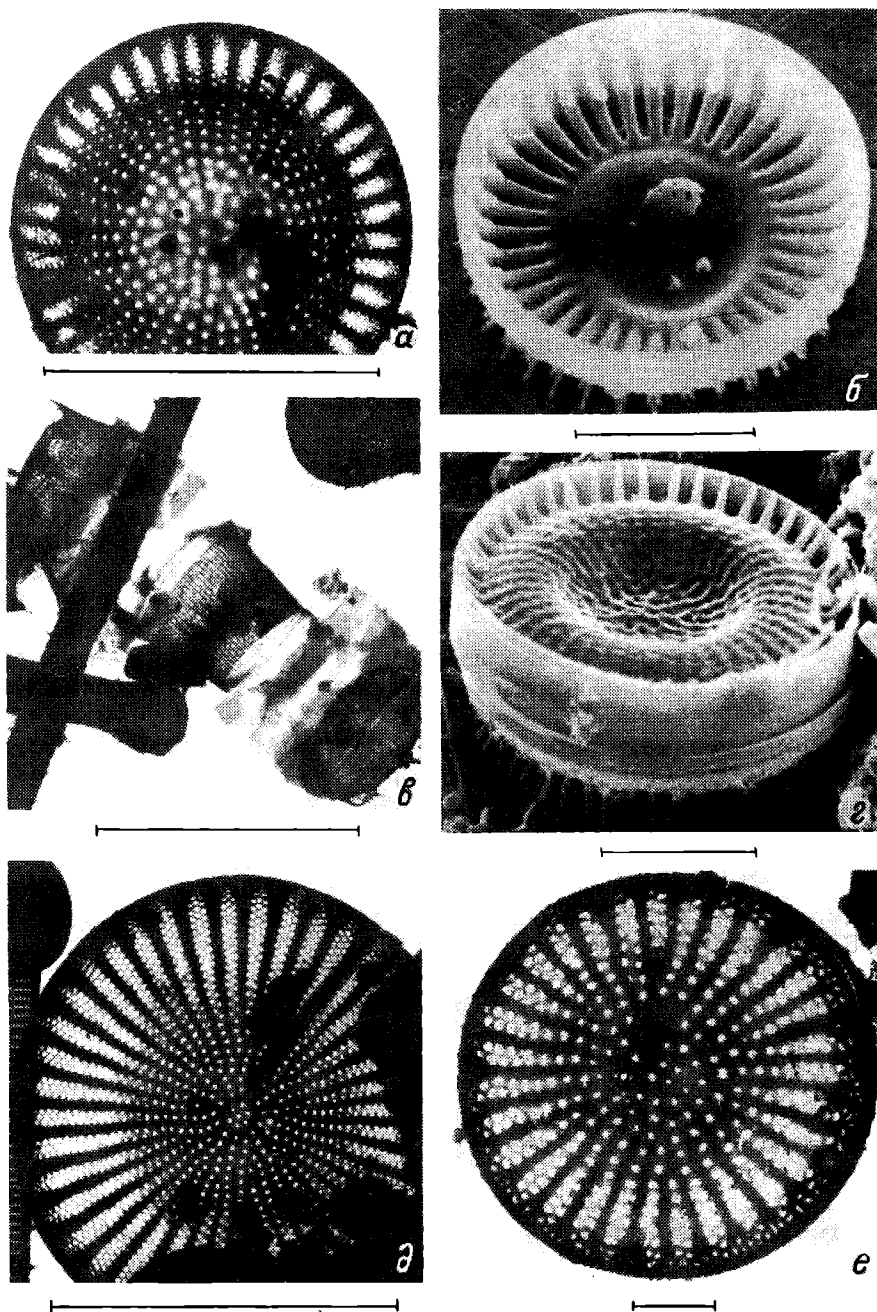


Рис. 1. Электронные микрофотографии створок.
 а — *Cyclostephanos dubius*, б — *Cyclotella meneghiniana*, в — *Skeletonema subsalsum*, г — *Stephanodiscus alpinus*, д — *S. invisitatus*, е — *S. makarovaе*. а, в, д, е — ТЭМ; б, г — СЭМ.
 Масштаб соответствует 1 мкм (е) и 10 мкм (а-д).

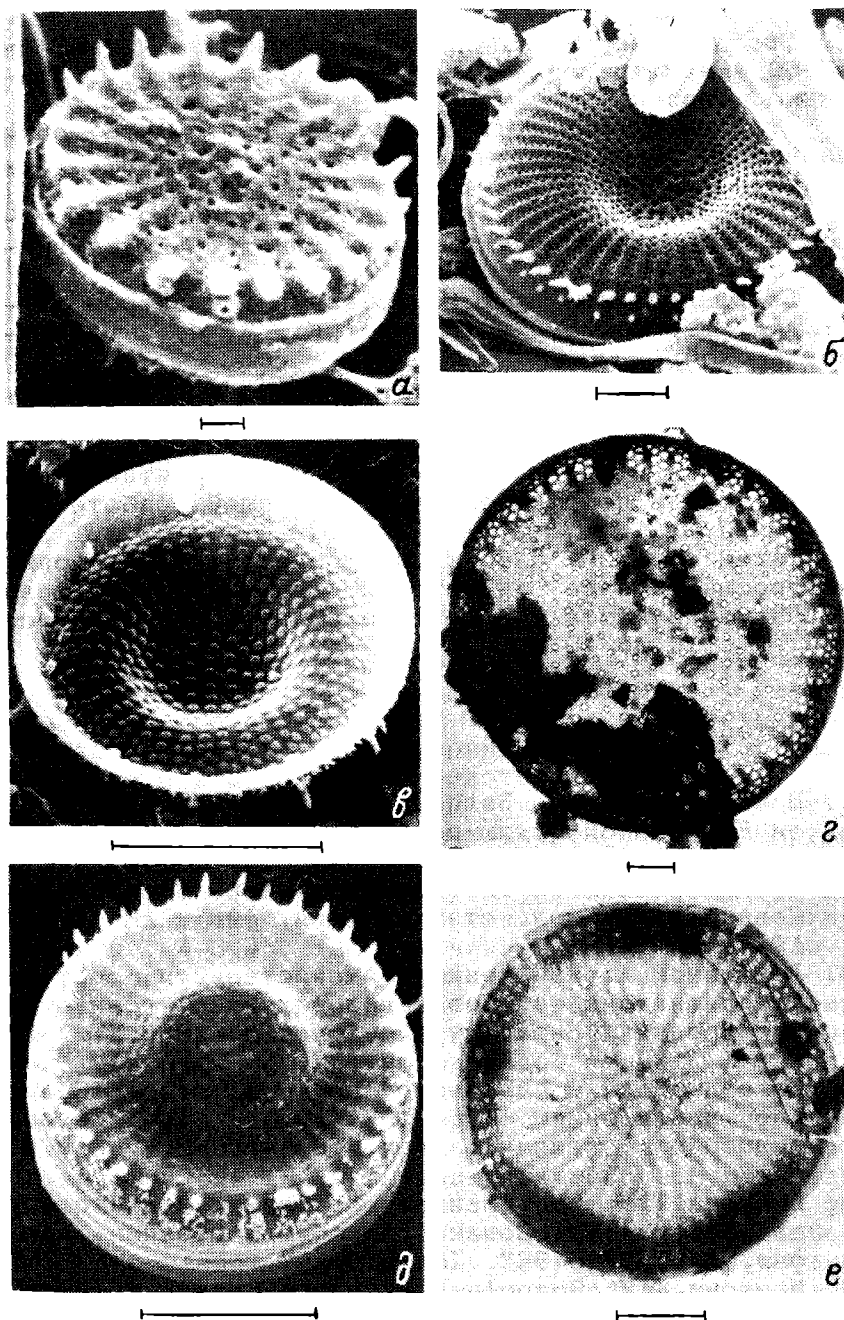


Рис. 2. Электронные микрофотографии створок.
 а — *Stephanodiscus minutulus*, б — *S. niagarae*,
 в — *S. rotula*, г — *S. triporus*, д — *S. species*, е —
Thalassiosira pseudonana. а-в, д — СЭМ; г, е —
 ТЭМ. Масштаб соответствует 1 мкм (а, г, е) и 10
 мкм (б, в, д).

Stephanodiscus niagarae Ehr. Створки диаметром 33–60 мкм, штрихов 4–5 в 10 мкм (рис. 2, б). Единично, весной.

Stephanodiscus rotula (Kütz.) Hendey. Створки диаметром 20–30 мкм, штрихов 8 в 10 мкм (рис. 2, в). Единично, весной.

Stephanodiscus triporus Genkal. Створка диаметром 9 мкм, штрихов 16 в 10 мкм (рис. 2, г). Единично, осенью.

Stephanodiscus species. Створки диаметром 21–31 мкм, штрихов 6–8 в 10 мкм (рис. 2, д). Единично, весной.

Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal. Створка диаметром 3.7 мкм (рис. 2, е). Единично, осенью.

К формам *Stephanodiscus astraea*, вероятнее всего, относили перечисленные в настоящей работе *S. cf. alpinus*, *S. niagarae*, *S. rotula* и *S. species*.

Таким образом, список центрических диатомовых водорослей Севана значительно расширился, число родов увеличилось с 3 до 6, а видов и разновидностей — с 10 до 19.

Литература

1. Владимирова К.С. Зеленые и синезеленые водоросли Еленовской бухты оз. Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1939. Т. 7.
2. Владимирова К.С. Фитопланктон озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1947. Т. 9.
3. Легович Н.А. Изменение в качественном составе фитопланктона оз. Севан под влиянием понижения его уровня // Биол. журн. Армении. 1968. Т. 21, № 12.
4. Легович Н.А. О „цветении“ воды в озере Севан (по наблюдениям 1964–1972 гг.) // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1979. Т. 17.
5. Мешкова Т.М. Современное состояние планктона в оз. Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1962. Т. 16.
6. Мешкова Т.М. Эвтрофикация озера Севан // Биол. журн. Армении. 1976. Т. 29, № 7.
7. Никулина В.Н., Мнацаканян А.Т. Фитопланктон озера Севан в 1979–1981 гг. // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1984. Т. 19.

8. **Стройкина В.Г.** Фитопланктон пелагиали оз. Севан
// Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН
СССР. 1953. Т. 8.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР
Государственный гидрологический институт

УДК 582.28 : 551.481.1 (474.2)

Л.В.Воронин

**САПРОТРОФНЫЕ ГРИБЫ ОЗЕР ЭСТОНИИ.
2. ЧИСЛЕННОСТЬ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРИБОВ
В ГАЛОТРОФНЫХ, ГИПЕРЭВТРОФНЫХ И МЕЗО-
ТРОФНЫХ ОЗЕРАХ**

Нами уже сообщались результаты микологических исследований дистрофных, олиготрофных и алкалитрофного озер Эстонии [1]. В настоящей статье приводятся итоги изучения уровня заспоренности и массовости родов грибов 5 разнотипных озер [4, 5]: галотрофных — Кяомарди (Пярнуский р-н), Муллуту-Суурлахт (о-в Сааремаа); мезотрофного оз. Каруярв (о-в Сааремаа); гиперэвтрофных — жестководного оз. Карула (Вильяндиский р-н) и мягководного оз. Тилси Пиккъярв (Пылваский р-н). Озера мелкие (глубина 0.7–4.5 м), за исключением оз. Карула (до 8 м), преимущественно со щелочной реакцией воды (рН от 7 до 9). Все они в той или иной степени подвержены антропогенному воздействию. В оз. Кяомарди поступают стоки животноводческой фермы; оз. Карула находится в непосредственной близости от г. Вильянди и получает часть городских стоков; на берегу оз. Тилси Пиккъярв расположен крупный поселок. В меньшей степени испытывает антропогенную нагрузку северо-западная часть оз. Муллуту-Суурлахт, так как она расположена на самом большом расстоянии от г. Курессааре. Минимальному антропогенному воздействию подвержено оз. Каруярв, находящееся в удалении от населенных пунктов.

Исследования проводили в конце августа–начале сентября 1988 г., температура воды в озерах составляла 14.5–18 °С. Пробы отбирали с придонного и поверхностного горизонтов воды на 5 станциях, а

Уровень заспоренности воды диаспорами грибов

| Озеро | Трофность | Количество диаспор в л | | |
|-----------------------|----------------|--------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| | | поверх- ностный горизонт | придон- ный го- ризонт | зарос- ли мак- рофитов |
| Кяомарди | Галотрофное | 1600 | 1930 | 2040 |
| Муллуту- Суурлахт | " | 380 | 1800 | - |
| Каруярв (Сааремаа) | Мезотрофное | 220 | 1230 | 610 |
| Карула | Гиперэвтрофное | 600 | 1430 | 810 |
| Тилси Пик- къярв | " | 1100 | 2930 | 2060 |

также в зарослях макрофитов на глубине 20–30 см. Обработку, подсчет количества диаспор и определение показателя массовости производили по описанной ранее методике [1]. Исследованные озера существенно отличались по уровню заспоренности воды диаспорами грибов (табл. 1).

Минимальная численность грибных пропагул отмечена в мезотрофном оз. Каруярв и галотрофном оз. Муллуту–Суурлахт. Она сопоставима с численностью диаспор в олиготрофном и алкалитрофном озерах [1]. Второе из исследованных галотрофных озер— Кяомарди имело более высокий уровень заспоренности воды, что мы связываем с поступлением стоков с животноводческой фермы.

Численность диаспор грибов с гифальной структурой строения таллома в гиперэвтрофных озерах, особенно в оз. Тилси Пиккъярв, была несколько выше, чем в мезо- и галотрофных, но значительно ниже по сравнению с дистрофными, не подверженными существенному антропогенному воздействию [1]. Однако вода гиперэвтрофных озер характеризовалась очень большой численностью дрожжей. Вероятно, преобладание последних можно объяснить тем, что они оказываются весьма конкурентноспособными в использовании полисахаридного комплекса внеклеточных выделений водорослей (преимущественно низкомолекулярные вещества) и промежуточных продуктов распада углеводов, на что обращали внимание и другие исследователи [3]. В период отбора проб наблюдалось интенсивное „цветение“ воды.

Массовость основных родов грибов в воде озер, %

Таблица 2

| Грибы | Кюмарди | | | Мульти-Суурлахт | | Каруярв | | | Карула | | | Тилси Пиккъярв | | |
|----------------------|---------|------|------|-----------------|------|---------|------|------|--------|------|------|----------------|------|------|
| | I | II | III | I | II | I | II | III | I | II | III | I | II | III |
| <i>Mortierella</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1.5 | - | - | - | 1.4 |
| <i>Mucor</i> | 10.0 | 2.3 | 5.2 | - | 3.7 | - | - | - | 11.1 | 13.8 | 4.5 | 2.0 | 1.5 | 4.1 |
| <i>Acremonium</i> | 1.4 | 4.6 | 5.2 | - | 20.9 | - | 1.8 | - | 14.8 | - | - | - | 4.4 | 2.8 |
| <i>Alternaria</i> | - | 1.2 | - | 5.9 | - | 10.0 | - | 7.1 | 7.4 | - | 4.5 | - | 3.7 | - |
| <i>Arthrini</i> | - | - | - | - | 1.2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Aspergillus</i> | - | - | - | - | 1.2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Aureobasidium</i> | 4.3 | 1.2 | 6.9 | - | 2.5 | 10.0 | 1.8 | - | 14.8 | 1.5 | 13.6 | - | 9.6 | - |
| <i>Botrytis</i> | 2.9 | - | - | - | - | - | 7.1 | - | - | - | 13.6 | - | - | 2.8 |
| <i>Cladosporium</i> | 10.0 | 6.9 | 15.5 | 5.9 | 8.6 | - | 7.1 | 85.8 | 3.7 | - | 4.5 | 2.0 | 3.7 | 2.8 |
| <i>Fusarium</i> | - | - | - | - | 1.2 | - | - | - | - | - | - | - | 2.2 | - |
| <i>Glomocladium</i> | - | - | 12.1 | - | 29.6 | 60.0 | 53.6 | - | 18.5 | 32.3 | 18.0 | 26.0 | 14.7 | 16.2 |
| <i>Penicillium</i> | 17.1 | 44.8 | 13.8 | 41.2 | - | - | - | - | 7.4 | - | - | 2.0 | - | - |
| <i>Phoma</i> | 2.9 | - | 5.2 | 5.9 | - | - | - | - | 11.1 | 47.7 | 13.6 | 42.0 | 48.5 | 58.2 |
| <i>Trichoderma</i> | 14.0 | 24.1 | 25.9 | - | 13.5 | - | 19.6 | 7.1 | - | - | 22.7 | - | - | - |
| <i>Rhizoctonia</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 8.1 | - |
| <i>Verticillium</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Стерильный мицелий | 37.3 | 14.9 | 10.2 | 40.1 | 17.6 | 20.0 | 9.0 | - | 11.2 | 3.2 | 5.0 | 16.0 | 3.6 | 11.7 |

Примечание. I — поверхностный горизонт, II — придонный горизонт, III — заросли макрофитов.

Наиболее высокая численность диаспор грибов отмечена в придонном горизонте воды и в зарослях макрофитов. В первом случае это объясняется вымыванием диаспор из донных отложений, во втором — наличием подходящих для развития грибов субстратов (почвенные частицы, отмершие растения и т.д.), с которых диаспоры и попадают в воду. Аналогичные закономерности характерны и для других озер [1, 2].

Видовое разнообразие грибов в исследованных озерах невелико. Практически все выявленные грибы — встречающиеся повсюду, банальные почвенные виды, поэтому анализ их массовости проводили на родовом уровне (табл. 2). Основу комплексов грибов составляли представители родов *Penicillium* и *Trichoderma*, причем в последнем случае — единственный вид *T. viride* Pers. ex S.F.Gray. В галотрофных и гиперэвтрофных озерах доминировал *Penicillium verrucosum* Dierckx var. *cyclopium* (West.) Samson, Stolk et Hadlok. В мезотрофном оз. Каруярв этот род был представлен кроме указанного еще 3 видами: *P. canescens* Sopp, *P. citrinum* Thom и *P. olsoni* Bainier et Sartory. Грибы рода *Mucor*, растущие чаще всего на субстратах типа навоза и гниющих неодревесневших растений, отмечены в озерах, вода которых загрязнена стоками, и не обнаружены в чистой воде оз. Каруярв.

Виды, выявленные в озерах, относятся к транзитным, случайным организмам и, возможно, к мигрантам [7]. Некоторые из них могут проявлять периодическую и спорадическую активность в воде и, по предположению Парка [6], участвовать в микробиологических процессах, протекающих в водоемах.

Таким образом, исследованные галотрофные и мезотрофные озера Эстонии характеризуются невысоким содержанием диаспор грибов в воде; при загрязнении озер возрастает уровень заспоренности за счет наземных видов и тем самым снижается качество воды.

Литература

1. Воронин Л.В. Сапротрофные грибы озер Эстонии // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, вып. 3.
2. Воронин Л.В., Захарова Л.И. Численность и видовой состав грибов в озерах Латвийской ССР и Ярославской обл. // Биология внутренних вод: Информ.бюл. Л., 1988. № 78.

3. Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев, 1988.
4. Kesti jarved. Tallinn, 1968.
5. Mäemets A. Eesti NSV jarved ja nende kaitse. Tallinn, 1977.
6. Park D. Methods of detecting fungi in organic detritus in water // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58, pt. 2.
7. Park D. On the ecology of heterotrophic micro-organisms in freshwater // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58, pt. 2.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 581.526.3 (285.2)

А.И.Кузьмичев, Г.Ф.Ляшенко

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МОЛОЖСКОГО ПЛЁСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В 1986–1989 гг. авторами проводились исследования высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. В данном сообщении излагаются особенности зарастания участков Моложского плёса. М.А.Фортунов [1] в пределах последнего выделяет Моложский русловый участок и собственно Моложский плёс, представляющий чередование расширений и сужений.

Участок выше с. Харламовского. По морфометрическим и гидрологическим особенностям это глубоко-водная река с берегами абразионного типа. Подпор уровня незначительный, и затопленными оказались наиболее пониженные элементы левобережной поймы. Водная растительность развита слабо и представлена в основном куртинами ценозов рдеста пронзеннолистного — *Potamogetoneta perfoliati*, камыша озерного — *Scirpeta lacustris*, манника большого — *Glycerieta maxima*, осок водяной — *Cariceta aquatilis* и острой — *Cariceta acutae*.

Весьегоновское озеровидное расширение. Ранее этот район изобиловал пойменными водоемами. После заполнения водохранилища более высокие уровни поймы

превратились в многочисленные острова, косы и полуострова. Высшая водная растительность приурочена к заливам. В заливе, образованном р. Шарицей, северная часть побережья занята сообществами хвоща приречного — *Equiseteta fluviatile*, открытые мелководья — горца земноводного — *Polygoneta amphibiae*. На островах распространены ассоциации *Cariceta aquatilis*, *Cariceta acutae*, жерушника земноводного — *Rorippeta amphibiae*. Южная часть залива представляет пестрый комплекс ценозов *Equiseteta fluviatile*, *Rorippeta amphibiae*, тростника южного — *Phragmiteta australis*, *Potamogetoneta perfoliati*, местами с примесью сусака зонтичного — *Butomus umbellatus*, *Scirpus lacustris*. В верховьях залива доминируют сообщества *Rorippeta amphibiae*, *Polygoneta amphibiae*. Следует отметить, что распространение формации жерушника земноводного ранее было ограничено, но в последнее время ее фитоценозы стали преобладающими на большинстве мелководий, чему способствует уровенный режим водохранилища.

В заливе на правом берегу у Красного Двора на песчаных и супесчаных грунтах развит комплекс ценозов *Phragmiteta australis*, *Scirpeta lacustris*. На илистых грунтах изредка встречаются ассоциации *Glycerieta maximae*. Интенсивному зарастанию этого залива благоприятствуют значительные площади затишных экотопов. В расширенной части залива, расположенной у с. Глинского, развиты куртины *Scirpus lacustris*, переходящие в почти сплошные сообщества *Phragmiteta australis*. В небольшой примеси встречаются ивы трехтычинковая *Salix triandra* и пятитычинковая *S. pentandra*. Низовья залива заняты сообществами *Polygoneta amphibiae*. В северо-западной части распространены ценозы *Potamogetoneta perfoliati*. В побережье, несколько выше с. Глинского, встречаются заросли *Phragmites australis*, *Rorippa amphibia*. Здесь же отмечена большая куртина *Butomus umbellatus*. В верховьях залива в окрестностях с. Пленишкин распространены сообщества *Rorippeta amphibiae* с примесью *Carex acuta* и *C. aquatilis*. Литораль западного берега острова, расположенного против г. Вельегонска, занята ассоциациями *Phragmiteta australis*, *Cariceta acutae*, *Cariceta aquatilis*. С юго-восточной его стороны в небольших заливчиках развиты преимущественно осочники с примесью ежеголовников прямого *Sparganium erectum* и всплывшего *S. emersum*.

Малиновский речной участок. Он находится между притоками по рекам Кесьма и Лоша и достигает длины

18 км при ширине 1–2 км. Правый берег на значительном протяжении подмываемый, абразионный. Водная растительность представлена отдельными куртинами *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*. В немногих затишных экотопах встречаются пятна *Potamogeton lucens*, а заболачивающиеся участки заняты ценозами *Equiseteta fluviatile*, *Glycerieta maxima*. На левобережье у д. Плоское отмечены большие площади растительности, которая развивается под защитой кос и островов. Участки с выраженным течением и песчаными и илисто-песчаными грунтами заняты сообществами *Phragmiteta australis*, *Glycerieta maxima*, *Butometa umbellati*. По заболачивающимся побережьям с торфяно-илистыми грунтами, часто с остатками древесины, распространены преимущественно сообщества *Rorippeta amphibiae* с водно-болотным и болотным разнотравьем, реже — *Equiseteta fluviatile*. Южнее д. Плоское находится значительный массив растительности, представленный в основном комплексом ценозов *Phragmiteta australis*, *Equiseteta fluviatile* и *Rorippeta amphibiae*.

Борковский участок. Объединяет несколько заливов, расположенных близ центральной усадьбы Дарвинского заповедника у пос. Борок. Один из заливов приурочен к затопленной пойме р. Лоши с глубинами 1.5–2 м. Наиболее мелководна северная часть, где сохраняются участки с остатками затопленных лесов. Здесь преобладают ценозы *Phragmiteta australis*, сменяемые в центральной части зарослями *Scirpus lacustris*. В зоне осушения доминируют сообщества *Cariceta acuta*, *Cariceta aquatilis*, *Equiseteta fluviatile* и *Rorippeta amphibiae*. Восточный берег зарос слабо. Редкие куртины *Phragmites australis* чередуются с группировками *Glyceria maxima*. Из погруженных и плавающих растений отмечены пятна рдеста злакового — *Potamogeton gramineus* и *Polygonum amphibium*. Другой залив образовался на месте затопленных рек Черной и Сыроветки. На северо-западном побережье преобладают ценозы *Rorippeta amphibiae* с примесью по пониженным элементам рельефа *Polygonum amphibium*. Из погруженных растений часто встречаются пятна рдеста гребенчатого — *Potamogeton pectinatus* и *P. perfoliatus*.

Демидихо-Мищинский участок. Включает 2 урочища аквального типа Дарвинского заповедника, расположенных несколько южнее центральной усадьбы. Первое представляет мелководный, полностью пересыхающий при низком уровне воды пролив. Здесь преобладают

сообщества *Rorippeta amphibiae*, *Glycerieta maximae*, *Polygoneta amphibiae*, *Scirpeta lacustris*. Мшичинский залив расположен юго-восточнее пос. Борок и соединяется с основной акваторией длинным полноводным проливом, берега которого заняты ценозами *Glycerieta maximae*. Сам залив зарос более чем наполовину. Здесь представлен почти весь набор ассоциаций за исключением *Equiseteta fluviatile*. Наибольшее участие в сложении водной растительности принимают сообщества *Rorippeta amphibiae*, *Phragmiteta australis* куртинного и куртинно-массивного типов.

Индивидуальные различия сводятся к следующему. В западной части, кроме жерушника и тростника, большие площади местами заняты сусакom зонтичным, манником большим и рдестом пронзеннолистным. В северо-восточной части ценозы тростника растут в комплексе с ценозами осок острой и водяной. Южная часть занята ценозами *Phragmiteta australis* и *Glycerieta maximae* с примесью *Butomus umbellatus*. На мелководьях открытой восточной части развит комплекс ценозов *Scirpeta lacustris*, *Polygoneta amphibiae*, *Potamogetoneta perfoliati*. Участки правобережья против описанных урочищ, ниже с. Противье, заняты неширокой полосой растительности с преобладанием сообществ *Phragmiteta australis*, *Butometa umbellati*, *Glycerieta maximae*, сменяемых с повышением уровня воды зарослями *Carex aquatilis*, *C. acuta*. Со стороны открытой акватории обычны ценозы *Potamogetoneta rectinati* куртинного и куртинно-поясового типов.

В настоящее время в структуре высшей водной растительности Моложского плёса преобладают ценозы, характерные для зрелых водоемов озерно-водохранилищного типа.

Литература

1. Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 2(5).

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

В.И.Лазарева

СОСТАВ И ОБИЛИЕ ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА
МАЛЫХ ОЗЕР ДАРВИНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Сведения о зимнем зоопланктоне в литературе многочисленны и относятся, как правило, к крупным глубоководным водоемам [4-6, 9]. Малые мелководные озера почти не исследованы, особенности их зимнего гидробиологического режима могут дополнить представления о качественном составе и количественном развитии зоопланктонных сообществ. По данным И.К.Ривьер [6], для мелководных (оз. Неро, Весецкий плёс, оз. Селигер), а также литорали некоторых глубоких водоемов характерны минимальные биомассы зоопланктона ($0.01-0.6 \text{ г/м}^3$). В то же время в подобных водоемах Урала [7] отмечены биомассы до 33.6 г/м^3 .

С 1983 по 1989 гг. исследовали зимний зоопланктон 28 небольших мелководных озер, расположенных на территории Дарвинского заповедника и в его охранной зоне (Вологодская обл.). Подробные наблюдения проводили ежемесячно с декабря по апрель в 1983, 1986 и 1988 гг. на 5 разнотипных озерах. Остальные водоемы обследовали эпизодически в основном в марте 1984, 1985 и 1988 гг. Зоопланктон собирали количественной сетью Джеди (малая модель) с газом № 42 и № 70, облавливали столб воды от дна до поверхности в пелагиали озер.

Большинство озер представляют собой бессточные водоемы с максимальными глубинами 1-3 м и различной степенью гумификации и ацидификации. Они характеризуются пониженными значениями pH и относятся к олиго- и мезоацидным группам [1]. Минимальные значения активной реакции наблюдаются во всех озерах в период ледостава и составляют 5-6.5 для слабокислых и 3.4-5 для кислых водоемов. Цветность воды зимой изменяется от 20 до 700-800°. Прозрачность во многом зависит от цветности, поэтому увеличение ее после ледостава, связанное с осаждением взвесей, маскируется осенне-зимним подъемом цветности, вызванным интенсивным притоком болотных вод. Вследствие этого в светловодных озерах прозрачность воды зимой подо льдом даже немного меньше, чем летом.

Зимний термический режим благоприятен для развития планктонных сообществ. Значительный теплозапас грунтов и небольшие глубины способствуют тому, что положительные температуры у нижней кромки льда держатся всю зиму, и увеличение толщины ледяного покрова идет в основном за счет образования льда верхнего намерзания, чему способствует поступление на лед воды с верховых болот. Поэтому даже самые мелководные озера никогда не промерзают до дна. Придонная температура воды в разных водоемах колеблется от 1.5 до 3.5 °С. В большинстве озер процент насыщения водной толщи кислородом достаточно высок (23-78 %). Значительный дефицит кислорода характерен для некоторых евтрофных и практически всех озер, находящихся в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища.

Зимний зоопланктон исследованных озер представлен специально зимними видами, зимними генерациями летних и летними формами, не успевшими выпасть из планктона по завершении цикла развития. Последних в 1-й половине зимы может быть еще довольно много, поскольку озера уходят под лед с высокой численностью зоопланктона (10-100 тыс. экз./м³). В дальнейшем численность летних видов быстро снижается, однако и в январе взрослые *Ceriodaphnia quadrangula* Müll., *Bosmina coregoni* Baird, *B. obtusirostris lakustris* Sars., *Chidorus sphaericus* Müll. и *Daphnia* встречаются сравнительно часто. Всю зиму в планктонных ловах попадают многие придонные хидориды, среди которых наиболее обычна *Alonella nana* Baird. Постоянно присутствуют в планктоне взрослые рачки и копепоиды циклопов *Macrocyclops albidus* Jurine, *Eucyclops serrulatus* Fisch, *E. macrurus* Sars, *E. macruroides* Lill., *Paracyclos fimbriatus* Fisch., *Mesocyclops leucarti* Claus. Из специально зимних видов в озерах заповедника наиболее обычны 4: *Cyclops strennuus* Kozm., *Cyclops kolenis* Lill., *Polyarthra dolichoptera* Id. и *Keratella hiemalis* Carlin; они встречаются преимущественно в олигоацидных водоемах и чаще всего немногочисленны.

Основную массу зоопланктона зимой в большинстве озер дают виды бореального комплекса, присутствующие в планктоне круглый год: *Eudiaptomus gracilis* Sars, *E. graciloides* Lill., *Bosmina obtusirostris*, *Holopedium gibberum* Zadd, *Cyclops strennuus* и *C. kolensis*, *Daphnia cristata* Sars. Среди них ведущим в зимних зоопланктоценозах является *Eudiaptomus graciloides*, что примечательно, так как массо-

вое развитие диаптомид подо льдом мелководных водоемов ранее не наблюдалось. По нашим данным, этот вид нормально развивается при значениях pH существенно ниже оптимальных (5.9-9.4), полученных экспериментально Л.М.Маловицкой [2], и наиболее многочислен в кислых светловодных озерах с цветностью воды до 100° и pH ниже 5.0. Для нейтральных глубоководных озер *E.graciloides* часто указывается в качестве основного компонента зимнего зоопланктона [3, 6, 8].

В мезоацидных озерах вместе с *Eudiaptomus graciloides* в отдельные годы развиваются зимние генерации *Bosmina obtusirostris lacustris* и *Holopedium gibberum*. Так, зимой 1983/84 г. в составе зимнего зоопланктона оз. Мотыкино доминировали сразу 3 вида: *Bosmina obtusirostris*, *Eudiaptomus graciloides* и *Holopedium gibberum* (в порядке убывания численности), а общее количество ракообразных в январе составило 100 тыс. экз./м³ (80 % за счет *Bosmina*). Массовое развитие босмин в этом озере было отмечено и зимой 1988/89 г.

В планктоне олигоацидных водоемов *Eudiaptomus graciloides* сопутствуют *Cyclops kolensis* или *C.strennuus*, реже в таких водоемах доминируют *Eudiaptomus gracilis* и *Daphnia cristata*. Максимальное разнообразие коловраток зимой характерно для слабокислых водоемов, где развиваются виды, типичные для зимнего планктона нейтрально-щелочных вод, и в частности Рыбинского водохранилища: *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta* Gosse, *Keratella cohlearis* Gosse, *K.hiemalis* и *Kellicottia longispina* Kell. Эти же виды встречаются в меньших количествах и в кислых водах, однако для мезоацидных озер зимой более обычны *Polyarthra vulgaris* Carlin и *Keratella serrulata* Ehren.

В заморных озерах зоны временного затопления зоопланктон зимой крайне беден и представлен в основном коловратками. В конце зимы в этих водоемах растворенный кислород быстро падает до 0 и в пробах встречаются в небольшом количестве (около 100 экз./м³) только копепоиды циклопов в стадии диапаузы. В годы с более благоприятным кислородным режимом здесь развивается очень малочисленная популяция *Cyclops kolensis*.

Средняя численность зоопланктона в водоемах с разной степенью закисления примерно одинакова (4-32 тыс. экз./м³), но биомасса выше в мезоацидных, где составляет в среднем за 5 зимних месяцев (де-

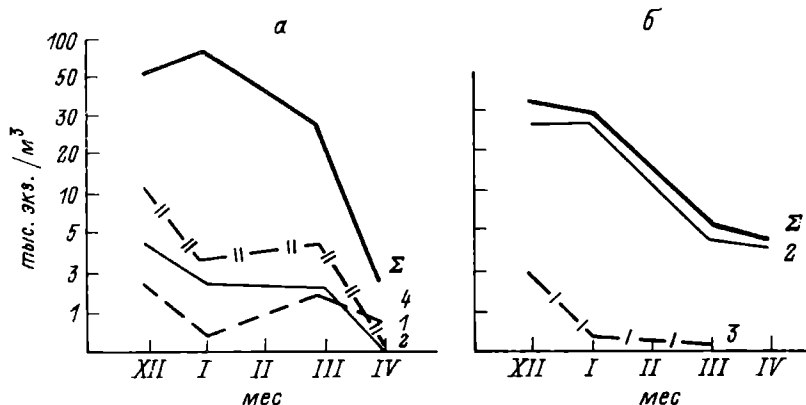


Рис. 1. Динамика численности массовых видов зоопланктона зимой 1985-1986 гг.

а — олигоацидные озера (оз. Хотавец), pH 5.4-6.5; б — мезоацидные озера (оз. Мотыкино), pH 3.8-4.4. 1 — *Daphnia cristata*, 2 — *Eudiaptomus graciloides et gracilis*, 3 — *Bosmina obtusirostris*, 4 — *Cyclops kolensis*. Σ — общее количество зоопланктона.

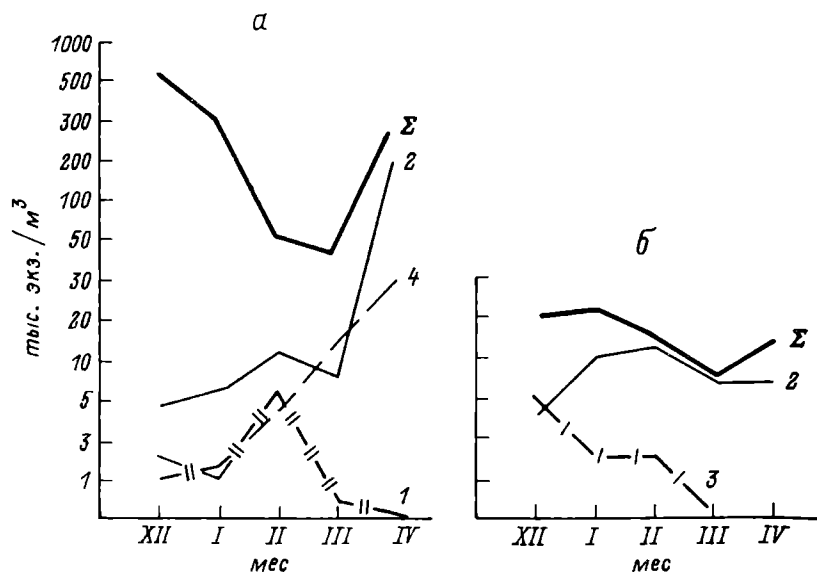


Рис. 2. Динамика численности массовых видов зоопланктона зимой 1987-1988 гг.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

кабрь-апрель) $0.22-1.5 \text{ г/м}^3$, тогда как в олиго-ацидных только $0.05-0.44 \text{ г/м}^3$. Зимой в озерах заповедника основную часть биомассы зоопланктона определяют диаптомиды, которые в кислых водоемах представляют в это время года почти чистую культуру (максимальная численность — до 80 тыс. экз./м³, биомасса — $2.1-2.7 \text{ г/м}^3$). В озерах, где диаптомиды зимой отсутствуют, величина биомассы значительно, иногда на порядок, ниже. Минимальная биомасса зоопланктона при отсутствии калянид отмечена также И.К.Ривьер [6] для Белого озера, сходного по условиям обитания с наиболее крупными озерами заповедника.

Максимум численности зимней генерации диаптомид приходится чаще всего на декабрь-январь. В совокупности с высокой в начале зимы численностью летних генераций зоопланктеров это обуславливает максимальное обилие зоопланктона в первой половине зимнего периода. К весне количество зоопланктона снижается (рис. 1), в то время как обычно водоемам более свойствен противоположный процесс [6]. Диаптомиды в некоторых озерах начинают развиваться позже; в этом случае наибольшая численность популяции наблюдается в феврале-марте и общее количество зоопланктона остается высоким всю зиму, снижаясь только в апреле. В это время в большинстве озер наблюдается минимум зоопланктона или даже полное его отсутствие, что скорее всего связано с интенсивным поступлением под лед талых вод. В неглубоких водоемах с относительно большой протяженностью береговой линии это может привести к катастрофическим изменениям термического и гидрохимического режимов.

В отдельные годы таяние снега происходит, по видимому, не так интенсивно и зоопланктон в конце зимы получает возможность нормально развиваться (рис. 2). В этом случае в апреле отмечается хорошо выраженный максимум численности холодноводных циклопов *Cyclops strennuus* и *C. kolensis*, а также *Eudiaptomus gracilis*, в кислых озерах сохраняется высокая численность *Eudiaptomus graciloides*.

Таким образом, обилие зимнего зоопланктона в мелководных озерах Дарвинского заповедника обусловлено развитием зимних генераций круглогодичных видов бореального комплекса. Особенностью планктонных сообществ исследованных озер является массовое развитие подо льдом диаптомид, что до сих пор считалось свойственным только глубоководным

водоемам. Отличается и динамика зоопланктона, максимум численности которого наблюдается чаще всего в первой половине зимы, а не наоборот, как это характерно для более глубоких водоемов.

Литература

1. Лазарева В.И. Структура зоопланктона ацидо-трофных озер Дарвинского заповедника в зависимости от pH // Гидробиологические исследования в заповедниках СССР. М., 1989.
2. Маловицкая Л.М. Летальные значения активной реакции среды (pH) и концентрации кислорода для *Eudiaptomus gracilis* и *E.graciloides* (Copepoda Calanoida) // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.;Л., 1961. № 11.
3. Маловицкая Л.М. Сезонная динамика *Eudiaptomus gracilis* и *E.graciloides* в Рыбинском водохранилище // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.;Л., 1961. № 10.
4. Николаев И.И. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Л., 1977. Ч. 3.
5. Ривьер И.К. Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
6. Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
7. Салахутдинов А.Н. Подледное развитие копепоид в малых водоемах // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: Информ. матер. Свердловск, 1986.
8. Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево как компонент его экосистемы // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
9. Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

В.Г.Гагарин, С.А.Акопян

К ФАУНЕ НЕМАТОД ОЗЕРА СЕВАН

Свободноживущие пресноводные нематоды играют большую роль в жизни водоемов. Сочетание высокой интенсивности обмена с коротким жизненным циклом и высокой численностью дают возможность считать их одними из важнейших деструкторов органического вещества. Громадное большинство водных нематод входит в состав мейобентоса водоемов, причем в мейобентосе пресных вод они совместно с копеподами являются доминирующими группами. В оз. Севан нематоды — самая многочисленная группа донных многоклеточных животных. Несмотря на это, изучению нематод озера до последнего времени уделялось мало внимания. Единственная работа, в которой указано 13 видов червей, определенных выдающимся советским нематодологом А.А.Парамоновым, принадлежит Г.М.Фридман [3].

Материалом для настоящей работы послужило 219 проб мейобентоса, собранных в 1986 г. статометром „С-1“ на 38 станциях озера. Пробы промывали через газ № 50 и фиксировали 4%-ным формалином. Препараты нематод готовили по общепринятой методике. Всего просмотрено и определено 2300 их экземпляров.

Численность нематод на отдельных участках озера достигала 1.5–2.0 млн экз./м², средняя плотность червей в водоеме — 200–300 тыс. экз./м². Это во много раз превышает обычную плотность круглых червей в пресных водоемах европейской части СССР и соизмеримо только с данными по количественному развитию таковых в оз. Плещеево [1, 2]. Наиболее плотные скопления нематод наблюдались в прибрежной мелководной части озера, в глубоководной профундали их намного меньше (см. таблицу).

В озере было зарегистрировано 23 вида и формы нематод. Две формы не были определены до вида, так как встреченные экземпляры были представлены неполнозрелыми особями. Ниже приведен список обнаруженных видов. Звездочкой отмечено 13 видов, ранее указанных Г.М.Фридман [3]. Особи рода *Ironus*, определенные А.А.Парамоновым как *I. ignavus*, согласно ревизии данного рода Андраши [4], относятся к *I. tenuicaudatus*, а особи *Dorylaimus filiformis* — к *D. stagnalis* в теперешней его трактовке [5].

Численность и биомасса основных групп мейобентоса на разных глубинах (модельный полуразрез)

| Группы | Глубина, м | | | | | | |
|----------------------|---------------|---------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| | 2 | 4 | 7 | 10 | 20 | 30 | 60 |
| <i>Nematoda</i> | 648.8 0.32 | 344.0 0.17 | 98.6 0.05 | 78.7 0.04 | 191.9 0.10 | 84.9 0.04 | 1.7 0.01 |
| <i>Cyclopoida</i> | 0.6 0.01 | 0.7 0.02 | 2.1 0.06 | 1.7 0.04 | 6.7 0.16 | 36.7 0.65 | 49.8 1.20 |
| <i>Harpacticoida</i> | 7.7 0.03 | 2.2 0.01 | 0.03 0.01 | — | — | — | — |
| <i>Ostracoda</i> | 3.1 0.08 | 4.8 0.14 | 10.0 0.39 | 7.3 0.30 | 1.6 0.06 | 0.8 0.02 | 1.1 0.04 |
| <i>Cladocera</i> | 0.1 0.01 | 1.6 0.12 | 0.1 0.01 | 0.4 0.03 | 0.4 0.02 | 5.0 0.38 | 5.1 0.38 |

Примечание. Над чертой — численность, тыс. экз./м²; под чертой — биомасса, г/м².

Отряд *Enoplida*

Tripyla glomerans Bastian, 1865*
 syn: *Tripyla papillata* Bütschli, 1873
Tobrilus gracilis (Bastian, 1865) Andrassy, 1959
Tobrilus helveticus (Hofmänner, 1914) Andrassy, 1959*
 syn: *Trilodus helveticus* Hofmänner, 1914
Brevitobrilus stefanskii (Micoletzky, 1925)
 Tsalolichin, 1981
Semitobrilus pellucidus (Bastian, 1865)
 Tsalolichin, 1981
Ironus tenuicaudatus de Man, 1884*

Отряд *Dorylaimida*

Dorylaimus stagnalis Dujardin, 1848*
Eudorylaimus carteri (Bastian, 1865) Andrassy, 1959
Mononchus sp.*

Отряд *Monhysterida*

Daptonema dubium (Bütschli, 1873) Lorenzen, 1977*
 syn: *Theristus crassoides* (Micoletzky, 1913)
 Wieser, 1956
Monhystera paludicola de Man, 1881*

Eumonhystera filiformis (Bastian, 1865) Andrassy, 1981

Hofmaenneria brachystoma (Hofmänner in Hofmänner et Menzel, 1914) Schneider, 1940

Отряд *Chromadorida*

Ethmolaimus pratensis de Man, 1880*

Chromadorita leuckarti (de Man, 1876) Filipjev, 1930*

Punctodora ratzeburgensis (Linstow, 1876)

Filipjev, 1930*

Chromadorina bioculata (Schultze in Carus, 1857)

Wieser, 1954*

syn: *Prochromadorella bioculata* (Schultze in Carus, 1857) W.Schneider, 1939

Отряд *Araeolaimida*

Aphanolaimus aquaticus Daday, 1897*

Paraplectonema pedunculatum (Höfmanner, 1913)

Filipjev, 1929*

syn: *Paraplectus pedunculatus* Hofmänner, 1913

Plectus cirratus Bastian, 1865

Отряд *Rhabditida*

Diplogaster rivalis (Leydig, 1854) Bütschli, 1873

Mononchoides sp.

Отряд *Tylenchida*

Hirschmanniella gracilis (de Man, 1880) Luc et Goodey, 1963

Доминирующее положение среди свободноживущих нематод занимала *Monhystera paludicola*, сравнительно высока численность *Daptonema dubium* и *Paraplectonema pedunculatum*. Восемь видов (*Dorylaimus stagnalis*, *Brevitobrilus stefanskii*, *Semitobrilus pellucidus*, *Eudorylaimus carteri*, *Plectus cirratus*, *Hirschmanniella gracilis*, *Mononchus* sp., *Mononchoides* sp.) были представлены единичными особями.

Таким образом, по составу фауны свободноживущих нематод оз. Севан близко к солоноватоводному оз. Иссык-Куль. В обоих водоемах доминирует монхистеридно-хромадоридный комплекс нематод. Это и естественно, так как вода в оз. Севан имеет высокую минерализацию (650-740 мг/л).

Литература

1. Гагарин В.Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981
2. Гагарин В.Г. Некоторые данные о мейобентосе озера Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
3. Фридман Г.М. Донная фауна озера Севан // Тр. Севан. гидробиол. станции. Арм. фил. АН СССР. 1950. Т. 11.
4. Andrassy I. Fauna Paraguayensis. 2. Nematoden aus Galeriewäldern des Acaray-Fluses // Opusc. Zool. (Magy.). Budapest, 1968. Vol. 8, № 2.
5. Andrassy I. Taxonomische Übersicht der Familien Prodorylaimidae n. fam. und Dorylaimidae de Man, 1876 // Opusc. Zool. (Magy.). Budapest, 1969. Vol. 9, № 2.

Институт биологии внутренних вод

им. И.Д.Папанина АН СССР

Севанская гидробиологическая станция АН АрмССР

УДК 595.143 + 574.64:632.95

Л.Н.Лапкина, И.И.Томилина, Б.А.Флеров

ХРОНИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ХЛОРОФОСА

НА ПИЯВОК *Caspiobdella fadejewi* (Epstein)

В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ ИХ ОНТОГЕНЕЗА

Водные животные наиболее часто подвергаются длительному воздействию токсических веществ (в том числе фосфорорганических пестицидов) в относительно небольших концентрациях. Цель данной работы — рассмотреть влияние низких концентраций хлорофоса, реально существующих в сельскохозяйственных стоках, на некоторые биологические показатели половозрелых особей *Caspiobdella fadejewi*, их коконы, вылупившуюся молодь и оценить вред, который наносится данному виду пиявок, избранному в качестве биологической модели.

Пиявки *C. fadejewi* (сем. *Ichthyobdellidae*) благодаря биолого-экологическим особенностям являются удобным объектом для проведения хронических токсикологических экспериментов: они присутствуют на рыбе (леще) в массовом количестве круглый год, зи-

мой не впадают в анабиоз, остаются долго живыми в ротовой полости снулых лещей, что облегчает их сбор, легко адаптируются к лабораторным условиям, охотно кормятся на карасях, карпах, отлично размножаются в любое время года, дают многочисленное потомство. *Caspiobdella fadejewi* — вид класса *Hirudinea*, наиболее чувствительный к токсическим веществам [1], в том числе и к хлорофосу (LC_{50} 48 ч — 0.05 мг/л). По своей токсикорезистентности он близок к таким группам гидробионтов, как планктонные ракообразные.

Половозрелых особей снимали с рыб и после 2–3-суточной адаптации к лабораторным условиям помещали на 2 нед в растворы хлорофоса 5 различных концентраций по 60 шт. на каждую. Регистрировали количество погибших животных, особей с признаками отравления, число отложенных коконов, количество спаренных особей. Кокон, полученные в один и тот же день от нетравленных пиявок, помещали на весь эмбриональный период в растворы с разными концентрациями хлорофоса. Отмечали дни вылупления молоди, синхронность этого процесса, общее количество вылупившихся пиявок к числу коконов (каждый содержит 1 яйцо), рассчитывали среднюю продолжительность эмбрионального периода. В течение месяца учитывали выживаемость молоди, эмбриональное и дальнейшее развитие которой проходило в растворах хлорофоса. Во всех случаях растворы токсиканта приготавливали и заменяли ежедневно.

Половозрелые особи *Caspiobdella fadejewi* за 2 нед экспозиции в растворах хлорофоса 0.0005–0.001 мг/л не проявили симптомов отравления, но они наблюдались при 0.005 мг/л у 10 % особей на 4-е сутки, у 38 % — на 8-е (в легкой форме), а к концу опыта остались у 20 %. В растворах 0.01 и 0.05 мг/л глубокие признаки интоксикации отмечались у 100 % особей к концу 3-х и 1-х суток. Смертность пиявок в диапазоне концентрации раствора 0.0005–0.005 мг/л не превышала контрольную; в растворах 0.01 и 0.05 мг/л гибель обуславливалась развитием у них глубокой хлорофосной интоксикации — 100 % особей погибало соответственно на 4–8-е сутки экспозиции (табл. 1). Во всех растворах хлорофоса, как и в контроле, пиявки с первого дня опыта начали спариваться и откладывать коконы, количество которых к концу эксперимента в растворах 0.0005–0.005 мг/л было больше, чем в контроле, а в растворах 0.01 и 0.05 мг/л — значительно меньше (табл. 1).

Таблица 1

Влияние хлорофоса на биологические показатели
пиявок *Caspiobdella fadejewi*

| Концент- рация, мг/л | Количество особей | | | | Коконь | |
|----------------------------|-------------------|-----|---|----------------------------------|-------------------|----------------------|
| | погибших | | с призна- ками ин- токсика- ции, шт. | спарен- ных (число пар) | отложе- но, шт | % к конт- ролю |
| | шт. | % | | | | |
| Контроль | 18 | 30 | 0 | 22 | 779 | 100 |
| 0.0005 | 8 | 13 | 0 | 31 | 807 | 104 |
| 0.001 | 2 | 3 | 0 | 27 | 1331 | 171 |
| 0.005 | 16 | 27 | 20 | 10 | 837 | 107 |
| 0.01 | 60 | 100 | 60 | 8 | 139 | 18 |
| 0.05 | 60 | 100 | 60 | 1 | 49 | 6 |

Таблица 2

Влияние хлорофоса на коконы *C. fadejewi*

| Концент- рация, мг/л | Вылуп- ление, % | Среднее вре- мя эмбриона- льного пе- риода, сут | Время вы- лупления 50 % осо- бей, сут | Растяну- тость этого процесса, сут |
|----------------------------|-----------------------|--|--|---|
| 0.01 | 100 | 17.7+0.2 | 17 | 1 |
| 0.005 | 95 | 20.9+0.8 | 21 | 3 |
| 0.001 | 75 | 21.2+0.4 | 21 | 2.5 |
| 0.0005 | 81 | 19.4+0.9 | 19 | 3 |
| Контроль | 65 | 21.0+0.7 | 22.5 | 5 |

Примечание. Время экспозиции 4 нед, в каждом растворе по 60 коконов.

Таким образом, 2-недельное воздействие хлорофоса в концентрации 0.0005-0.05 мг/л вызвало у половозрелых пиявок *C. fadejewi* различные эффекты: повышение выживаемости, некоторую стимуляцию половой активности и коконообразования (0.0005 и 0.001 мг/л), интоксикацию (0.005 мг/л) и гибель (0.01 и

0.05 мг/л). Это согласуется с тем, что при нарастающем токсическом воздействии наблюдаются 4 фазы реагирования гидробонтов на токсикант: безразличия, стимуляции, угнетения и гибели [2].

К о к о н ы оказались устойчивее половозрелых пиявок. Пребывание их в течение всего цикла развития в растворах хлорофоса (0.01–0.0005 мг/л) приводило к увеличению количества вылупившейся молодежи, сопровождалось сокращением средней продолжительности эмбрионального периода и времени вылупления 50 % особей, а также большей синхронностью этого процесса (табл. 2).

Наиболее эффективной оказалась концентрация 0.01 мг/л (абсолютно смертельная для половозрелых особей); при 0.001 мг/л (концентрация, увеличивающая выживаемость и половую активность пиявок) также отмечена стимуляция вылупления, но выражена она слабее, чем при 0.01 мг/л. Серия дополнительных опытов с концентрацией хлорофоса 0.001 мг/л выявила достоверно большее вылупление молодежи по сравнению с контролем (табл. 3).

Таблица 3

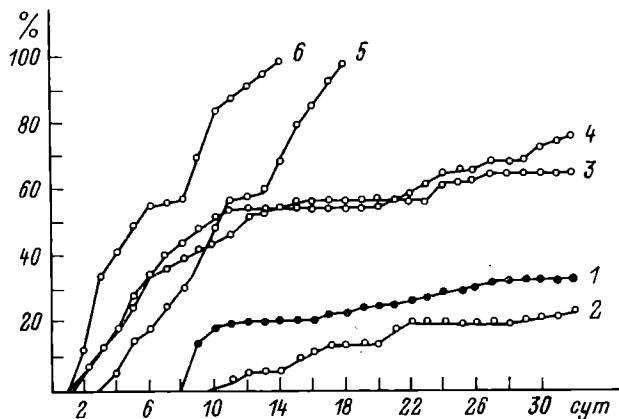
Влияние сублетального воздействия хлорофоса (0.001 мг/л) на вылупление молодежи *C. fadjejewi*

| Количество коконов, шт. | | Вылупление молодежи, % | |
|-------------------------|-------|------------------------|-------|
| контроль | опыт | контроль | опыт |
| 125 | 142 | 50 | 71 |
| 107 | 97 | 49 | 77 |
| 80 | 93 | 56 | 72 |
| 90 | 58 | 58 | 88 |
| 125 | 140 | 60 | 81 |
| Σ 587 | Σ 590 | 55±6 | 78±10 |

Примечание. Время экспозиции 4 нед.

Таким образом, коконы в отличие от половозрелых пиявок прореагировали на хлорофос в используемом диапазоне концентраций однозначно: наблюдалось стимулирование процессов, связанных с эмбриональным развитием пиявок.

М о л о д ь в растворе хлорофоса 0.001 мг/л, стимулирующем развитие коконов и плодовитость половозрелых пиявок, через 2 нед погибла, при концентрации 0.0005 мг/л такой эффект наблюдался на 18-е сутки; при 0.0001 и 0.00005 мг/л смертность



Динамика гибели молоди пиявок *Caspiobdella fadejewi* при воздействии хлорофосом.

1 — контроль; концентрация хлорофоса, мг/л: 2 — 0.00001, 3 — 0.00005, 4 — 0.0001, 5 — 0.0005, 6 — 0.001.

молодых пиявок также превышала контрольную (32 %) и к концу эксперимента достигла соответственно 82 и 70 %. Лишь концентрация 0.0001 мг/л не сказывалась отрицательно на выживаемости молоди (см. рисунок).

Итак, несмотря на то что в растворе хлорофоса 0.001 мг/л взрослые особи откладывали коконов на 70 % больше, чем в контроле (табл. 1) и процент вылупления молоди из них был также выше контрольного (табл. 3), сама молодь при 2-недельной экспозиции в этом же растворе погибла, т.е. воздействие хлорофоса, стимулирующее взрослых особей и их коконы, для молоди оказалось абсолютно летальным. Поскольку в водоеме большую часть года присутствуют наряду со взрослыми особями *C. fadejewi* их коконы и вылупившаяся молодь, концентрации хлорофоса, равные и большие 0.00005 мг/л, становятся лимитирующими для жизни популяции данного вида пиявок.

Литература

1. Лапкина Л.Н. Биолого-экологические особенности рыбьих пиявок *Caspiobdella fadejewi* (Epstein) и *Piscicola geometra* (L.) // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.

2. Строганов Н.С. Теоретические аспекты действия пестицидов на водные организмы // Экспериментальная водная токсикология. Рига, 1973.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

удк 591.524.11(28)

Н.В.Вехов

**ОТКЛАДКА ЛАТЕНТНЫХ ЯИЦ *Triops cancriformis*
(Bosc, 1803) (*Notostraca*, *Triopsidae*)
В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ**

Половое поведение, способы копуляции и другие особенности репродуктивного периода *Notostraca* изучены мало. В литературе имеются лишь фрагментарные сведения по этологии летнего щитня *Triops cancriformis* (Bosc, 1803) в эфемерных летне-осенних лужах лесной зоны [3] и подробно описан процесс откладки яиц в естественных условиях весенним щитнем *Lepidurus apus* L. [2].

Поведение *Triops cancriformis* при откладке яиц изучали в июне 1988 г. в выростных прудах рыбхоза „Пара“ Рязанской обл. В работе использовали ранее предложенные методики [1, 2]. Всего было проведено 15 сеансов наблюдений общей продолжительностью 39 ч.

Популяции *T. cancriformis* в обследованных рыбководных прудах представлены только гермафродитными особями. Щитни с готовыми к откладке латентными яйцами активно концентрируются в основном на мелководных участках глубиной 0.02–0.25 м вблизи уреза воды. Приплывший на такой участок дна щитень в течение 1.5–3 мин выбирает место для будущего гнезда и откладки яиц. Затем рачок интенсивно работает торакоподами и выбрасывает грунт на расстояние 2.5–7.5 см, сильно взмучивая при этом воду (см. рисунок, А–В). Место для откладки яиц подготавливается за (25.6±8.5) мин. Поскольку на подобных участках скапливается много рачков, из-за повышенной мутности воды, вызванной роевой деятельностью щитней, последние часто малозаметны и их пребывание можно определить только по месту, откуда идет выброс грунта.

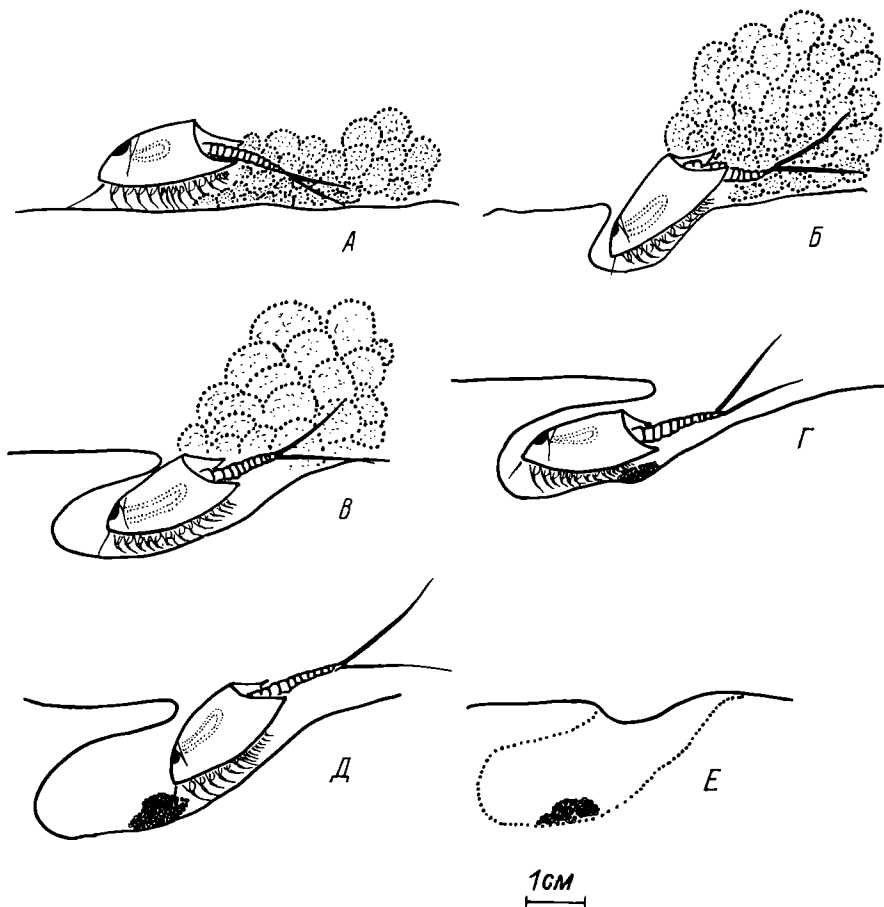


Схема устройства гнезда и откладки латентных яиц *Triops cancriformis*.

А — рачок, приплывший в зону откладки яиц; Б, В — стадии формирования гнезда; Г — рачок, откладывающий яйца; Д — рачок, выползающий из гнезда после откладки яиц; Е — гнездо (точечная линия) с отложенными яйцами после зарывания его щитом и заполнения донными отложениями.

Для исследуемых популяций *T. cancriformis* характерны норообразные гнезда с расширенной наружной частью (см. рисунок, Г, Д). Верхняя расширенная воронковидная их часть располагается на поверхности грунта и имеет диаметр 0.9–3 см. После ее формирования рачки роют уходящий вбок и постепенно

суживающийся норообразный ход, над входным отверстием которого нависает козырек из грунта. Диаметр хода и его глубина неодинаковы у рачков разных размеров. Минимальны они у мелких, впервые приступивших к размножению особей. С возрастом диаметр воронковидной части и норообразного хода гнезда увеличивается, достигая максимальных размеров у самых крупных, старых особей.

После устройства гнезда щитень „замирает“, наступает период откладки созревших яиц, который длится (15.6±3.9) мин. Чтобы убедиться, действи-

тельно ли рачки в это время откладывают яйца, щитней неоднократно вынимали из гнезда и каждый раз находили в нем яйца. Яйцевые камеры таких рачков раскрыты, образующие стенки камер экзо- и эпиподит разведены, а яйца свободно вываливаются наружу. Завершив откладку латентных яиц, щитни выползают на поверхность норы (см. рисунок, Д) и, интенсивно работая торакоподами, частично забрасывают грунтом входное отверстие гнезда. Длительность зарывания составляет (2.5±0.3) мин. Затем рачки уплывают из места массовой откладки яиц или остаются на мелководье. Гнездо после откладки яиц имеет диаметр 0.5–2 см и глубину 0.3–1.5 см. Поскольку *T. cancri-formis* откладывает яйца в основном на мелководье, где сильно сказывается влияние волнобоя, гнезда быстро заносятся детритом и мелкими фракциями донных отложений, и яйца оказываются погребенными в толщу грунта на глубину 1–2.5 см (см. рисунок, Е).

Ранее было установлено, что щитни откладывают яйца только в рыхлые донные отложения [2, 3]. Такие участки дна в естественных водоемах обычно расположены вне зоны распространения макрофитов, незначительны по площади и довольно редки. В рыбоводных прудах ложе дна ежегодно перепахивают и боронуют с целью предотвращения зарастания его травянистой растительностью и образования дерновин после спуска воды и осушения. Поэтому лишенные растительности участки с рыхлыми грунтами встречаются вдоль всей береговой линии прудов. В таких водоемах щитни откладывают латентные яйца на мелководьях, ограниченных береговой линией и глубинами 0.3–0.5 м. Исключение составляет незначительная часть рачков, которые используют для этих целей более глубокую приплотинную зону.

Литература

1. Вехов Н.В. Особенности поведения *Anostraca* (*Crustacea, Branchiopoda*) в разной экологической обстановке субарктических водоемов // Поведение водных беспозвоночных: Матер. IV Всесоюз. симпоз. Рыбинск, 1986.
2. Вехов Н.В. Откладка латентных яиц *Lepidurus apus* L. (*Crustacea, Notostraca*) в естественных условиях // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 3.
3. Чувакин В.С. О биологии *Apus cancriformis* Schaeffer // Зап. Болшевской биол. станции. М., 1929. Вып. 3.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госкомприроды СССР

УДК 595.324.5-116

Л.Г.Буторина

ОБ УСЛОВИЯХ РАЗВИТИЯ ЛАТЕНТНЫХ ЯИЦ

Polyphemus pediculus (L.), *Cladocera**

Откладка латентных яиц *Polyphemus pediculus* происходит в пределах стай ежедневно с конца мая по октябрь [3]. Она осуществляется в утренние или дневные часы суток в поверхностных или средних слоях воды в строго постоянных местах [4]. На этот период гамогенетические самки со зрелыми латентными яйцами образуют в пределах стай особо плотные репродуктивные скопления.

Откладка яиц происходит на плавающие предметы, а не в толщу воды и не на дно, как это предполагалось ранее [1, 11]. Самки прикрепляют их к тем объектам, которые находятся в постоянном движении и обеспечивают колебания яиц в течение всего летне-осеннего периода их анабиоза. Благодаря этому, с одной стороны, улучшается аэрация яиц, снижается процент их гибели от грибковых и бактериальных заболеваний, а с другой — сокращается вероятность нападения хищников на яйца, которые являются из-

*

Статья печатается в редакции автора.

любленной пищей не только рыб, но и всех хищных беспозвоночных. Гамогенетические самки прикрепляют яйца чаще всего к листьям, стеблям высшей водной растительности и нитям зеленых водорослей. В эксперименте самки откладывают их на отложенные яйца, частицы детрита, нитки, сухие травинки, волоски. При небольшом объеме воды самки разбрасывают яйца по одному на дне сосуда. Места для откладки яиц самки выбирают визуально, а также на основании феромонов, которые выделяют уже отложенные яйца.

Яйца выходят из выводковой камеры самки через парное отверстие дорсального клапана по 1-2 [2] либо все одновременно в результате разрыва оболочки камеры. Они скатываются по внутренней углубленной стороне хвостового стебля прямо на субстрат. При порционной кладке каждое последующее яйцо продвигает предыдущее вперед вдоль выбранного места или располагается над ним. Через некоторое время наружная слизистая оболочка яиц затвердевает, и они оказываются прочно прикрепленными к определенному месту в виде узкой строчки в 1 или 2 ряда. При множественной откладке яиц разными самками кладка становится овальной или шаровидной.

Определение условий и сроков развития латентных яиц *P. pediculus* проводили как в естественных, так и лабораторных условиях. Для постановки опытов в водоеме использовали специальную установку-вертушку [6] и стеклянные обручи-садки, дно и верх которых затягивали мельничным газом № 23-30 [3]. В лаборатории для содержания яиц использовали боксы объемом 10-50 см³ и стандартные чашки Петри.

Яйца для опытов получали в лабораторных условиях. Для этого из общей массы рачков, отловленных в водоеме, под биноклем отбирали гамогенетических самок со зрелыми, готовыми к откладке латентными яйцами. Дорсальная сторона выводковой камеры таких самок в большинстве случаев окрашена в красные тона; яйца крупные, круглые, с четко обозначенными оболочками. Их отсаживали в отдельные сосуды с водой. На следующий день отбирали отложенные яйца. В каждый садок помещали по 200 шт., в боксы и чашки Петри по — 50, 200, 500, 1000 в зависимости от условий эксперимента (см. таблицу). Отбор яиц и постановку опытов производили в 3 повторностях еженедельно: в водоеме на протяжении одного вегетационного сезона, а в лаборатории — 5 лет. Всего было поставлено более 3 тысяч экспериментов.

В летнее время садки находились в водоеме глубиной до 1 м в 10 см от поверхности воды. На зим-

ний период садки с яйцами переносили в пруд глубиной 5 м. Их размещали на канате партиями (по 1 садку из разных сроков откладки яиц) через 0.5 м с таким расчетом, чтобы верхние промерзали, а нижние находились при постоянной температуре 1–4 °С.

В лабораторных условиях яйца, отложенные в разные сроки вегетационного сезона, содержали при комнатной температуре 15–21 °С, в бытовом холодильнике — при 2–6 °С и в морозильной камере подвергали их обсыханию. Срок промерзания и обсыхания яиц колебался от 1 сут до 3 лет. Последние проводили при разных условиях: в чистой воде, при наличии фильтровальной бумаги, песка, ила, остатков высшей водной растительности. Измерение температуры, добавление воды, просмотр яиц, отбор эмбрионов из каждого сосуда производили в лаборатории ежедневно, а в водоеме — еженедельно с момента постановки опыта до выхода последнего эмбриона.

Исследования показали, что обязательным условием развития латентных яиц *P. pediculus* и выхода из них эмбрионов является не промерзание, как было указано ранее [5], а длительное пребывание в воде при температуре 2–6 °С. Выход молоди из яиц, находившихся при анабиозе в других условиях, происходит только в том случае, если яйца попадут в воду с температурой 2–6 °С. При постоянном пребывании при такой температуре в затемненных условиях отрождение молоди совершается через 5.5–8 мес со дня их выхода из выводковой камеры самки (см. таблицу). Длительность развития рачков и интенсивность их выхода снижаются вместе с увеличением количества яиц в равных опытах. По всей видимости, скорость развития яиц, а тем более интенсивность выхода молоди зависит от количества выделенных метаболитов, т.е. при оптимальных условиях регулируется метаболически.

Латентные яйца полифема могут переносить, сохраняя жизнеспособность, постоянное пребывание в воде при температуре 15–21 °С, промерзание в течение 3 лет, обсыхание — 10 мес, а возможно, и более длительные сроки. При промерзании и обсыхании яйца полифема обезживается, приобретают форму чаши, характерную для латентных яиц многих *Cladocera* в период обсыхания [8–10]. Обезживание начинается с самого яйца. Его твердая оболочка медленно и постепенно втягивается внутрь начиная с центра стороны, обращенной к водной толще. Затем видоизменяется и наружная слизистая оболочка яйца. Она превращается в тяжи, плотно прикрепляющие по-

условия развития латентных яиц
Polyphemus pediculus

| Содержание яиц в опыте | | Продолжитель- ность, сут | | Количество яиц | |
|---------------------------|--------------|-----------------------------|------------------|----------------------|-------------------|
| условия | срок, сут | разви- тия рачков | выхода молоди | в опы- те, шт. | ги- бель, % |
| Температура, °С 2-6 | 323 | 243 | 80 | 200 | 20-25 |
| | 215 | 170 | 45 | 1000 | 11-15 |
| 15-21 | 30 | 156 | 38 | 50 | 6-26 |
| | 90 | 143 | 108 | 50 | 8-28 |
| | 240 | 81 | 134 | 50 | 36-42 |
| | 1 | 183 | 57 | 50 | 4-16 |
| Промерзание | 30 | 129 | 53 | 50 | 16-28 |
| | 60 | 90 | 50 | 50 | 22-32 |
| | 90 | 114 | 31 | 50 | 30-35 |
| | 150 | 81 | 114 | 50 | 62-64 |
| | 240 | 303 | 349 | 50 | 58-70 |
| | 300 | 326 | 349 | 50 | 46-100 |
| | 1 | 191 | 42 | 50 | 38-50 |
| | 30 | 186 | 38 | 50 | 15-20 |
| Обсыхание | 60 | 191 | 89 | 50 | 72-74 |
| | 90 | 162 | 39 | 50 | 40-68 |
| | 240 | 284 | 93 | 50 | 34-72 |
| | 300 | 261 | 127 | 50 | 44-72 |
| | 1+1 | 193 | 42 | 50 | 30-60 |
| | 10+10 | 180 | 40 | 50 | 0-12 |
| + промерзание | 20+20 | 180 | 49 | 50 | 4-24 |
| | 30+30 | 84 | 60 | 50 | 4-52 |
| | 60+60 | 24 | 300 | 50 | 70-90 |
| | 90+90 | 0 | 0 | 50 | 100 |

следние к субстрату и друг к другу. При заливании его водой или оттаивании восстановление эллипсоидальной формы яйца и набухание его слизистой оболочки происходит одновременно и довольно быстро.

Длительность пребывания при температуре 15-21 °С, промерзания и обсыхания оказывает заметное воздействие на срок развития, интенсивность выхода и количество молоди, отрождающейся при температуре 2-6 °С. Продолжительное нахождение в воде с температурой 15-21 °С и промерзание в большей степени воздействуют на длительность развития рачков, а обсыхание — на интенсивность

их выхода из яиц. Минимальный срок развития (2.5–3 мес) наблюдается при предварительном промерзании яиц в течение 5 мес или пребывании их на протяжении 8 мес в воде комнатной температуры. Увеличение сроков промерзания и обсыхания сопровождается значительным возрастанием периодов развития яиц и выхода из них молоди (см. таблицу).

Наиболее быстрое, массовое развитие яиц и интенсивный выход молоди при незначительном проценте гибели первых происходит при комплексных условиях анабиоза, когда яйца сначала подвергаются в течение 1 мес обсыханию, а затем такой же срок — промерзанию, и затем попадают в воду с температурой 2–6 °C (см. таблицу).

В естественных условиях массовый и дружный выход молоди наблюдается только в поверхностных слоях воды, где происходит промерзание яиц. Выход молоди происходит за 10–15 сут, что в 3–15 раз быстрее, чем в холодильнике. На интенсивность выхода рачков из яиц несомненно оказывает влияние освещенность среды. В придонных слоях воды выход рачков начинается раньше, но он сильно растянут. Особи, проявившиеся в феврале–марте, быстро погибают. К моменту вскрытия водоема в придонных слоях воды находятся одиночные рачки. Массового развития и процветания *P. pediculus* достигает только в тех водоемах или на их участках, которые промерзают до дна.

Условия развития латентных яиц *P. pediculus* указывают на высокую адаптивность вида к существованию в промерзающем и обсыхающем пресноводном мелководье. Анабиоз его латентных яиц не может быть четко охарактеризован как один из 4 известных типов: ангидробиоз, криобиоз, осмобиоз или аноксибиоз [10]. Выход молоди из латентных яиц в водоемах происходит один раз в году — ранней весной. Следовательно, *P. pediculus* является генетически закрепленным моноциклическим видом, а не ди- и полициклическим, как это принято считать [7].

Литература

1. Аладин Н.В. Морфофизиологические адаптации морских ветвистоусых ракообразных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979.
2. Буторина Л.Г. Об органах размножения *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968.

3. Буторина Л.Г. Биология и жизненный цикл *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.
4. Буторина Л.Г. О суточных миграциях *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971.
5. Буторина Л.Г. О развитии *Polyphemus pediculus* (L.) из латентного яйца // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 15.
6. Буторина Л.Г. Прибор для изучения дыхания стайных животных в водоеме // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 42.
7. Верещагин Т.Ю. Об изменении цикличности *Cladocera* в зависимости от географической широты местности // Протокол заседания 0-ва естествоиспытателей при Имп. Варшав. ун-те. 1912. Вып. 23.
8. Макрушин А.В. Ангидробиоз и структура желтка яиц *Cladocera* // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 3.
9. Макрушин А.В. Цикличность размножения ветвистых ракообразных и среда // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, вып. 2.
10. Макрушин А.В. Ангидробиоз первичных беспозвоночных. Л., 1985.
11. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые фауны мира. Л., 1987.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 595.771 (285.2)

А.И. Рузанова

**МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ
И БИОМАССЫ ХИРОНОМИД ПОЙМЕННОГО ОЗЕРА МАНАТКА
И НЕКОТОРЫЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ ФАКТОРЫ**

Знание закономерностей динамики количественного развития гидробионтов и зависимости ее от факторов среды позволяет подойти к разработке научных основ прогнозирования состояния водоемов при различных нарушениях экосистемы. Многолетние изменения количественного развития гидробионтов определяются комплексом абиотических и биотических факторов,

которые влияют на организмы не обособленно, а как сложная система. Но в пределах одного и того же водоема можно искусственно выделить один или несколько более сильнодействующих факторов и уловить их влияние на организмы [2]. Цель данной работы — проанализировать многолетнюю динамику численности и биомассы хирономид оз. Манатка и оценить влияние на нее таких важных абиотических факторов, как температурный режим, высота и продолжительность паводка. Значение температурного фактора для гидробионтов различных водоемов общеизвестно [1-4]. Высота и продолжительность паводка — это сложные специфические факторы, присущие пойменным водоемам, играющие решающую роль по своему прямому и опосредованному влиянию на их фауну.

Материалом для данного сообщения послужили многолетние (с 1976 по 1986 гг.) регулярные сборы бентоса на оз. Манатка, которые производили 1-3 раза в месяц на 5 постоянных станциях. Пробы отбирали дночерпателем Петерсена (1/25 м), промывали через мельничный газ № 23 и фиксировали 70°-ным спиртом. Обработку материала проводили согласно существующей методике [5], объем его — 650 проб.

Озеро Манатка — пойменный водоем старичного типа, расположенный на правом берегу Старой Оби (Томская обл.). Площадь его около 10 км², преобладающие глубины в межень 1-2 м, максимальные — до 7 м. Центральная часть озера занята мягкими илами тонкой структуры, в прибрежье распространены более плотные илы с разным количеством детрита, реже встречаются заиленные пески и глина. Водная растительность развита слабо. В зимний период иногда отмечаются заморные явления. В период половодья озеро функционирует как проточный, в остальное время — как сточный водоем. Оно ежегодно заливается паводковыми водами Оби. За годы исследований продолжительность заливания колебалась от 15 до 76 сут.

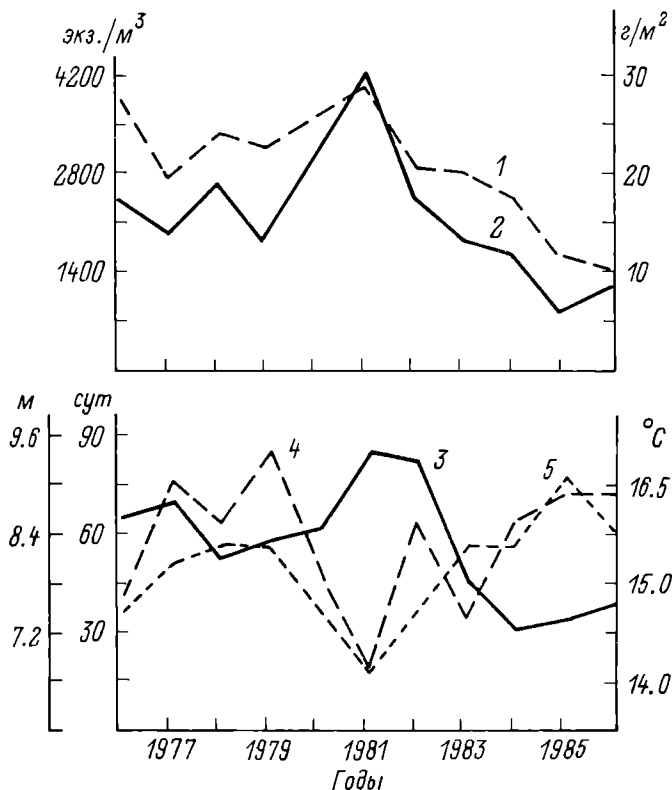
Личинки хирономид являются важнейшим компонентом донных сообществ оз. Манатка [6-9]. Состав хирономид разнообразен и насчитывает к настоящему времени 74 вида и формы, относящихся к 4 подсемействам: *Tanypodinae* — 12, *Diamesinae* — 1, *Orthocladiinae* — 15, *Chironominae* — 46 видов. Многолетние наблюдения показали, что видовой состав хирономид озера менялся по годам незначительно, доминирующий комплекс оставался без особых изменений [7]. Основным доминантом являлся *Chironomus plumosus* (L.), на долю которого в разные годы

приходилось 58-72 % численности и 90-96 % всей биомассы хирономид. Из субдоминантов наиболее массовыми и постоянными видами для озера были *Psilotanypus imicola* K. и *Glyptotendipes paripes* Edw.

Численность и биомасса личинок хирономид в озере испытывают значительные колебания как в течение одного года, так и по годам. Анализируя многолетние данные по сезонной динамике количественного развития хирономид в оз. Манатка, можно отметить сходство их характера — в большинстве случаев в течение года отмечаются 2 пика численности и биомассы: первый — весной перед вылетом массовых видов, второй — в зависимости от температурных условий года в конце лета или в начале осени; „провал“ численности и биомассы хирономид приходится на июнь или июль. Межгодовые изменения этих показателей весьма значительны: за период исследования численность колебалась в пределах 821-4187 экз./м², составляя в среднем 2106 экз./м², биомасса — 10.3-28.8 г/м², в среднем 20.1 г/м².

Рассматривая кривую изменения численности и биомассы хирономид в оз. Манатка с 1976 по 1986 гг. (см. рисунок), следует отметить 2 периода: первый — с 1976 по 1980 гг., когда с небольшими колебаниями шло нарастание численности и биомассы хирономид; второй — с 1982 по 1986 гг., когда с незначительными изменениями наблюдалось снижение этих показателей. Повышение их в первый период объясняется более благоприятным температурным режимом, при котором средневегетационная температура держалась около средней многолетней или была выше, а продолжительность паводка колебалась около ее значений. Максимальные численность (4187 экз./м²) и биомасса (28.8 г/м²) личинок хирономид отмечались в 1981 г., для которого характерны наиболее высокие температуры за вегетацию и самые низкие высота и продолжительность паводка.

Максимальное количественное развитие хирономид в 1981 г. объясняется рядом причин: во-первых, тем, что высокие весенне-летние температуры текущего года способствовали увеличению количества генераций у некоторых видов хирономид; во-вторых, урожайными поколениями хирономид предыдущего года; в-третьих, концентрацией организмов на меньшей площади. Дальнейшее маловодье и высокие весенне-летние температуры в 1982 г. вызвали сильное обмеление и обсыхание мелководий, что привело к значи-



Многолетние изменения биомассы (1, г/м²) численности (2, экз./м³) личинок хирономид, температуры воды за вегетацию (3, °C), высоты (4, м) и продолжительности (5, сут) паводка в оз.Манатка.

тельной гибели личинок, особенно в зимний период (промерзание мелководий и замор). Из-за низких весенне-летних температур последующих лет (1983–1986 гг.), а также более высоких и продолжительных паводков произошло снижение темпов роста большинства личинок хирономид, что в конечном итоге привело к снижению их численности и биомассы.

Для оценки влияния температурного режима, высоты и продолжительности паводка на количественное развитие хирономид оз. Манатка мы использовали регрессионный анализ. Причем выяснялась зависимость численности и биомассы личинок от температуры воды и паводка как текущего, так и предыдущего

годов. Результаты расчетов свидетельствуют, что количественные показатели развития хирономид в текущем году положительно коррелировали лишь с температурой воды. Коэффициент корреляции численности при этом был равен 0.74, биомассы — 0.69 при уровне значимости $p = 0.05$. С высотой и продолжительностью паводка существует сильная обратная связь: коэффициенты корреляции высоты паводка с численностью хирономид и биомассой составили соответственно -0.74 и -0.71, а продолжительности паводка — были равны -0.88 и -0.89. Высокий и продолжительный паводок отрицательно сказался на развитии хирономид в текущем году: происходило размывание грунтов и вынос личинок из водоема; замедлился прогрев водных масс, что привело к снижению темпов роста личинок; увеличился период нагула речных рыб — стерляди, молоди осетра, леща, ельца, заходящих во время половодья в пойму и в значительном количестве потребляющих хирономид.

Двухпараметрический регрессионный анализ, проведенный для сравнения влияния температурного и паводкового режимов текущего и предыдущего годов, показал, что численность и биомасса хирономид определяются в основном температурой текущего года, температура предыдущего влияет на них слабо. Формирование количественных показателей хирономид зависит от продолжительности паводка того и другого годов, причем отмечена положительная связь количества развития хирономид текущего года с продолжительностью паводка предыдущего года.

Таким образом, многолетние исследования на оз. Манатка показали, что абиотическими регуляторами численности и биомассы хирономид в пойменных водоемах являются температура воды, высота и продолжительность паводка.

Литература

1. Баглаева Н.И. Географические основы биопродуктивности озер различных ландшафтов юго-востока Западно-Сибирской равнины // Природные ресурсы озер Западной Сибири, прилегающих горных территорий и их рациональное использование. Новосибирск, 1987.
2. Бродский К.А. Горный поток Тянь-Шаня. Л., 1976.
3. Голиков Т.И., Осадчих В.Ф., Паиченко Л.Ф. Статистическое исследование влияния внешних факторов на распространение разных таксонов зообен-

- тоса в акватории Северного Каспия // Теоретическая экология. М., 1987.
4. Крылова О.И. Влияние температуры и солености воды на биомассу бентоса Вислинского залива // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Вильнюс, 1987.
 5. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
 6. Рузанова А.И. Распределение хирономид в пойменных водоемах Средней Оби // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Иркутск, 1985. Вып. 3.
 7. Рузанова А.И. К экологии массовых видов хирономид пойменных водоемов Средней Оби // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск, 1986.
 8. Рузанова А.И. Продуктивность донных сообществ пойменных водоемов Средней Оби различного гидрологического режима // Экология и практика. Томск, 1989.
 9. Рузанова А.И., Файзова Л.В. Роль личинок хирономид в зообентосе пойменных водоемов Средней Оби // Проблемы экологии. Томск, 1983.

НИИ биологии и биофизики
Томского университета

УДК 595.771

А.И.Шилова, Н.И.Зеленцов

К СИСТЕМАТИКЕ РОДОВ *Einfeldia* Kieff.
и *Fleuria* Kieff.

Личинки рода *Einfeldia* обитают на мягких грунтах небольших водоемов, в литорали малых озер, прудов, стариц, в условиях с тенденцией к эвтрофированию. *Einfeldia longipes* заселяет небольшие дистрофные водоемы, в текучих водах, по всей вероятности, отсутствует. В Голарктике известно около 7 видов [5].

Род выделен по имаго. В эту группу объединяются виды, самцы которых имеют сходные с особями рода *Chironomus* антенны и переднеспинку, и отличаются строением I (верхней) пары придатков гонококситов: их базальная половина всегда расширена и густо по-

крыта волосками и щетинками, апикальная часть голая, часто крючковидно изогнута. Представители рода в преимагинальных стадиях не образуют морфологического единства. По строению ротового аппарата, дорзальным склеритам головной капсулы, латеральным и вентральным отросткам VII-VIII брюшных сегментов личинок, а также по строению куколок (лобное поле, характер вооружения заднего угла VIII сегмента) они четко распадаются на 3 группы, соответствующие группам А, В, С [7, 8]. В группу А входит вид *E. pagana*, в В — *E. carbonaria* (по Шиловой [3]), в С — *E. longipes*. На наш взгляд, различия преимагинальных стадий указанных групп видов следует отнести к категории родового, а не видового уровня.

Нами были изучены имевшиеся в нашем распоряжении ранее полученные фаунистические сборы и материалы выведения (LPI) по 3-м видам рода *Einfeldia* [2, 3]: *E. pagana*, *E. longipes* и *E. carbonaria*. Два первых вида — из района Рыбинского водохранилища, LPI ♂ (*E. carbonaria*) из оз. Красное Ленинградской обл. Кроме того, из личинок, собранных в прибрежье Рыбинского водохранилища в июне 1989 г., было выведено 10 ♂ и одновременно были собраны многочисленные самцы, идентифицированные как *E. ?dissidens* Walk. Личинки последнего вида и *E. carbonaria* (по Шиловой [3]) по строению ротового аппарата идентичны, но из-за редукции вентральных отростков VIII сегмента у *E. ?dissidens* их можно идентифицировать как личинки *Fleuria lacustris* K., от которых они отличаются (не считая кариотипа — устное сообщение И.И.Кикнадзе) отсутствием поля шипиков перед лабральными щетинками S_I . Однако строение гениталий ♂ *E. ?dissidens*, аналогичное таковому *E. carbonaria*, четко подтверждает принадлежность этого вида к роду *Einfeldia*.

Таким образом, имеются 2 вида рода *Einfeldia*: *E. carbonaria* (по Шиловой [3]) и *E. ?dissidens*, очень близкие на стадии имаго, куколки и личинки, только у личинки *E. ?dissidens* вентральные отростки VIII брюшного сегмента редуцированы. Идентичное строение личинки, как указано выше, характерно для *Fleuria lacustris*.

Просмотренные нами материалы выведения (LPI ♂) последнего вида из дельты Волги (сб. М.С.Алексеевиной), из прудов рыбхоза Пара (сб. В.И.Бахтиной) и из водоема Курганской обл. (материал И.И.Кикнадзе) подтвердили морфологическое сходство личинок *E. carbonaria* (по Шиловой [3]), *E. ?dissidens* и *Fleuria lacustris*. Причем сходство между ними

очень большое, а различие можно оценить на уровне видового.

Род *Fleuria* монотипичен. Личинки *F.lacustris* обитают в сильноэвтрофированных рыбохозяйственных прудах, озерах, в прилегающих к морю водоемах, выносят солоноватые воды. Комары *F.lacustris* спариваются на субстрате [2, 4] и образуют необычно плотные рои-скопления. В рое самцы должны закрепиться и удерживать самку. Общая морфология имаго и строение гениталий [1] свидетельствуют о глубокой, далеко зашедшей адаптации, связанной с роением и спариванием на субстрате. Для половозрелых особей характерны уменьшение числа члеников антенны (до 8) с одновременной редукцией султана, превращение средних и задних ног в типичные для наземных двукрылых (утолщенные бедра и голени, укороченные четковидные членики тарзуса, редуцированные волоски на них и утолщенные короткие хеты). Гениталии модифицируются настолько, что отличить этот вид от любого другого не так сложно. Однако особенности их строения свидетельствуют о надежном приспособлении всех придатков для удержания самок по время спаривания.

Необычный, своеобразный габитус самцов и уникальное строение гениталий позволили Кифферу выделить этот вид в самостоятельный род. Однако строение ротового аппарата личинки этого монотипического рода идентично таковому личинок *Einfeldia carbonaria* (по Шиловой [3]) и *E. ?dissidens*. Имеющиеся тонкие отличия носят характер видового, но не родового уровня. Экология личинок тоже сходна.

В роде *Einfeldia* личинки других групп видов (А и С) столь четко отличаются и между собой, и от личинок *E.carbonaria* (по Шиловой [3]) и *E. ?dissidens* (группа В), что наводят на мысль об искусственном объединении видов перечисленных групп в род *Einfeldia*. *E.longipes* по строению преимагинальных стадий и гениталий самца следует отнести к роду *Chironomus*. Статус *E.pagana*, как и *Fleuria lacustris*, нуждается в уточнении, но несомненно, что последний ближе к *E.carbonaria* (по Шиловой [3]) и *E. ?dissidens*, чем *E.longipes* и *E.pagana* друг к другу и 2 первым видам.

Справедливость нашего заключения о сборном характере рода *Einfeldia* подтверждается Моллером Пиллотом [6] и Ризером с соавторами [9], уточнившими родовой статус 3 видов *Einfeldia*: *E.longipes*, *E.lactuosa* Stora (= *Chironomus storai* G.) и *E.mendax* Stora, справедливо переместившим их в род *Chi-*

ronomus. Следует отметить, что оба последних вида по морфологии личинок относятся к той же группе С, что и *E. longipes*.

Литература

1. Шилова А.И. Об идентичности видов *Fleuria lacustris* Kieff., *F. nigra* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 19.
2. Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976.
3. Шилова А.И. К систематике рода *Einfeldia* Kieff. (Diptera, Chironomidae) // Биология, морфология и систематика беспозвоночных. Л., 1980.
4. Шилова А.И., Родова Р.А. Роение и спаривание хирономид // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972.
5. Fittkau E.J., Reiss F. Limnofauna Europaea. Stuttgart, 1978.
6. Moller Pillot H. Opmerkingen over nomenclatur en determinate van Chironomidae // Nieuwsbrief European Invertebrate Survey-Niederland. 1986. Vol. 17.
7. Pinder L.C.V., Reiss F. The larvae of Chironomidae of the Holarctic region. — Keys and diagnoses // Entomol. scand. 1983. Suppl. 19.
8. Pinder L.C.V., Reiss F. The pupae of Chironominae of the Holarctic region — Keys and diagnoses // Entomol. scand. 1986. Suppl. 28.
9. Ryser H.M., Wülker W., Scholl A. Revision der Gattung Chironomus Mg. (Diptera) X. *Lobochironomus* n. subg. (*C. montuosus* n. sp., *C. storai* Goetgh., *C. mendax* Stora) // Rev. suisse zool. 1985. T. 92, f. 2.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

О. Д. Жаворонкова

ВНЕШНЯЯ МОРФОЛОГИЯ РОТОВЫХ АППАРАТОВ И ПИТАНИЕ ЧЕТЫРЕХ ВИДОВ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (*ACARIFORMES*)

Водяные клещи — типичные представители пресноводных экосистем. Они гетероморфны и гетеротрофны, ювенильные и имагинальные стадии различаются по строению, способам питания и нередко по местообитанию. Личинки в подавляющем большинстве ведут паразитический образ жизни, нимфы и имаго хищничают.

Водяные клещи, концентрируясь иногда в больших количествах [6], играют значительную роль в трофических цепях водных ценозов и оказывают ощутимое влияние на численность различных групп беспозвоночных [3, 5, 6, 12].

К настоящему моменту существует много публикаций, посвященных вопросам систематики и отчасти биологии гидракарин [1, 2, 7-9, 11], но к сожалению, они недостаточно затрагивают морфофункциональную организацию водяных клещей (в частности, строение ротовых аппаратов). Однако, как показывает работа Митчела [10], понимание морфофункциональных особенностей пищедобывающих систем дает возможность более объективно судить о трофической значимости водяных клещей в пресноводных экосистемах.

Ротовой аппарат, или гнатема, водяных клещей представляет собой совокупность околоротовых пищедобывающих конечностей и склеротизированного капитулюма гнатемы, имеющего сложное происхождение [4]. Околоротовые конечности, пальпы и хелицеры, являясь в основном пищедобывающими органами, выполняют тактильные и сенсорные функции. Некоторые авторы считают, что пальпы гидракарин вторично преобразовались в хватательные органы, изначально же они играли роль сенсорных щупов [10]. Внутри капитулюма помещаются глотка, трахеи, внутренне склеротизированные структуры, протоки оральных желез и мускулатура, обеспечивающая работу пальп, хелицер и глотки.

В данной работе представлены 4 различных морфологически контрастных типа ротовых аппаратов следующих видов: *Limnochares aquatica* (L., 1758), *Eylais hamata* Koenike, 1897, *Piona longipalpis* (Krendowski, 1878), *Arrenurus* sp.; все рассматри-

ваемые виды — хищники. Лимнохарес питается хирономидами, эйлаис и пиона — в основном кладоцерами, арренурус — предпочтительно остракодами. У лимнохареса гипостом оформлен в виде рострума, удлинённой цилиндрической формы, окружённого складкой покрова тела клеща — камеростомом (рис. 1, а). Ротовые аппараты других 3 форм укороченные, камеростомы отсутствуют.

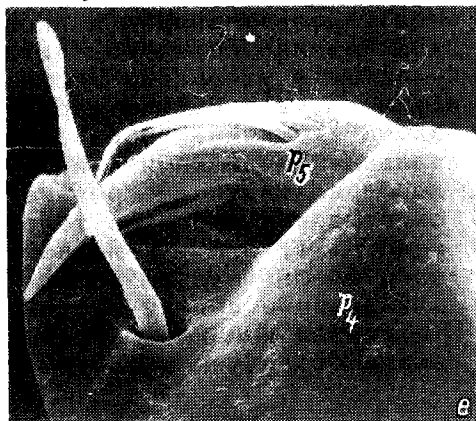
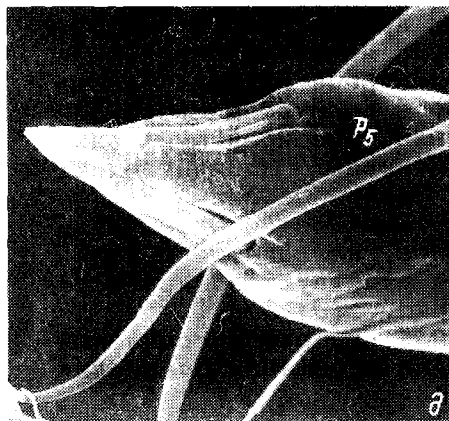
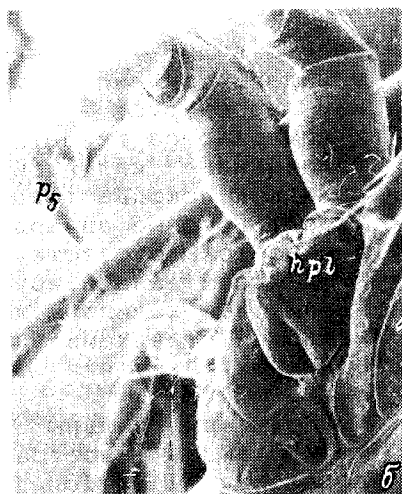
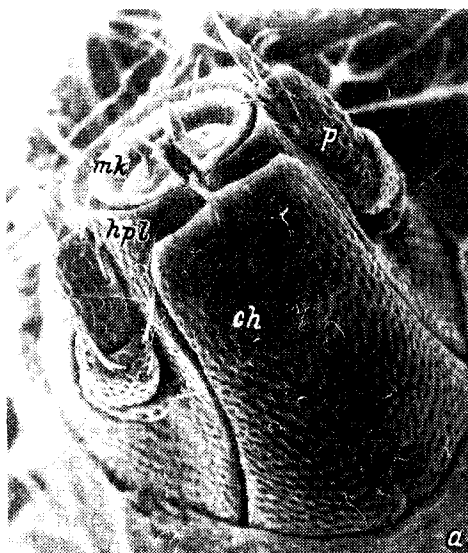
У всех анализируемых видов гидракарин 2-члениковые хелицеры лежат дорсально между гипостомальными складками в желобе, сформированном прогибом верхней стенки капитулюма гнатемы (рис. 1, а-г).

Подвижные пальпы хелицер — хелы, представлены у 3 видов заостренными колющими (*Limnochares aquatica*, *Piona longipalpis*, *Arrenurus* sp.) и булабовидно пробивающими (*Eylais hamata*) органами (рис. 2, а-е). Морфологическое оформление хел различно. Простые, ничем не скульптурированные у эйлаиса и лимнохареса и снабженные глубокими желобками, выстланные по внутренней поверхности бахромками и волокнами у пионы и арренуруса, они, несмотря на свои различия, скорее всего имеют одну морфологическую природу и преобразовались в сложные специфические органы из простых члеников (рис. 2, б, г-е).

У клещей рода *Limnochares* произошло срастание хелицер друг с другом по медиальной линии (рис. 1, а). Хелицеры эйлаид, образующие базальными члениками субкапитулюм, который довольно высоко поднимается над гипостомом (рис. 1, в), медиально также соединены посредством пленки; у гидракарин *Piona* и *Arrenurus* хелицеры обособлены друг от друга.

Пятичлениковые пальпы,двигающиеся в вертикальной плоскости параллельно длинной оси тела клеща, причленяются дорсолатерально к капитулюму (рис. 1, а-г). Пальпы эйлаид и пионид приспособлены для захватывания объектов питания и могут принимать участие в удержании жертвы во время питания клеща (рис. 3, г). Пальпы арренуруса вооружены своеобразными клешнями, образованными расширенными апикальными участками 4 и 5 члениками. Клешни имеют довольно сложное строение и приспособлены для схватывания выростов тела и конечностей добычи (рис. 1, е; 3, б). У лимнохареса, неплывающего водяного клеща, пальпы вообще не участвуют в процессе нападения и поимки жертвы (рис. 1, д; 3, а).

Апикальные концы гипостомов у рассматриваемых видов оформлены в соответствии с пищевой специали-

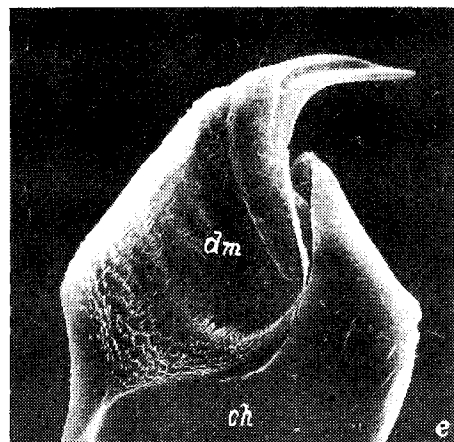
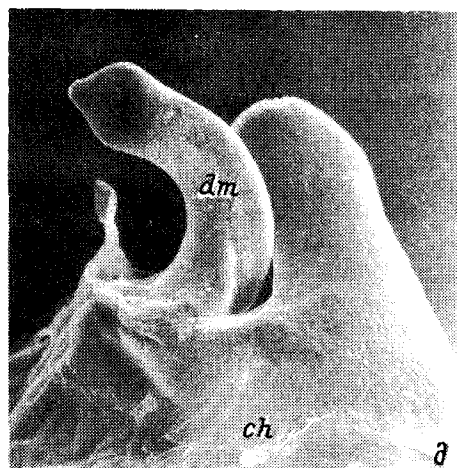
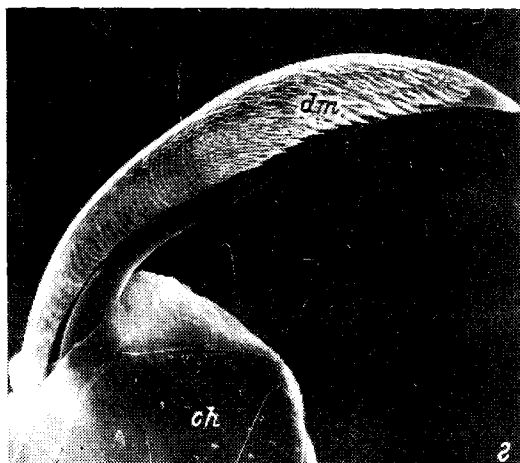
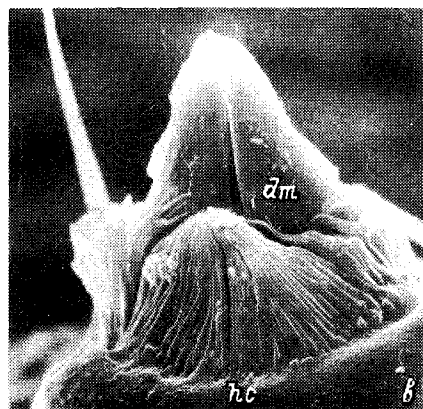
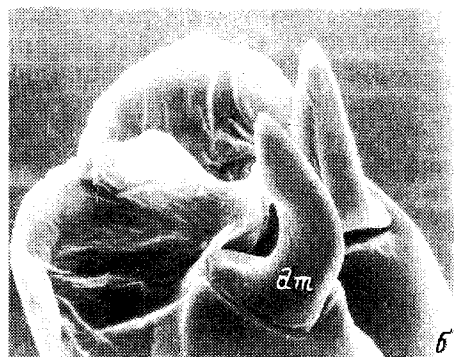
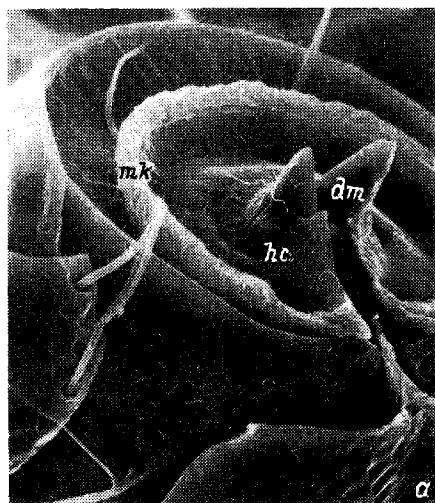


зацией. Как правило, хелицеры гидракарин не закладываются в склеритное кольцо гипостомальными складками, но клещи рода *Eylais* составляют исключение: здесь гипостомальный присасывающийся диск обрамлен бахромой из волосковидных выростов, расположенных на сплошной кольцеобразной кожистой пленке (рис. 1, в), ограничивающей гипостомальную полость. Срастание гипостомальных складок вокруг отверстия вторичного рта у *Eylais* — явление скорее всего вторичное, во всех остальных случаях смыкания лопастей гипостома не происходит. В захвате кладоцер, объектов добычи *Eylais*, принимают участие пальпы и плавательные ножки клеща I-III, а иногда и IV пар. Эйлаис плотно прижимает гипостомальный диск к покрову пойманного животного, глоточный насос создает вакуум в гипостомальной полости, клещ прикрепляется, и булавовидные хелы пробивают покров жертвы. Действие присасывательного диска эйлаид таково, что клещ может плавать, удерживая жертву только присоской (рис. 3, в). Аналогично устроена присоска у *Limnochares aquatica*, но здесь не произошло смыкания гипостомальных складок вокруг ротового отверстия (рис. 1, а, 2, а). Питаясь личинками хирономид, *L. aquatica* присасывается в большинстве случаев к дорсальной стороне головной капсулы личинки (рис. 3, а).

В обоих случаях (у эйлаиса и лимнохареса) ротовое отверстие, из которого выдвигаются хелицеры во время питания, окружено тонкой гофрированной пленкой, вероятно, служащей для разграничения внешней

Рис. 1. Внешняя морфология ротовых аппаратов 4 видов гидракарин и строение пятого членика пальп 2 видов гидракарин.

а — *Limnochares aquatica*, вид с дорсальной стороны (ув. $\times 200$); б — *Piona longipalpis*, вид с латеральной стороны (ув. $\times 100$); в — *Eylais hamata*, вид с вентральной стороны (ув. $\times 200$); г — *Arrenurus* sp. (ув. $\times 300$); д — пятый членик пальпы *Limnochares aquatica* (ув. $\times 2000$); е — апикальный конец пальпы *Arrenurus* sp. (ув. $\times 1500$); ch — базальные членики хелицер, dm — хела — апикальный членик хелицеры, sc — субкапитулум, hpl — гипостомальная складка, mk — обрамление присасывательного диска, P — пальпа, P₄ — четвертый членик пальпы, P₅ — пятый членик пальпы, к — камеростом.



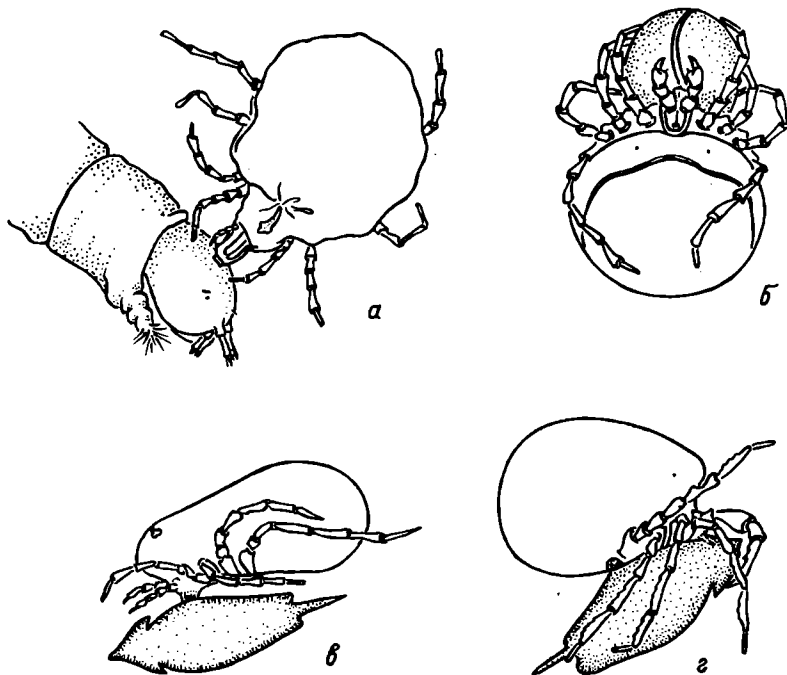


Рис. 3. Схемы нападения на жертву и удерживания объекта питания водяными клещами.

а — *Limnochares aquatica*, б — *Arrenurus* sp., в — *Eylais hamata*, г — *Piona longipalpis*.

Рис. 2. Апикальные участки гипостомов и морфология внутренних поверхностей хел.

а — апикальный участок гипостома *Limnochares aquatica* (ув. x7000), б — хелы *Limnochares aquatica* (ув. x700), в — апикальный участок гипостома *Piona longipalpis* (ув. x1500), г — хела *Piona longipalpis* (ув. x450), д — хела *Eylais hamata* (ув. x1000), е — хела *Arrenurus* sp. (ув. x1000): *hc* — апикальный конец гипостома. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

среды и предглоточной полости клеща. У пионы и арренуруса верхушечный участок гипостома, на котором открывается отверстие вторичного рта, обрамлен небольшим гипостомальным воротничком, прикрывающим вход в глотку в то время, когда клещ не питается и хелицеры целиком погружены в гипостомальный желоб (рис. 2, в).

Строго говоря, гнатеми всех рассмотренных выше водяных клещей являются колюще-сосущими. Они сформированы по единому плану, но отличаются разнообразием строения и уровней организации. Их специализация в каждом отдельном случае позволила им выработать оригинальные способы нападения на жертву, прикрепления к ней и удержания ее во время питания. Ротовой аппарат, выделенный Митчелом [10] в отдельную функциональную единицу, представляет собой пример морфологической системы, обеспечивающей свои адаптивные потребности за счет внутренних перестроек и в каждом случае сохраняющий набор одних и тех же элементов.

Литература

1. Вайнштейн Б.А. Определитель личинок водяных клещей. Л., 1980.
2. Кронеберг А.И. О строении *Eylais extendens* (O.F.Müller) с заметками о некоторых родственных формах // Изв. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии при МГУ. 1978. № 2.
3. Кудринская О.И. О питании некоторых гидракарин // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1950. № 2.
4. Ланге А.Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных *Chelicerata* // Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии. М., 1962.
5. (Матвеев В.Ф., Мартинес К.К., Фруто С.М.) Matveev V.F., Martines C.C., Frutos S.M. Predatory-prey relationships in subtropical zooplankton: water mite cladozerans in an Argentine lake // Oecologia. 1989. Vol. 79.
6. Тузовский П.В. Осеннее повышение численности водяных клещей в устьях рек и ручьев // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 15.
7. Тузовский П.В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М., 1987.
8. Böttger K. Zur biologie und ethologie der einheimischen Wassermilben Arrenurus (Megaluracarus) globator (Müll.) 1776, Piona nodata nodata

- ta (Müll.) 1776 und Eylais infundibulifera meridionalis (Thon) 1899 (Hydrachnellae, Acari) // Zool. Jahrb. Syst. 1962. Bd 89.
9. **Böttger K.** Die Ernährungsweise der Wassermibele *Limnochares aquatica* (L.) (Hydrachnellae, Acari) // Zool. Anz. Suppl. 1969. Bd 33.
 10. **Mitchell R.D.** The Structure and Evolution of Water Mite Mouthparts. // J. Morphol. 1962. Vol. 110, № 1.
 11. **Viets K.** Die Milben des Süßwassers und des Meers. II-III. Jena, 1956.
 12. **Winkel E.H.** Chironomid larvae and their food-web relations in the littoral zone of lake Maarssenveen. Amsterdam, 1988.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 594.72(28)

И.А.Скальская

**РОЛЬ МШАНКИ *PLUMATELLA FUNGOSA* PALL.
В ОСАЖДЕНИИ ВЗВЕСИ В РЕКЕ ШУМАРОВКЕ**

Мшанка *Plumatella fungosa* — эврибионтный вид, способный переносить значительную степень органического загрязнения и высокую температуру воды. В водоемах-охладителях Белоруссии она доминирует в перифитоне, достигая биомассы 22.5 кг/м^3 [1]. Этот вид отмечен в большом количестве на камнях в месте сброса сточных вод у горячего ключа вблизи одного из озер Исландии [2]. В датских евтрофных озерах массовое развитие *P. fungosa* наблюдалось в период высоких значений первичной продукции фитопланктона и температуры [4]. Неоднократно подчеркивалась особая роль мшанки в самоочищении воды и удалении соединений азота. В водоемах, загрязненных бытовыми стоками, колонии мшанок суммарной биомассой 1560 т на 1 км^2 площади дна ежегодно изымали 11.3 т азота [3].

Летом 1989 г. в р. Шумаровке, впадающей в Рыбинское водохранилище, наблюдалась вспышка численности мшанки *P. fungosa*. Она заселила деревянные сваи, затопленный деревянный плот, металлический

понтон, камни, погруженные в воду ветки кустарников, а также стебли макрофитов — горца земноводного, рдеста пронзеннолистного. На стеблях макрофитов почти на каждом растении поселялось по 2–3 крупные колонии массой 180–220 г. К июлю все возможные субстраты были плотно заселены мшанками и представляли собой живые фильтры, что способствовало осаждению взвесей и осветлению воды.

Целью настоящих исследований была оценка роли мшанок в этих процессах. Работы проводили в июне–августе при температуре воды в реке 20–25,4 °С.

Мшанок в больших сосудах с речной водой в течение 15 мин доставляли в лабораторию. Наблюдения за скоростью фильтрации проводили под биноклем в кювете объемом 1 л. Использовали колонии размером 1–1,5 см². Одновременно вели непрерывные наблюдения за 6–8 зооидами в течение 3,5–4 ч. Для предотвращения оседания взвесей воду во время опытов периодически осторожно перемешивали. Мшанки используют в пищу довольно крупные пищевые частицы, поэтому для определения концентрации взвесей применяли специальную методику: 1 л воды профильтровывали через фильтр ТУ 6–09–1678–72 диаметром 9 см, который затем подсушивали в течение 5 мин и взвешивали. Количество взвешенного вещества вычисляли как разницу в массе фильтра с осадком и фильтра, находившегося в дистиллированной воде.

Массы фекальных комочков определяли после предварительного подсушивания и взвешивания 100 экз. с последующим вычислением массы 1 экз. Для расчета площади поверхности отдельных колоний, выросших на стеблях макрофитов, их идентифицировали с геометрическими фигурами (конус, цилиндр). Число зооидов на 1 см² колонии подсчитывали под биноклем.

При довольно высокой температуре воды в водоеме и концентрации взвесей 621 мг/л интервалы между дефекациями были невелики (см. таблицу). С понижением же после дождей первой повысилась концентрация взвешенного вещества. В этот период промежутки между очередными дефекациями увеличились. При дальнейшем понижении температуры воды и уменьшении количества взвесей интервалы между выбрасыванием очередных фекалий возрастали.

Фильтрационная активность мшанок связана непосредственно с температурой и концентрацией взвесей, но эта связь чрезвычайно сложна. Искусственное увеличение концентрации взвесей в 2–3 раза выше естественной не приводило к сокращению интерва-

Интервалы времени между дефекациями
у мшанки при разной температуре
и концентрации взвесей

| Температура, °C | Концентрация взвесей, мг/л | Дефекации | | |
|--------------------|-------------------------------|-----------|---------|-------|
| | | 1-2 | 2-3 | 3-4 |
| 24.2 | 621 | 40-59 | 31-42 | 38-46 |
| 20 | 1570 | 64-73 | 72-78 | 68-76 |
| 17 | 640 | 89-93 | 104-110 | - |

лов между дефекациями; это возможно, связано с тем, что скорость наполнения желудка пищей не соответствовала скорости ее переваривания. Животные прекращали питаться, полипиды начинали втягиваться в цистид. Спустя несколько минут они вновь разворачивались и процесс фильтрации продолжался.

Для расчета количества осаждаемых мшанками взвесей за средний интервал между дефекациями мы приняли 1 ч, что приблизительно соответствует максимальному промежутку при 24.2 °C; тогда число дефекаций за сутки составит 24.

У взрослых зооидов при достаточном количестве пищи фекальные комочки обычно имеют длину 1 мм и ширину 0.3 мм. У молодых или голодающих особей они становятся уже и короче:

| Размеры фекалий, мм | Масса 1 экз., мг |
|---------------------|------------------|
| 0.5-0.9 (0.7) | 0.015 |
| 0.9-1.1 (0.8) | 0.027 |
| 0.8-1.3 (1) | 0.044 |

Подсчет численности зооидов показал, что на 1 м² колонии приходится в среднем 200 экз. Данная колония может полностью очистить от взвесей 1 л воды за 47 ч при концентрации взвеси 621 мг/л и интервале между дефекациями 40 мин. В колонии мшанок массой 200 г, выросших на стеблях горца земноводного, число зооидов составило 32.2 тыс. экз., на поверхности деревянного плота площадью 48 м² — 96 млн. Если учесть, что поверхность колоний чрезвычайно сложна, полна извилин и напоминает колонии коралловых полипов, то в действительности общее число зооидов выше.

Таким образом, количество взвеси, осаждаемой одним зооидом за сутки (при средней массе фекалий

0.044 мг), составит 1.056 мг. При средней его массе 0.156 мг количество осажденных за сутки веществ будет примерно в 7 раз больше, чем масса самого зооида. Дальнейшие расчеты показывают, что колония массой 175 г (24.8 тыс. экз. зооидов) за сутки осаждаст 26.2 г. Нередко на каждом растении поселялось по 2-3 колонии, следовательно, за сутки они были способны изъять до 100 г взвесей. Мшанки, обитавшие на деревянном плоту, за сутки отфильтровывали 101.4 кг взвесей. За июль и август они способны осадить более 6 т взвешенных веществ.

Мшанки, как правило, не учитываются при оценке роли гидробионтов в самоочищении водоемов, хотя их способность осаждать взвесь чрезвычайно велика.

Полученные результаты показали высокую активность мшанок в осаждении взвешенного вещества. Это их свойство можно использовать для предотвращения эвтрофирования водоемов и естественного очищения воды путем интродукции мшанок и установки искусственных субстратов для их поселения. Такой способ очистки особенно эффективно может быть применен в водоемах, используемых для технического и питьевого водоснабжения. Однако в рыбоводных водоемах разведение мшанок нецелесообразно, так как они способны стать конкурентами за пищу планктонным беспозвоночным фильтраторам и дрейссене — кормовым объектам рыб.

Литература

1. **Михаевич Т.В.** Элементы экологии мшанок *Plumatella fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС, БССР // Матер. VII Всесоюз. коллоквиума по ископаемым и современным мшанкам. М., 1986.
2. **Fjeldsa J., Raddum G.** Þrju ný vatnadýr Íslandi // *Natturu fræa Jínguriun*. 1973. Vol. 43, № 1-2.
3. **Job P.** Intervention des populations de *Plumatella fungosa* Pall (Bryozoaire, Phylactoleme) dans // *Hydrobiologia*. 1976. Deel 48, № 3.
4. **Jonasson P.M.** The growth of *Plumatella repens* and *P. fungosa* (Bryozoa Ectoprocta) in relation to external factors in Danish eutrophic lakes // *Oikos*. 1963. Bd 14, № 2.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Паланина АН СССР

Н. М. Зеленецкий

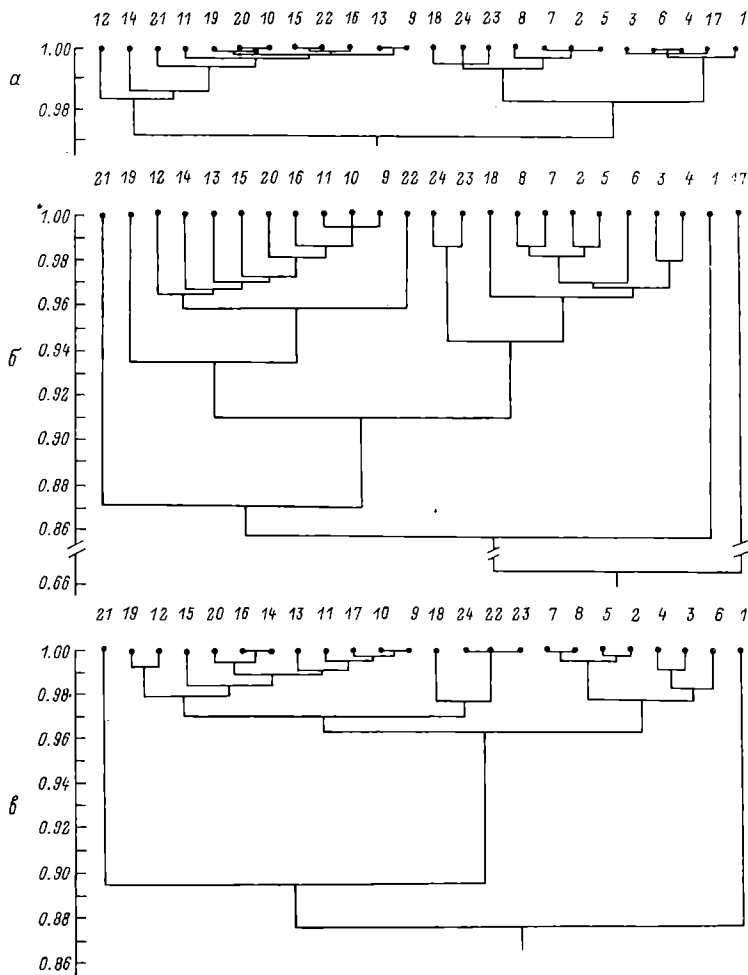
**СУММА КОЛЮЧИХ ЛУЧЕЙ В СПИННЫХ ПЛАВНИКАХ —
НОВЫЙ ПРИЗНАК ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ *PERCA
FLUVIATILIS* L.**

В работах по изменчивости окуня традиционно используется число колючих лучей в первом спинном плавнике — ID [2, 3, 7]. Изредка в литературе встречаются данные о числе колючих лучей во втором спинном плавнике — IID [2]. Вместе с тем морфологически они составляют единое целое. В этом убеждает просмотр большого материала, собранного в разных частях ареала окуня. Во многих случаях четко отличить последний колючий луч ID от первого IID затруднительно или невозможно. Это вызвано большой внутрипопуляционной изменчивостью морфологии колючих лучей в зоне разграничения ID и IID. Различия по длине, наклону, близости расположения к ID или IID лучей в переходной зоне зачастую не дают возможности провести четкую границу между плавниками. При сравнении выборок, сильно различающихся по средним значениям ID, ошибки в подсчетах числа лучей не могут сильно сказываться на результатах классификационных построений; однако, если различия средних невелики, вносимый оператором „шум“ может их сильно исказить.

В настоящей работе мы попытались оценить применимость в исследовании изменчивости окуня признака „сумма колючих лучей в спинных плавниках — ID + IID“. Признак может быть выражен трояко: как счетный в виде средних значений, как условно-дискретный в виде распределений частот его состояний и как дискретный в виде распределений частот сочетаний вариантов ID-IID. Были использованы 2 последних подхода. Сходство выборок из разных популяций оценивалось величиной индекса Нея, кластеризация с последующим построением дендрограмм проводилась односвязным методом.

Признак ID подвержен определенной географической изменчивости (см. рисунок, а). Выделяются 2 кластера: основу 1-го составляют выборки бассейна р. Волги и озер Северо-Запада, основу 2-го — выборки Прибалтики, Днепра и Южного Буга.

При более детальном анализе мы можем отметить значительные несоответствия расположения выборок



Дендрограммы сходства выборок по признакам.

ID (α), ID - IID (β), ID + IID (β) 1 — Ю.Буг (Винницкая обл.), 64 экз.; бассейн Днепра: 2 — Кременчугское водохранилище, 78 экз., 3 — устье р. Рось, 68 экз., 4 — Каневское водохранилище, 36 экз., 5 — устье р. Десны, 100 экз., 6 — Киевское водохранилище, 73 экз.; водоемы Прибалтики: 7 — оз. Выштинское, 87 экз., 8 — оз. Дюся, 100 экз.; бассейн Волги: 9 — дельта, 100 экз., 10 — устье

на дендрограмме географической связанности водоемов. Особенно наглядно это проявляется во 2-м кластере, где объединяются в одну группу выборки совершенно изолированных, расположенных на значительном географическом удалении популяционных группировок. Под сомнение таксономическую значимость этого признака ставит вхождение в данную группировку выборки оз. Темного, расположенного среди верховых болот Молого-Шекснинской низменности в 200 м от оз. Дорожив, и оз. Островского, находящегося в том же районе, а также разделение в разные подкластеры выборки из р. Днепр.

Аналогичным образом классификация выборок по признаку ID-IID мало соответствует их географической связанности (см. рисунок, б). Наиболее адекватно, с нашей точки зрения, отношения сходства между выборками отражает и дендрограмма, построенная по признаку ID+IID (см. рисунок, в). Полученные кластеры, как и расположение выборок внутри них, довольно точно соответствуют географической связанности водоемов в настоящем и прошедшем времени [4, 5], истории расселения вида [6], зоогеографическому районированию Берга [1]. Неясна пока причина близкого сходства выборок из дельты Волги (№ 9) и Рыбинского водохранилища (№ 10). Отсутствие промежуточных выборок пока не дает возможности объяснить это сходство. Выделение в отдельный кластер выборки из популяции оз. Хуторского на Большом Соловецком острове, вероятно, связано с продолжительной ее изоляцией (не менее 11 тыс. лет) [5] и специфическими условиями обитания.

Таким образом, наиболее пригодным для популяционных исследований является признак „сумма колю-

р. Лоша Рыбинского водохранилища, 100 экз., 11 — у оз. Морозиха Рыбинского водохранилища, 100 экз.; озера Молого-Шекснинской низменности: 12 — Мотыкино, 100 экз., 13 — Хотавец, 100 экз., 14 — Дубровское, 43 экз., 15 — Утешково, 100 экз., 16 — Дорожив, 98 экз., 17 — Темное, 88 экз., 18 — Островское, 61 экз.; водоемы Северо-Запада: 19 — оз. Ср.Куйто (Карелия), 56 экз., 20 — оз. Б.Лебяжье (Архангельская обл.), 100 экз., 21 — оз. Хуторское (Большой Соловецкий о-в), 84 экз.; бассейн Урала: 22 — Ириклинское водохранилище (Оренбургская обл.), 48 экз., 23 — оз. Челкар (Уральская обл.), 46 экз., 24 — р. Чаган (Уральская обл.), 50 экз.

чих лучей первого и второго спинных плавников", наиболее полно отражающий как современную географическую взаимосвязь популяций, так и историю формирования современного ареала окуня в пределах европейской части СССР.

Литература

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949.
2. Воронин Ф.Н. Изменчивость окуня некоторых озер Белоруссии // Учен. зап. Белорус. ун-та. Сер. биол. Минск, 1957. Вып. 33.
3. Гома Б.В. Морфологическая характеристика окуневых рыб (судак, окунь, ерш) Невской губы Финского залива // Изв. ГосНИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1972. Т. 82.
4. Жаков Л.А. Формирование и структура рыбного населения озер Северо-Запада СССР. Л., 1984.
5. Квасов Д.Д. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1975.
6. Кудерский Л.А. О саморасселении рыб во внутренних водоемах // Изв. ГосНИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. Л., 1975. Т. 103.
7. Покровский В.В. Материалы по исследованию внутривидовой изменчивости окуня // Тр. Карело-Фин. отд. ВНИИ озер и реч. рыб. хоз-ва. Петрозаводск, 1951. Т. 3.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Паланина АН СССР

УДК 574.3 : 575.21 : 597

А.Н.Касьянов, Н.В.Касьянова

**К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
ОБЫКНОВЕННОГО ЯЗЯ *LEUCISCUS IDUS* (L.)
И АМУРСКОГО ЧЕБАКА *L. WALECKII* (DYBOWSKI)**

В данном сообщении мы приводим первые результаты по изучению популяционной морфологии 2 видов язя. В будущем подробное изучение популяций этих видов позволит выявить внутривидовую изменчивость,

необходимую для сравнения с ранее описанной популяционной структурой плотвы.

Обыкновенный язь, как и плотва, повсеместно представлен в водоемах СССР, другой вид язя — чебак, распространен в бассейне р. Амур и реках, относящихся к бассейну Тихого океана [1]. Материалом для данной работы послужили 4 выборки из популяций типичного подвида *Leuciscus idus idus* (L.) из бассейнов Верхней Волги и Урала и 3 укрупненные выборки амурского язя (чебака) *L. waleckii* из р. Амур. Лов рыбы производили удочкой и сетями. Всего собрано и обработано 572 экземпляра. У рыб просчитывали число ветвистых лучей в спинном (D), анальном (A) и брюшных плавниках (V) и число чешуй в боковой линии (ll). После вываривания из рыб извлекали плоские кости черепа и позвоночник для подсчета числа отверстий каналов сейсмосенсорной системы (КСС) на лобных ($frontale$, fr.), теменных ($parietale$, par.), зубных ($dentale$, dn.), предкрышечных ($praeperculum$, por) костях и числа позвонков в туловищном (V_a), переходном (V_i) и хвостовом (V_c) отделах. Учитывали частоту встречаемости формул глоточных зубов ($d.f.$). По первичным данным подсчитывали статистические характеристики (средние и ошибки) [8].

Анализ всех счетных признаков у 3 выборок чебака (табл. 1) на участке р. Амур от с. Троицкого до оз. Удаль свидетельствуют об их устойчивости, за исключением числа отверстий в $dentale$ (dn.). Наименьшее значение по этому признаку отмечается у циммермановской выборки. Аналогичная стабильность у тех же выборок чебака прослеживается по частотам позвонковых фенотипов и встречаемости формулы глоточных зубов (табл. 2, 3).

Другая картина выявляется при рассмотрении этих признаков у обыкновенного язя. По общему числу позвонков ($V_{общ.}$) выборки из бассейна Верхней Волги

значительно отличаются от выборок из водоемов бассейна р. Урал. Изолированная популяция язя р. Уил отличается по критерию Стьюдента от 3 остальных по числу чешуй в боковой линии и позвонков в туловищном отделе (V_a). Язь из минерализованной и изолированной р. Сагыз обособляется по количеству позвонков в хвостовом отделе (V_c) и отверстий КСС в par.

CST

Таблица 1

Счетные признаки у обыкновенного язя и амурского чебака из разных регионов

| Водоем | D | A | V | II |
|---|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| Язь обыкновенный | | | | |
| Рыбинское водо- хранилище 59° с.ш. | $\frac{8.00 \pm 0.028}{50}$ | $\frac{9.98 \pm 0.078}{50}$ | $\frac{7.99 \pm 0.010}{90}$ | $\frac{57.60 \pm 0.229}{53}$ |
| Можайское водо- хранилище, 58° с.ш. | $\frac{7.95 \pm 0.030}{47}$ | $\frac{9.96 \pm 0.030}{47}$ | $\frac{8.06 \pm 0.032}{82}$ | $\frac{55.57 \pm 0.030}{47}$ |
| Р. Уил, 49° с.ш. | $\frac{7.93 \pm 0.030}{59}$ | $\frac{9.95 \pm 0.060}{60}$ | - | $\frac{53.20 \pm 0.270}{60}$ |
| Р. Сагыз, 48° с.ш. | $\frac{8.00 \pm 0.080}{57}$ | $\frac{10.00 \pm 0.050}{58}$ | - | $\frac{58.64 \pm 0.240}{58}$ |
| Язь амурский | | | | |
| Р. Амур, с. Троиц- кое, 48° с.ш. | $\frac{7.03 \pm 0.025}{93}$ | $\frac{10.26 \pm 0.075}{93}$ | $\frac{8.97 \pm 0.033}{186}$ | $\frac{52.24 \pm 0.200}{92}$ |
| Р. Амур, с. Цим- мермановка, 49° с.ш. | $\frac{7.06 \pm 0.036}{113}$ | $\frac{10.16 \pm 0.076}{113}$ | $\frac{8.91 \pm 0.033}{220}$ | $\frac{51.75 \pm 0.260}{101}$ |
| Оз. Удиль, 51° с.ш. | $\frac{7.05 \pm 0.036}{141}$ | $\frac{10.17 \pm 0.085}{148}$ | $\frac{8.93 \pm 0.035}{296}$ | $\frac{52.29 \pm 0.382}{118}$ |

Таблица 1 (продолжение)

| Водоем | $V_{\text{общ}}$ | V_a | V_i | V_c | dn. |
|-------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| Язь обыкновенный | | | | | |
| Рыбинское водохранилище, 59° с.ш. | $\frac{45.65 \pm 0.090}{49}$ | $\frac{18.31 \pm 0.085}{49}$ | $\frac{3.10 \pm 0.105}{49}$ | $\frac{17.27 \pm 0.092}{49}$ | $\frac{5.24 \pm 0.063}{98}$ |
| Можайское водохранилище, 58° с.ш. | $\frac{45.51 \pm 0.111}{47}$ | $\frac{18.30 \pm 0.109}{47}$ | $\frac{2.90 \pm 0.099}{47}$ | $\frac{17.34 \pm 0.094}{47}$ | $\frac{5.22 \pm 0.063}{77}$ |
| Р. Уил, 49° с.ш. | $\frac{44.95 \pm 0.077}{60}$ | $\frac{17.72 \pm 0.071}{60}$ | $\frac{2.93 \pm 0.071}{60}$ | $\frac{17.30 \pm 0.073}{60}$ | $\frac{5.31 \pm 0.054}{118}$ |
| Р. Сагыз, 48° с.ш. | $\frac{44.83 \pm 0.089}{58}$ | $\frac{18.00 \pm 0.065}{58}$ | $\frac{3.19 \pm 0.067}{58}$ | $\frac{16.66 \pm 0.079}{58}$ | $\frac{5.15 \pm 0.065}{114}$ |
| Язь амурский | | | | | |
| Р. Амур, с. Троицкое 48° с.ш. | $\frac{45.40 \pm 0.096}{91}$ | $\frac{17.76 \pm 0.094}{91}$ | $\frac{3.05 \pm 0.096}{91}$ | $\frac{17.59 \pm 0.092}{91}$ | $\frac{5.13 \pm 0.079}{184}$ |
| Р. Амур, с. Циммермановка, 49° с.ш. | $\frac{45.38 \pm 0.108}{112}$ | $\frac{17.68 \pm 0.086}{112}$ | $\frac{3.04 \pm 0.073}{113}$ | $\frac{17.54 \pm 0.080}{113}$ | $\frac{4.83 \pm 0.073}{206}$ |
| Оз. Удиль, 51° с.ш. | $\frac{45.32 \pm 0.101}{145}$ | $\frac{17.72 \pm 0.099}{145}$ | $\frac{2.96 \pm 0.099}{147}$ | $\frac{17.61 \pm 0.096}{147}$ | $\frac{5.04 \pm 0.084}{274}$ |

Таблица 1 (продолжение)

| Водоем | pop. | fr. | parietale | |
|-----------------------------------|------------------------------|------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| | | | CSO | CST |
| Язь обыкновенный | | | | |
| Рыбинское водохранилище, 59° с.ш. | $\frac{8.90 \pm 0.091}{90}$ | $\frac{5.46 \pm 0.088}{102}$ | $\frac{0.58 \pm 0.053}{96}$ | $\frac{2.08 \pm 0.065}{96}$ |
| Можайское водохранилище, 58° с.ш. | $\frac{9.09 \pm 0.098}{90}$ | $\frac{5.35 \pm 0.087}{93}$ | $\frac{0.57 \pm 0.058}{86}$ | $\frac{2.17 \pm 0.072}{81}$ |
| Р.Уил, 49° с.ш. | $\frac{9.02 \pm 0.079}{116}$ | $\frac{5.69 \pm 0.087}{114}$ | $\frac{0.70 \pm 0.045}{119}$ | $\frac{2.03 \pm 0.069}{119}$ |
| Р.Сагыз, 48° с.ш. | $\frac{9.26 \pm 0.089}{110}$ | $\frac{5.27 \pm 0.079}{113}$ | $\frac{0.63 \pm 0.047}{115}$ | $\frac{1.83 \pm 0.058}{115}$ |
| Язь амурский | | | | |
| Р.Амур, с.Троицкое, 48° с.ш. | $\frac{7.82 \pm 0.096}{154}$ | $\frac{4.35 \pm 0.078}{179}$ | $\frac{0.097 \pm 0.004}{165}$ | $\frac{1.47 \pm 0.077}{165}$ |
| Р.Амур, с.Циммермановка, 49° с.ш. | $\frac{7.90 \pm 0.104}{161}$ | $\frac{4.38 \pm 0.062}{223}$ | $\frac{0.055 \pm 0.002}{160}$ | $\frac{1.45 \pm 0.040}{193}$ |
| Оз. Удьяль, 51° с.ш. | $\frac{7.91 \pm 0.085}{250}$ | $\frac{4.46 \pm 0.084}{285}$ | $\frac{0.063 \pm 0.003}{281}$ | $\frac{1.41 \pm 0.080}{281}$ |

Примечание. Parietale: CSO — надглазничный, CST — надвисочный каналы; над чертой — средняя и ошибка ($M \pm m$), под чертой — количество рыб, экз.

Таблица 2

Частоты основных позвоночных фенотипов у популяций двух видов язя

| Водоем | V _{общ} = 46 | | | V _{общ} = 45 | | V _{общ} = 44 |
|----------------------------|-----------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|--------------------|-----------------------|
| | 18-3-18 | 18-4-17 | 19-3-17 | 18-3-17 | 18-2-18 | 18-3-16 |
| Рыбинское водохранилище | 8 <u>0.163</u> | 8 <u>0.163</u> | 9 <u>0.184</u> | 8 <u>0.163</u> | 3 <u>0.061</u> | - |
| Р. Москва | 5 <u>0.106</u> | 3 <u>0.064</u> | 6 <u>0.128</u> | 9 <u>0.191</u> | 2 <u>0.043</u> | - |
| Р. Урал | 3 <u>0.050</u> | - | 2 <u>0.033</u> | 22 <u>0.367</u> | 9 <u>0.150</u> | 2 <u>0.033</u> |
| Р. Сагыз | 4 <u>0.069</u> | 1 <u>0.017</u> | 2 <u>0.034</u> | 21 <u>0.362</u> | - | 8 <u>0.138</u> |
| Р. Амур (с. Троицкое) | 20 <u>0.220</u> | 1 <u>0.011</u> | 2 <u>0.022</u> | 19 <u>0.209</u> | 8 <u>0.088</u> | 1 <u>0.011</u> |
| Р. Амур (с. Циммермановка) | 31 <u>0.274</u> | 5 <u>0.044</u> | - | 27 <u>0.239</u> | 5 <u>0.044</u> | - |
| Оз. Удиль | 27 <u>0.188</u> | 1 <u>0.007</u> | 4 <u>0.028</u> | 32 <u>0.222</u> | 11 <u>0.076</u> | 1 <u>0.011</u> |

Примечание. Над чертой — количество рыб, экз.; под чертой — частота фенотипов.

Таблица 3

Частоты встречаемости формулы глоточных зубов
(d.f.) у популяций двух видов язя

| Водоем | 3.5-5.3 | 2.5-5.3 | 3.5-5.2 | 2.5-5.1 | 3.6-5.3 |
|-----------------------------------|---------------------|--------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | Язь обыкновенный | | | | |
| Рыбинское водохрани- лище | $\frac{34}{0.791}$ | $\frac{4}{0.093}$ | $\frac{4}{0.093}$ | - | - |
| Р. Москва | $\frac{34}{0.790}$ | $\frac{6}{0.140}$ | $\frac{1}{0.023}$ | - | $\frac{1}{0.023}$ |
| Р. Уил | $\frac{51}{0.879}$ | $\frac{3}{0.052}$ | - | - | $\frac{3}{0.052}$ |
| Р. Сагыз | $\frac{52}{0.928}$ | $\frac{3}{0.054}$ | $\frac{1}{0.018}$ | - | - |
| | Язь амурский | | | | |
| Р. Амур, с. Троицкое | $\frac{68}{0.782}$ | $\frac{10}{0.115}$ | $\frac{6}{0.069}$ | $\frac{1}{0.011}$ | - |
| Р. Амур, с. Циммер- мановка | $\frac{83}{0.798}$ | $\frac{9}{0.087}$ | $\frac{5}{0.048}$ | - | $\frac{1}{0.010}$ |
| Оз. Удиль | $\frac{114}{0.826}$ | $\frac{14}{0.101}$ | $\frac{6}{0.043}$ | $\frac{1}{0.007}$ | $\frac{1}{0.007}$ |

Таблица 3 (продолжение)

| Водоем | 3.5-4.3 | 2.5-5.2 | 3.3-5.3 | 3.5-4.2 | 2.5-4.2 | 4.5-5.3 |
|---------------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| | Язь обыкновенный | | | | | |
| Рыбинское водохранилище | - | $\frac{1}{0.023}$ | - | - | - | - |
| Р. Москва | - | $\frac{1}{0.023}$ | - | - | - | - |
| Р. Уил | - | $\frac{1}{0.017}$ | - | - | - | - |
| Р. Сагыз | - | - | - | - | - | - |
| | Язь амурский | | | | | |
| Р. Амур, с. Троицкое | - | $\frac{1}{0.011}$ | - | $\frac{1}{0.011}$ | - | - |
| Р. Амур, с. Циммермановка | $\frac{2}{0.019}$ | $\frac{1}{0.010}$ | $\frac{1}{0.010}$ | $\frac{1}{0.010}$ | - | $\frac{1}{0.010}$ |
| Оз. Удиль | - | $\frac{1}{0.007}$ | - | - | $\frac{1}{0.007}$ | - |

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой — количество рыб, экз.; под чертой — частота вариантов.

По частотам позвонковых фенотипов они также различаются: верхневолжские популяции маркируются наибольшими частотами 2 характерных фенотипов — 18-4-17 и 19-3-17, а уральские — 18-3-17. Более того, уральские популяции по этой группе признаков отличаются и между собой. Так, уилская популяция маркируется фенотипом 18-2-18, а фенотип 18-3-16 характерен только для сагызской популяции. Значения частот основной формулы d.f. (3.5-5.3) выше у уральских выборок в сравнении с верхневолжскими.

Итак, проведенное сравнение морфологической изменчивости популяций 2 видов язей на данном этапе исследований показало, что обыкновенный язь более изменчив, нежели амурский. Этим различиям, на наш взгляд, можно дать следующее объяснение.

Ареал, на котором изучался амурский язь, занимал небольшой участок реки протяженностью в 700 км и простирался от 48 до 51° с.ш. Поэтому не исключено, что в этом регионе чебак представлен только одной популяционной системой. Однородность чебака может быть также следствием интенсивного перемешивания молоди за счет ската с одних участков реки на другие при отсутствии механической изоляции (плотин).

Крайние выборки обыкновенного язя были взяты из точек, удаленных друг от друга на расстояние 1500 км и расположенных в средних и низких широтах (59-58° и 49-48°) и в разных климатических зонах. Морфологическая разобщенность этих популяций может быть вызвана не только географической изоляцией, но и влиянием условий обитания. Следует отметить, что в направлении изменчивости по общему числу позвонков и позвонковым фенотипам у язя обнаруживается сходство с плотвой. Плотва из Верхней Волги, так же как и язь (табл. 1), характеризуется повышенными значениями общего числа позвонков (41.17 — Рыбинское водохранилище, 41.10 — Можайское) в сравнении с плотвой из рек Уил и Сагыз (40.73 и 40.71 соответственно). Верхневолжские ее популяции маркируются позвонковыми фенотипами, характерными для среднерусской, а уральские — понто-каспийской популяционной системы.

Основываясь на параллельной изменчивости язя и плотвы, мы вправе предположить, что взятые случайным образом выборки язя из Верхней Волги и из бассейна Урала представляют собой разные группы популяций (популяционные системы). Однако для выявления и оконтуривания популяционных систем обоих видов язя необходимо изучать популяции таким обра-

Частоты вариантов числа лучей
в спинном плавнике у популяций двух видов язя

| Водоем | Число лучей в спинном плавнике | | |
|-------------------------|--------------------------------|--------------------|-------------------|
| | 7 | 8 | 9 |
| Язь обыкновенный | | | |
| Рыбинское водохранилище | $\frac{1}{0.020}$ | $\frac{48}{0.960}$ | $\frac{1}{0.020}$ |
| Можайское водохранилище | $\frac{2}{0.042}$ | $\frac{45}{0.957}$ | - |
| Р. Уил | $\frac{4}{0.068}$ | $\frac{55}{0.932}$ | - |
| Р. Сагыз | - | $\frac{57}{1.000}$ | - |
| Язь амурский | | | |
| С. Троицкое | $\frac{90}{0.968}$ | $\frac{3}{0.032}$ | - |
| С. Циммермановка | $\frac{106}{0.938}$ | $\frac{7}{0.062}$ | - |
| Оз. Удиль | $\frac{137}{0.972}$ | $\frac{4}{0.028}$ | - |

зом, чтобы они равномерно представляли их ареалы. Такой подход изучения популяций дал ранее хорошие результаты на леще и плотве [2, 4].

В заключение хотелось бы упомянуть о межвидовых различиях. Популяции разных видов устойчиво различаются между собой по основным диагностическим признакам (число лучей в *D*, число чешуй в *11*) [1], а также по числу отверстий *por.*, *fr.* и *par.*, частотам позвонковых фенотипов и спектру вариантов глоточных зубов (табл. 1-3). Согласно морфологической конценции, новая группа может быть описана как новый вид только при наличии хиатуса, т.е. только том случае, когда облако распределения особей неизвестной группы не перекрывается таковым особей „хорошего“ вида по какому-нибудь признаку [10].

Однако приведенные нами межвидовые различия не достигают видового критерия по всем признакам, так как в данном случае здесь отсутствует хиатус. Даже по наиболее различающемуся признаку — числу лучей

в *D*, наблюдается перекрывание распределений вариантов признака (в нашем случае меняется только мода), т.е. формально эти группы язя нельзя отнести к разным видам (табл. 4).

Вместе с тем в настоящее время наших фрагментарных данных, а также отрывочных литературных сведений по счетным признакам (*D*, *A*, 11, $V_{\text{общ.}}$), приведенным для малочисленных выборок разных подвидов и видов язя [1, 3, 5-7, 9], явно недостаточно для того, чтобы оценить морфологические дистанции между уже описанными таксонами. Поэтому вопрос о систематическом статусе выделенных ранее групп язя может быть решен только с привлечением большего числа их популяций.

Литература

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.;Л., 1949. Т. 2.
2. Изюмов Ю.Г., Кожара А.В. Внутривидовая изменчивость и эволюция леща *Abramis brama* (L.) // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990.
3. Карасев Г.Л. Рыбы Забайкалья. Новосибирск, 1987.
4. Касьянов А.Н. Популяционная структура и некоторые вопросы микрофилогенеза плотвы *Rutilus rutilus* (L.) // Микроэволюция пресноводных организмов. Рыбинск, 1990.
5. Кириллов Ф.И. Ихтиофауна бассейна реки Вилюя // Тр. Ин-та биол. Якут. фил. Сиб. отд-ния АН СССР. 1962. Вып. 8.
6. Меньшиков М.И. Рыбы бассейна Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1948.
7. Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф., Солонинова Л.Н. Рыбы Казахстана. Т. 2: Карповые. Алма-Ата, 1987.
8. Плохинский Н.А. Биометрия. М., 1970.
9. Шапошникова Г.Х. Биология и распределение рыб в реках уральского типа. М., 1964.
10. (Mayr E.) Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

Ю. В. Слынько

ПОЛИМОРФИЗМ МЫШЕЧНЫХ ИЗОФЕРМЕНТОВ
КАРПОВЫХ РЫБ СССР.

1. ЛАКТАТДЕГИДРОГЕНАЗА (ЛДГ, К.Ф.1.1.1.27)

Лактатдегидрогеназа (ЛДГ) относится к одному из наиболее изученных изоферментов не только у рыб, но и у других животных [2, 4, 12, 15]. У большинства изученных видов рыб этот фермент имеет четвертичную структуру, является тетрамером, и, как правило, на электрофореграммах у диплоидных видов предстает в виде серии из 5 изоферментов: A_4 , A_3B , A_2B_2 , AB_3 и B_4 . В случае полиморфизма по одному из генов количество изоферментов у гетерозигот увеличивается до 15, но обычно (вследствие сходной электрофоретической подвижности ряда гибридных гетерополимеров) число визуально различаемых полос равно 12 [12]. Для аллелей ЛДГ характерно кодоминантное наследование. Число генов ЛДГ в геноме рыб и рыбообразных варьирует от 1 до 5.

Установлено, что ЛДГ карповых рыб кодируется 3 генами, 2 из которых (А и В) работают в мышечной ткани и ретине глаз, а 3-й ген (С, синонимы L и E) — в печеночной ткани [13, 14]. Данные по ЛДГ у видов семейства карповых рыб обобщены в работах В.С. Кирпичникова и Валенты [4, 17, 18]. Как по структурным, так и по регуляторным генам полиморфизм ЛДГ обнаружен у целого ряда американских (родов *Rhinichthys*, *Notropis*, *Lavinia*, *Hesperoleucus*) и евразийских [полиплоидных — у амурского и европейского сазанов, обоих видов карася, усача (маре-ны), южного усача и диплоидных — у леща, густеры, красноперки, чебачка, горчак, белого амурского леща] видов. За последнее время он выявлен также у дальневосточных видов рода *Tribolodon* [6, 11] и 2 подвидов плотвы [4, 6, 7].

В целом ЛДГ проанализирована более чем у 30 видов евразийских карповых, и почти у половины обнаружен наследственный полиморфизм по какому-либо из генов. Следует учитывать, что в основном это европейские и североамериканские виды; карповые других зоогеографических регионов представлены крайне незначительно и соответственно непропорционально, что не позволяет охарактеризовать по данному ферменту все семейство. Помимо этого, у подавляющего большинства изученных видов полиморфизм, как прави-

ло, печеночный локус ЛДГ-С, и только у белого леща, горчача, южного усача и золотого карася отмечен полиморфизм по мышечным генам ЛДГ [18]. Неясна ситуация с полиморфизмом ЛДГ у плотвы. Имеющиеся по данному виду сведения [3, 5] представлены в тезисной форме, что не позволяет точно установить характер, вид и тканевую принадлежность описываемого полиморфизма. Однако, существуют конкретные данные о мономорфизме обоих мышечных локусов у итальянской плотвы и ее подвидов [10].

Таким образом, настоящее исследование было направлено на уточнение данных о полиморфизме мышечной ЛДГ европейских карповых и расширение сведений об ЛДГ мышц путем анализа большого массива видов карповых Амурской переходной области в целях получения представительной информации о полиморфизме мышечной ЛДГ в семействе карповых рыб, прежде всего в СССР. Были обследованы 11 видов карповых рыб европейской части СССР и 13 видов Амурской переходной области (табл. 1). Материал собирали в 1987-1989 гг. по бассейнам рек Неман, Днепр, Москва, Волга, Амур, озер Литвы, а также озер Ханка и Хасан.

Таблица 1

Виды карповых рыб СССР,
исследованные по ЛДГ мышечной ткани

| Русское название | Латинское название | Число, экз. | Место сбора | Плоидность 2n |
|------------------|----------------------------|-------------|---------------------------|---------------|
| Линь | <i>Tinka tinka</i> L. | 35 | Озера Литвы, р. Днепр | 48 |
| Плотва | <i>Rutilus rutilus</i> L. | 132 | Реки Неман, Волга, Москва | 50 |
| Синец | <i>Abramis ballerus</i> L. | 80 | Р. Волга | 50 |
| Лещ | <i>A. brama</i> L. | 150 | То же | 50 |
| Густера | <i>Blicca bjoerkna</i> L. | 48 | " | 50 |

Таблица 1 (продолжение)

| | | | | |
|---------------------------|---|----|-----------------------------|-------|
| Чехонь | <i>Pelecus cultratus</i> L. | 30 | Р. Волга | 50 |
| Красноперка | <i>Scardinius erythrophthalmus</i> L. | 40 | Р. Днепр | 50 |
| Жерех | <i>Aspius aspius</i> L. | 40 | То же | 52 |
| Уклея | <i>Alburnus alburnus</i> L. | 80 | Реки Днепр, Волга | 50-52 |
| Елец | <i>Leuciscus leuciscus</i> L. | 40 | Р. Днепр | 50 |
| Язь | <i>L. idus</i> L. | 38 | Озера Литвы, р. Волга | 50 |
| Амурский чебак | <i>L. waleckii</i> Dyb. | 62 | Озера Ханка, Хасан, р. Амур | - |
| Конь пятнистый | <i>Hemibarbus maculatus</i> Bleek. | 60 | Р. Амур | - |
| Конь губарь | <i>H. labeo</i> Pal. | 32 | Оз. Ханка | 50 |
| Пескарь-лень | <i>Sarcochilichthys sinensis lacustris</i> Dyb. | 16 | Р. Амур | - |
| Китайский ящерный пескарь | <i>Saurogobio dabryi</i> Bleek. | 36 | Оз. Ханка | - |
| Монгольский краснопер | <i>Erythroculter mongolicus</i> Basil. | 40 | Р. Амур | - |
| Верхогляд | <i>E. erythropterus</i> Basil. | 39 | То же | - |
| Горбушка | <i>E. oxycepalus</i> Bleek. | 37 | Оз. Ханка | - |
| Востробрюшка | <i>Hemiculter leucisculus</i> Basil. | 56 | Р. Амур, оз. Ханка | - |

Таблица 1 (продолжение)

| | | | | |
|--|---|----|----------|----|
| Плоского- ловый амурский жерех | <i>Pseudaspius lep- tocephalus</i> Pal. | 45 | Р.Амур | - |
| Желтопер- ка | <i>Xenocypris mac- rolepis</i> Bleek. | 28 | То же | - |
| Амурский горчак | <i>Rhodeus serice- us</i> Pal. | 35 | " | 48 |
| Ханкин- ский колю- чий гор- чак | <i>Acanthorhodeus chankaensis</i> Dyb. | 40 | Оз.Ханка | 48 |

Непосредственно после вылова вырезали пробы белых скелетных мышц и спинной части и замораживали. Замороженные пробы доставляли в лабораторию и хранили не более 1-1.5 мес до момента обработки. Навески проб гомогенизировали в 20%-ном растворе сахарозы, центрифугировали на холоде при 16 тыс.об./мин и полученный супернатант подвергали элеектрофорезу в вертикальном блоке полиакриламидного геля (ПААГ) в ТЕБ-буферной системе, рН 8.3-8.4 [16]. После окончания электрофореза блоки извлекали и подвергали гистохимическому окрашиванию для выявления спектров ЛДГ по стандартной методике [2]. Оценку внутривидовой изменчивости мышечной ЛДГ проводили по количеству полос (изоферментов) и их относительной электрофоретической подвижности (r.f.). В качестве r.f. = 100 была использована подвижность гомополимера V_4 спектра ЛДГ видов рода *Hemibarbus*.

Почти у всех исследованных видов мышечная ЛДГ представлена на электрофореграммах спектром из 5 полос, за исключением линя и чехони, у которых он состоит из 6. Полученные данные согласуются с имеющимися представлениями о тетрамерной структуре ЛДГ у карповых рыб, изоферменты которой контролируются 2 неаллельными генами в мышечной ткани, с образованием гибридных изоферментов. Хотя не по всем анализируемым в настоящей работе видам существуют кариологические данные, но по сведениям о

других видах целого ряда упомянутых родов [1, 8, 19] можно утверждать, что все использованные нами виды являются диплоидами, откуда — формирование типичного пятиполосочного спектра мышечной ЛДГ. Наши данные по мышечной ЛДГ линия, леща, густеры, красноперки, уклей согласуются с результатами исследований других авторов [5, 6, 17, 18] как по структуре, так и по внутривидовой изменчивости. Появление в спектрах мышечной ЛДГ шести полос у линия и чехони обусловлено, по-видимому, формированием субгетерополимеров эпигенетической природы [20].

Полиморфизм мышечной ЛДГ выявлен у 3 видов — плотвы (европейская фауна), верхогляда и горбушки (амурская фауна) — и связан с изменениями в подвижности и числе полос (см. рисунок). У плотвы и верхогляда выявлено 3 фенотипа мышечной ЛДГ, а у горбушки — 2. Фенотипы I и II содержат по 5 изоферментов и различаются по относительной электрофоретической подвижности „быстрых“, анодных, полос. Катодная, „медленная“, полоса, соответствующая гомополимеру A_4 , не проявляет изменчивости у всех 3 видов. Фенотипы III по максимальной анодной подвижности соответствуют таковым II и имеют 12 полос.

Приведенные данные с учетом принципов генетической детерминации мышечной ЛДГ у карповых и молекулярных механизмов формирования изоферментов у гетерозигот [2, 12, 14] позволяют предположить, что наблюдаемый полиморфизм у названных видов является наследственным и обусловлен действием 2 кодоминантных аллелей, возникших в результате мутации по локусу ЛДГ-В — ЛДГ^В и ЛДГ^{В'}. Локус ЛДГ-А мономорфен. Соответственно фенотипы I и II могут быть интерпретированы по соответствующим аллелям как гомозиготы ЛДГ-ВВ и ЛДГ-В'В', а III — как гетерозигота ЛДГ-ВВ. Как уже упоминалось, у горбушки выявлено только 2 фенотипа (I — гомозиготный и III — гетерозиготный). Представленный на схеме фенотип II (гомозигота ЛДГ-В'В') построен путем интерполяции, и его существование в популяции (но с невысокой частотой) доказывается наличием гетерозиготного фенотипа и нижеприводимыми расчетами (табл. 2).

Проверка соответствия наблюдаемых распределений частот фенотипов мышечной ЛДГ у каждого из 3 видов, ожидаемым из распределения Харди-Вайнберга, подтвердила справедливость предложенных гипотез

Распределение фенотипов
и частот аллелей мышечной ЛДГ

| Вид | Количество рыб, экз. | Фенотипы | | | Частота аллеля ЛДГ ^B | Гетеро- зигот- ность (h) | χ^2 |
|-----------|----------------------------|--------------------|-------------------|-----------------|---------------------------------------|-----------------------------------|----------|
| | | ЛДГ- ВВ | ЛДГ- ВВ' | ЛДГ- В'В' | | | |
| Горбушка | 37 | $\frac{32}{31.8}$ | $\frac{5}{4.8}$ | $\frac{0}{0.4}$ | 0.93 | 0.14 | 0.4 |
| Верхогляд | 39 | $\frac{28}{26.1}$ | $\frac{8}{11.7}$ | $\frac{3}{1.2}$ | 0.82 | 0.30 | 4.0 |
| Плотва | 132 | $\frac{101}{97.7}$ | $\frac{26}{31.7}$ | $\frac{5}{2.6}$ | 0.86 | 0.24 | 3.3 |

Примечание. $\chi_{st}^2 = \{5.9 - 9.2 - 13.8\}$, d.f. = 2.

геналлельной детерминации: для каждого из них значения χ^2 были меньше χ_{st}^2 . Таким образом, у 3 видов карповых рыб (горбушки, верхогляда и плотвы) полиморфизм по мышечной ЛДГ является наследственным и обусловлен действием 2 кодоминантных аллелей локуса ЛДГ-В.

Можно считать подтвержденными сведения о полиморфизме ЛДГ плотвы при допущении, что авторы предыдущих работ [3, 7] описывали полиморфизм мышечной ЛДГ. Такое описание у верхогляда и горбушки увеличивает список полиморфных по данному ферменту дальневосточных видов карповых. Обращает на себя внимание тот факт, что они относятся к одному роду *Erythroculter*, при этом 3-й из них — монгольский краснопер — мономорфен по мышечной ЛДГ. К характерным особенностям полиморфизма мышечной ЛДГ у верхогляда, горбушки и плотвы следует отнести невысокие частоты встречаемости аллеля ЛДГ^{B'} и крайне низкую представительность в популяциях гомозиготы ЛДГ-В'В'. Данное явление может быть связано как со сравнительно недавним по времени возникновением аллеля ЛДГ^{B'}, так и с действием сильного направленного отбора против него.

Из приведенных распределений можно заключить, что поддержание данного аллеля у каждого из 3 видов происходит в основном за счет гетерозигот. Можно также предположить (во всяком случае на ос-

новании имеющегося материала), что в отношении полиморфизма мышечной ЛДГ верхогляда, горбушки и плотвы мы имеем дело с проявлением моногенного гетерозиса, т.е. преимущественного выживания гетерозигот [4, 9]. По мнению В.С.Кирличникова [4], такой механизм поддержания белкового полиморфизма, как моногенный гетерозис, служит прямым доказательством его селективной природы. Однако несомненно, что окончательные доказательства в пользу изложенных представлений в данном случае могут быть получены в ходе проведения широкого популяционно-генетического анализа, тем более что рассматриваемые виды, в особенности плотва, занимают обширные ареалы и населяют разнообразные биотопы.

Характеризуя в целом полиморфизм мышечной ЛДГ в семействе карповых рыб, обитающих в частности на территории СССР, с учетом приведенных выше данных других авторов [4, 5, 6, 17, 18], можно говорить о приблизительно 16%-ном уровне полиморфизма (7 видов из 43 полиморфны по мышечной ЛДГ) с примерно одинаковым распределением между европейской и амурской фаунами. Однако необходимо подчеркнуть тот факт, что полиморфизм мышечной ЛДГ у амурских видов присущ только представителям таксономической группы *Barbina* (роды *Parabramis*, *Erythroculter*), тогда как среди европейских полиморфных видов встречаются представители как *Barbina* (южный усач, горчак, золотой карась), так и другой основной таксономической группы карповых — *Leuciscina* (плотва).

Таким образом, для европейской фауны характерно не только несколько более высокое число полиморфных по мышечной ЛДГ видов, но и большее таксономическое разнообразие по сравнению с амурской фауной. Если же мы проведем таксономическое сопоставление мышечных и печеночных локусов ЛДГ у всех изученных представителей семейства карповых, то установим, что полиморфизм мышечной ЛДГ выявляется, как правило, у видов группы *Barbina*, а печеночный — группы *Leuciscina* (лещ, густера, красноперка, чебачок, большинство североамериканских карповых). По всей видимости, все эти особенности проявления полиморфного состояния локусов ЛДГ у различных таксономических групп могут иметь закономерный характер и, следовательно, в определенной мере отражают как процесс эволюции самого фермента, так и сопряженность его с организменной эволюцией всего семейства карповых рыб.

Литература

1. Васильев В.П. Эволюционная кариология рыб. М., 1985.
2. Генетика изоферментов. М., 1977.
3. Зенкин В.С., Цыганков В.Ю., Оверкайте Г.М. Генетическая дифференциация плотвы из Куршского залива и пяти озер Выштынецкой группы по полиморфным белкам // Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс, 1985.
4. Кирпичников В.С. Генетика и селекция рыб. Л., 1987.
5. Мисюнене Д.В., Вирбицкас Ю.Б. Генетическая гетерогенность популяций карповых рыб, населяющих водоемы-охладители в Литовской ССР // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по генетике, селекции и гибридизации рыб. М., 1986.
6. Омельченко В.Т., Полякова Н.Е., Иванков В.Н., Лукьянов П.Е. Генетико-биохимическая и морфологическая характеристика дальневосточных красноперок *Tribolodon brandti* (Dyb.) и *T. hakonensis* (G.) и их гибридного потомства // Вопр. ихтиологии. 1986. Т. 26, вып. 2.
7. Седов С.И., Андрианова С.Б. Физиолого-биохимическая характеристика и генетическая структура северокаспийской воблы и проблема регуляции ее воспроизводства // Тез. докл. VI Всесоюз. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс, 1985.
8. Arai R. A chromosome study on two Cyprinid Fishes. *Acrossocheilus labiatus* and *Pseudorasbora pumila pumila*, with Notes on Eurasian Cyprinids and their karyotypes // Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo. 1982. Ser. A. Vol. 8(3).
9. (Ayala J., Kiger J.A.) Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. М., 1988. Т. 3.
10. Berrebi P., Dupont F., Cattanco-Berrebi G., Crivelli A.J. An isozyme study of the natural cyprinid hybrid *Alburnus alburnus* x *Rutilus rutilus* in Greece // J. Fish Biol. 1989. Vol. 34, № 2.
11. Hanzawa Naoto, Taniguchi Nobuhiko, Numkachi Kenichi. Geographical differentiation in populations of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* deduced from allozymic variation // Zool. Sci. 1988. Vol. 5, № 2.
12. (Harris H.) Харрис Г. Основы биохимической генетики человека. М., 1973.

13. **Kepes K.L., Whitt G.S.** Specific lactate dehydrogenase gene function in the differentiated liver of cyprinid fish // *Genetics (USA)*. 1972. Vol. 71 (Suppl.).
14. **Markert C.L., Shaklee J.B., Whitt G.S.** Evolution of a gene // *Science*. 1975. Vol. 189, № 4197.
15. **Nevo E.** Genetic variation in natural populations: patterns and theory // *Theor. Pop. Biol.* 1978. Vol. 13, № 1.
16. **Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G.** Serum protein electrophoresis in acrylamid gel // *Science*. 1965. Vol. 147.
17. **Valenta M.** Polymorphism of A, B and C loci of lactate dehydrogenase in European fish species of the Cyprinidae family // *Anim. Blood Groups and Biochem. Genet.* 1978. Vol. 9, № 3.
18. **Valenta M., Stratil A.** Biochemical genetics of the fish family Cyprinidae // *Top. Probl. of Ichthyology. Proc. Symp. Brno*, 1981.
19. **Zhou Mi, Kang Yang, Li Yucheng, Zhou Tun.** Analysis by method of silvering karyotypes of seven species Cyprinid fishes // *Zool. Res. (Chin.)*. 1988. Vol. 9, № 3.
20. **(Yamamura Ken-iti, Ohita Dzen-iti) Ямамура Кен-ити, Огита Дзени-ти.** Эпигенетическое образование изотимов лактатдегидрогеназы // *Тез. докл. XIV Международного генетического конгресса*. М., 1978. Ч. 1.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 574.622 : 577.1 : 591.132 : 597

В.В.Кузьмина, М.Л.Галактионова

**АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ
У ЛЕЩА ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА.
СООБЩЕНИЕ II. КАРБОГИДРАЗЫ**

Ранее нами были приведены данные по уровню общей протеолитической активности у леща из водохранилищ Волжского каскада [1]. В настоящей работе анализируются результаты изучения общей амилалити-

ческой активности, а также расчеты соотношения уровня активности карбогидраз и протеаз в кишечнике тех же особей. Материал и методические подходы описаны в предыдущей публикации [1]. Уровень общей амилолитической активности определяли по приросту гексоз [2].

Результаты исследований у леща разных водохранилищ позволили выявить ряд интересных особенностей (см. таблицу). Так, уровень общей амилолитической активности слизистой кишечника рыб из Иваньковского водохранилища оказался в 2.6 раза ниже, чем у леща из Угличского. Активность карбогидраз в содержимом кишечника (химусе) у тех же рыб в 2-3 раза выше, чем в слизистой кишечника. При этом различия в уровне общей амилолитической активности химуса недостоверны.

При сопоставлении средних величин общей амилолитической активности в слизистой кишечника леща из водохранилищ Средней Волги существенные различия не установлены. Значения этого показателя варьируют мало: от 1.7 до 2 мкмоль/мин. Уровень общей амилолитической активности химуса у рыб из этих же водохранилищ также выше, чем в слизистой; причем характерно последовательное его уменьшение (примерно в 1.4 раза) у леща системы водохранилищ Горьковское-Чебоксарское-Куйбышевское.

Особи Саратовского водохранилища характеризуются относительно низким уровнем общей амилолитической активности слизистой и более высокой — химуса. Эта же закономерность отмечается и для рыб Волгоградского водохранилища.

Расчеты коэффициентов ХС (активность химуса-активность слизистой) свидетельствуют об отсутствии направленного изменения их величины. Так, для рыб Иваньковского водохранилища характерен коэффициент, равный 4.37, Угличского — 1.96, Рыбинского — 3.00, Горьковского — 2.63, Чебоксарского — 2.02, Куйбышевского — 1.32, Саратовского — 4.52, Волгоградского — 5.02. Эти данные указывают на разное соотношение активности карбогидраз, принимающих участие в полостном и мембранном гидролизе пищи у рыб из разных водоемов. Суммарная активность карбогидраз в химусе и слизистой минимальна у рыб Куйбышевского, наиболее высока у леща из Угличского и Рыбинского водохранилищ. В большинстве водоемов величина этого показателя колеблется от 5.2 до 8.1 мкмоль/мин.

Активность пищеварительных ферментов кишечника леща
из ряда водохранилищ Волжского каскада

| Водохранилище | Общая амилолитическая активность, мкмоль/мин | | Суммарная активность карбогидраз, мкмоль/мин | К/П | | Σ К и Σ П |
|---------------|--|----------------------------------|--|-----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| | слизистая | химус | | слизистой | химуса | |
| Иваньковское | 0.71-2.57 1.36±0.12 (39.2) | 0.45-9.62 6.07±0.47 (33.9) | 1.38-10.71 7.32±0.50 (29.6) | 0.87-5.75 2.10±0.29 (60.2) | 0.45-10.5 5.47±0.46 (36.9) | 0.99-6-19 3.95±0.31 (33.7) |
| Угличское | 1.48-6.42 3.48±0.52 (47.6) | 4.36-12.1 6.83±0.70 (32.2) | 7.18-14.6 10.3±0.78 (24.0) | 0.43-1.66 1.00±0.14 (43.5) | 0.18-4.00 2.08±0.24 (36.5) | 1.04-2.52 1.53±0.14 (28.4) |
| Горьковское | 0.38-4.84 1.85±0.31 (69.2) | 1.16-8.30 4.86±0.44 (37.7) | 1.99-12.3 6.59±0.67 (42.2) | 0.19-4.88 1.20±0.25 (86.9) | 0.43-2.65 1.76±0.25 (36.6) | 0.55-2.30 1.43±0.12 (33.7) |
| Чебоксарское | 0.36-4.22 1.71±0.30 (70.0) | 1.11-8.67 3.46±0.60 (71.9) | 1.83-12.9 5.17±0.89 (69.0) | 0.46-3.09 1.05±0.17 (65.7) | 0.42-3.01 1.26±0.22 (69.9) | 0.44-3.04 1.17±0.20 (66.9) |
| Куйбышевское | 1.31-3.94 1.98±0.18 (35.4) | 0.48-5.47 2.62±0.39 (59.4) | 1.79-8.81 4.57±0.53 (46.0) | 0.42-1.23 0.83±0.06 (29.9) | 0.27-1.95 1.02±0.13 (51.9) | 0.37-1.55 0.93±0.09 (39.9) |
| Саратовское | 0.56-2.98 1.46±0.15 (44.5) | 2.88-11.8 6.60±0.62 (39.6) | 3.54-13.2 8.06±0.69 (36.1) | 0.32-4.30 0.81±0.21 (110.0) | 1.20-4.99 2.84±0.23 (34.9) | 1.02-2.71 1.69±0.13 (31.8) |
| Волгоградское | 0.80-1.46 1.23±0.21 (30.2) | 3.18-9.10 6.17±1.71 (48.0) | 3.98-10.5 7.39±1.89 (44.4) | 0.44-0.61 0.50±0.05 (18.5) | 1.38-3.38 2.47±0.58 (41.0) | 0.99-1.79 1.46±0.24 (28.7) |

Примечание. К/П — коэффициент отношения активности карбогидраз к активности протеаз в слизистой или химусе, Σ К и Σ П — суммарная активность тех и других в слизистой и химусе; над чертой — амплитуда колебания, под чертой — среднее арифметическое и стандартная ошибка среднего, в скобках — коэффициент вариации показателей.

На основании этих и представленных в предыдущем сообщении [1] данных были рассчитаны коэффициенты К/П (активность карбогидраз/активность протеаз) для слизистой, химуса и их суммарной активности (см. таблицу). Величины коэффициента К/П слизистой кишечника значительно варьируют: у рыб из водохранилищ, расположенных выше Куйбышевского, он равен или превышает 1, что свидетельствует о приближенной идентичности активности карбогидраз и протеаз в ней. У леща из нижележащих водоемов значения коэффициента ниже 1. Интересно, что его величина в слизистой кишечника рыб уменьшается практически последовательно от Ивановского до Волгоградского водохранилища, в то время как в химусе последовательное снижение значений наблюдается у рыб лишь в пределах водохранилищ Верхней и Средней Волги. Аналогичная закономерность выявляется и при анализе коэффициента отношения суммарных значений активности карбогидраз и протеаз.

Таким образом, данные, касающиеся уровня общей амилолитической активности слизистой кишечника рыб из разных водохранилищ Волжского каскада, свидетельствует о том, что наиболее низкий уровень ферментативной активности характерен для рыб Ивановского и Волгоградского, самый высокий — Рыбинского и Угличского водохранилищ. Показатели, полученные при исследовании химуса, в ряде случаев отражают тенденции, которые выявлены при изучении слизистой кишечника (у леща Угличского водохранилища и водоемов Средней Волги). Однако в содержимом кишечника леща из Ивановского водохранилища и водохранилищ Нижней Волги активность карбогидраз достаточно высока и близка таковой рыб Угличского.

Величины суммарной активности ферментов цепи карбогидраз у рыб из разных водоемов различаются в меньшей степени. Значения коэффициента К/П последовательно уменьшаются у леща из водохранилищ от Ивановского до Куйбышевского включительно и несколько возрастают у рыб из водоемов Нижней Волги, что может свидетельствовать о различном содержании белковых и углеводных компонентов в пище леща, обитающего в разных водоемах.

Литература

1. Кузьмина В.В., Галактионова М.Л. Активность пищеварительных ферментов у леща из водохранилищ Волжского каскада. Сообщение I. Протеазы //

Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. № 89.

2. Уголев А.М., Иезуитова Н.Н. Определение активности инвертазы и других дисахаридаз // Исследование пищеварительного аппарата у человека: Обзор современных методов. Л., 1969.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 591.132.05 : 597 11.05 : 597 113

В.В.Кузьмина, С.Ж.Муржекенова

АКТИВНОСТЬ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ У МОЛОДИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РЫБ ИЗ РАЗНЫХ УЧАСТКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Гидролитические функции пищеварительного тракта молоди рыб по сравнению со старшими возрастными группами изучены значительно слабее. Исследованы изменения структурных и функциональных характеристик пищеварительного тракта на ранних этапах онтогенеза у некоторых лососевых, тресковых, карпа и других культивируемых видов [1]. Данные о важнейших характеристиках пищеварительных ферментов у молоди массовых видов пресноводных рыб, обитающих в естественных водоемах и не ставших объектами прудового рыбоводства, практически отсутствуют.

Вместе с тем сведения об активности ферментов, обеспечивающих гидролиз основных компонентов пищи у личинок и мальков, важны для понимания закономерностей становления процессов пищеварения у рыб разных видов, а также анализа пластичности и адаптивных возможностей их пищеварительной системы. Кроме того, данные об уровне активности пищеварительных гидролаз в организме личинок и мальков рыб необходимы для оценки их вклада в процессы индуцированного аутолиза в случае, когда молодь становится объектом питания рыб разных видов [2].

Цель данной работы состояла в изучении активности основных групп пищеварительных ферментов — протеаз и карбогидраз, обеспечивающих деполимеризацию белковых и углеводных компонентов корма, у молоди ряда видов рыб, обитающих в разных участках

Активность пищеварительных ферментов
в кишечнике рыб из Волжского плёса
Рыбинского водохранилища

| Показатель | Лещ | Плотва | Окунь | Судак |
|--|-----------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------|
| Длина по Смиту, мм | 47.7±1.6 | 48.4±5.7 | 58.4±2.3 | 47.0±3.3 |
| Длина те- ла, мм | 42.3±1.6 | 43.1±4.0 | 52.3±1.6 | 42.6±2.6 |
| Масса порки, г | 1.00±0.1 | 1.2±0.3 | 2.26±0.2 | — |
| Общая про- теолитиче- ская ак- тивность, мкмоль/мин, рН 4.0 | $\frac{3.0 \pm 1.2}{4.4 \pm 0.9}$ | $\frac{3.1 \pm 0.4}{0.6 \pm 0.4}$ | $\frac{-}{4.7 \pm 0.3}$ | $\frac{2.3 \pm 0.1}{-}$ |
| Общая про- теолитиче- ская ак- тивность, мкмоль/мин, рН 4.0 | $\frac{7.9 \pm 1.1}{3.0 \pm 0.3}$ | $\frac{5.7 \pm 0.4}{6.5 \pm 0.6}$ | $\frac{3.7}{12.3 \pm 0.6}$ | — |
| Общая ами- лолитиче- ская ак- тивность, мкмоль/мин | $\frac{9.3 \pm 0.2}{5.7 \pm 0.4}$ | $\frac{9.7 \pm 0.2}{10.4 \pm 0.3}$ | $\frac{4.1 \pm 0.02}{3.5 \pm 0.02}$ | $\frac{2.8 \pm 0.03}{-}$ |
| Активность сахаразы, мкмоль/мин | $\frac{0.41 \pm 0.01}{-}$ | $\frac{0.70 \pm 0.03}{-}$ | $\frac{0.31 \pm 0.01}{-}$ | $\frac{0.23 \pm 0.01}{-}$ |

Примечание. Здесь и в табл. 2 над чертой —
кишечник с содержимым, под чертой — кишечник без
содержимого.

Рыбинского водохранилища. Материал был собран в
июле 1988 г., исследована молодь леща [*Abramis
brama* (L.)], плотвы [*Rutilus rutilus* (L.)], окуня
[*Perca fluviatilis* L.] и судака [*Stizostedion lu-*

cioperca (L.)]. Мальков отлавливали в Волжском (район пос. Борок) и Южно-Шекснинском (район р. Согожа) плёсах Рыбинского водохранилища.* В качестве ферментноактивных препаратов использовали гомогенаты, приготовленные из тканей кишечника с содержимым и предварительно промытых охлажденным раствором Рингера для холоднокровных животных (рН 7.4). Методы определения ферментативной активности описаны ранее [2].

Представленные данные свидетельствуют о том, что размерный состав мальков леща, плотвы и судака из Волжского плеса водохранилища значительно отличается от такового окуня (табл. 1).

Уровень активности одноименных ферментов у указанных видов рыб в большинстве случаев различен. Особенно большие отличия выявлены при определении общей амилалитической активности в кишечнике с содержимым (у судака в 3.5 раза ниже, чем у плотвы) и общей протеолитической активности (рН 7.4) в кишечнике без него (у судака в 4.1 раза выше, чем у леща). При этом характерно несовпадение соотношения величин ферментативной активности у рыб разных видов при разном способе оценки активности ферментов (кишечники с содержимым и без него). Так, у леща активность большинства исследованных ферментов в кишечнике без смыва достоверно выше, чем в кишечнике с ним. У плотвы общая протеолитическая (рН 7.4) и общая амилалитическая активность препаратов, не содержащих химус, выше таковой кишечника без химуса, активность сахарозы одинакова. У окуня активность карбогидраз выше в первом случае (с содержимым), щелочных протеиназ — во втором (без химуса). У рыб семейства карповых активность кислых протеиназ в тканях кишечника близка в препаратах, содержащих химус; у первого вида в 7 раз выше, чем у второго. При сопоставлении уровня активности тех же ферментов в желудке окуня и судака также обнаруживаются видовые различия (табл. 2). У судака активность протеиназ при рН 7.4 в 2.3 раза выше, чем у окуня, таковая карбогидраз, напротив, ниже.

При указанных ранее экспериментальных условиях уровень активности щелочных протеиназ у плотвы также ниже, чем у рыб из Волжского плеса (в случае

* Авторы приносят глубокую благодарность В.К.Конобеевой за предоставление некоторой части материала.

Активность пищеварительных ферментов
в желудке молоди рыб из Волжского
и Южно-Шекснинского плёсов
Рыбинского водохранилища, мкмоль/мин

| Показатель | Южно- Шекснин- ский плёс | Волжский плёс | |
|---|-----------------------------------|---------------------------------------|---------------------------|
| | окунь | окунь | судак |
| Общая протеолитическая активность, рН 4.0 | $\frac{1.5 \pm 0.6}{1.7 \pm 0.2}$ | $\frac{4.7 \pm 0.7}{-}$ | $\frac{1.8 \pm 0.1}{-}$ |
| Общая протеолитическая активность, рН 7.4 | $\frac{1.9 \pm 0.2}{1.0 \pm 0.1}$ | $\frac{4.0 \pm 0.6}{5.2 \pm 0.1}$ | $\frac{13.4 \pm 0.3}{-}$ |
| Общая амилалитическая активность | $\frac{2.3 \pm 0.2}{-}$ | $\frac{4.1 \pm 0.1}{1.9 \pm 0.1}$ | $\frac{3.0 \pm 0.03}{-}$ |
| Активность сахаразы | $\frac{0.53 \pm 0.02}{-}$ | $\frac{0.19 \pm 0.01}{0.23 \pm 0.01}$ | $\frac{0.16 \pm 0.01}{-}$ |

тканей кишечника с содержимым — в 1.6 раза, без него — в 2.6 раза). Активность кислых протеиназ, напротив, в обоих препаратах выше. Уровень общей амилалитической активности у плотвы достоверно выше, а активность сахаразы ниже, чем у рыб Волжского плёса. При этом для обеих групп характерно отсутствие различий в уровне активности сахаразы проб, содержащих и не содержащих химус. Активность одноименных ферментов у молоди из Южно-Шекснинского плёса и в желудке (окунь), и в кишечнике (плотва, окунь) в большинстве случаев ниже, чем у рыб из Волжского плёса. Особенно стабильные и значительные различия отмечены при исследовании щелочных протеиназ: у первых величины данного показателя в исследованных органах в 2.5 раз ниже, чем у вторых.

Таким образом, уровень и соотношение активности различных пищеварительных гидролаз в кишечнике исследованных мальков непостоянен и позволяет обнаружить видовые особенности, в значительной мере обусловленные характерными чертами их экологии. В основе выявленных различий особей одного вида из

разных, значительно отстоящих друг от друга мест обитания, могут лежать как отличия физиолого-биохимических характеристик производителей, так и значительные различия гидрохимического режима Волжского и Южно-Шекснинского плёсов, а также разные спектры питания рыб. Изменение уровня активности пищеварительных гидролаз в большинстве случаев является адаптивным и играет важную роль в приспособлении пищеварительной системы к характеру питания молоди рыб и освоении ею кормовой базы водоема.

Литература

1. Ильина И.Д., Турецкий В.И. Развитие пищеварительной функции у рыб // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27, вып. 5.
2. Уголев А.М., Кузьмина В.В. Роль процессов индуцированного аутолиза в пищеварении гидробионтов // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1988. № 5.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

УДК 556.556

С.А.Поддубный

О ГЕНЕРАЦИИ МЕЗОМАСШТАБНЫХ ВИХРЕЙ НА УЧАСТКЕ РУСЛО-ЗАТОПЛЕННАЯ ПОЙМА В СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Цель настоящего сообщения — обсуждение возможных механизмов генерации мезомасштабных вихревых образований, зарегистрированных на автономной буйковой станции (АБС) в период проведения комплексных исследований пространственно-временной структуры полей гидрофизических характеристик в северной части Куйбышевского водохранилища. АБС была установлена 14-17 июня 1989 г. на левобережной затопленной пойме р.Камы в районе с глубинами 7-8 м на удалении 2-2.5 км от меандра русла (рис. 1,а). Параметры течения измеряли самописцем БПВ-2р на

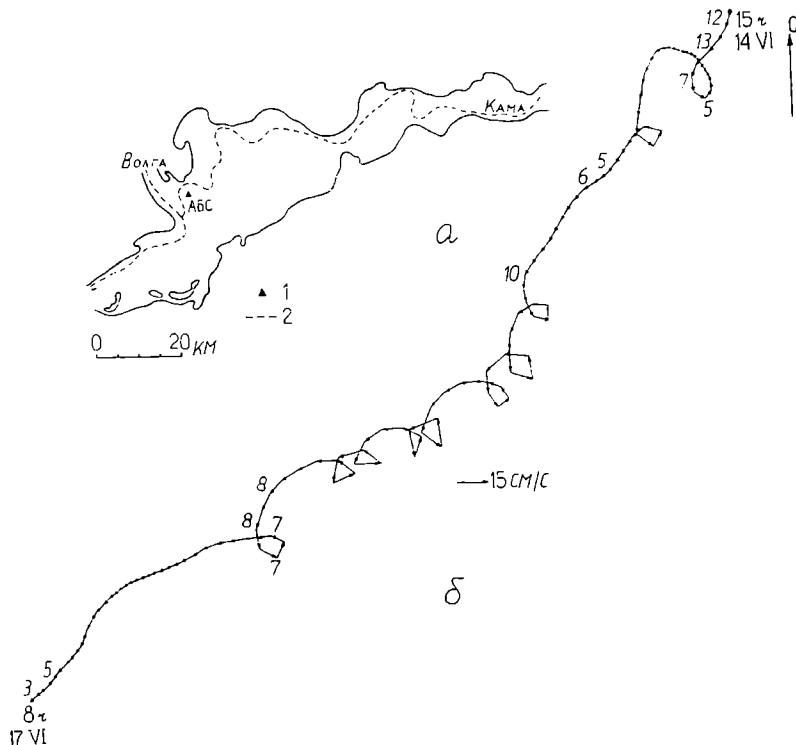


Рис. 1. Схема северной части Куйбышевского водохранилища (а) и векторная диаграмма течения на АБС 14–17 VI 1989 г. (б).

Цифры у стрелок — скорость ветра, м/с. 1 — положение АБС, 2 — бывшие русла рек.

горизонте 5 м с дискретностью 15 мин в условиях крайне неустойчивого ветрового режима: при скорости ветра от 3–5 до 13–15 м/с и направлении 330–150°.

Выполненный анализ временной изменчивости течения показал, что 14–16 июня после увеличения скорости ветра до штормовых значений в районе АБС отмечалось вращение вектора скорости течения против часовой стрелки, прекращавшееся с ослаблением ветра до 3–5 м/с (рис. 1, б). Характерные периоды вращения вектора течения составили 2.1 и 5.3–5.6 ч (рис. 1, б; 2) при средней скорости 9.5 см/с, а горизонтальные масштабы (1) возможных вихревых образований, оцененные по формуле $l = VT/\pi$ (V —

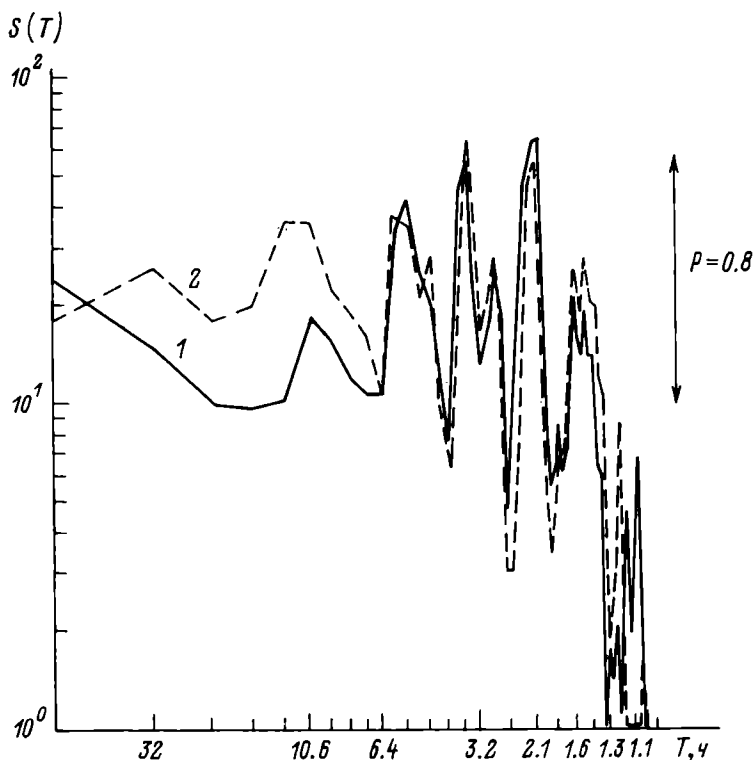


Рис. 2. Спектральная плотность (S) широтной (1) и меридиональной (2) компонент течения на АБС.

средняя скорость течения, T — период вращения) — 200–600 м.

Среди механизмов, вызывающих циклоническое вращение вектора скорости, нами были выделены следующие. Вращение возникает за счет реверсивного переноса вод, обусловленного сейшевыми колебаниями (стоячими волнами), которые проявлялись в результате резких изменений скорости ветра. Подтверждением указанного выше предположения служит соответствие рассчитанных по формуле Мериана [2] периодов 5 первых мод баротропной сейши (5.6, 2.8, 1.9, 1.4, 1.1 ч) и периодов 5.8, 3.5, 2.1, 1.5, 1.2 ч в высокочастотной области спектра меридиональной компоненты течения на АБС (рис. 2). Для расчета периодов сейшевых колебаний протяженность участка водохранилища в направлении действия восточно-северо-восточного ветра (60°) 14–16 июня

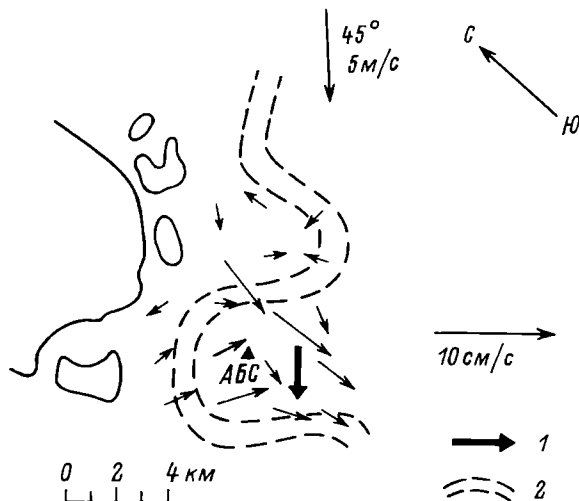


Рис. 3. Интегральная циркуляция вод в районе АБС при северо-восточном ветре.

1 — направление измеренного переноса вод 14-17 VI 1989 г., 2 — русло р. Камы.

принималась равной 90 км, а средняя глубина — 8 м.

Вторым механизмом, приводящим к вращению вектора скорости против часовой стрелки, могут служить перемещающиеся над затопленной поймой мезомасштабные топогенные вихри, генерированные общей циркуляцией вод на неоднородностях рельефа дна [1, 3]. Формирование локальных циклонических круговоротов с горизонтальным масштабом ~1-2 км, рассчитанных по стационарной модели ветровых течений (полных потоков) [4] при северо-восточном ветре, было отмечено над правобережной затопленной поймой р. Камы на расстоянии ~2-3 км к северу и северо-западу от АБС (рис. 3). Интенсификация циркуляции вод в штормовых условиях совместно с влиянием рельефа дна могли способствовать распаду циклонических

круговоротов на отдельные вихри, а также их перемещению (согласно интегральному переносу вод) в район постановки АБС в юго-западном и юго-восточном направлениях. Время достижения вихревыми образованиями АБС с учетом высказанных допущений не превышало 6–8 ч.

Недостаток материалов по колебаниям уровня, структуре, характерной для различных ветровых условий (особенно штормовых), руслового и надпойменного переноса вод не позволяет в настоящее время отдать предпочтение тому или иному механизму генерации циклонических вихрей. Проверка предложенных механизмов с привлечением дополнительных данных о пространственно-временной изменчивости гидродинамических характеристик на аналогичных участках в Куйбышевском и других водохранилищах составит предмет дальнейших исследований.

Литература

1. Андреев О.А., Воробьева Л.В. Ветровая и стоковая циркуляция Ладожского озера (численные эксперименты) // Моделирование и экспериментальные исследования гидрологических процессов в озерах. Л., 1986.
2. Исследование течений в озерах и водохранилищах. Л., 1972.
3. Кондратьев К.Я., Филатов Н.Н., Зайцев Л.В., Зубенко Ф.С. Особенности динамики вод Ладожского озера по данным дистанционного зондирования // Докл. АН СССР. 1987. Т. 293, № 5.
4. Фельзенбаум А.И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М., 1960.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина АН СССР

| | |
|---|----|
| Горбенко А.Ю. Кинетический метод определения легкодоступных для микроорганизмов соединений в составе РОВ | 3 |
| Гейкал С.И., Никулина В.Н. Новые и интересные диатомовые водоросли (<i>Centrophyceae</i>) озера Севан | 7 |
| Воронин Л.В. Сапротрофные грибы озер Эстонии. 2. Численность и распространение грибов в галотрофных, гиперэвтрофных и мезотрофных озерах | 11 |
| Кузьмичев А.И., Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Моложского плёса Рыбинского водохранилища | 15 |
| Лазарева В.И. Состав и обилие зимнего зоопланктона малых озер Дарвинского заповедника | 19 |
| Гагарин В.Г., Акопян С.А. К фауне нематод озера Севан | 25 |
| Лапкина Л.Н., Томилина И.И., Флеров Б.А. Хроническое действие хлорофоса на пиявок <i>Caspiobdella fadejewi</i> (Erstein) в разные периоды их онтогенеза | 28 |
| Вехов Н.В. Откладка латентных яиц <i>Triops cancriformis</i> (Bosc, 1803) (<i>Notostraca</i> , <i>Triopsidae</i>) в естественных условиях | 33 |
| Буторина Л.Г. Об условиях развития латентных яиц <i>Polyphemus pediculus</i> (L.), <i>Cladocera</i> | 36 |
| Рузанова А.И. Многолетние изменения численности и биомассы хирономид пойменного озера Манатка и некоторые определяющие их факторы | 41 |
| Шилова А.И., Зеленцов Н.И. К систематике родов <i>Einfeldia</i> Kieff. и <i>Fleuria</i> Kieff. | 46 |
| Жаворонкова О.Д. Внешняя морфология ротовых аппаратов и питание четырех видов водяных клещей (<i>Acariformes</i>) | 50 |
| Скальская И.А. Роль мшанки <i>Plumatella fungosa</i> Pall. в осаждении взвеси в реке Шумаровке | 57 |

| | |
|--|----|
| Зеленецкий Н.М. Сумма колючих лучей в спинных плавниках — новый признак для исследования географической изменчивости обыкновенного окуня <i>Perca fluviatilis</i> L. | 61 |
| Касьянов А.Н., Касьянова Н.В. К изучению морфологической изменчивости обыкновенного язя <i>Leuciscus idus</i> (L.) и амурского чебака <i>L.waleckii</i> (Dybowski) | 64 |
| Слынько Ю.В. Полиморфизм мышечных изоферментов карповых рыб СССР. 1. Лактат-дегидрогеназа (ЛДГ, К.Ф.1.1.1.27) | 75 |
| Кузьмина В.В., Галактионова М.Л. Активность пищеварительных ферментов у леща из водохранилищ Волжского каскада. Сообщение II. Карбогидразы | 84 |
| Кузьмина В.В., Муржекенова С.Ж. Активность пищеварительных ферментов у молоди некоторых видов рыб из разных участков Рыбинского водохранилища | 88 |
| Поддубный С.А. О генерации мезомасштабных вихрей на участке русло-затопленная пойма в северной части Куйбышевского водохранилища | 92 |

| | |
|---|----|
| Gorbenko A.Yu. Kinetic method for determination of accessible for microorganisms compounds in dissolved organic matter (DOM) | 3 |
| Genkal S.I., Nikulina V.N. New and interesting diatom algae (<i>Centrophycea</i>) of the Sevan lake | 7 |
| Voronin L.V. Saprotroph fungi of the Estonian lakes. 2. Abundance and distribution of fungi in galotrophic, hypertrophic and mesotrophic lakes | 11 |
| Kuzmichev A.I., Lyashenko G.F. Higher aquatic vegetation of the Mologa reach in the Rybinsk reservoir | 15 |
| Lasareva V.I. Composition and abundance of winter zooplankton small lakes the Darwin nature reserve | 19 |
| Gagarin V.G., Akopyan S.A. To the fauna of nematodes of the Sevan lake | 25 |
| Lapkina L.N., Tomilina I.I., Flerov B.A. Chronic effect of the organophosphorus compounds „dichlorophos“ (PDVF) on leeches <i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein) in different periods of their ontogeny | 28 |
| Vekhov N.V. Latent eggs laying of <i>Triops cancriformis</i> (Bosc, 1803) (<i>Notostraca</i> , <i>Triopsidae</i>) in natural conditions | 33 |
| Butorina L.G. On conditions of latent eggs development of <i>Polyphemus pediculus</i> (L.), <i>Cladocera</i> | 36 |
| Ruzanova A.I. Long-term variations of abundance and biomass of chironomids in the flood-lands lake Manatka and the factors effecting them | 41 |
| Shilova A.I., Zelentsov N.I. To the systematics of genera <i>Einfeldia</i> Kieff. and <i>Fleuria</i> Kieff. | 46 |
| Zhavoronkova O.D. Outward morphology of the stomatic apparatus and nutrition of the four species of water mites (<i>Acari-formes</i>) | 50 |

| | |
|---|----|
| Skalskaya I.A. The role of bryozoan <i>Plumatella fungosa</i> Pall. in suspension sedimentation of the Shumarovka river . . | 57 |
| Zelenetsky N.M. The sum of spiny rays of a back fin — a new feature for investigation of geographic variability of an ordinary perch <i>Perca fluviatilis</i> L. . . . | 61 |
| Kasyanov A.N., Kasyanova N.V. To the study of morphological variability of an ordinary ide <i>Leuciscus idus</i> (L.) and Amur ide <i>L. waleckii</i> (Dybowski) | 64 |
| Slyenko Yu.V. Polymorphism of myogenic isoenzymes of minnorus (Cyprinidae) of the USSR. 1. Lactate dehydrogenase (L D G, C.F. 1.1.1.27) | 75 |
| Kuzmina V.V., Galaktionova M.L. Activity of digestive enzymes in bream of reservoirs of the Volga cascade. Communication II. Carbohydrase | 84 |
| Kuzmina V.V., Murzhekenova S.Zh. Activity of digestive enzymes of juvenile of some fish species in different parts of the Rybinsk reservoir | 88 |
| Poddubny S.A. On generation of meso-scale whirlwinds in the flooded area of the flood-plain in the northern part of the Kuibyshev reservoir | 92 |

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД
Информационный бюллетень № 90

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства *Л.А. Бабушкина*
Технический редактор *М.Л. Гофман*

ИБ № 44721

Сдано в набор 09.10.90. Подписано к печати 22.04.91.
Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная.
Усл.печ.л. 6.5. Усл.кр.-от. 6.75. Уч.-изд.л. 5.38.
Тираж 750. Тип.зак. № 808 Цена 1 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука“. Ленинградское отделение.
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“.
199034, Ленинград, В-34, 9 лин., 12

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА“

**можно предварительно заказать в магазинах
Центральной конторы „Академкнига“,
в местных магазинах книготоргов
или потребительской кооперации**

*Для получения книг почтой заказы
просим направлять по адресу:*

- 117393 Москва**, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2,
магазин „Книга — почтой“ Центральной конторы
„Академкнига“;
197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин „Кни-
га — почтой“ Северо-Западной конторы „Академ-
книга“

*или в ближайший магазин „Академкнига“,
имеющий отдел „Книга — почтой“:*

- 480091 Алма-Ата**, ул. Фурманова, 91/97 („Книга — поч-
той“);
370001 Баку, Коммунистическая ул., 51 („Книга — поч-
той“);
232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;
690088 Владивосток, Океанский пр., 140 („Книга — поч-
той“);
320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга —
почтой“);
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга — почтой“);
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга — поч-
той“);
420043 Казань, ул. Достоевского, 53 („Книга поч-
той“);
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252025 Киев, ул. Осипенко, 17;
277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга — почтой“);
343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга
— почтой“);
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга — почтой“);
191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
194064 Ленинград, Тихорецкий пр., 4;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга — почтой“);
103009 Москва, ул. Горького, 19а;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;

630090 Новосибирск, Морской пр., 22 („Книга — почтой“);

142284 Протвино Московской обл., ул. Победы, 8;

142292 Пушкино Московской обл., МР „В“, I („Книга — почтой“);

620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 („Книга — почтой“);

700000 Ташкент, ул. Ю. Фучика, 1;

700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;

700070 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;

700185 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга — почтой“);

634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;

450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга — почтой“);

450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49;

720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга — почтой“);

310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга — почтой“).

ИЗДАТЕЛЬСТВО „НАУКА“ ГОТОВИТ К ВЫПУСКУ ВО II ПОЛУГОДИИ
1991 ГОДА КНИГУ

Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. —
Объем 20 л. Цена 4 р. 10 к. План выпуска литературы
1991 года, II полугодие, № 380.

В монографии обобщены данные исследований разнотипных озер Большеземельской тундры. Рассматриваются формирование гидрологического и химического режимов, структура и функционирование основных биологических сообществ, дается оценка состояния продукционных и деструкционных процессов и особенностей трофических связей. По натурным и экспериментальным исследованиям показаны изменение структуры экосистем тундровых озер в районах интенсивных геологоразведочных работ, а также влияние антропогенных воздействий на процессы самоочищения в этих озерах.

Для лимнологов, экологов и специалистов в области охраны окружающей среды.

Заказы принимаются в магазинах конторы „Академкнига“.
Для получения книг почтой заказы принимаются по адресу:
197345, Ленинград, Петрозаводская ул., 7.