

06
ИБВВ

ISSN 0320—9652

РОССИЙСКАЯ
АКАДЕМИЯ
НАУК

**БИОЛОГИЯ
ВНУТРЕННИХ
ВОД**

№

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

96

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД им. И. Д. ПАПАНИНА
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ
ГИДРОБИОЛОГИИ, ИХТИОЛОГИИ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ
РЕСУРСОВ ВОДОЕМОВ

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

ИНФОРМАЦИОННЫЙ БЮЛЛЕТЕНЬ

№ 96



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
«НАУКА»
1994

Russian Academy of Sciences
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
N 96

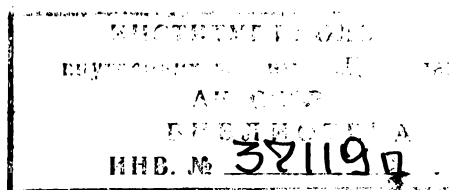
УДК 574.5(28)

Бюллетень содержит сведения по исследованию видового состава, количественного распределения гидробионтов и их функциональных характеристик. В ряде работ изучена флора пресных водоемов. Широко представлены фаунистические и экологические исследования беспозвоночных и рыб. Показана модель для анализа и прогноза климатических характеристик Волго-Каспийского бассейна.

Рассчитан на широкий круг специалистов, работающих в области гидрологии, зоологии и гидробиологии.

Ответственный редактор А.И.Копылов

Рецензенты: В.Р.Микряков, М.Е.Вайнштейн



Б 1903040100-509 243-93, Иполугодие
042(02)-94

© Коллектив авторов,
1994

© Российская акаде-
мия наук, 1994

В.Г.Девяткин, И.В.Митропольская

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ВИДОВ В ПЛАНКТОННОМ АЛЬГОЦЕНОЗЕ

Cryptophyceae and *Dinophyceae* shows the most frequency of occurrence than other phytoplankton species. Distribution frequency of taxons was similar to lognormal. Distribution of occurrence frequency of phytoplankton species was found to satisfy the Raunkier's law.

Исследования структуры планктонных альгоценозов обычно основываются на изучении распределения показателей обилия входящих в состав сообществ видов. Именно по соотношению обилия последних рассчитываются различные индексы разнообразия, например информационные [3]. Другая характеристика пространственного и временного распределения сообществ — встречаемость входящих в их состав видов — в практике альгологических исследований применяется значительно реже, хотя может оказаться полезной для расшифровки структуры альгоценозов, в том числе в целях биоиндикации состояния экосистем. Так, можно предположить, что под влиянием загрязнения пространственная и временная организация биоценозов становится более монотонной в результате выживания сравнительно небольшого числа толерантных форм, что, естественно, должно отразиться и на показателях встречаемости видов.

Материалом послужили пробы фитопланктона, собранные в 1979—1981 гг. в защищенном побережье Рыбинского водохранилища в устье находящейся в зоне подпора водохранилища р. Суноги. В 1979 г. в течение вегетационного периода пробы отбирали через 1—2 сут (63 пробы), в 1980 г. — один раз в 6 сут (22 пробы), в 1981 г. — почти ежедневно (106 проб). Обработывали их по стандартной методике [1]. Были рассчитаны уровни встречаемости таксонов фитопланктона по отдельным сезонам и в среднем за 3 года наблюдений.

Поскольку число регистрируемых таксонов водорослей пропорционально объему просматриваемой части пробы (подобно тому как в геоботанических ис-

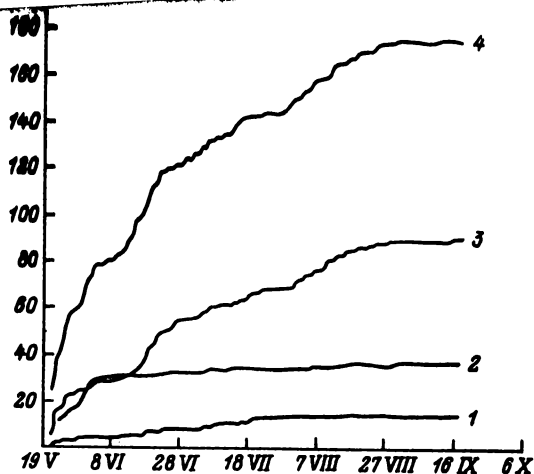


Рис. 1. Динамика количества зарегистрированных в течение вегетационного периода таксонов.

1 — синезеленые, 2 — диатомовые, 3 — зеленые, 4 — общий состав.

По оси ординат — число таксонов, по оси абсцисс — дата.

следованиях число отмечаемых видов зависит от размеров учетной площадки), для сравнительного анализа встречаемости видов важно, чтобы объем сравниваемых выборок был сопоставимым. В данной серии обработанных проб регистрировались (с учетом предварительного концентрирования проб) виды, обнаруживаемые в среднем в (0.052 ± 0.003) мл воды. Число таксонов в отдельных пробах колебалось от 10 до 47 (в среднем более 25), т.е. у верхней границы их вероятного количества (15—30), прогнозируемого при достаточно большой выборке [2]. Основу видового разнообразия отдельных проб составляли зеленые и диатомовые водоросли.

Представляют интерес данные о „скорости насыщения“ флористического списка в течение вегетационного периода. Несмотря на сезонную сукцессию его состава, общее число регистрируемых таксонов водорослей приближается к максимуму в начале осеннего периода, что свидетельствует о том, что доминирующие осенью виды уже присутствовали ранее в планктоне, пусть и в меньшем количестве. „Насыщение“ списка диатомовых происходило уже в начале лета, тогда как список зеленых водорослей постоянно пополнялся до начала осени (рис. 1).

Усредненная или удельная встречаемость таксонов, принадлежащих к различным группам водорослей, заметно различалась. Для большинства из них она составляла 6—11% от общего числа проб, будучи самой низкой среди зеленых и эвгленовых, характеризующихся высоким таксономическим разнообразием. Это свидетельствует о большом количестве единично встречающихся видов среди данных групп водорослей. В то же время немногие отмеченные виды динофитовых, и особенно криптофитовых, водорослей наблюдались чаще:

Водоросли	Число таксонов	Средняя встречаемость, %
Криптофитовые	5.	48.5
Динофитовые	6	15.6
Золотистые	12	11.2
Синезеленые	32	9.7
Диатомовые	95	9.7
Зеленые	187	6.8
Эвгленовые	34	6.4
Общий состав	316	8.9

Ни один из зарегистрированных видов не обладал 100%-ной встречаемостью. Напротив, значительная их часть отмечалась в составе фитопланктона лишь эпизодически. Если выразить встречаемость в виде кумулятивных процентов, то нетрудно заметить, что

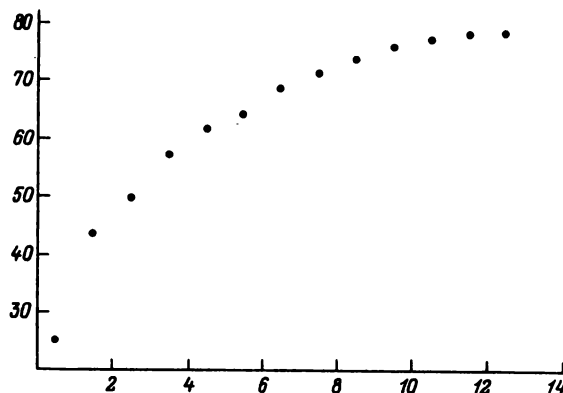


Рис. 2. Кумулятивная встречаемость таксонов.

По оси ординат — число таксонов, % от общего;
по оси абсцисс — встречаемость, %.

около половины всех видов обнаружены менее, чем в 5 %, а более 75 % таксонов водорослей — в 20 % проб (рис. 2).

Для фитопланктона, по-видимому, справедлив установленный применительно к наземным фитоценозам еще в начале века закон Раункиера, согласно которому при разбиении сообщества на классы с различной встречаемостью таксонов (А — 0—20 %, В — 21—40, С — 41—60, D — 61—80 и E — 81—100 %) их число в классе А должно быть больше, чем в классе В, в классе В больше, чем в классе С, в классе С больше, равно или меньше, чем в классе D, а в классе D меньше, чем в классе E [4]. Анализ данных 1981 г., когда был получен наиболее полный ряд наблюдений, свидетельствует о том, что распределение числа таксонов в различных классах встречаемости соответствует указанному закону, причем к последнему классу принадлежат виды из родов *Scenedesmus*, *Cryptomonas*, *Trachelomonas*, обладающие очень широким экологическим спектром:

Классы	Встречаемость, %	Число таксонов
А	0 — 20	127
В	21 — 40	28
С	41 — 60	8
D	61 — 80	4
E	81 — 100	7

Таким образом, анализ данных по встречаемости видов в литоральном фитопланктоне Рыбинского водохранилища свидетельствует о том, что к началу осеннего периода обнаруживалась основная часть всех развивавшихся в течение вегетационного сезона видов, причем „насыщение“ флористического списка диатомовых водорослей происходило значительно раньше, чем зеленых. Наиболее высокими значениями в течение сезона характеризовались криптофитовые водоросли. Большинство отмеченных видов отмечалось лишь эпизодически. Около 50 % таксонов регистрировалось всего лишь в 5 % проанализированных проб. В целом распределение встречаемости таксонов планктонного альгоценоза было близким к лог-нормальному, но в то же время подчинялось закону Раункиера, установленному для наземных фитоценозов.

Литература

1. Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фито-

- планктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л., 1985.
2. Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979.
 3. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М., 1980.
 4. (Greig-Smith P.) Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М., 1967.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 582.26 : 581.4

С.И.Генкал

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПАНЦИРЯ
CYCLOTELLA VORTICOSA (BACILLARIOPHYTA)**

New data on the frustule morphology of diatom algae *Cyclotella vorticosa* are presented.

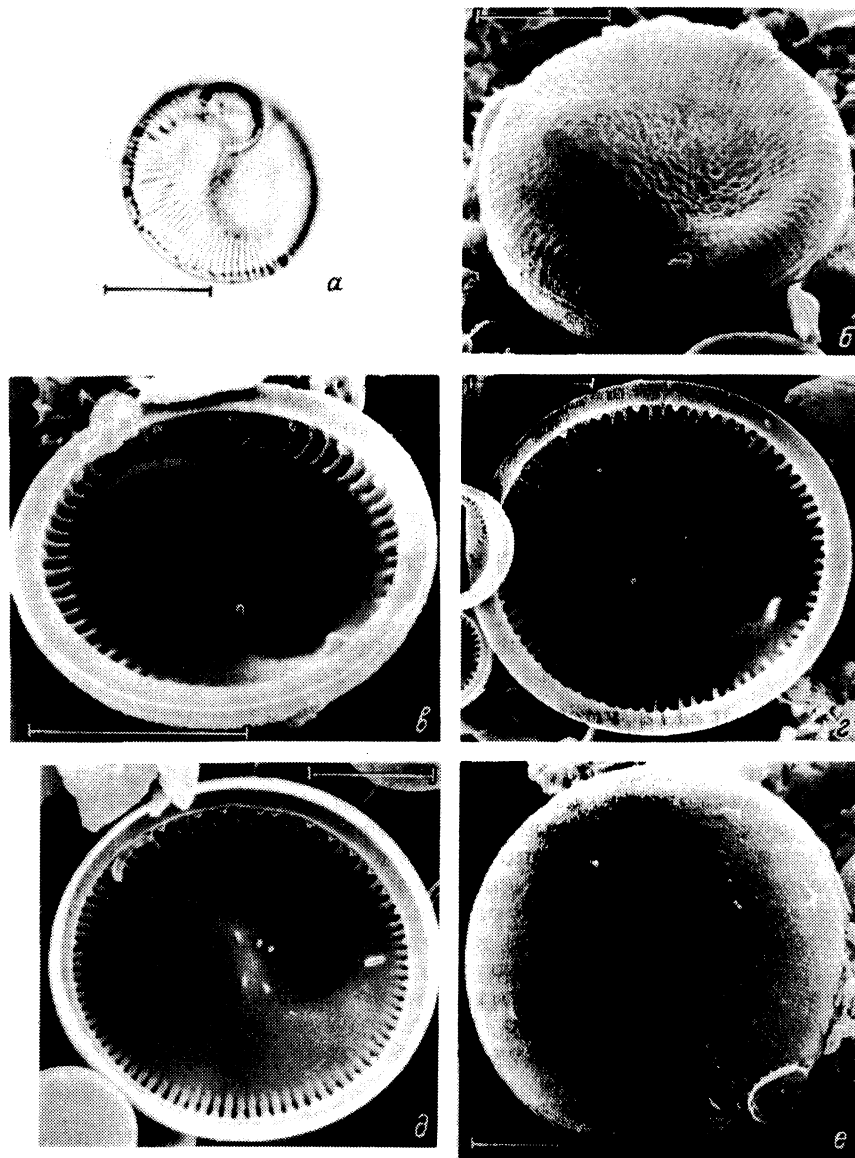
Cyclotella vorticosa A.Berg имеет очень ограниченное распространение в водоемах СССР¹ (озера Ладжское, Онежское, Красное (Пуннус-Ярви) [1—3]), что обусловило слабую изученность морфологии ее панциря, в том числе по данным электронной микроскопии. В нашем распоряжении оказались пробы фитопланктона по озерам Валдайское и Ужин, собранные в течение вегетационного сезона 1990 г.² Изучение материалов с помощью методов световой и электронной микроскопии показало наличие в весенний и осенний периоды значительного количества *C.vorticososa*, варьирующей по морфологическим признакам в большей степени, чем сообщается исследователями [3, 4].

Приводим расширенный диагноз водоросли.

Cyclotella vorticosa A.Berg (см. рисунок). Створки круглые или слегка эллиптические, 12—44 мкм в диам. Центральная часть створки тангентально-волнистая. Краевая зона составляет 0.3—0.7 ра-

¹ Соответствует территории страны в границах 1990 г.

² Выражаю благодарность Е. В. Авинской за предоставленные материалы.



Cyclotella vorticosa. а — створка, б — наружная поверхность панциря, в-д — внутренняя поверхность створок с двугубым выростом и выростами с опорами на загибе створки и в центральном поле, е — створка инициальной клетки; а — СМ, б-е — СЭМ. Масштаб — 10 мкм.

диуса створки. Альвеолярные штрихи двурядные, 11—14 в 10 мкм. В краевой зоне створки имеется один двугубый вырост. Ориентация щели внутренней части выроста варьирует от радиальной до тангентальной. Наружная часть выроста имеет вид отверстия. В центральном поле располагаются 1—5 выростов с опорами, на загибе створки на каждом ребре или через 1—7. Внутренняя их часть представляет собой трубку, окруженную 2 опорами, внешняя — отверстие. Имеются аукоспоры.

Литература

1. Вишневская Е.М., Давыдова Н.Н. История озера Красного (Карельский перешеек) по данным диатомового анализа // История озер Северо-Запада. Л., 1967.
2. Давыдова Н.Н. Диатомовый анализ голоценовых отложений Онежского озера // Предварительные результаты работ Комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1969. Вып. 4.
3. Давыдова Н.Н., Петрова Н.А. Эколого-систематическая характеристика водорослей Ладожского озера // Тр. Лаб. озероведения. ЛГУ, 1968. Т. 21.
4. Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finland // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. 1. 1951. Bd 2, N 1.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 574.5 (28) 581

И.В.Довбня

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ОЗЕРА НЕРО

The modern state of the vegetation cover its peculiarities and dynamic of vegetation are considered for a period of nearly 90 years.

Неро — самое большое озеро в пределах Ярославского Поволжья (51 км²), необычайно мелководное,

80 % его площади занимают участки с глубинами, близкими к 1 м. Мелководность и особые трофические условия грунтов и вод обуславливают обширное зарастание водоема водной и прибрежно-водной растительностью.

В 1987—1989 гг. на озере доминировали фитоценозы *Typha angustifolia* L., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Potamogeton perfoliatus* L., *Nuphar lutea* (L.) Smith. Преобладание литорали и почти полное отсутствие пелагиали способствуют развитию растительности не только вдоль береговой линии почти по всему периметру озера, но и в открытом пространстве, на большом удалении от прибрежья. Широкое распространение макрофитов в открытой акватории — особенность растительного покрова озера. Зарастание с середины водоема — явление, характерное для прудов и немногих небольших мелководных озер. Среди крупных естественных водоемов европейской части страны подобное, но в меньшей степени, наблюдается на оз. Лача.

Другая особенность растительности озера — фитоценотическое разнообразие. Растительный покров оз. Неро слагают 48 ассоциаций высших растений, относящихся к 13 формациям. В зарастании сходных по морфометрии и гидрологии крупных озер Северо-Запада принимают участие 27 ассоциаций на оз. Лача, 26 — на оз. Кубенское и 23 — на оз. Воже [4].

Наиболее обширные массивы зарослей сосредоточены в южной части водоема. Устье Сары, Сарская коса и заливы, расположенные к западу и востоку от последней, зарастают преимущественно тростником обыкновенным и рогозом узколистным, с увеличением глубины появляются группировки хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.) и камыша бзёрного (*Scirpus lacustris* L.). Затем следуют фитоценозы рогоза узколистного с кубышкой желтой, далее в направлении к открытой акватории озера простирается огромное поле кубышки и еще дальше — разрозненные пятна растительности юго-восточная часть озера, где многие заливы и бухты сплошь покрыты и пронизаны макрофитами. По берегам находятся труднопроходимые заросли тростника и рогоза, в глухих и малопроходных местах наблюдается сплавинообразование. В районе заказника — заросли тростника, рогоза, камыша, которые тянутся на десятки и сотни метров, образуя лабиринты. Здесь отмечены наибольшее фитоценотическое разнообразие и видовая насыщенность сообществ, что можно объяснить прежде всего тем,

Площади растительности озера Неро, 1989 г.

Формация	Площадь	
	м ²	%
<i>Carex acuta</i>	37400	0.33
<i>Glyceria maxima</i>	3200	0.03
<i>Phragmites australis</i>	1327300	11.81
<i>Typha angustifolia</i>	5527700	49.22
<i>Scirpus lacustris</i>	29800	0.27
<i>Butomus umbellatus</i>	17700	0.16
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	12200	0.11
<i>Nuphar lutea</i>	1392500	12.40
<i>Polygonum amphibium</i>	12700	0.11
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2754900	24.53
<i>Myriophyllum spicatum</i>	9600	0.09
<i>Ceratophyllum demersum</i>	18400	0.16
<i>Stratiotes aloides</i>	1700	0.02
Сплавнины	1100	0.01
Прочие	84600	0.75
Всего	11230800	100.00

что это — участок с наименьшим поступлением загрязняющих веществ с окружающей территории.

В отличие от южного слабоизрезанный западный берег зарастает намного меньше. Преобладают тростниковые фитоценозы. На восточном берегу доминируют тростниковые и рогозовые заросли, ширина их на отдельных участках достигает 300 м.

Для северного района характерна пятнистость растительного покрова, побережье окаймляет полоса *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, которая сменяется сообществами с доминированием *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb. Затем следуют скопления *Agrostis stolonifera* L. и *Butomus umbellatus* L., за которыми распространены группировки *Volboschoenus maritimus* + *Butomus umbellatus*. В истоке р. Вексы преобладают *Phragmites australis* и *Scirpus lacustris*, образующие небольшие тростниковые острова и многочисленные куртины камыша. В открытой акватории почти по всему озеру, кроме глубоководной впадины, встречаются редкие, разрозненные группировки и единичные экземпляры рдеста пронзеннолистного. Общая площадь гидрофильной растительности 11.23 км², что составляет более 20 % от акватории озера (см. таблицу).

Первые сведения о растительности оз. Неро относятся к началу XX века [5]. Озеро сильно зараста-

ло, в сложении растительного покрова принимало участие несколько видов макрофитов, однако господствовали тростник и камыш. В 1913—1914 гг. наблюдалась примерно такая же картина зарастания с доминированием сообществ тех же видов (тростника, камыша, кубышки, рдестов), но начал распространяться телорез (*Stratiotes aloides* L.) [2]. В 1925—1927 гг. произошло расширение зарослей телореза, который завоевал большие площади в южном плесе озера. В открытом пространстве повсюду были распространены рдесты *Potamogeton perfoliatus* и *P. crispus* L., которые образовывали на отдельных участках сплошные подводные луга [1]. К 1954 г. основные изменения заключались в сокращении территорий, занятых рдестами, и изреживании рдестовых зарослей [6, 7]. Телорез занимал небольшие площади. В 1962 г. господствовали те же фитоценозы, но по сравнению с 1954 г. наблюдалось более массовое распространение рдеста пронзеннолистного [3].

Таким образом, на протяжении почти 9 десятков лет происходило чередование периодов увеличения с периодами уменьшения и даже исчезновения фитоценозов погруженных растений. Колебания в развитии гидратофитов можно объяснить как естественные флуктуации, которые могут быть связаны с изменениями гидрологического режима и погодных условий, увеличением притока биогенов с водосборной площади, вспышкой развития фитопланктона, уменьшением прозрачности вод и т.п. Однако сильное изреживание и полное исчезновение на отдельных участках рдестовых зарослей, а также снижение их продуктивности в последние 5—7 лет, вероятно, зависят и от антропогенного воздействия. Стоки с окружающих водоем сельскохозяйственных угодий и частичное поступление загрязняющих веществ от местных предприятий не могут не оказывать влияния на экосистему озера в целом и его растительный покров.

Литература

1. Грезе Б.С. Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 1. Гидрология // Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изучению местного края. Ростов-Ярославский, 1929. Вып. 2.
2. Дамская С.А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны // Тр. Ярослав. естеств.-ист. о-ва. Ярославль, 1921. Т. 3, вып. 1.

3. Монаков А.В., Экзерцев В.А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауны // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
4. Распопов И.М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985.
5. Флеров А.Ф. Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край // Землеведение. М., 1903. Т. 10, кн. 2—3.
6. Чижилов Н.В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Усть-Которосль // Тр. Лаб. сапропел. отложений. М.; Л., 1956. Вып. 6.
7. Чижилов Н.В. Озера Ярославской области и их значение для сельского хозяйства // Краевед. зап. Ярослав. обл. краевед. музея. Ярославль, 1956. Вып. 1.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 582.547.2—11

Г.А.Лукина

РОЛЬ КОРНЕЙ В ВЫДЕЛЕНИИ АМИНОКИСЛОТ РАСТЕНИЯМИ РЯСКИ МАЛОЙ

The article contains data of laboratory experiments on determination of excretion of amino acids by whole duckweed plants and its fronds and roots. The results of experiments have shown that a major part of amino acids excretion by duckweed occur through the roots.

Корневая система растений представляет собой не только орган поглощения воды, минеральных веществ и механического закрепления в почве, но и играет важную роль в обмене веществ целого растения, так как является местом синтеза многих сложнейших соединений. Поглощение корнями различных веществ происходит одновременно с выделением тех или же других из них в среду. Через корневую систему, по-видимому, могут выделяться почти все соединения, поступающие извне или синтезируемые растениями. Наиболее распространенными соединениями, выделяемыми корневыми системами наземных растений, являются аминокислоты [2, 5].

Задачей данного исследования была количественная оценка роли корней в выделении аминокислот растениями ряски малой (*Lemna minor* L.). Характерными признаками последней являются наличие одного корня и незакрепленность в грунте. Для опытов отбирали растения, состоящие из 2 листочков и одного корня со средней длиной 3 см. Ряска малая находилась при освещенности 2.5 тыс. лк, температуре 25 °C, на среде Пирсона—Зейдель (1/2 от полной) [4]. Для разделения на корень и листочек без нарушения целостности растения была проведена следующая процедура. На фильтре делали небольшие отверстия, расположенные по концентрическим окружностям, диаметр фильтра был чуть больше такового опытного сосуда (бюкса). Сосуд накрывали фильтром с отверстиями и растения размещали таким образом, чтобы корешок находился в среде, а листочки — на поверхности фильтра. Через фильтр (в целях предотвращения его подсыхания) пропускали обычную хлопчатобумажную нить, концы которой помещали в дистиллированную воду. В этих условиях ряска сохраняла жизнеспособность.

Плотность посадки растений и их биомасса были одинаковы во всех повторностях опыта, который состоял из 2 вариантов (отдельно корни + отдельно листочки и целое растение) в 6 повторностях. Контролем служили растения, свободно плавающие на поверхности.

Аминокислоты определяли методом бумажной хроматографии [3]. В опыте количество аминокислот, выделенных как листочками, так и корешками, рассчитывали исходя из массы всего растения.

Растения, разделенные на корень и листочек, выделяют в среду несколько больше аминокислот (мг/г сухого вещества · сут), чем контрольные:

Вариант	Опыт, сут		
	1	2	3
Корень	2.60	2.80	3.2
Листочки	0.4	0.3	0.1
Все растение	3.0	3.1	3.3
Растение (контроль)	3.2	2.8	2.6

При этом на корень приходится основная их часть. Качественный состав экзоаминокислот листочка и корешка одинаков при заметных различиях в количественном соотношении.

Изучение экскреции аминокислот свободно плавающих растений представляет особый интерес. Так как

все обменные реакции корня и среды происходят обычно в водной среде, статус корней опытных растений находится на уровне природного. Кроме того, для данного вида относительно легко достигается разобщение фотосинтезирующего органа (листеца) от нефотосинтезирующего (корешка), что позволяет определить суммарную роль корешка в выделении как фотосинтетически синтезированных, так и органических веществ, синтезированных корешком.

Некоторое возрастание количества экзоаминокислот разделенными растениями, вероятно, объясняется неблагоприятными для них условиями, так как известно, что при повреждении и воздействии различными раздражителями выделение веществ наземными растениями усиливается [1].

Таким образом, большая часть аминокислот, выделяемых ряской, экскретируется корешком.

Литература

1. Кириллова Т.В. Выделение водорастворимых веществ растительными тканями // Успехи соврем. биологии. 1964. Т. 57, № 3.
2. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений. М., 1955.
3. Школьник Р.Я., Доман Н.Г. К вопросу о разделении продуктов метаболизма на фракции при помощи хроматографии на бумаге // Биохимия. 1960. Т. 25, вып. 2.
4. Czopec M. Cultivation of Polish Lemnaceae species in laboratory conditions // Acta biol. crac. Ser. bot. 1959. Vol. 2.
5. Vancura V. Root exudates of plants 1. Analysis of root exudates of barley and weat in their initial phases of growth // Plant and Soil. 1964. Vol. 21, N 2.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

А. П. Мыльников

ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ БЕСЦВЕТНОЙ ХРИЗОМОНАДЫ *MONAS* SP.

The fine structure of the colourless chrysomonad *Monas* sp. is described with electron microscope. The two heterodynamic flagella with mastigonemes, microtubular roots, vesicular nucleus, mitochondria with tubular cristae have been discovered. The resemblance to other chrysomonads is discussed.

Среди бесцветных гетеротрофных хризомонад особое место занимают представители рода *Monas* (= *Spumella*) [5]. Эти организмы обычны для пресноводных водоемов различной трофности. Внешне они напоминают представителей рода *Ochromonas* и отличаются от них отсутствием видимых хлоропластов. Однако если строение *Ochromonas* изучено в настоящее время довольно подробно, то данных о *Monas* крайне недостаточно. Считается, что *Monas* произошел от *Ochromonas* в результате редукции хлоропластов, но с сохранением других цитоплазматических структур [5, 6]. Оба рода способны питаться бактериями, однако не имеют оформленного ротового отверстия как, например, бодониды. С целью углубления наших знаний по ультраструктуре изучен жгутиконосец *Monas* sp., видовой принадлежности которого не установлена вследствие большой морфологической изменчивости.

Материалом для работы послужила культура клона О-6, выделенная из проб Рыбинского водохранилища. Жгутиконосцы содержались в среде Пратта, налитой в чашки Петри. В качестве пищи использовались бактерии *Aerobacter aerogenes*. Живых жгутиконосцев просматривали в микроскопе МБИ-3, снабженном фазово-контрастной насадкой. Для электронно-микроскопических целей объект фиксировали смесью четырехоксида осмия и глутаральдегида. Тотальные препараты получали после помещения капли культуры в пары осмия и высушивания на воздухе с последующим напылением вольфрамом. Фиксированные препараты просматривали в трансмиссионном электронном микроскопе JEM-100C.

Клетка клона О-6 имеет овальную или грушевидную форму. Длина ее составляет 6—10 мкм. Длинный передний жгутик равен 8 мкм, короткий задний — 2—3 мкм. В чашке Петри обнаружены как сидячие, так и плавающие особи. При плавании длинный жгутик направлен вперед. У сидячих клеток хорошо заметен процесс питания. В этом случае длинный жгутик

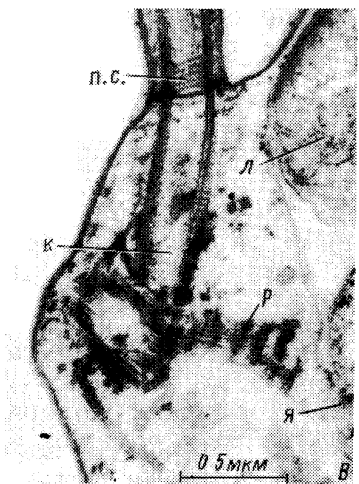
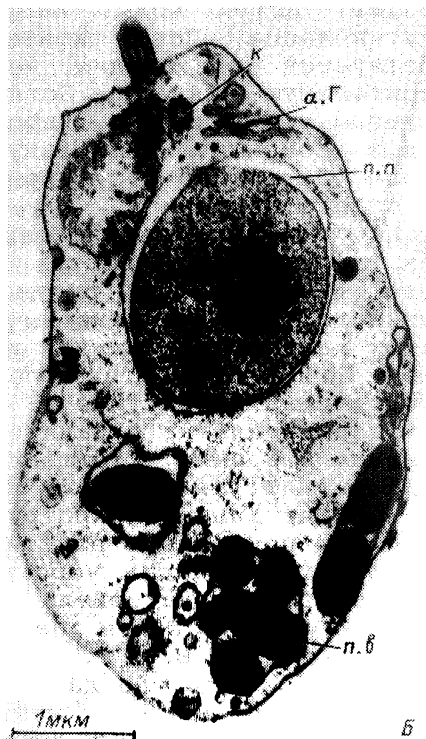
создает поток воды, направленный к поверхности жгутиконосца. После контакта бактерии с клеткой образуется псевдоподия, которая замыкается в пищеварительную вакуоль. Поглощенные бактерии хорошо заметны в цитоплазме, ядро вблизи кинетосом жгутиков и сократительная вакуоль — в световом микроскопе. Остальные структуры можно обнаружить только на электронограммах.

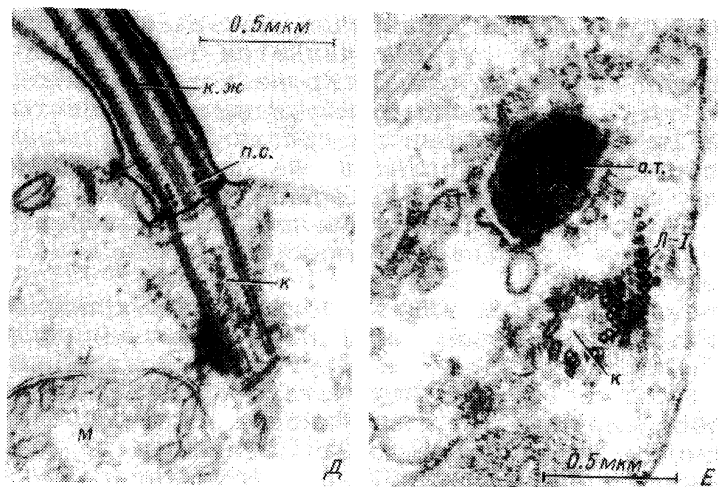
На тотальных препаратах можно рассмотреть, что оба жгутика оканчиваются без образования бичевидного кончика (см. рисунок, А). На поверхности длинного жгутика заметны 2 ряда трехчленных трубчатых мастигонем, каждая из которых равна $1.2-1.4$ мкм. Короткий жгутик гладкий. Общий вид клетки представлен на рисунке, Б.

Снаружи клетка ограничена плазмалеммой, имеющей обычное строение. Утолщенного слоя гликокаликса не выявлено. Жгутики имеют обычное строение (формула $9+2$). Центральные микротрубочки аксономы упираются в тонкую поперечную пластинку (см. рисунок, В—Д). Проксимальная часть короткого жгутика утолщена за счет аморфного материала (см. рисунок, Г). Кинетосомы жгутиков почти перпендикулярны друг другу (см. рисунок, В, Г). Длина кинетосом $0.45-0.50$ мкм. Внутри них иногда заметен аморфный материал. От кинетосом отходит лента Л-1, содержащая 8—9 микротрубочек и проходящая вертикально (см. рисунок, Е). Другая лента (Л-2) дугообразно изогнута и направлена к заднему концу клетки (см. рисунок, В, Г).

Несколько одиночных микротрубочек также начинаются вблизи нижней части кинетосом (см. рисунок, Г). Там же располагаются сателлиты последних. Спираль, находящаяся в переходной зоне жгутиков, содержит 4 витка (см. рисунок, В—Д). Кроме того, обнаружен поперечно исчерченный ризопласт, соединяющий кинетосомы и ядро (см. рисунок, В). Последнее (диаметром 2.5 мкм) содержит центральное ядрышко. Глыбки хроматина разбросаны равномерно. В перинуклеарном пространстве обнаружены зачатки кинетосом и лейкопласт диаметром $0.7-0.8$ мкм (см. рисунок, В, Г). Верхняя часть последних содержит глобулы стигмы, которая обращена к утолщению короткого жгутика.

В переднем конце клетки лежат крупная митохондрия с трубчатыми кристами и аппарат Гольджи. В цитоплазме отмечены цистерны эндоплазматической сети и пузырьки, покрытые клатриновой оболочкой. Последние, как известно, участвуют в процессе фагоцитоза. Пищеварительные вакуоли, содержащие не-





А — общий вид клетки, высушенный препарат; Б — продольный срез клетки; В, Г — расположение кинетосом; Д — строение жгутиков; Е — отхождение ленты Л-1. а.т. — аппарат Гольджи, к.ж. — короткий жгутик, к — кинетосома, л — лейкопласт, Л-1 и Л-2 — микротрубочные ленты, отходящие от кинетосом, м — митохондрия, о.т. — осмиофильное тело, п.в. — пищеварительная вакуоль, д.ж. — длинный жгутик, п.п. — перинуклеарное пространство, п.с. — переходная спираль, р. — ризопласт, я — ядро.

сколько бактерий, концентрируются в заднем конце клетки (см. рисунок, В). Клон 0—6 не содержит каких-либо стрекательных органелл. Осмиофильные тела, возможно бактерии-симбионты, обнаружены в цитоплазме.

Как видно, строение исследованного клона соответствует таковому у других представителей рода *Monas* [3, 5]. Общими структурами у них являются ядро пузырьковидного типа, митохондрии с трубчатыми кристами, лейкопласт, трубчатые мастигонемы на длинном жгутике и ризопласт. Питание клетки осуществляется с помощью псевдоподий, которые захватывают бактерии, подгоняемые длинным жгутиком. Детали строения у разных *Monas* (*Spumella*) различаются. Так, например, у *Spumella elongata* короткий жгутик не содержит утолщения, обращенного к стигме [3], которая развита меньше, чем у клона 0—6, тогда как у *Spumella* sp. в лейкопласте находится более крупная стигма [5]. Для всех *Monas* характерно также, что спираль содержит 4—5 витков, а ки-

нетосомы соединены поперечно исчерченной структурой. Одинаковым у них является также расположение лент микротрубочек. Кроме того, в цитоплазме *S. elongata* обнаружены ромбовидные трихоцисты, а у *Spumella* sp. — мукоцисты, тогда как у клона 0—6 нет стрекательных органелл. На поверхности *S. elongata* отмечены симбиотические бактерии. В целом план строения (относительное расположение структур) клетки рассматриваемых жгутиконосцев весьма сходен.

Кроме указанных видов к бесцветным хризомонадам относится *Anthophysa vegetans* — обычный обитатель очистных сооружений и других полисапробных зон [2]. Большинство структур этого организма — ядро, жгутики, лейкопласт, корешковая система жгутиков — сходны с таковыми *Monas*. Однако у *A. vegetans* утолщение короткого жгутика не направлено в сторону относительно небольшой стигмы. В свою очередь, система кортикальных микротрубочек сильно развита и напоминает таковую у *Spumella* sp. В остальном план строения этого вида и других бесцветных хризомонад совпадает.

Бесцветные хризомонады напоминают по строению клетки фототрофных представителей родов *Ochromonas*, *Uroglena* и других. Так, для *Uroglena americana* характерны все элементы строения *Monas* и *Anthophysa*, но она содержит дополнительно также хлоропласты [4]. Наиболее сходны *Monas* и *Ochromonas* [6]. Это касается даже схемы расположения микротрубочковых лент. Например, ленты Л-1 и Л-2 клона 0—6 соответствуют микротрубочковым корешкам К-1 и К-2 *Ochromonas vulcanus* и других *Ochromonas* [1]. Отличия же у них заключаются только в степени развития стигмы и наличия хлоропласта. Стоит подчеркнуть, что клетки *Ochromonas* (как и *Monas*) способны к интенсивному гетеротрофному питанию, что проявляется в поглощении бактерий. Особенно четко этот процесс прослеживается у жгутиконосцев, обитающих в условиях дефицита света и обилия бактерий в воде. Сходство бесцветных и фототрофных хризомонад свидетельствует о их близком родстве [6]. По-видимому, усиление гетеротрофности у *Ochromonas* и других подобных хризомонад привело к деградации хлоропластов и появлению жгутиконосцев типа *Monas* и *Anthophysa* [6].

Литература

1. Громов Б.В., Плющ А.В., Мамкаева К.А. Особенности ультраструктуры жгутикового аппарата ацидофильной хризомонады *Ochromonas vulcanus* // Цитология. 1989. Т. 31, № 10.
2. Belcher J.H., Swale E.M.F. The morphology and fine structure of the colourless colonial flagellate *Anthophysa vegetans* (O.F.Müller) Stein // Brit. Phycol. J. 1972. Vol. 7.
3. Belcher J.H., Swale E.M.F. *Spumella elongata* (Stokes) nom. comb., a colourless glagellate from soil // Arch. Protistenk. 1976. Bd 118. H.3.
4. Casper S.J. Zum Feinbau der Geisseln der Chrysomonaden. 1. *Uroglena americana* Calkins // Arch. Protistenk. 1972. Bd 114, H. 1/2.
5. Mignot J.-P. Etude ultrastructurale d'un flagelle du genre *Spumella* Cienk. (= *Heterochromonas* Pascher-Monas O.F.Müller), chrysomonadine leucoplastidié // Protistologica. 1977. T. 13, N 2.
6. Piennaar R.N. Chrysophytes // Phytoflagellates. New York, 1980.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

В. Г. Гагарин

НОВЫЙ ВИД РОДА *PARATRIPYLA* (NEMATODA: TRIPYLIDAE)

Descriptions and illustrations are given for new species of free-living nematodes, *Paratripyla glosaria* sp.n., found in moss on the roof of shed in settlement Borok, Yaroslavl' district.

Материалом послужили нематоды, собранные во мху на крыше старого сарая, расположенного в пос. Борок (Ярославская обл.). Нематод фиксировали 4%-ным формалином и изучали с помощью оптического микроскопа МББ-1А на глицериновых препаратах, подкрашенных метиленовой синькой, с окантовкой по краям покровных стекол клеем БФ-6. Препараты хранятся в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург) и Институте биологии внутренних вод им. И.Д.Папанина РАН (Ярославская обл., пос. Борок).

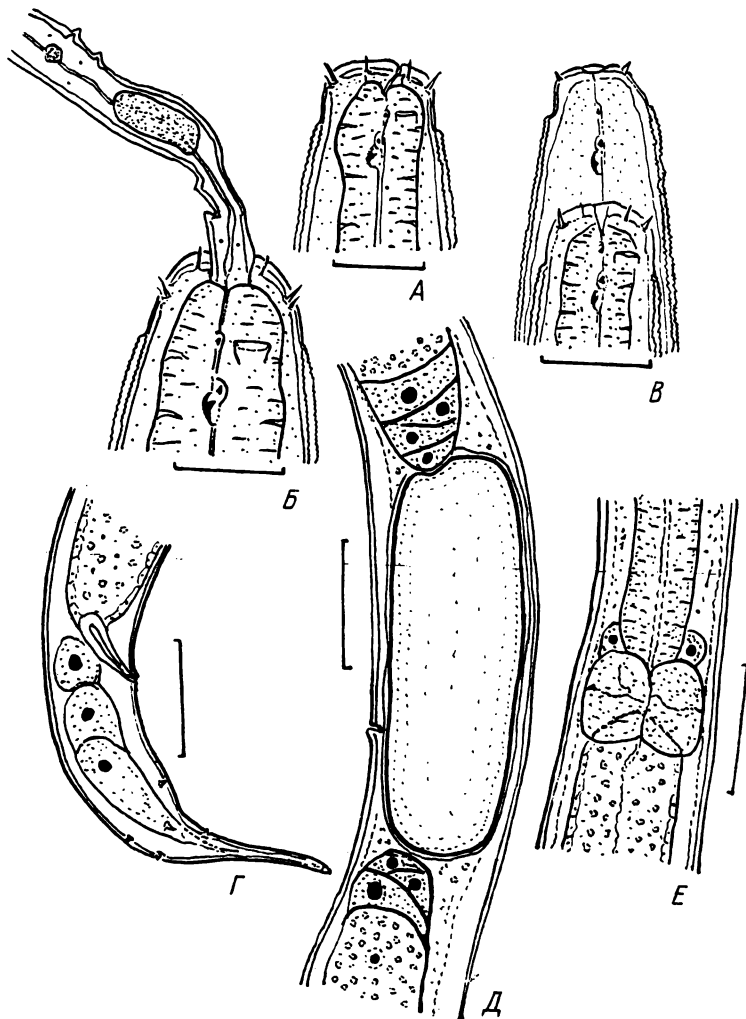
Paratripyla glosaria Gagarin sp. n. (см. рисунок. А—Е).

Материал. 21 ♀♀ из мха, росшего на крыше сарая в пос. Борок (Ярославская обл.). Голотип ♀ (препарат „Мох-13“). $L = 1.07$ мм, $a = 16.7$, $b = 4.51$, $c = 7.64$, $V = 50.5$ %. Паратипы, 20 ♀♀. $L = 1.01-1.36$ (1.14) мм, $a = 15.3-22.0$ (19.1), $b = 4.23-5.02$ (4.66), $c = 6.87-8.40$ (7.73), $V = 48.72-53.38$ (51.08) %.

Описание. Черви средних размеров. Кутикула и подкутикулярный слой кольчатые; кольца тонкие, узкие, но отчетливо видимые. Толщина кутикулы равна примерно 1.0—1.5 мкм. Только на головном конце она гладкая, этот отдел резко обособлен от остального тела сильным сужением. Биокристаллы в полости тела отсутствуют. Губ 3, каждая вооружена парой щетинковидных папилл длиной 2.0—2.5. Кроме того, имеются 2 сильно сближенных круга головных щетинок (6+4). Длина щетинок первого круга 7, второго — 3. Ширина области губ 20—25. Соматические щетинки редкие, в форме папилл, очень мелкие. Более крупные и многочисленные на хвосте, в месте его резкого сужения. Кутикула головного конца расщеплена, образует эндокупол. Отверстия амфидов (шириной 7) расположены от переднего края тела на расстоянии, равном примерно диаметру области губ.

Пищевод мускулистый, равноутолщен по всей своей

¹ Далее, где не указано, размеры даны в микрометрах.



А — голова самки; Б — голова самки, заглатывающей гифы грибов; В — голова линяющей личинки; Г — хвост самки; Д — тело в области вульвы; Е — тело самки в области кардия. Масштаб (мкм): А—В — 20, Г—Е — 50.

длине, только в области головного конца образует легкое расширение. Стома щелевидная, стенки ее слабо склеротизированы. В стоме на расстоянии, слегка меньшем, чем диаметр области губ, расположены 2 онха, причем каждый из них лежит в своем кармане. Несколько выше, в месте выхода в просвет пищевода протока дорзальной пищеводной железы, находится также маленький онх. Это хорошо заметно на линяющих личинках. Средняя длина пищевода 245. В области кардия локализуются 3 крупные шаровидные кардиальные железы, каждая диаметром 30—35. Поверх них лежат еще 6 более мелких желез размером 12—13.

Ректум сильно кутикулирован, длина его примерно равна анальному диаметру тела. Яичники парные, антидромные. $G_1 = 207-314$, $G_2 = 170-272$.

Загиб заднего яичника короткий, переднего — длинный, почти всегда заходит за вульву. Губы вульвы без склероций и не выдаются за пределы кутикулы. Вагина короткая, довольно часто изогнута к заднему концу тела. В матке всегда одно яйцо размером 125—170 × 50—60. Средняя длина хвоста 147, что примерно в 3.5 раза больше, чем анальный диаметр тела. Передний отрезок хвоста почти цилиндрический, потом хвост резко сужается. Каудальные железы хорошо развиты. Терминус хвоста вооружен маленькой треугольной спиннеретой. Самцы не найдены. Многие особи нематод были зафиксированы в момент заглатывания гиф грибов.

Дифференциальный диагноз. Новый вид отличается от 2 валидных видов рода — *Paratripyla intermedia* Bütschli, 1873 и *P. minuta* Brzeski, 1964 — более крупными размерами тела и отсутствием биокристаллов в его полости. Кроме того, от *P. intermedia* его можно отличить по наличию в стоме 2 карманов, в каждом из которых лежат онхи, а от *P. minuta* — по расположению головных щетинок и по форме спиннереты.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

В. Н. Столбунова

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

A list of species of *Rotatoria* and *Crustacea* for the Pleshcheevo lake according to the long-term data (1979–1990) is presented. The list concludes the average value of organisms during the period of investigations, the average maximum values and the peak values of organisms.

Литературные сведения о видовом составе зоопланктона озера относятся к 20–30-м годам текущего столетия [1–5]. В работах Д.А. Ласточкина [2–4] приводится список веслоногих *Copepoda* (26 видов, из них *Cyclopoida* и *Calanoida* — 17 и *Harpacticoida* — 9). Изучая население побережья, М.Первухин [5] отмечает в зарослях озера 23 вида ракообразных. Наиболее подробный список прибрежных (ветвистоусых — 45, коловраток — 75) видов составлен Н.В. Кордэ [1]. Однако эти авторы приводят перечни видов, встреченных в основном в заросшем побережье озера, его придаточных водоемах (луговицах, береговых болотцах), в многочисленных впадающих в него реках, ручьях, ключах, свайных обрастаниях, мху и илах. Полного списка для пелагиали озера не приводится.

Комплексные гидробиологические исследования водоема, проводимые ИБВВ РАН с 1979 г. по настоящее время, позволили уточнить и пополнить список организмов зоопланктона глубоководной и литоральной зон озера [6–8]. Впрочем, при более детальном изучении заросшей литорали возможны дополнения, особенно в группе коловраток. Согласно результатам наших исследований (1979–1990 гг.), зоопланктон озера представлен 141 видом, из них *Rotatoria* — 85, *Copepoda* — 16, *Cladocera* — 39. С 1989 г. в планктоне появилась личинка *Dreissena*, численность которой иногда достигает значительных величин (80 тыс. экз./м³).

Зоопланктон открытой части водоема — типичное озерное сообщество, в котором отсутствуют формы, обитающие в прибрежных зарослях. Лишь изредка, при массовом размножении в прибрежной зоне, представители фитофильной фауны выносятся в открытое озеро. В чистой воде в литорали в основном преобладают пелагические коловратки и ракообразные.

Наиболее богато представлена в озере группа *Ro-*

Видовая характеристика зоопланктона озера Плещеево

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
Class Коловратки — <i>Rotatoria</i>						
Ordo Ploimida						
Fam. Notommatidae						
<i>Notommata copeus</i>						
Ehrenberg, л	-	-	-	0.3	0.5	0.8
<i>Pleurotrocha petromyzon</i> Ehrenberg, л	-	-	-	0.8	1	3
<i>Cephalodella catellina</i> (O.F.Müll.), л	-	-	-	3	4	6
<i>C. gracilis gracilis</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	2	3	4
<i>C. ventripes ventripes</i> (Dixon-Nuttall), ф	-	-	-	5	8	16
<i>C. forficula</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	Единично		
<i>C. exigua</i> (Gosse), л	-	-	-	0.3	0.4	0.8
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	0.2	0.3	0.4
Fam. Trichocercidae						
<i>Trichocerca tenuior</i> (Gosse), ф	-	-	-	8	16	29
<i>T. elongata</i> (Gosse), л, ф	-	-	-	2.5	5	5
<i>T. stylata</i> (Gosse), пл, л	10	18	29	1	2.5	5
<i>T. cylindrica</i> (Imhof), л	-	-	-	1.5	3	3
<i>N. capucina</i> (Wierz. et Zacharias), пл, л	0.8	2	2	Единично		
Fam. Gastropodidae						
<i>Chromogaster ovalis</i> (Bergendal), пл	Единично			То же		
Fam. Synchaetidae						
<i>Synchaeta tremula</i> (Müller), л	0.5	5	9	80	153	165
<i>S. grandis</i> Zacharias, пл	0.5	2	5	-	-	-
<i>S. stylata</i> Wierz., пл	0.1	2	3	-	-	-
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, пл, л	7	13	37	116	231	959
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, эвр	31	60	222	43	85	290
<i>Polyarthra luminosa</i> Kutikova, эвр	111	200	220	2	5	8

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>P. vulgaris</i> Carlin, эвр	5	8	18	31	61	235
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, эвр	43	85	235	53	105	347
<i>P. longiremis</i> Carlin, эвр	44	68	70	3	5	5
<i>P. minor</i> Voigt, л	-	-	-	10	25	25
Fam. Asplanchnidae						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, эвр	82	163	871	41	81	302
<i>Asplanchnopus multi-ceps</i> (Schrank), ф	-	-	-	0.6	1	1
Fam. Lecanidae						
<i>Lecana luna luna</i> (O.F.Müll.), л, пл	3	5	5	7	14	55
<i>L. quadridentata</i> (Enrenberg), ф	-	-	-	0.8	1	1
<i>L. cornuta</i> (O.F.Müll.), ф	-	-	-	2	3	4
<i>L. lunaris</i> (Enrenberg), л	-	-	-	8	20	22
<i>L. bulla</i> (Gosse), л	-	-	-	3	4	8
Fam. Trichotriidae						
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge), л	-	-	-	1	2	3
<i>T. pocillum</i> (O.F.Müll.), л	-	-	-	3	5	9
<i>T. similis</i> (Stenroos), л	-	-	-	Единиочно		
Fam. Mytilinidae						
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller), ф	-	-	-	0.1	0.2	0.4
<i>M. mucronata spinigera</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	0.7	1.3	1.3
<i>M. ventralis</i> (Ehrenberg), л	-	-	-	3	12	12
<i>Lophocharis oxysteron</i> (Gosse), ф, пл	-	-	-	Единиочно		
Fam. Colurellidae						
<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	3	5	5

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>Lepadella patella patella</i> (O.F.Müll.), л, пл	Единично			3	5	7
Fam. <i>Euchlanidae</i>						
<i>Euchlanis oropha</i> Gosse, л	-	-	-	2	3	3
<i>E.dilatata</i> Ehrenberg, л, пл	9	17	17	164	315	880
<i>E.dilatata lucksiana</i> Hauer, пл, л	37	91	180	68	144	870
<i>Euchlanis deflexa</i> Gosse, л	-	-	-	Единично		
<i>E.lyra</i> Hudson, л	-	-	-	2	3	6
Fam. <i>Brachionidae</i>						
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, л, пл	0.8	2	2.5	3	4	10
<i>B.q. zernovi</i> Voronkov, ф	-	-	-	1.5	2.5	2.5
<i>B.q. brevispinus</i> Ehrenberg, л	-	-	-	0.5	1	1
<i>B.q. ancylognathus</i> Schmarda, л	-	-	-	1	2	2
<i>B.q. cluniorbicularis</i> Skorikov, л	-	-	-	0.5	1	1
<i>B.variabilis</i> Hempel, л	-	-	-	0.1	0.2	0.2
<i>B.diversicornis homoceros</i> (Wierz), л	-	-	-	0.4	0.6	0.6
<i>B.d.diversicornis</i> (Daday), л	-	-	-	0.7	1	1.4
<i>B.calyciflorus calyciflorus</i> Pallas, пл, л	4	8	20	3	5	15
<i>B.c.anuraeiformis</i> Brehm, пл	0.05	0.1	0.1	0.05	0.1	0.1
<i>B.c.amphiceros</i> Ehrenberg, пл, л	0.05	0.1	0.1	0.05	0.1	0.1
<i>B.angularis</i> Gosse, пл, л	53	79	155	7	21	40

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>B. a. bidens</i> Plate, пл, л	8	16	25	2	5	14
<i>Platyias quadricornis</i> (Ehrenberg), л, ф	-	-	-	0.6	1	2
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse), эвр	30	59	128	25	49	168
<i>K. cochlearis macracanta</i> (Lauterborn), пл, л	10	19	49	8	15	38
<i>K. cochlearis tecta</i> (Gosse), пл, л	6	9	14	12	31	75
<i>K. hiemalis</i> Carlin, эвр	23	44	155	12	23	53
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müll.), эвр	267	567	1960	85	170	533
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott), пл, л	19	39	126	18	42	158
<i>Notholca squamula</i> (O.F. Müll.), пл, л	0.2	0.3	0.5	0.4	0.6	1
<i>N. s. frigida</i> Jaschnov, пл, л	0.1	0.2	0.4	0.1	0.3	0.6
<i>N. foliacea</i> (Ehrenberg), пл, л	4	6	6	5	11	29
<i>N. acuminata</i> (Ehrenberg), пл	-	-	-	Единично		
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, л	-	-	-	2	3	3.5
Ordo Monimotrochida						
Fam. Conochilidae						
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, эвр	212	450	1113	130	278	1395
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo), эвр	9	18	72	18	37	188
Fam. Testudinellidae						
<i>Testudinella patina</i> (Hermann), л, пл	1.5	2	2.5	4	9	20
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, пл, л	59	116	523	47	101	248

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
Fam. Filiniidae						
<i>Filinia maior</i> (Col-ditz), пл, л	74	146	428	16	32	57
<i>F. longiseta longiseta</i> (Ehrenberg), эвр	22	38	68	38	73	232
<i>F. l. limnetica</i> (Zacharias), пл	2	5	7	1	2	3
Ordo Paedotrochida						
Fam. Collothecidae						
<i>Collotheca mutabilis</i> (Hudson), л, пл	1.5	2	2.5	7	12	15
<i>C. ornata</i> (Ehrenberg), ф	-	-	-	Единиочно		
Ordo Bdelloida						
<i>Rotaria rotatoria</i> (Pall.), л, ф	-	-	-	0.8	1.5	2.5
<i>R. neptunia</i> (Ehrenberg), л, ф	-	-	-	Единиочно		
<i>R. tardigrada</i> (Ehrenberg), л, ф	-	-	-	1	2	2.4
<i>Philodina roseola</i> Ehrenberg, л, ф	-	-	-	2	6	8
<i>Dissotrocha macrosty-la</i> Ehrenberg, л	-	-	-	Единиочно		
<i>Dissotrocha aculeata</i> Ehrenberg, л	-	-	-	Единиочно		
Членистоногие Arthropoda						
Class Ракообразные — Crustacea						
Subclass Листоногие — Branchiopoda						
Ordo Ветвистоусые — Cladocera						
Fam. Sididae						
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müll.), л, пл	0.1	0.2	0.2	15	35	115
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin), пл, л	19	37	90	4	10	14

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
Fam. Daphniidae						
<i>Daphnia longispina</i> O.F.Müll., эвр	10	18	76	3	7	25
<i>D. galeata</i> G.Sars, эвр	10	19	80	6	13	25
<i>D. cucullata</i> G.Sars, эвр	40	79	200	5	11	18
<i>D. cristata</i> G.Sars, эвр	16	34	75	2	4	9
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F.Müll.), ф, л	-	-	-	3	8	8
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F.Müll.), л	-	-	-	240	550	1103
<i>C. reticulata</i> (Jurine), ф, л	-	-	-	302	510	1208
<i>C. pulchella</i> G.Sars, л, пл	0.5	1.5	2	142	283	1301
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F.Müll.), л	-	-	-	15	29	54
Fam. Chydoridae						
<i>Euryercus lamellatus</i> (O.F.Müll.), ф	-	-	-	2	3	8
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine), л	-	-	-	0.8	2	2.5
<i>P. striatus</i> Schoedler, л	-	-	-	15	29	55
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müll.), ф	-	-	-	1	2.5	4
<i>Alonella excisa</i> (Fischer), ф	-	-	-	0.8	1.5	2
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg), ф	-	-	-	1	2	2
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch), л, пл	2	3	7	2	4	5
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.Müll.), эвр	8	22	70	184	460	2560
<i>C. ovalis</i> Kurz, эвр	Единиочно			-	-	-
<i>C. gibbus</i> G.Sars, эвр	1.5	2	2.5	0.5	1	1
<i>Pseudochydorus globosus</i> Baird, л	-	-	-	5	10	10
<i>Alona quadrangularis</i> (O.E.Müll.), эвр	2.5	7	14	8	20	56
<i>A. rectangula</i> G.Sars, эвр	0.05	0.1	0.1	0.05	0.1	0.1
<i>A. guttata</i> G.Sars, ф	-	-	-	2.5	4	5

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>Acroperus elongatus</i> (G.Sars), ф	-	-	-	0.05	0.1	0.4
<i>Camptocersus rectirostris</i> Schoedler, ф	-	-	-	1	2	3
<i>C. lilljeborgi</i> Schoedler, ф	-	-	-	Едини́чно		
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer), ф	-	-	-	0.6	0.8	1
<i>Rhynchotalona falcata</i> (G.Sars), л	-	-	-	Едини́чно		
<i>Monospilis dispar</i> G.Sars, б	-	-	-	6	12	23
<i>Macrotrix laticornis</i> (Jurine), б	-	-	-	0.5	1	1
Fam. Bosminidae						
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.Müll.), пл	8	20	51	78	159	819
<i>B. longispina</i> Leydig, пл	2	6	10	0.2	0.3	0.3
<i>B. coregoni coregoni</i> (Baird), пл	25	52	72	9	20	50
<i>B. crassicornis</i> (P.E.Müller), пл	0.3	0.6	0.6	Едини́чно		
Fam. Polyphemidae						
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linne), л	-	-	-	15	22	85
Fam. Cercopagidae						
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, пл	0.3	0.6	0.6	Едини́чно		
Fam. Leptodoridae						
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke), пл	0.6	1	3	0.2	0.3	0.3
Subclass Веслоногие — Copepoda						
Ordo Cyclopoida						
Fam. Cyclopidae						
<i>Macrocyclops fuscus</i> (Jurine), л	0.2	0.3	0.4	1	3	6
<i>M. albidus</i> (Jurine), л	Едини́чно			4	7	12
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisch.), л	0.05	0.1	0.1	0.6	1	3

Вид	Глубоководная зона			Литоральная зона		
	А	Б	В	А	Б	В
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lill.), л	-	-	-	6	11	16
<i>E. macrurus</i> (G.Sars), л	-	-	-	11	25	46
<i>Paracyclops affinis</i> (G.Sars), л	-	-	-	Единично		
<i>Cyclops kolensis</i> Lill., пл, л	14	37	51	5	10	18
<i>C. vicinus vicinus</i> Uljan, пл	6	14	25	0.7	1	1.5
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jurine), л	0.2	0.3	0.7	0.8	1.5	2
<i>A. vernalis</i> (Fisch.), пл	2	6	6	0.2	0.4	0.4
<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg), л	-	-	-	0.2	0.4	0.4
<i>Microcyclops bicolor</i> (G.Sars), л	-	-	-	Единично		
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus), пл, л	8	15	45	7	13	40
Fam. Diaptomidae						
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Zill., пл., л	24	47	155	7	14	27
Ordo Harpacticoida						
Ordo Calanoida						
Fam. Ameiridae						
<i>Nitocrella hibernica</i> (Brady), л	-	-	-	2	5	8
<i>Harpacticoida</i> sp., л, б	7	13	26	7	15	52
<i>Veliger Dreissena</i> , пл	22	42	80	10	15	30

Примечание. Численность (тыс. экз./м³) за 1979–1990 гг.: А – средняя, Б – средне-максимальная, В – наибольшая; зоопланктон: л – литоральный (прибрежный), ф – фитофильный, пл – планктонный, эвр – эвригонный, б – бентический.

tatoria. В основной комплекс планктонных коловраток входит 19 видов: *Keratella quadrata*, *K. hie-*
malis, *K. cochlearis*, *K. c. macracantha*, *Conochilus*
unicornis, *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta oblon-*
ga, *S. pectinata*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. lumi-*
nosa, *P. vulgaris*, *Pompholyx sulcata*, *Filinia*

maior, *F. longiseta*, *Kellicottia longispina*, *Brachionus angularis*, *Euchlanis dilatata*, *E. lucksi*ana и *Conochiloides natans*. Комплекс ракообразных представляют в пелагиали *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *D. cristata*, *D. galeata*, *Bosmina coregoni* и *Diaphanosoma brachyurum*, в заросшей литорали — *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. pulchella*, *C. reticulata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Polyphemus pediculus* и *Eucyclops macrurus*.

Все названные виды появляются в планктоне ежегодно, но в разные годы численность отдельных из них колеблется, наблюдаются изменения в их количественном соотношении. Однако основной комплекс рачков и коловраток на протяжении последнего десятилетия остается неизменным. Все эти виды — важнейшие кормовые объекты планктофагов озера.

Приводим впервые полный список организмов зоопланктона оз. Плещеево со среднемноголетними количественными показателями для каждого вида (см. таблицу).

Литература

1. Кордэ Н.В. Материалы по фауне Плещеева озера // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. 1928. Вып. 8.
2. Ласточкин Д.А. Новые и редкие *Copepoda* и *Oligochaeta* в фауне Иваново-Вознесенской губернии // Изв. Рос. Гидрол. ин-та. 1924. № 9.
3. Ласточкин Д.А. Плещеево озеро (Характеристика водоема и его населения) // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. 1927. Вып. 2.
4. Ласточкин Д.А. Ракообразные — *Crustacea* а. *Copepoda* // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. 1928. Вып. 8.
5. Первухин М. Переславское озеро // Тр. Переславль-Залесского историко-художественного и краеведного музея. 1927. Вып. 3.
6. Ривьер И.К. Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
7. Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 595.371.13

И.А.Скальская

РАССЕЛЕНИЕ БАЙКАЛЬСКОГО БОКОПЛАВА *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

The data of the Baikal crustaceous distribution in the Rybinsk reservoir, and information on number, size, and reproduction ability of the crustaceous inhabiting in periphyton is given.

Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* — чрезвычайно эврибионтный вид. В оз. Байкал и прилегающих к нему водоемах он распространен повсеместно на мелководьях среди камней, растительности, на песке с детритом и водорослями [1, 2]. Высокая пластичность рачков, доступность и кормовая ценность для многих рыб-бентофагов позволили использовать их в качестве объекта для акклиматизации в водохранилищах и озерах. Вид успешно прижился в 28 водоемах страны [6].

Первоначально бокоплавы были вселены в Горьковское водохранилище, выпуск в водоем осуществлялся в районе г. Юрьевца в 1962—1965 гг. Рачки способны активно передвигаться как у дна, так и в толще воды, и поэтому уже к осени 1969 г. они освоили всю озерную часть водохранилища и поднялись по речному участку до Плеса, на 130 км выше места выпуска [8]. В 1973—1975 гг. бокоплавы достигли пос. Волгореченск, а затем Костромского залива [5, 10]. Преодолев участок р. Волги от г. Костромы до плотины Рыбинской ГЭС, характеризующийся довольно высокими скоростями течения, рачки проникли в Рыбинское водохранилище и расселились в нем, достигнув в 1988 г. района г. Череповца.

Расселение бокоплава осуществлялось не только вверх, но и вниз по р. Волге. В июле 1977 г. они были зарегистрированы в верхней части Куйбышевского водохранилища [3]. Освоение этого водоема осложняется наличием довольно разнообразной фауны

каспийских амфипод, которые могут быть потенциальными конкурентами байкальскому бокоплаву. Его дальнейшая судьба в этом водохранилище неизвестна.

В Рыбинском водохранилище гаммариды отсутствуют, поэтому следует ожидать, что байкальский бокоплав займет доступные ему биотопы и существенно обогатит кормовую базу рыб. В качестве подтверждения данного предположения служит обнаружение рачков в перифитоне в июле 1990 г. по всему водохранилищу, а в сентябре — в Шекснинском плесе у г. Череповца. Вегетационный период этого года характеризовался в целом аномально низким прогревом водоема, частыми дождями и высоким уровнем воды. В наиболее теплый месяц (июль) температура воды составляла $17.6-20.8^{\circ}\text{C}$. Бокоплавы были найдены на затопленной древесине, корягах, ветках кустарников и старых затонувших рыбацких сетях на следующих станциях: Ваганиха, Ольхово, Хвощевик, Крестцы, р. Ухра и Первомайские острова. Всего было обнаружено 411 экз. рачков размером от 1 до 10 мм. Сходные размеры рачков летних популяций характерны для Горьковского и Братского водохранилищ, а также оз. Ильмень [5, 7, 9].

Наибольшие численность и биомасса бокоплавов были отмечены на затопленном кустарнике у Первомайских островов (6800 экз./м^2 и 19.8 г/м^2). Эти величины сопоставимы с теми, что наблюдались в Братском водохранилище, которое рачок быстро заселил к третьему году существования и достиг численности 1880 экз./м^2 при биомассе 12.2 г/м^2 [4]. Однако данные показатели ниже, чем в оз. Байкал, где бокоплавы весной и летом образуют скопления до $10-20 \text{ тыс. экз./м}^2$ с биомассой $60-100 \text{ г/м}^2$. В протоках Тальцинских озер мигрирующие особи достигают колоссальной биомассы — 5 кг/м^2 [2].

Сроки размножения рачков растянуты и зависят от конкретных условий обитания, однако отмечены периоды массового выхода молоди [2, 7]. Летние их популяции в Рыбинском водохранилище были представлены разновозрастными особями (табл. 1). Половозрелые самки имели размеры 4–7 мм, максимальное количество яиц не превышало 21, причем независимо от величины самок размеры яиц были равны 0.5–0.6 мм. В Горьковском водохранилище летние самки оказались крупнее — от 4.7 до 10.1 мм [5]. Максимальная плодовитость, которая тесно связана с размерами самок, была в 1.5 раза выше и составила 33 яйца. Эти отличия вполне могут быть отражением специфических условий температурного и водного режимов Рыбинского водохранилища в 1990 г.

По данным М.Ю.Бекман [2], размеры рачков и количество яиц определяются условиями питания и на обогащенных детритом грунтах обнаруживаются наиболее крупные особи. Длина самки и плодовитость могут довольно сильно варьировать даже в одном и том же водоеме. Количество яиц у особей размером 4—7 мм из Рыбинского водохранилища и оз. Ильмень довольно сходно со средней плодовитостью их в оз. Байкал (табл. 2). Для Иркутского водохранилища, где условия питания наиболее благоприятны, характерны максимальные размеры самок. Индивидуальная плодовитость у рачков размером 7—10 мм оказалась значительно выше средней для оз. Байкал (табл. 2) и составила 33—54 яйца.

В Рыбинском водохранилище (ст. Хвощевик) популяция бокоплавов была представлена в основном молодыми особями размером 1—3 мм, которые составляли 74 % от общего количества рачков. Яйценосные самки не обнаружены. Отсутствие крупных особей связано, вероятно, с отмиранием взрослых рачков, закончивших размножение.

Иной размерный состав структуры популяций наблюдался на несколько более глубоководных участках в районе д. Крестцы. Здесь 32 % особей всей популяции приходились на яйценосных самок, на молодь — лишь 10.8 %. Наиболее активно размножавшиеся самки имели размеры 5.0 мм, они составляли половину числа яйценосных самок. Среднее количество яиц у них равнялось 7, а максимальное — 14 экз. В марсупиальной сумке летней самки размером 5.5 мм из Куйбышевского водохранилища содержалось 25 яиц [3], т.е. эта величина весьма переменчива даже при почти одинаковых размерах самок.

Популяция бокоплавов у Первомайских островов к концу июля заканчивала размножение. Самки с яйцами и эмбрионами составляли 11 % от численности всей популяции, а молодь размером 1—2 мм — около 66 %.

Небольшое число бокоплавов, собранное в конце сентября у Ваганихи при температуре воды 9.8 °С, не позволяет проанализировать осеннюю структуру популяции. Однако следует отметить, что размеры уходящих в зиму рачков составляли 2—6 мм, преобладали особи 3—4 мм. Кроме того, обнаружена самка размером 5.5 мм, в марсупиальной сумке которой насчитывалось 10 яиц. Фиксированные рачки имели оранжевую окраску. В отличие от летних неокрашенных осенние яйца содержали оранжевый пигмент.

В оз. Байкал у рачков *Gmelinoides fasciatus* в зависимости от условий среды отмечалось несколько

Т а б л и ц а 1

Размерный состав летних популяций и плодовитость самок

Станция, дата	Размеры рачков, мм										Численность самок с яйцами, %
	1-2	3	4	5	6	7	8	9	10		
Главный плес											
Хвошевик, 15 VII Крестцы, 21 VII Первомайские о-ва, 27 VII	64 —	27 —	26 —	6 —	—	—	—	—	—	—	—
	10 —	5 —	42 5-7	29 4-14	35 9-19	12 20	6 —	—	—	—	32
	71 —	2 —	7 —	9 3-9	9 5-21	3 —	3 —	3 —	1 —	—	11
Шекснинский плес											
Ваганиха, 24 IX	3 —	9 —	9 —	2 —	1 10	—	—	—	—	—	4

Примечание. Над чертой - количество рачков, экз.; под чертой - число яиц, экз.

Т а б л и ц а 2

Соотношение между размерами и плодовитостью (количество яиц) самок *Lepidodes fasciatus* из разных водоемов

Водоем	Размеры, мм									
	1-2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Рыбинское водохранилище	-	-	5-7	3-14	5-21	20	-	-	-	-
Оз. Ильмень [9]	-	-	6	13	12-15	22	36	-	-	-
Оз. Байкал [2]	-	3	5	10	15	21	27	32	32	32

вариантов жизненного цикла от одногодичного с окончанием периода размножения в августе до трехгодичного, когда рачки становились половозрелыми только после 2 теплых сезонов роста [2]. Циклы развития бокоплавов в Рыбинском водохранилище не изучены и нуждаются в специальных исследованиях.

Таким образом, байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, естественным путем проникший из Горьковского водохранилища в Рыбинское, в настоящее время расселился по всему водоему. Несмотря на неблагоприятные условия вегетационного сезона в период исследований 1990 г., структура летних популяций рачков свидетельствует об их биологической активности. Отсутствие конкурентов со стороны близкородственных видов, наличие в водохранилище обширных площадей мелководий — основного биотопа для бокоплавов — ставят их в ряд потенциально перспективных компонентов прибрежных биоценозов, как ценного кормового объекта бентосоядных рыб.

Литература

1. Базикалова А.Я. Амфиподы оз. Байкал // Тр. Байкал. лимнол. станции. М.; Л., 1945. Т. 11.
2. Бекман М.Ю. Экология и продукция *Micrurus possolski* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. М.; Л., 1962.
3. Бородич Н.Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоол. журн. 1979. Т. 58, № 6.
4. Вершинин Н.В. Биология и расселение *Gmelinoides fasciatus* Stebb. в условиях Братского водохранилища // Зоол. журн. 1967. Т. 46, № 7.
5. Волков В.В., Потина И.И. Распространение, размеры и плодовитость *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), акклиматизированного в Горьковском водохранилище // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977. № 21.
6. Задоев И.Н., Лейс О.А., Григорьев В.Ф. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. Л., 1985. Вып. 232.
7. Механикова И.В. Размерно-весовые соотношения и плодовитость *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 52.

8. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 9.
9. Саватеева Е.Б. Результаты вселения байкальских бокоплавов и понтокаспийских мизид в оз. Ильмень // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. Л., 1985. Вып. 232.
10. Скальская И.А. Состав и распределение зообентоса Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 535.771

Л. П. Гребенюк

**КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ХИРОНОМИД
РЕКИ ЛАТКИ, МАЛОГО ПРИТОКА РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА**

The analysis of chironomid community of the river had been carried out in 1980, 1984 and 1988. A considerable increase in number and biomass is shown in polluted parts of the river, where species of the genus *Chironomus* are predominant.

По составу хирономид р. Латка представляет большой интерес. Своеобразие фауны хирономид обусловлено наличием отходов сырзавода, расположенного в среднем течении реки.

В 1980, 1984 и 1988 гг. были проведены осенние съемки бентоса на 14 станциях. Первая, контрольная, находилась выше сбросов отходов сырзавода, последняя — в устье, в зоне, подтопленной водохранилищем. Общая протяженность реки составляет около 12 км, скорость течения — 0.2—0.3 км/ч [2]. Вода в реке, начиная с места впадения стоков сырзавода (ст. 2) и до 3 км ниже по течению (ст. 5), часто мутная, иногда с белесой пленкой, отчетливым запахом сероводорода. На всем остальном участке реки, вплоть до устья, подобных явлений не отмеча-

Видовой состав хирономид реки Латки

Вид	Станция													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Chironomus melanotus</i> Keyl		+	+	+	+							+	+	+
<i>C. piger</i> Str.		+	+	+	+	+							+	
<i>C. riparius</i> (Mg.)				+										
<i>C. pankratovi</i> Grebenjuk et al.		+	+											
<i>C. luridus</i> Str.			+	+	+	+								
<i>C. parathummi</i> Keyl				+	+	+	+	+						
<i>C. pseudothummi</i> Str.				+										
<i>C. uliginosus</i> Keyl				+										
<i>C. obtusidens</i> Goetgh.		+	+	+	+	+						+	+	
<i>C. dorsalis</i> (Mg.)				+										
<i>C. cingulatus</i> (Mg.)				+	+									
<i>C. annularius</i> (Mg.)				+										
<i>C. plumosus</i> (L.)				+		+							+	
<i>Camptochironomus pallidivittatus</i> Mall.				+	+	+								
<i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> K.						+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (F.)													+	
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zett.)												+		+
<i>Endochironomus impar</i> (Walk.)									+	+				
<i>E. dispar</i> (Mg.)	+													
<i>Pentapedilum exectum</i> K.		+												
<i>P. sordens</i> (v.d.Wulp)		+												
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Mg.)						+		+		+		+	+	+
<i>P. bicrenatum</i> K.										+				+
<i>P. scalaenum</i> Schr.										+				
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer.)	+					+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Einfeldia carbonaria</i> (Mg.)													+	+
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> K.														+
<i>Tanytarsus</i> sp.	+		+			+						+	+	+
<i>Paratanytarsus</i> sp.								+					+	+
<i>Cladotanytarsus</i> sp.							+					+		+
<i>Micropsectra viridiscutellata</i> G.			+			+	+	+	+	+				
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabr.)		+	+	+	+	+	+	+	+				+	

Вид	Станция													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Procladius horeus</i> (Mg.)	+	+				+	+		+			+	+	+
<i>Clinotanytus nervosus</i> (Mg.)						+			+			+	+	+
<i>Tanytus punctipennis</i> (Mg.)				+									+	+
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i> (Fries)	+							+		+	+	+		
<i>Ablabesmia monilis</i> (L.)									+				+	+
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries)		+												
<i>Apsectrotanytus trifasciipennis</i> (Zett.)								+		+				
<i>Paramerina</i> sp.	+										+			+
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Mg.)			+							+				
<i>Brillia longifurca</i> K.									+					
<i>Diplocladius cultriger</i> K.		+												
<i>Eukiefferiella discoloripes</i> G.										+				
<i>Orthocladus</i> sp.		+											+	+
<i>Cricotopus silvestris</i> (Fabr.)														+
<i>C. tibialis</i> (Mg.)		+												
<i>Acricotopus lucens</i> (Zett.)		+												
<i>Psectrocladius fabricus</i> Zelentsov													+	+
<i>Paracladius conversus</i> (Walk.)												+	+	
<i>Hydrobaenus</i> sp.	+													

лось. Грунты большинства исследованных станций серые илы, глинистые или песчаные, иногда с остатками растительности. Наиболее богаты органикой грунты на участках, подверженных непосредственному влиянию сбросов, — черный ил с примесью листового опада. Колебания температуры придонного слоя воды незначительны, средние ее показатели по годам составили соответственно 8.7, 10.2 и 7.0 °C. Пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджи (площадь 0.025 м²) с глубин 0.3—1.2 м.

Была обработана 51 количественная проба, выявлен 51 вид хирономид, относящихся к 3 подсемействам: *Chironominae* (31 вид), *Tanyrodinae* (9) и *Orthoclaadiinae* (11) (см. таблицу).

Общая численность и биомасса личинок хирономид в районе сброса и на нескольких последующих станциях (2—5) резко возрастают (рис. 1). Абсолютные значения этих показателей в десятки и сотни раз превышают таковые на 1-й станции. Ниже по течению реки численность и биомасса заметно уменьшаются и достигают примерно уровня контрольной станции. Новый подъем наблюдается лишь в приустьевых участках, что, вероятно, можно объяснить накоплением биогенов в устье реки. Здесь данные показатели сравнимы с теми, которые приводятся для Волжского плеса Рыбинского водохранилища [3].

Эта картина характерна для всех 3 лет исследования, различия заключаются лишь в величинах численности и биомассы личинок. Так, в 1980 г. их максимумы составляли соответственно 60.7 тыс. экз./м² и 691 г/м² (ст. 5), а в 1984 г. — 174 и 471 (ст. 2) соответственно. В 1988 г. эти показатели были на порядок ниже.

Неоднороден и качественный состав хирономидного сообщества (рис. 2). Для всей реки характерно преобладание личинок подсемейства *Chironominae*, и только в 1988 г. большую часть составляли личинки подсемейства *Tanypodinae*. Ортокладиины представлены небольшим количеством видов и в основном на участках, расположенных ближе к устью реки.

На станциях, подверженных влиянию сбросов сырзавода, подавляющее большинство составляют личинки рода *Chironomus*. Этот род представлен 13 видами, среди которых доминируют *Chironomus piger* и *C. melanotus*. На их долю в отдельных случаях приходится до 99 % от общей численности и биомассы хирономид. *C. piger* известен как полисапроб [1], *C. melanotus* не указывался в списках видов-индикаторов, но мы считаем, что его можно отнести к α -мезосапробам и использовать как биоиндикатор.

Следует отметить, что сильное загрязнение воды органикой на 2-й станции и высокая плотность личинок *Chironomus piger* (около 170 тыс. экз./м²) сопровождаются значительным уровнем заражения последних паразитическими нематодами-мирмитадами. Кроме того, более 70 % личинок в популяции имеют различные морфологические отклонения, затрагивающие в основном детали строения головной капсулы.

На участках реки с высокой степенью эвтрофированности воды довольно многочисленны также личинки *Psectrotanypus varius*. В 1980 г. на 4-й и в 1988 г. на 3—5-й станциях они составили соответственно 85, 90, 82 и 56 % от общей численности хирономид.

Ниже по течению реки, там, где численность и

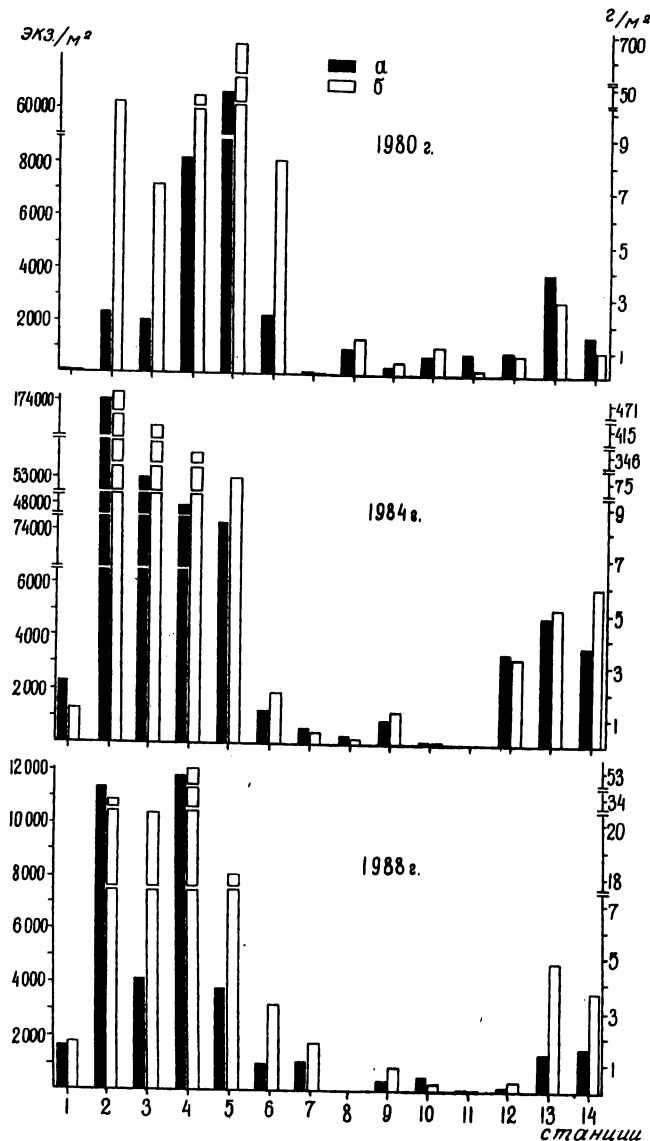


Рис. 1. Численность (α , экз./м²) и биомасса (β , г/м²) хирономид на различных участках реки.

биомасса минимальны, резко падает доля личинок рода *Chironomus* (практически до полного исчезновения) и *Psectrotanypus varius*. Появляются личинки других родов подсемейств *Chironominae* и *Tanypodinae*.

Ближе к устью реки наряду с заметным подъемом

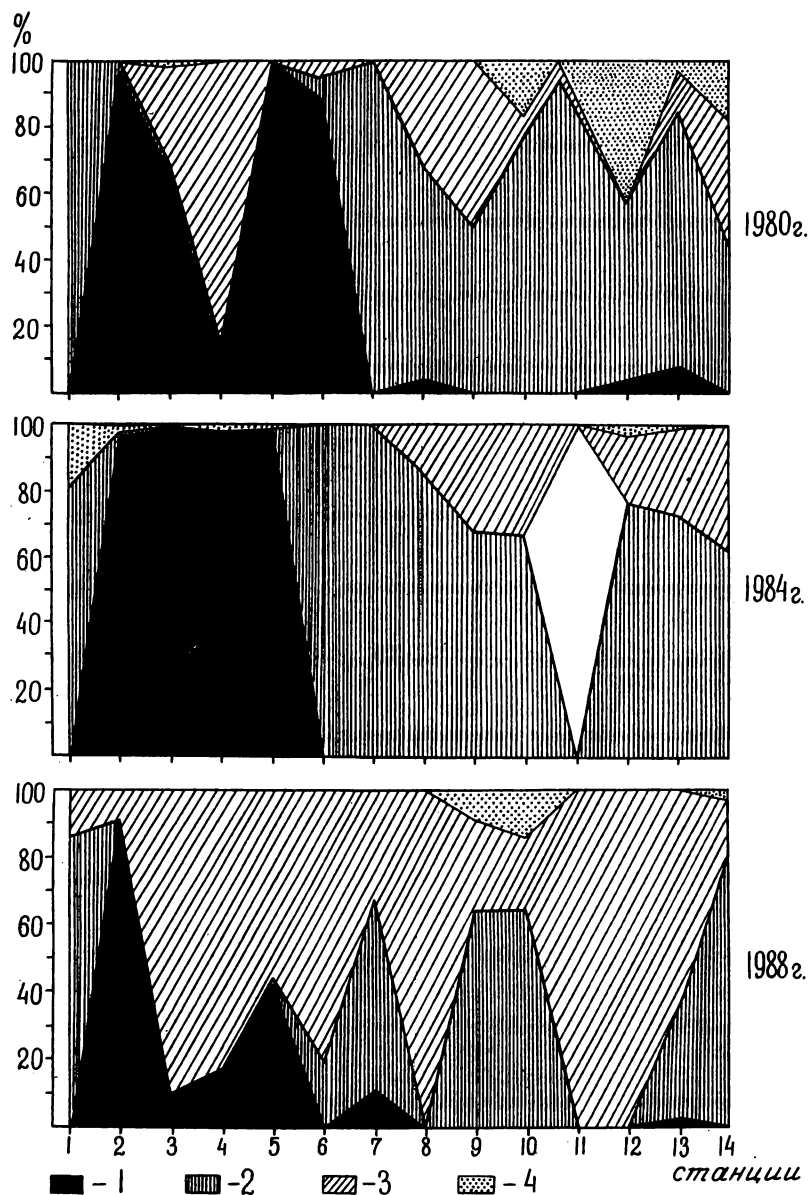


Рис. 2. Соотношение численности хирономид различных групп, %.

1 — род *Chironomus*, 2 — прочие виды подсемейства *Chironominae*, 3 — подсемейство *Tanytoderinae*, 4 — подсемейство *Orthocladinae*.

численности и биомассы увеличивается и видовое разнообразие хирономид. Личинок рода *Chironomus* здесь незначительное количество, основная доля приходится на представителей подсемейства *Chironominae* родов *Polypedilum*, *Pentapedilum*, *Cryptochironomus*, *Microtendipes* и *Einfeldia*. В 1988 г. здесь, как и по всей реке, значительный процент составляли таниподины.

Таким образом, качественный и количественный состав хирономидного сообщества реки в значительной степени определяется наличием отходов сырзавода. Выражается это в присутствии в местах непосредственного сброса личинок рода *Chironomus* и *Psectrotanypus varius*, достигающих значительной численности и биомассы. Кроме того, если по количеству видов участки реки, подверженные влиянию сбросов, сравнимы с приустьевыми, то качественный состав хирономидных комплексов иной. В первом случае это преимущественно виды рода *Chironomus* (при массовом развитии 1—2 видов), во втором — виды, относящиеся ко всем 3 подсемействам, т.е. видовое разнообразие здесь более высокого таксономического ранга.

Литература

1. Балушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976.
2. Поддубная Т.Л. Особенности биологии и продукции *Tubifex tubifex* (Müll.) в загрязняемом участке притока Рыбинского водохранилища // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976.
3. Шилова А.И., Куражковская Т.Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

А.И.Шилова, И.Е.Керкис, И.И.Кикнадзе

НОВЫЙ ВИД РОДА *LIPINIELLA* SHILOVA (DIPTERA, CHIRONOMIDAE) ИЗ ЗАПОЛЯРЬЯ

Descriptions and illustrations for new species of genus *Lipiniella*, *L. prima*, are given using larva from Arctic tundra region of the Asian part of Russia: Ust-Lensky national park, lake Taimyr. Karyotype *L. prima* sp. n. $2n = 8$, *L. arenicola* Shilova $2n = 6$, *L. moderata* Kalugina $2n = 4$.

В данной работе использованы общепринятые терминология и сокращения [8, 10]. Материал был собран в Заполярье азиатской части СССР¹ (Усть-Ленский заповедник и район оз. Таймыр).

Lipiniella prima Shilova et al., sp. n. (рис. 1, 2).

Материал² и методы. Голотип: личинка IV возраста, Усть-Ленский заповедник, исток ручья, впадающего в р. Бедер, приток р. Лены, 30 VI 1990 г., препарат. Паратипы: 77 личинок, из них 15 хранятся в Институте биологии внутренних вод им. И.Д.Папанова РАН, остальные — на кафедре цитологии и генетики биологического факультета Новосибирского государственного университета. Четыре личинки, оз. Таймыр, зал. Яма-Байкура, 14 VIII 1987 г.; 5 личинок, исток р. Нижней Таймыры, вытекающей из оз. Таймыр, 7 IX 1987 г.; головки 15 личинок из желудков чира (*Coregonus nasus* Pallas), отловленного у истока р. Нижней Таймыры 14 VIII 1987 г., хранятся в ИБВВ РАН.

Для кариологического анализа были использованы личинки IV возраста, 1—3-й фаз развития Усть-Ленской популяции. Для популяции из бассейна оз. Таймыр кариотип исследовать не удалось, поскольку личинки были зафиксированы формалином и не годились для кариоанализа. Личинок из Усть-Ленского заповедника фиксировали в растворе спирт—уксусная кислота в соотношении 3 : 1. Препараты готовили по стандартной ацетоорсеиновой методике. Всего было исследовано 62 особи (5 ♀, 57 ♂). Для выявления центромерных районов проводили дифференциальное окрашивание хромосом [9].

¹ Соответствует территории страны в границах 1990 г.

² Материал из Усть-Ленского заповедника собран Н. А. Шобановым, из района оз. Таймыр — Л. К. Малининым, которым авторы выражают сердечную благодарность.

Описание. Личинка IV возраста. Длина до 12 мм. Ширина головной капсулы (792—840 мкм) почти равна длине. Сверху головная капсула желтая, сзади близ затылочного и заднего края фронтального склеритов может быть слегка затемненной, снизу с широким пятном, занимающим гулярный склерит и боковые части (щеки) капсулы близ затылочного. Затылочный склерит черный, пятно такого же цвета или немного светлее.

Эпистомальный шов не развит, клипеус редуцирован. Лабральные склериты бледно-желтые, редуцированы в разной степени. Четко обозначены лишь склериты S12, S13 и S15. Пространство латерально от щетинок S1, S2, S3 и между склеритами S12 и C1 с мелкозернистой скульптурой. На фронтальном склерите между передними фронтальными и клипеальными щетинками, как у *Lepiniella moderata*, — светлое пятно (углубление) и интенсивная ячеистая, местами складчатая скульптура.

Антенна. AR = 1.6—1.7. Щетинка усика достигает основания 4-го членика. Цоколи без бугра, но медиально близ основания антенны коричневатые и у некоторых особей с мельчайшими зубчиками, различимыми при увеличении в 600 раз. Хетотаксия лабрума снизу характерна для рода, но SI едва длиннее своей ширины, слабо рассечены по переднему краю, SII стилетовидные, с ровными краями, SIII волосовидные, короткие, SIV слабо развиты. Боковых хетоидов около 8, спикул по 2 с каждой стороны. Лабральная пластинка с едва развитой бахромой. Премандибула желтая, обычно с 2 длинными зубцами, близ основания могут быть еще 1—2 коротких зубца, последние различимы лишь на вычлененной и просветленной (жидкость фора) премандибуле.

Эпифарингеальный гребень с 17—19 зубчиками. Мандибула с 1—2 желтыми верхними и 4 нижними черными зубцами. Ее наружный край с морщинистой скульптурой. Щетинка под зубцами мандибулы мечевидная, едва различимая, внутренняя щетинка и гребень хетоидов обычные. Максилла со склеротизированным массивным основанием, передний край которого изогнут. Хетоиды лацинии развиты слабо, близ максиллярного шупика характерный пучок хетоидов.

Ментум с 6 боковыми зубцами, из них последний хорошо развит, светло-коричневый или желтый, остальные зубцы черные. Наружный край 5-го бокового зубца и внутренний 6-го образуют четкий прямой угол. Вершина 6-го зубца направлена латерально, а

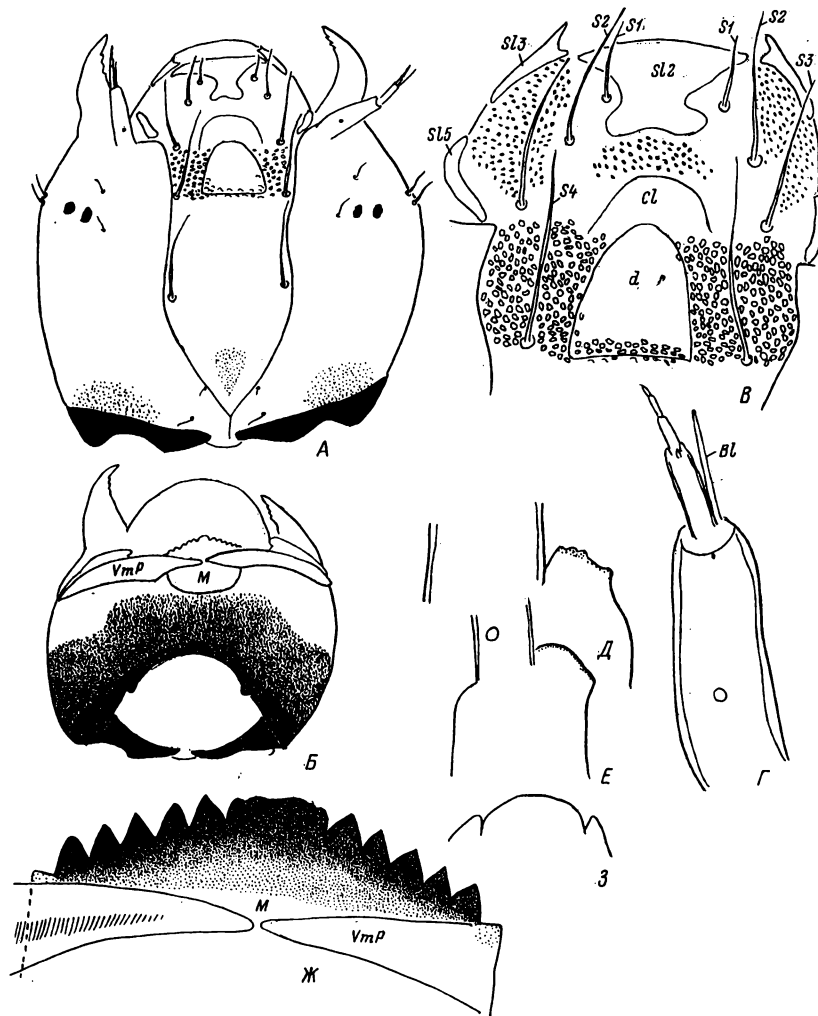


Рис. 1. Голова, ментум и антенна личинки.

А — голова сверху; Б — то же, снизу; В — дорзальные склериты головы (лабрально-клипеальный отдел и передняя часть фронтального склерита); Г — антенна; Д, Е — вариации выступа внутренней стороны цоколей близ основания антенны; Ж — ментум и внутренние углы вентроментальных пластинок; З — срединный и 1-е боковые зубцы ментума. ВЛ —

не вперед, как вершины остальных зубцов. Срединный зубец широкий, равный ширине 3 первых боковых зубцов. Его передний край чаще ровный. У молодых личинок IV и личинок III возраста передний край со следами 4 зубцов, из них боковые значительно уже срединных.

Вентроментальные пластинки широкие, соприкасаются внутренними углами, наружные достигают бокового края головы или немного заходят за него. Штриховка вентроментальных пластинок очень тонкая, едва выражена.

Тело вальковатое, VIII сегмент брюшка без вентральных отростков, анальные папиллы более чем 1—2 длины задних подталкивателей.

Диагноз. Личинка легко опознается по наличию на фронтоклипеусе между щетинками *S3* и *S4* углубления, передний край которого выпуклый, задний — прямой, с интенсивной в этом же районе крупноячеистой скульптурой. Последняя характерна для рода, но у этого вида она занимает весь участок между щетинками *S3* и *S4*. Склерит *Sl2*, как и у других видов, бледно-желтый, но значительно крупнее и иной формы. Характерно строение ментума: 6-й боковой зубец хорошо развит, окрашен светлее остальных, его внутренний край образует прямой угол с наружным краем 5-го бокового зубца. Срединный зубец ментума у личинок IV возраста простой, 4-раздельность едва просматривается лишь у личинок III возраста и молодых IV. Мандибула на наружной стороне без бугра, характерного для других видов рода (*L. arenicola*, *L. moderata*) [3, 7], но со складчатой скульптурой, развитой в разной степени. Нет бугра и на внутренней стороне цоколей близ основания антенны. Премандибула обычно с 2 хорошо развитыми вершинными зубцами, у некоторых особей имеются еще 1—2 слабо развитых базальных зубчика. VIII брюшной сегмент без вентральных отростков.

Этимология: *prima* (лат.) — „первая“. Вид занимает первое место в роде по числу хромосом в геноме.

Экология. Личинки обитают в чистых водоемах на глубине 0.3—0.7 м (в период паводка — до 1.5—3 м), на песке с наилком не более 1 см, в течении.

Подпись к рисунку 1.

— щетинка антенны; *C1* — рудимент клипеуса; *d* — углубление; *M* — ментум; *S1*, *S2* — дорзальные щетинки лабрума; *S3* — клипеальная, *S4* — передняя фронтальная щетинки; *Sl2*, *Sl3*, *Sl5* — склериты лабрума; *VmP* — вентроментальные пластинки.

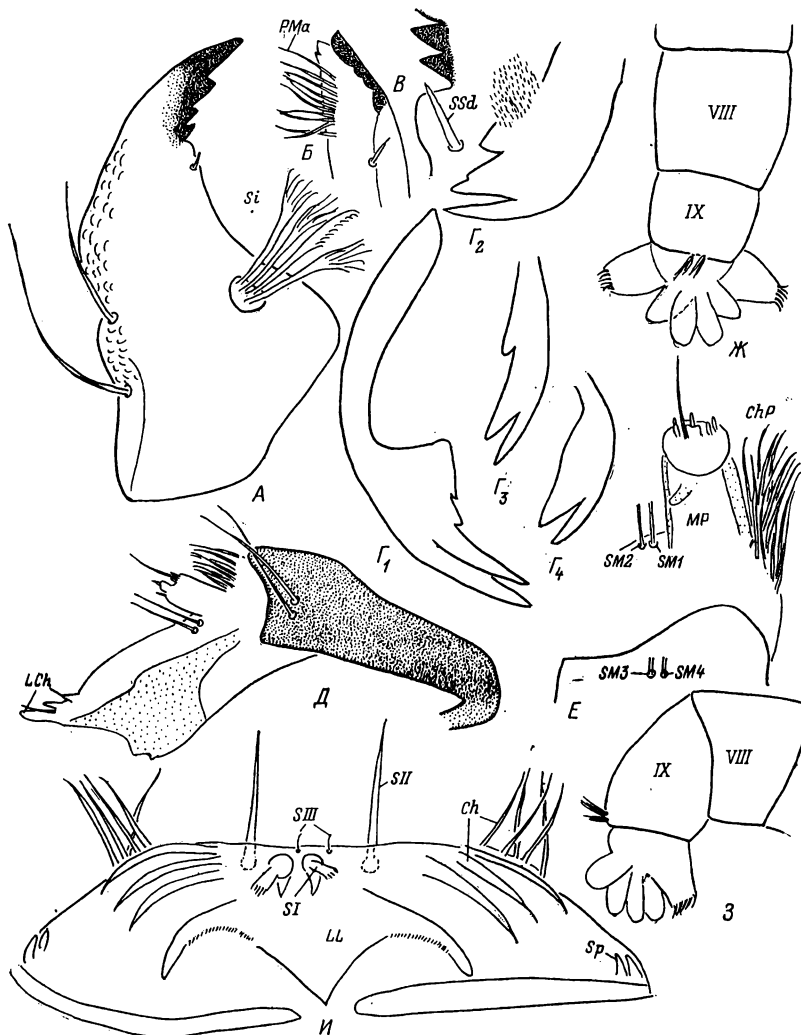


Рис. 2. Детали строения ротового аппарата и задний конец тела личинки.

А — мандибула, Б — вершина мандибулы с внутренней стороны, В — 3—4-й нижние зубцы мандибулы и щетинка под зубцами мандибулы, Г₁ — премандибула, Г₂₋₄ — вариации вершины премандибулы, Д — максилла, Е — максиллярный шупик и вершина основания максиллы, Ж — задний конец тела личинки

К настоящему времени описаны кариотипы 2 видов рода *Lipiniella*: *L. arenicola* Shil. и *L. moderata* Kalugina с $2n = 6$ и $2n = 4$ соответственно [2-4]: С.И.Беляниной [1] упоминается кариотип *Lipiniella* sp. с $2n = 8$. Существование в этом роде вида с диплоидным числом хромосом, равным 8, представляет интерес по двум причинам: во-первых, для подсем. *Chironominae* наиболее характерно именно такое число, что раньше не было отмечено для данного рода; во-вторых, такое варьирование числа хромосом в наборе внутри одного рода необычно.

Кариотип *Lipiniella prima*. $2n = 8$, $I > II > III > IV$. Гомологи политенных хромосом на протяжении всей длины плотно конъюгируют. Хромосомы I—III — метацентрические, IV — акроцентрическая. Хромосома III связана с ядрышком, которое расположено в центральной части в непосредственной близости к центромере. Хромосома IV маркируется одним кольцом Бальбиани, также локализованным вблизи центромерного района, на противоположном конце хромосомы IV, как правило, развивается крупный пучок. Центромерные районы хорошо выражены, иногда вакуолизированы. Характерной особенностью кариотипа личинок из изученной популяции является эктопическая конъюгация теломерных районов политенных хромосом, в результате которой последние с трудом разворачиваются при приготовлении цитологических препаратов.

Вид характеризуется значительным хромосомным полиморфизмом (в среднем 0.66) гетерозиготных инверсий на одну особь. Наиболее часто инверсии встречаются в хромосоме II, в короткой хромосоме IV таковых не обнаружено.

В слюнной железе 39—40 клеток, ее форма типична для рода и описана ранее [5]. Для слюнных желез

Подпись к рисунку 2.

сверху, 3 — то же, сбоку, *U* — хетотаксия лабрума снизу; римские цифры — номера сегментов; *Ch* — хеты, *ChP* — хетоиды максиллярного щупика, *LCh* — хеты лацинии, *LL* — лабральная пластинка, *MP* — максиллярный щупик, *PMa* — гребень мандибулы, *SI*, *SII*, *SIII* — передняя, задняя и малая волосовидные щетинки лабрума, *Si* — внутренняя щетинка мандибулы, *SM₁₋₄* — щетинки максиллы 1—4, *Sp* — спинулы, *SSd* — щетинка под зубцами мандибулы.

характерна большая вариабельность в степени поли-
тении хромосом, среди них наблюдаются клетки, име-
ющие ядра с очень толстыми хромосомами. В ядрах
остальных клеток они значительно тоньше.

Сравнительный кариотипический анализ

Для представителей подсем. *Chironominae* наибо-
лее характерно $2n = 8$. У видов рода *Lipiniella* ди-
плоидное число хромосом сильно варьирует: у *L. mo-*
derata их 4, у *L. arenicola* — 6, у *L. prima* sp.
n. — 8, что встречается также в родах *Chironomus*
и *Cryptochironomus* [6].

У *L. arenicola* все 3 хромосомы акроцентрические
и объединены в общий хромоцентр. Кариотип *L. mode-*
rata содержит 2 пары хромосом, одна из которых ме-
тацентрическая, другая акроцентрическая. *Lipiniel-*
la prima sp. n. также имеет метацентрические хро-
мосомы (3 пары); и одну короткую IV — акроцентри-
ческую, отсутствующую у 2 ранее описанных видов.

Все виды рода *Lipiniella* отличаются высокой
степенью хромосомного полиморфизма. Однако для
L. arenicola известен только один тип инверсий,
для *L. moderata* — 4, для *L. prima* sp. n. — 5.
Число гетерозиготных инверсий на особь наиболее
высоко у *L. prima* sp. n.

Кроме того, ранее описанные виды отличаются
большим числом активных районов. У *L. moderata* 3
ядрышка и 4 кольца Бальбиани, у *L. arenicola* — 2
и 2 соответственно [9]. Кариотип нового вида со-
держит 1 ядрышко и 1 кольцо Бальбиани.

Анализ рисунка дисков политенных хромосом срав-
ниваемых видов не выявил такой высокой гомологии
отдельных хромосомных плеч, как это имеет место у
видов рода *Chironomus*, затруднено выявление гомо-
логии даже в отдельных участках.

Литература

1. Белянина С.И. Кариотипический анализ хирономид
фауны СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук.
М., 1983.
2. Керкис И.Е., Кикнадзе И.И., Шилова А.И. Карио-
типическая характеристика *Lipiniella arenicola*
// Цитология. 1985. Т. 27, № 12.
3. Кикнадзе И.И., Керкис И.Е., Шилова А.И. Карио-
логическое и морфологическое описание личинки
Lipiniella moderata Kalugina (Diptera, Chiro-
nomidae) // Цитология. 1989. Т. 31, № 5.

4. (Кикнадзе И.И., Керкис И.Е., Шилова А.И., Филиппова М.А.) Kiknadze I.I., Kerkis I.E., Shilova A.I., Filippova M.A. A review of the species of the genus *Lipiniella* Shilova (Diptera). I. *L. arenicola* Shil. and *L. moderata* Kalug. // Acta biol. debr. oecol. hung. 1989. Vol. 2.
5. Куражсковская Т.Н. Строение слюнных желез личинок хирономид // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969.
6. (Петрова Н.А.) Petrova N.A. Results and prospects of the karyological study of *Chironomids* // Acta biol. debr. oecol. hung. 1989. Vol. 2.
7. Шилова А.И. Метаморфоз *Lipiniella arenicola* Shilova (Diptera, Tendipedidae) // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1963. Вып. 5(8).
8. Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976.
9. Jones G.H., Stamford W.K., Perry P.E. Male and female meiosis in grasshoppers. II. *Chortippus brunneus* // Chromosoma. 1975. Vol. 5.
10. Saether O.A. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera, Chironomidae) // Entomol. scand. 1980. Suppl. 14.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН
Институт цитологии и генетики СО РАН

УДК 597.583.1 — 115

Н.М.Зеленецкий, Ю.Г.Изюмов

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ПО НАСЛЕДОВАНИЮ ПОПЕРЕЧНО-ПОЛОСАТОЙ ПИГМЕНТАЦИИ ТЕЛА У ОБЫКНОВЕННОГО ОКУНЯ (*PERCA FLUVIATILIS* L.)

The results of crosses between the perches from two populations having different distributions of the crosstipe pigmentation phenes (I, V, II) are given. It is shown, that phene „V“ dominates in F₁. The comparison of experimental phenetic distribution with the natural ones indicates rather polygenic type of inheritance.

В последние годы внимание многих исследователей

привлекает окраска тела окуня. На нем выделено 6 зон пигментации, в которых описано 27 фенов рисунка [4, 9]. В настоящее время число обнаруженных в естественных популяциях фенов достигло 77. Различные аспекты этого вопроса рассматриваются в работах ряда авторов [1, 3, 6, 8], но они носят описательный характер и основаны на статистическом анализе распространения фенов поперечно-полосатой пигментации (ППП) в природных популяциях. Данные же по экспериментальной проверке наследования окраски окуня в литературе отсутствуют.

Нами проведены исследования гибридизации 2 фенетически различных форм окуня из озер Хотавецкого и Дубровского, которые расположены среди верховых болот Молого-Судской низменности в непосредственной близости друг от друга, но значительно различаются по целому ряду биотических и абиотических факторов [7]. Выбор экземпляров окуня из этих озер был обусловлен значительным несходством населяющих их популяций по фенам ППП.

Озеро Хотавецкое эвтрофное, с $pH = 7$, площадью водного зеркала 1.6 км^2 , глубиной до 2.5 м, имеет устойчивую связь с Рыбинским водохранилищем. Обитающий в нем окунь отличается светло-голубоватым фоном тела, на котором хорошо выделяются полосы. Во всех зонах пигментации преобладают фены I (поперечная полоса, пересекающая боковую линию) и V (поперечная полоса, раздваивающаяся с дорзальной стороны тела). Фен II редок (см. рисунок, б). По частотам фенов ППП окунь относится к речному 4-му типу [4]. Сходство в окраске популяций оз. Хотавецкого с таковой Рыбинского водохранилища по критерию идентичности „J“ Ней [10] равно 0.986, с популяцией оз. Дубровского — 0.443.

Озеро Дубровское дистрофное, кислое ($pH = 4.5$), площадь его водного зеркала составляет 0.18 км^2 , глубина достигает 1.5 м (в среднем 1 м), озеро изолировано. Окунь оз. Дубровского имеет темно-кофейную окраску тела, оранжевое брюхо, он пучеглазый, небольших размеров. Полосы выделяются слабо. Во всех зонах пигментации преобладает фен II (см. рисунок, з).

Скрещивание проводили естественным путем. В цементированные бассейны размером 4×4 м было посажено по паре производителей. В качестве нерестового субстрата использовали еловый лапник. Было получено 3 кладки, одна из которых погибла на стадии пигментации глаза. В результате появилось потомство от скрещивания самца и самки оз. Дубровского и самки оз. Хотавецкого с самцом оз. Дубровского.

Как видно из сравнения гистограмм потомства, полученного от скрещивания самок и самцов оз. Дубровского (см. рисунок, в) и дикой популяции этого же озера (см. рисунок, з), значительные различия отмечаются только по второй зоне. По всей видимости, сказывается влияние отцовского фенотипа, у которого фен V присутствует во второй зоне.

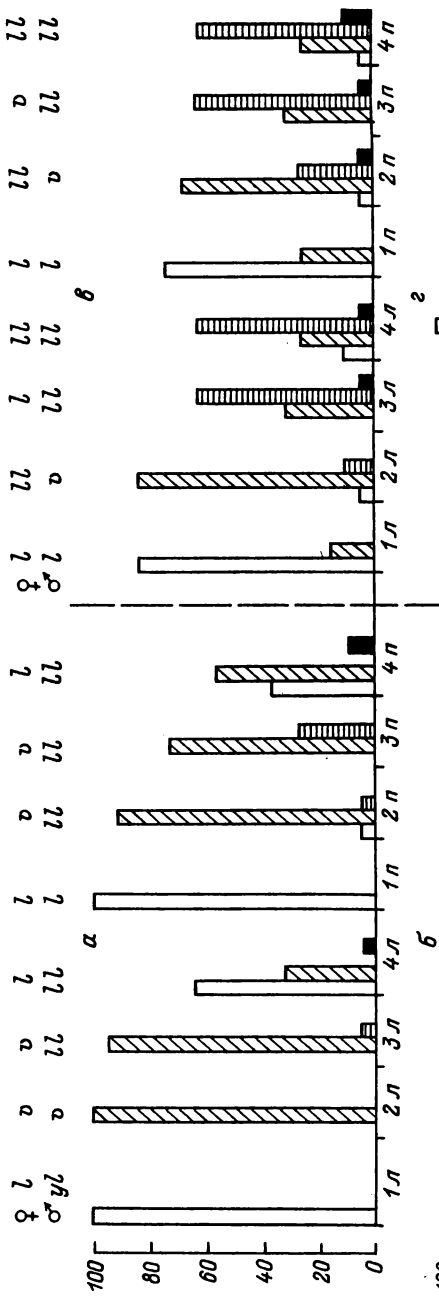
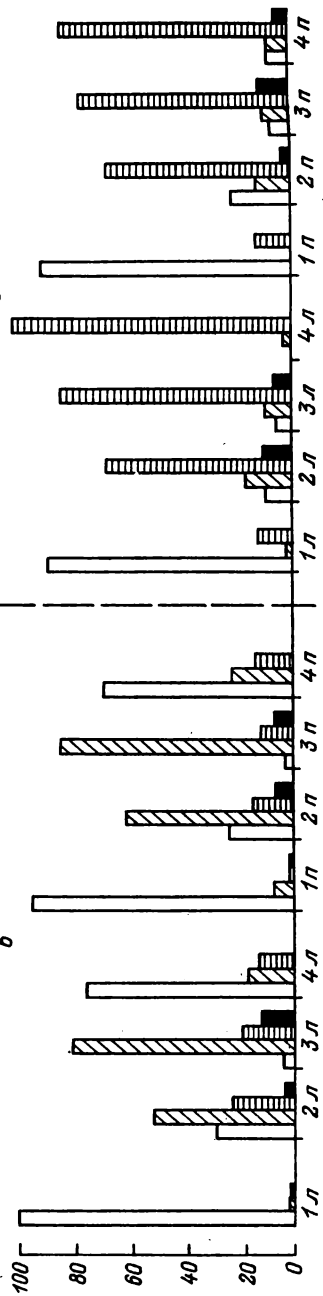
Потомство, полученное от перекрестной гибридизации самки оз. Хотавецкого с самцом оз. Дубровского, по частотам фенотипов почти не отличается от таковых в популяции оз. Хотавецкого (см. рисунок, а). Как и в первом случае, просматривается определенное доминирование фенотипа V. При этом следует отметить возрастание асимметрии проявления фенотипа на разных сторонах тела, что говорит о нарушении стабильности развития при гибридизации заранее различных исходных форм [2, 5].

Основываясь на полученных данных распределения частот, а также на некоторых наблюдениях за динамикой частот фенотипов 1, V и 11 в природных популяциях, в качестве рабочей гипотезы можно предположить наследование по типу полимерии. В этом случае доля особей, несущих только фен 1 (рецессивных гомозигот), в популяциях должна быть низка. Это подтверждается результатами полевых исследований — преобладанием фена V в речных и связанных с ними популяциях с высоким уровнем панмиксии и значительным повышением частоты фена 11 в озерных, особенно небольших, изолятах. Исключительная редкость в изученных нами популяциях окуня европейского ареала страны (около 60 выборок общим числом более 4 тыс. экз.) особей с чистым фенотипом 1 по всем зонам (максимальные значения 0.04 отмечены в популяции р. Уил), а также особей с преобладанием по всем зонам более сложных фенотипов (111, VI, IV, 11V) свидетельствует также о возможном полигенном наследовании данного признака.

Подпись к рисунку 1.

Фенотипы ППП производителей и гистограммы их частот у потомства „F“, полученного от скрещивания самок оз. Хотавецкого с самками оз. Дубровского (а), самок и самцов оз. Дубровского (в) и частоты фенотипов в природных популяциях этих озер: Хотавецкого (б) и Дубровского (з) по 1—4-й зонам слева (1л—4л) и справа (1п—4п).

редкие ■ 11 ▨ а ▩ 1 □



Литература

1. Балеевских В.Г., Васильев А.Г. Эпигенетическая система формирования криптической окраски у окуня: Фенетический анализ изолированных популяций на Урале // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещания. М., 1990.
2. Захаров В.М. Асимметрия животных. М., 1987.
3. Захаров В.Ю. Схема окрасочных фенотипов для окуня и пример ее применения // Фауна и экология животных УАССР и прилегающих районов. Ижевск, 1989.
4. Зеленецкий Н.М. Использование фенотипов поперечно-полосатой пигментации тела окуня в эколого-популяционных исследованиях // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещания. М., 1990.
5. Зюганов В.В. Попытки предсказания генетических эффектов при возможном контакте между колюшковыми рыбами видов *Pungitius pungitius* и *Pungitius platigaster* в результате нарушения их природных ареалов // Генетика. 1984. Т. 20, № 8.
6. Клявин А.А. Выделение дискретных вариаций в зонах пигментации обыкновенного окуня (*Perca fluviatilis* L.) // Фенетика природных популяций: Матер. IV Всесоюз. совещания. М., 1990.
7. Лазарева В.И. Зоопланктон озер различных топологических групп // Фауна и экология различных беспозвоночных животных в заповедниках РСФСР. М., 1986.
8. Шайкин А.В. Выделение внутрипопуляционных группировок у рыб с помощью анализа окраски тела // Журн. общ. биологии. 1989. Т. 50, № 4.
9. Яковлев В.Н., Кожара А.В., Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Зеленецкий Н.М. Фены карповых рыб и обыкновенного окуня // Фенетика природных популяций. М., 1988.
10. Nei N. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

В.В.Кузьмина, Т.А.Попова

АКТИВНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ГИДРОЛАЗ В КИШЕЧНИКЕ ЛЕЩА ИЗ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО КАСКАДА

Considerable variability have been revealed in the common amylolytic and proteolytic activities of bream intestine from the Volga reservoirs. Variability of enzyme activity was conditioned by season intensity of fish feeding and environment condition.

Ранее нами были выявлены изменения активности некоторых карбогидраз, в значительной мере обусловленные состоянием кормовой базы водоемов [3]. Кроме того, были описаны достаточно тонкие адаптации пищеварительных гидролаз рыб к спектру, интенсивности питания и биохимическому составу кормовых объектов, которые позволяли косвенно судить об условиях их питания [1, 3]. Также было продемонстрировано, что пищеварительные гидролазы являются регулируемыми [1]. Последнее обстоятельство особенно важно учитывать при оценке функционального состояния пищеварительной системы рыб, обитающих в водоемах, подвергающихся антропогенному загрязнению, так как растворенные в воде вещества могут оказывать ингибирующее воздействие на различные гидролазы и тем самым влиять на эффективность процессов пищеварения.

В связи с этим цель данной работы состояла в сопоставлении активности ферментов, обеспечивающих деполимеризацию белковых и углеводных компонентов корма, в кишечнике рыб из разных мест обитания на примере леща из водохранилищ Волжского каскада.

Материал собирали в июне—сентябре 1990 г. Было исследовано 244 экз. леща из Рыбинского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Размер рыб колебался от 20 до 53 см, масса — от 180 до 2480 г. Доминировали особи размером 29—34 см с массой 350—600 г. Определяли общую амилолитическую и общую протеолитическую активность слизистой и химуса, а также суммарную активность указанных ферментов в кишечнике рыб при pH 7.4. Методы исследования были описаны ранее [2].

Определения, проведенные в течение нагульного периода рыб, позволили установить значительные различия в уровне активности полостных и мембранных ферментов в кишечнике леща из разных мест обитания (табл. 1—3). В июне уровень общей протеоли-

тической активности в кишечнике леща колебался от 0.4 до 6.8 мкмоль/(г·мин). При этом его минимальные значения у рыб из разных мест обитания были близки, максимальные же значительно варьировали (активность различается почти в 2 раза). Обращает на себя внимание более низкий уровень протеиназ у рыб, отловленных на ст. Торово. Интересно также отметить, что активность мембранных протеиназ у рыб, отловленных в районе ст. Пошехонье, ниже таковой полостных ферментов, у 2 других групп рыб — наоборот.

Активность карбогидраз в кишечнике тех же рыб колебалась не менее значительно, однако средние величины показателя у всех 3 групп были близки. При этом заметно изменялось соотношение активности полостных и мембранных ферментов: минимальные значения первых обнаружены у рыб, отловленных на ст. Кабачино, вторых — у рыб, выловленных у ст. Пошехонье. В результате неравномерного изменения активности протеаз (П) и карбогидраз (К) величина отношения П/К исследованных рыб была различной (с минимальными значениями у особей со ст. Торово).

В июле у всех исследованных рыб заметно увеличилась не только интенсивность питания, но и уровень ферментативной активности. В наибольшей степени это касается уровня амилалитической активности у рыб со ст. Пошехонье. Близкие значения обнаружены у особей из Моложского плеса. Следует отметить уменьшение различий в уровне полостных протеиназ у рыб из ранее исследованных участков водоема, причем уровень общей протеолитической активности в кишечнике особей Шекснинского плеса оказался более высоким, чем у леща из Моложского. Наблюдается также увеличение значений П/К у рыб со ст. Торово и Кабачино и уменьшение — у леща со ст. Пошехонье.

В сентябре у рыб из Северо-Шекснинского плеса (ст. Торово, Мякса) интенсивность питания и уровень активности гидролаз снижались, из Моложского и Волжского плесов высокий уровень последней сохранялся. Важно отметить, что снижение суммарной активности в значительной мере обусловлено отсутствием химуса, что в свою очередь связано как с отсутствием экзогенных ферментов, так и со снижением продукции поджелудочной железы. Действительно, в июне у 23 из 58, в июле — у 3 из 58, в сентябре — у 20 из 41 экземпляров исследованных рыб кишечника были пустыми. Наиболее часто непитающиеся особи встречались в районе г. Череповца (ст. Торово). В частности, в сентябре у ст. Торово не

Активность ферментов, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов корма в кишечнике леща из Рыбинского водохранилища в июне, мкмоль/(г·мин)

Показатель	Станция		
	Попехонье	Торово	Кабачино
Общая протеолитическая активность:			
слизистая кишечника	1.53 ± 0.14 (51.8) $0.39-2.76$	1.50 ± 0.08 (23.5) $0.51-1.91$	1.97 ± 0.2 (47.8) $0.51-3.48$
хикус	2.28 ± 0.31 (60.6) $0-3.8$	1.13 ± 0.19 (72.6) $0-2.20$	1.16 ± 0.32 (135.5) $0-3.60$
Σ	3.80 ± 0.44 (51.8) $0.4-5.9$	2.63 ± 0.24 (39.6) $0.5-3.9$	3.13 ± 0.5 (72.4) $0.5-6.8$
Общая амилолитическая активность:			
слизистая кишечника	4.8 ± 0.4 (36.3) $1.7-8.5$	7.4 ± 0.7 (41.2) $2.6-13.4$	7.8 ± 0.8 (44.4) $3.6-15.7$
хикус	8.20 ± 0.89 (139.3) $0-15.9$	6.91 ± 1.0 (80.4) $0-15.5$	4.71 ± 1.1 (67.1) $0-17.9$
Σ	13.1 ± 1.6 (53.3) $1.7-22.9$	14.0 ± 1.8 (55.2) $2.6-27.1$	12.5 ± 2.0 (70.4) $3.60-33.6$
Отношение общей протеолитической к общей амилолитической активности:			
слизистая кишечника	0.32 ± 0.03 (40.7) $0.06-0.5$	0.20 ± 0.03 (47.2) $0.09-0.5$	0.25 ± 0.04 (57.2) $0.1-0.6$
хикус	0.28 ± 0.03 (75.9) $0.2-0.7$	0.16 ± 0.02 (83.5) $0.09-0.3$	0.25 ± 0.03 (141.1) $0.2-0.4$
Σ	0.29 ± 0.02 (34.0) $0.14-0.5$	0.19 ± 0.2 (39.3) $0.09-0.4$	0.25 ± 0.03 (49.3) $0.1-0.6$

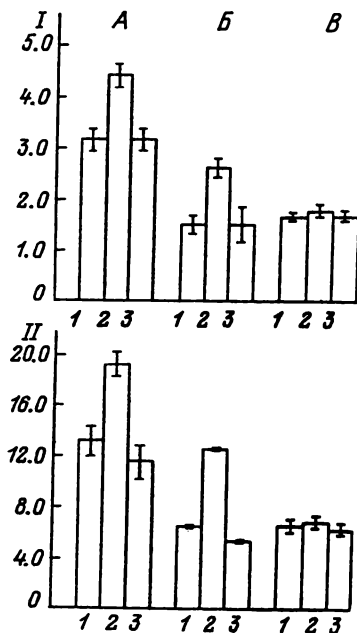
Пр и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2-4: Σ — суммарная активность ферментов хикуса и слизистой, над чертой — среднее арифметическое и стандартная ошибка среднего, под чертой — амплитуда колебания, в скобках — коэффициент вариации показателей.

Активность ферментов, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов корма в кишечнике
леща из Рыбинского водохранилища в июле, мкмоль/(г·мин)

Показатель	Станция			
	Пешехонье	Торово	Кабачино	Моложский плес
Общая протеолитическая активность:				
слизистая кишечника	1.87±0.15 (51.8) 0.45-2.97	1.96±0.15 (23.6) 0.57-2.76	2.58±0.16 (47.8) 0.91-4.03	1.07±0.15 (71.4) 0.11-3.08
хикус	2.88±0.12 (30.6) 0-4.03	2.47±0.21 (37.9) 0-3.76	3.14±0.16 (10.2) 2.12-4.0	2.32±0.07 (15.1) 1.7-3.48
Σ	4.74±0.26 (5.8) 1.79-6.72	4.43±0.31 (39.6) 0.73-5.94	5.73±0.22 (72.4) 3.94-7.64	3.39±0.33 (25.2) 2.12-5.21
Общая амилалитическая активность:				
слизистая кишечника	9.4±1.1 (50.1) 4.4-24.3	5.3±0.5 (39.1) 2.1-8.8	5.0±0.4 (32.3) 1.9-8.5	7.1±0.4 (27.6) 4.3-12.25
хикус	18.35±1.3 (38.4) 0-26.0	9.36±0.8 (45.3) 0-16.7	9.3±0.5 (22.9) 5.3-13.1	13.0±0.5 (18.8) 4.8-18.1
Σ	27.7±2.2 (36.1) 8.9-47.3	14.7±1.4 (41.7) 2.1-25.5	14.3±0.7 (23.2) 7.7-21.6	20.0±0.7 (19.7) 9.1-28.3
Отношение общей протеолитической к общей амилалитической активности:				
слизистая кишечника	0.20±0.02 (39.7) 0.1-0.42	0.37±0.03 (47.4) 0.12-0.96	0.54±0.02 (57.2) 0.30-0.85	0.15±0.02 (80.9) 0.03-0.54
хикус	0.16±0.18 (63.6) 0.1-0.57	0.26±0.02 (50.7) 0.12-0.43	0.36±0.03 (31.9) 0.18-0.54	0.18±0.01 (25.1) 0.12-0.36
Σ	0.17±0.03 (33.2) 0.12-0.42	0.30±0.02 (38.6) 0.18-0.97	0.42±0.02 (49.5) 0.24-0.64	0.18±0.01 (27.6) 0.1-0.30

Активность ферментов, обеспечивающих гидролиз белковых и углеводных компонентов корма в кишечнике леща из Рыбинского водохранилища в сентябре, мкмоль/(г·мин)

Показатель	Станция			Первомайка
	Торово	Мякса	Коприно	
Общая протеолитическая активность:				
слизистая кишечника	1.05±0.16 (94.7) 0.11-2.92	1.74±0.23 (49.9) 0.22-2.86	2.23±0.38 (37.7) 0.39-3.20	2.0±0.45 (51.4) 0.28-2.81
химус	0.51±0.34 (244.6) 0-3.48	1.53±0.37 (90.8) 0-3.09	2.78±0.37 (39.6) 0-3.54	2.11±0.88 (93.2) 0-4.15
Σ	1.55±0.55 (125.1) 0.11-6.01	3.27±0.55 (62.8) 0.22-5.95	5.02±0.62 (37.0) 0.39-6.68	4.1±1.13 (62.2) 0.28-6.17
Общая амилолитическая активность:				
слизистая кишечника	5.20±0.9 (65.9) 1.16-10.7	6.0±0.7 (42.2) 2.22-9.24	6.7±0.8 (35.4) 3.11-10.0	7.6±1.5 (45.1) 1.87-11.11
химус	1.77±0.7 (244.6) 0-12.2	6.23±0.6 (92.3) 0-13.3	9.15±0.9 (45.6) 0-16.0	7.20±0.9 (92.5) 0-13.8
Σ	6.9±1.8 (92.4) 1.16-20.9	12.3±2.1 (63.1) 2.22-22.3	15.8±2.1 (39.5) 3.11-26.5	14.8±3.7 (56.2) 1.9-21.9
Отношение общей протеолитической к общей амилолитической активности:				
слизистая кишечника	0.20±0.02 (46.1) 0.06-0.4	0.29±0.03 (47.0) 0.08-0.63	0.33±0.04 (32.5) 0.13-0.51	0.26±0.03 (25.2) 0.15-0.32
химус	0.29±0.03 (244.1) 0.28-0.29	0.25±0.03 (93.5) 0.21-0.34	0.50±0.02 (43.7) 0.21-0.44	0.29±0.04 (95.0) 0.24-0.37
Σ	0.22±0.02 (39.6) 0.06-0.33	0.27±0.03 (37.0) 0.08-0.42	0.32±0.03 (26.9) 0.13-0.43	0.28±0.03 (26.5) 0.15-0.32



Общая протеолитическая (I) и общая амилалитическая (II) активность в кишечнике леща, мкмоль/(г·мин).

А — суммарная активность полостных и мембранных гидролаз, Б — активность химуса, В — активность слизистой кишечника. По оси абсцисс: 1 — июнь, 2 — июль, 3 — сентябрь.

питалось 84.6 %, а у Коприно — лишь 11.1 % от общего числа исследованных рыб.

Представленные выше данные позволили оценить динамику ферментативной активности на протяжении периода нагула леща Рыбинского водохранилища (см. рисунок). Уровень активности полостных гидролаз и ферментов всего кишечника был максимальным в июле. Для ферментов, обеспечивающих процессы мембранного пищеварения, достоверных изменений активности в период нагула леща не обнаружено. Сравнение данных (табл. 1—3) свидетельствует о том, что у рыб, нагуливающих на одном и том же биотопе (ст. Торо-во), сезонная динамика общей протеолитической активности выражена более четко, чем общей амилалитической. Сопоставление уровня ферментативной активности свидетельствует о том, что активность протеиназ у леща из Рыбинского водохранилища близка к таковой рыб Волгоградского, в то время как уровень активности карбогидраз достоверно ниже (табл. 4).

Активность гидролаз в кишечнике леща из разных водохранилищ, мкмоль/(г·мин)

Показатель	Водохранилище		
	Рыбинское	Куйбышевское (Камское устье)	Волгоградское (у г. Вольска)
Длина тела рыб по Смигу, см	32.7±0.4 (12.0)	37±0 1.8 (22.1)	32.7±0.7 (9.2)
Длина тела рыб, см	26.0-49.0	26.0-53.0	28.0-38.0
Масса рыбы, г	29.8±0.4 (12.7)	34.7±1.8 (22.5)	40.6±0.6 (8.3)
Масса порки рыбы, г	23.0-46.0	24.0-49.0	26.0-35.0
Общая протеолитическая активность:	488.1±30.8 (59.3)	1004.0±155.6 (69.3)	599.8±37.4 (27.9)
слизистая кишечника	180.0-2200.0	280.0-2480.0	340.0-950.0
хикус	427.9±20.2 (44.3)	890.5±133.0 (66.8)	525.8±31.3 (26.6)
Σ	160.0-1430.0	260.0-2070.0	315.0-805.0
Общая амилалитическая активность:	1.7±0.08 (60.1)	2.1±0.19 (40.2)	1.5±0.1 (31.5)
слизистая кишечника	0.11-3.20	0.6-3.4	0.6-2.2
хикус	1.5±0.2 (100.9)	2.4±0.3 (60.2)	2.1±0.1 (32.0)
Σ	0-4.1	0-3.7	0-2.9
Общая амилалитическая активность:	3.2±0.20 (73.4)	5.4±0.5 (50.8)	3.6±0.2 (26.3)
слизистая кишечника	0.11-6.68	0.6-6.7	0.6-4.8
хикус	6.1±0.4 (47.8)	8.1±0.8 (46.6)	7.69±0.7 (38.6)
Σ	1.16-11.1	1.33-18.8	1.5-13.6
Кoeffициент П/К:	5.5±0.9 (102.0)	12.0±1.8 (66.2)	11.1±1.1 (43.7)
слизистая кишечника	0-1.6	0-22.6	0-25.3
хикус	11.7±1.2 (65.8)	20.1±2.4 (53.2)	18.8±1.6 (38.0)
Σ	1.16-26.5	1.33-40.4	1.5-38.9
Кoeffициент П/К:	0.26±0.05 (46.1)	0.3±0.02 (41.2)	0.2±0.02 (42.4)
слизистая кишечника	0.06-0.63	0.08-0.5	0.09-0.4
хикус	0.28±0.02 (21.7)	0.2±0.01 (25.3)	0.2±0.01 (26.5)
Σ	0.2-0.44	0.13-0.30	0.1-0.3
Кoeffициент П/К:	0.24±0.02 (38.1)	0.20±0.02 (34.8)	0.20±0.01 (31.0)
слизистая кишечника	0.06-0.43	0.08-0.5	0.1-0.4

Наиболее высокий уровень гидролаз зарегистрирован у леща, отловленного в районе Камского устья. При этом у рыб из водоемов Средней и Нижней Волги активность полостных гидролаз также в 1.5–2 раза выше, чем мембранных.

В заключение необходимо отметить, что у леща, обитающего в 3 водохранилищах Волжского каскада, выявлен достаточно высокий уровень общей амилолитической и общей протеолитической активности кишечника. Соотношение активности фермента в полости и слизистой кишечника различно, причем в первой, как правило, в 1.5–2 раза выше, чем во второй. Уровень активности карбогидраз при одной и той же температуре инкубации ферментативно-активного препарата и субстрата (20 °C) у леща из разных популяций значительно выше уровня протеаз (коэффициент П/К намного меньше 1). На примере леща Рыбинского водохранилища выявлены различия уровня ферментативной активности полостных и мембранных ферментов в период нагула — уровень общей амилолитической и общей протеолитической активности максимален в июле. Изменение суммарной активности одноименных ферментов в кишечнике леща происходит за счет изменения таковой полостных ферментов (различия в уровне активности мембранных ферментов статистически недостоверны). Обнаружены определенные различия в уровне активности одноименных гидролаз у леща, обитающего в разных водохранилищах Волжского каскада. Минимальный уровень общей протеолитической и общей амилолитической активности отмечен у леща Рыбинского, максимальный — Куйбышевского водохранилища. Последнее дает основание предположить, что кормовые объекты особей из Рыбинского водохранилища содержат больше белковых, а рыб из Нижней Волги — больше углеводных компонентов. Эти результаты подтверждают ранее обнаруженные закономерности [1, 3].

Вместе с тем более детальное изучение пищеварительных гидролаз у рыб из разных участков одного и того же водоема свидетельствует о значительной зависимости исследуемых характеристик от особенностей биотопа. В частности, более низкие интенсивность питания и активность пищеварительных гидролаз, наблюдающиеся в начале и конце нагульного периода у леща из Северо-Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, могут свидетельствовать о менее благоприятных условиях рыб по сравнению с другими участками, что, по всей вероятности, вызвано сбросами промышленных предприятий г. Череповца.

Литература

1. Кузьмина В.В. Общие закономерности мембранного пищеварения у рыб и его адаптивные перестройки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1986.
2. Кузьмина В.В. Внутрипопуляционная изменчивость гидролитических функций пищеварительной системы леща на личиночном и мальковом этапах развития // Структура локальной популяции у пресноводных рыб. Рыбинск, 1990.
3. Кузьмига В.В., Поддубный А.Г., Бескровный Д.Е., Неваленный А.Н. Уровень активности
3. Кузьмина В.В., Поддубный А.Г., Бескровный Д.Е., Неваленный А.Н. Уровень активности α -амилазы в кишечнике и крови у леща Шекснинского и Рыбинского водохранилищ // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 591.524

В.И.Мартемьянов

СТРЕСС. СООБЩЕНИЕ I. КОНЦЕПТУАЛЬНЫЙ АСПЕКТ

Wording „stress“ taking into consideration the protective and destructive processes is suggested.

Стандартные изменения, возникающие в биологических системах в ответ на различные экстремальные воздействия, впервые попытался обобщить Селье [9] под понятием „стресс“ (stress — напряжение). Однако ни Селье, ни последующие исследователи не смогли четко сформулировать содержание этого понятия.

В одной из своих работ Селье [10] определяет стресс как состояние, проявляющееся как специфический синдром, который включает в себя все неспецифические вызванные изменения в биологической системе. Позднее [12] понятие „стресс“ он трактует как совокупность всех неспецифических изменений, возникающих под влиянием любых сильных воздействий и сопровождающихся перестройкой защитных систем

организма. Затем Селье [13] это понятие упростил до минимума, назвав стрессом „неспецифическую реакцию организма на любое предъявляемое к нему требование“. Суть всех формулировок Селье, таким образом, сводится к тому, что под стрессом следует понимать совокупность неспецифических изменений, возникающих в организме в ответ на какое-либо воздействие. Хотя Селье и отмечал, что стрессорное воздействие наносит повреждение организму, тем не менее он сосредоточил свое внимание на неспецифических защитных реакциях. Поскольку ответ был общим для всего организма [12] и был ясно связан с адаптацией, мы называли его общим, или генерализованным адаптационным синдромом.

Возможно, по этой причине последующие исследователи под стрессом стали подразумевать неспецифические реакции, связанные с адаптацией. Так, М.И.Митюшов [4] отмечал, что стрессовой реакцией следует называть лишь процесс мобилизации защитных сил организма, т.е. начальный этап управления приспособительными механизмами. По А.А.Виру [1], стресс — это состояние организма, характеризующееся развертыванием общего неспецифического механизма приспособления, чем обеспечивается положительный фон для осуществления гомеостатических реакций и мобилизуются защитные способности организма. Г.Н.Кассиль [2] считает, что следует согласиться с П.Д.Горизонтовым, понимающим под стрессом общую адаптивную реакцию, которая возникает в неблагоприятных жизненных условиях, угрожающих нарушению гомеостаза. Анализируя данную проблему, Пикеринг [8] указывал на то, что под стрессом пока следует понимать экстремальные формы продолжительных серий адаптивных реакций. Исходя из такого понимания стресса, предметом исследования, как правило, служат защитные реакции, которые обычно и перечисляются при описании различных схем.

Согласно Бретту [5], стресс — это состояние, вызванное воздействием окружающей среды или какого-либо другого фактора, превышающего адаптивные возможности организма, причем иногда это воздействие до такой степени нарушает нормальное функционирование организма, что шансы животного выжить значительно снижаются. В этом определении хотя и говорится о повреждении и адаптивных возможностях организма, однако в целом его вряд ли можно признать удовлетворительным. Неясно, в частности, что значит „фактор, превышающий адаптивные возможности организма“. Из формулировки Бретта вытекает, что

стресс — это состояние (непонятно какое), результатом которого является гибель животного.

Таким образом, из всех предложенных формулировок стресса ни одно не дает четкого представления о сути этого феномена. Попытаемся понять его на основе анализа тех процессов, которые происходят при его проявлении.

Гронов [6] на основе анализа данных Селье составил следующую схему происходящих при стрессе событий. Под воздействием стрессора организм приводится в состояние стресса. Общий адаптационный синдром начинается с реакции тревоги, причем одновременно проявляются как неспецифические симптомы повреждения, так и защитная реакция. Если в результате интенсивности стрессора или слабости организма преобладает повреждение, то после стадии шока наступает смерть. При достаточной способности к сопротивлению происходит либо приспособление к изменившимся условиям и окончание стресса, либо постепенное снижение защитных сил (например, при хроническом стрессорном воздействии), крайнее истощение организма и, как следствие, его гибель. О повреждениях (поломках) организма при стрессорных воздействиях свидетельствует и снижение уровня общей резистентности в острой фазе реакции тревоги.

По данной схеме [6] защитные реакции и повреждения разъединены и направлены в разные стороны, что подчеркивает их независимость друг от друга. Если они действительно не связаны между собой, то из схемы неясно, для чего усиливаются адаптивные реакции. На наш взгляд, биологическое значение защитных реакций состоит в том, что они направлены на устранение (нейтрализацию) возникающих при стрессе поломок, тем самым препятствуя чрезмерному нарушению гомеостаза. Поэтому защитные реакции должны замыкаться на поломках (повреждениях).

Таким образом, при стрессе имеют место как защитные, так и дестабилизирующие процессы, причем защитные реакции направлены на противодействие повреждению. Следовательно, в определение понятия „стресс“ должны входить оба эти момента. Исходя из этого, стресс можно сформулировать как состояние напряжения организма, включающего в себя совокупность всех неспецифических изменений как адаптивного, так и дестабилизирующего характера, причем действие первых направлено на нейтрализацию вторых. Из данного определения следует, что предметом изучения стресса должны быть не только адаптивные, но и дестабилизирующие реакции, и что к стрессорным относятся только те воздействия, которые,

наряду с усилением функции защитных сил, вызывают повреждения.

Селье констатировал, что стрессорный фактор наносит повреждение организму, не указывая, какое именно. Им были детально изучены только те нарушения, которые связаны с расстройствами самого адаптационного синдрома. По его фигуральному выражению [11], последний прежде чем превратиться в патогенный фактор должен каким-то образом „отклониться от правильного пути“ или „сойти с рельс“. Такие нарушения Селье были названы „болезнями адаптации“. Обычно в течение общего синдрома адаптации данные болезненные проявления не встречаются даже в тех случаях, когда животные подвергаются длительному воздействию патогенного агента до стадии угнетения и смерти.

Ряд исследователей также свидетельствует о том, что стрессорное воздействие наносит повреждение организму, однако, как и Селье, не конкретизирует их. Мазо с соавторами [7] отмечают, что у рыб при стрессе наблюдаются метаболические (metabolic disturbance) и осморегуляторные (osmotic disturbance) нарушения. Однако эти авторы считали, что за них ответственна нейроэндокринная система. Тем самым вольно или невольно ставится под сомнение адаптивная роль последней. Ранее нами [3] было показано, что такой подход является неправомочным. Кроме того, непонятно, какие конкретно процессы следует считать нарушениями, связанными именно со стрессом. Разграничение процессов на защитные и дестабилизирующие нуждается в объективных критериях.

Один из основных критериев, с помощью которого мы будем в дальнейшем классифицировать протекающие во время стресса реакции на защитные и дестабилизирующие, основан на отношении к устойчивости. Если реакция защитная, то при ее блокаде устойчивость организма снижается. Этот принцип использовал и Селье. Наоборот, при нейтрализации дестабилизирующего процесса, как это будет показано ниже, резистентность повышается. Другой критерий базируется на том, что активные процессы, осуществляющиеся специальными структурами с использованием энергии, по своей сущности являются адаптивными, поскольку именно они составляют основу жизнедеятельности, тогда как пассивные процессы дестабилизируют гомеостаз. Выделение защитных реакций и повреждений имеет чрезвычайно важное значение в практическом плане с целью управления физиологическим состоянием в сторону повышения жизнестойкости животных в стрессорных ситуациях. Разрабатываемые

мероприятия должны способствовать функционированию защитных систем и нейтрализации повреждений.

Таким образом, в настоящий момент при изучении стресса нерешенным остается вопрос о том, какие поломки в организме вызывает стрессор и какие защитные реакции направлены на ликвидацию (противодействие) этих нарушений. Следует отметить, что имеются экспериментальные работы, которые показывают, какие нарушения вызывают в организме животных те или иные резкие воздействия. Однако эти поломки рассматриваются либо вне концепции стресса, либо в отрыве от тех защитных реакций, которые препятствуют их развитию. Дальнейшая задача нашего анализа состоит в том, чтобы рассмотреть адаптивные и негативные аспекты стресса в их взаимосвязи.

Прежде чем приступить к такому анализу, необходимо обсудить некоторые моменты семантического характера. В настоящее время как отечественная, так и зарубежная литература изобилует большим количеством различных наименований стрессов: нервный, психический, эмоциональный, климатический, социальный, физиологический, периферический, церебральный, первосигнальный, эмоционально-болевой и др. Аналогичные и ряд других терминов типа „жендинг-стресс“ используются в литературе по рыбам. Можно подумать, что существует множество различных стрессов. На самом деле в данных случаях этими терминами явно подменяются сами воздействия, т.е. стрессоры. Поэтому правильнее говорить „температурный стрессор“ (а не стресс), „климатический стрессор“ и т.д. В дальнейшем в своей работе мы будем использовать понятие „стресс“ в том смысле, как это дано в нашей обобщенной выше формулировке, и „стрессор“ — как фактор, вызывающий стресс. Чтобы эту логику выдерживать до конца и не вносить путаницу, при анализе литературных данных, в которых само воздействие подменялось термином „стресс“, мы будем заменять это выражение на соответствующее „стрессор“.

Литература

1. Виру А.А. Гормональные механизмы адаптации и тренировки. Л., 1981.
2. Кассиль Г.Н. Внутренняя среда организма. М., 1983.

3. **Мартемьянов В.И.** Динамика концентрации корти-
костерона и электролитов в сыворотке крови ле-
ща при стрессе // Биология внутренних вод:
Информ. бюл. Л., 1987. № 75.
4. **Митюшов М.И.** Гипофизарно-адреналовая система и
стресс // Гипофизарно-адреналовая система и
мозг. Л., 1976.
5. **Brett J.R.** Implication and assesments of envi-
ronmental stress // The investigation of fish
pow problems. Columbia, 1957.
6. **Gronow G.** Über die Anwendung des an Saugetie-
ren erarbeiteten Begriffs „Stress“ auf Knochen-
fische // Zool. Anz. 1974. Bd 192, N 5/6.
7. **Mazeaud M.M., Mazeaud F., Donaldson E.M.** Pri-
mary and secondary effects of stress in fish:
Some new data with a general review // Trans.
Amer. Fish. Soc. 1977. Vol. 106, N 3.
8. **Pickering A.D.** Introduction: the concept of
biological stress // Stress and Fish. London;
New York, 1981.
9. **Selye H.** Syndrome produced by diverse nocuos
agents // Nature. 1936. Vol. 138.
10. **Selye H.** The physiology and pathology of expo-
sure to stress. Monreal, 1950.
11. **(Selye H.) Селье Г.** Очерки об адаптационном
синдроме. М., 1960.
12. **(Selye H.) Селье Г.** На уровне целого организ-
ма. М., 1972.
13. **(Selye H.) Селье Г.** Концепция стресса как мы
ее представляем в 1976 году // Новое о гормонах
и механизме их действия. Киев, 1977.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 597 — 153

О.Н.Федосеев

**ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ И РАЗМЕРА ПОТРЕБЛЯЕМЫХ
ОРГАНИЗМОВ НА СКОРОСТЬ ЭВАКУАЦИИ ПИЩИ У ЛИЧИНОК
РЫБ ПРИБРЕЖНО-ФИТОФИЛЬНОГО И ПРИБРЕЖНО-ПЕЛАГИЧЕС-
КОГО КОМПЛЕКСОВ**

The rate of evacuation (RE) of food from larvae
intestine of bream, white bream, roach, blue bre-
am, bleak, sabrefish and perch at B—F stages of
development has been investigated. It is found
that RE is mainly dependent on water temperature

and a stage of larvae development and to a lesser extent on a relative food size.

В некоторых исследованиях при определении суточного рациона (СР) рыб при различных условиях используется скорость эвакуации (СЭ) пищи из кишечника. Преимущество расчета СР рыб с использованием СЭ перед уравнением баланса энергии состоит в возможности моментального определения СР по содержанию кишечного тракта. Это особенно важно при работе с личинками рыб, имеющими в отличие от взрослых особей относительно высокую способность изменения физиологических и поведенческих реакций.

Целью данной работы явилось определение зависимости СЭ от этапа развития личинок рыб, температуры воды и размера потребляемых организмов. Материалом исследований послужили опыты по определению СЭ у личинок леща, густеры, плотвы, синца, уклей, чехони и окуни на этапах развития В—F, а также гидробиологические и ихтиологические работы в Мешинском заливе Куйбышевского водохранилища в 1989 г.

Обработку материала проводили по существующим методикам. Замер СЭ при различных условиях производили экспериментально.

Условия эксперимента: 1) температура воды соответствовала таковой естественных мелководных экосистем Куйбышевского водохранилища в период прохождения рыбой личиночных этапов развития (14—25.5 °C); 2) зоопланктон разделяли по размеру путем процеживания через мельничный газ (от 58 до 4 номеров) и конгресс-канвы; 3) метку готовили методом окраски живого зоопланктона физиологически нейтральным красителем (активный ярко-голубой „КХ“); 4) концентрация зоопланктона в опыте и контроле соответствовала естественной в момент опыта; 5) личинки рыб после отлова из водоема адаптировались в течение 2 ч в аквариумах емкостью 40 л с неокрашенным зоопланктоном при естественной концентрации.

СЭ вычисляли по формуле $СЭ = T_2 - T_1$, где T_1 — время пересадки личинок в экспериментальную емкость объемом 5 л, T_2 — время полной замены содержимого кишечного тракта личинки на окрашенный зоопланктон.

Для определения суточной динамики питания личинок было проанализировано около 50 кишечника с интервалом отбора проб в 6 ч. Результаты показали, что четкой зависимости величины наполнения кишечника от времени суток не наблюдается. Имеется не-

которая тенденция в снижении интенсивности питания в ночные часы у ранних личинок, хотя достоверные различия обнаруживались редко. Во всех пробах отмечалось большое разнообразие в разнице общего индекса наполнения кишечника у личинок на этапе развития B ($CVt_{st} = 103.7 \%$), что связано с их индивидуальными особенностями в период перехода на экзогенное питание. На основании данных выводов можно заключить, что время постановки опыта не оказывает большого влияния на их результаты.

Для определения СЭ было задействовано более 1000 особей личинок. Всего было проведено 70 опытов с двойной повторностью. Разность средних коэффициентов общего индекса наполнения кишечника в опыте и контроле оказалась недостоверной ($t = 1.0$; $t_{st} = 1.7, 2.1$ и 2.8), следовательно, изменения интенсивности питания в опыте не наблюдалось.

м. Попарное сравнение рядов регрессии зависимости СЭ личинок исследуемых видов рыб от температуры воды показало, что по параметру критерия среднего уровня течения процессов их можно объединить в 3 группы: 1 — лещ, плотва, густера; 2 — синец, укля, чехонь; 3 — окунь. Установлено, что при заполнении желудка мелкими формами зоопланктона СЭ значительно больше по сравнению с таким же заполнением более крупными формами [4]. В нашем случае средний относительный размер жертв личинок ($ОРЖ = D_x / D_{\text{ж}}$, где D_x — длина жертвы, $D_{\text{ж}}$ — длина хищника [5]) для 1-й группы равен 0.022 ± 0.001 , для 2-й — 0.033 ± 0.03 , для окуня — 0.053 ± 0.006 и разность между ними достоверна. Следовательно, различие СЭ пищи у личинок выделенных групп обуславливается размером потребляемых организмов.

При дисперсионном анализе трехфакторного неравномерного комплекса зависимости СЭ у личинок 1—3 групп (результативный признак), этапа развития личинок (фактор A), ОРЖ личинок (фактор B) и температуры воды (фактор C) получены следующие результаты (табл. 1). Влияние организованных факторов составило 94 %, что указывает на то, что факторы, взятые для исследования, оказались очень сильными при условии неизменной концентрации зоопланктона. Это действие складывается в основном из отдельно взятых влияний факторов A и C . Показатели силы влияния взаимодействия градаций (кроме AC) характеризуются незначительными величинами. Таким образом, повышение температуры воды увеличивает СЭ как для различных этапов развития личинок, так и при

Т а б л и ц а 1
 Результаты дисперсионного анализа трехфакторного неравномерного комплекса зависимости СЭ у личинок рыб от типа развития, ОРЖ личинок и температуры воды

Фактор	A	B	C	AB	AC	BC	ABC	Организованные	
								X	Z
Дисперсия	2.72×10 ⁸	5.33×10 ⁷	2.07×10 ⁸	1.0×10 ⁸	2.06×10 ⁸	7.1×10 ⁷	5.6×10 ⁷	9.67×10 ⁸	6.5×10 ⁷
Показатель влияния	0.26	0.05	0.2	0.097	0.2	0.2	0.056	0.94	0.06
Степень свободы	2	2	2	4	4	4	8	26	27
Варианса	1.36×10 ⁸	2.66×10 ⁷	1.03×10 ⁸	2.5×10 ⁷	9.67×10 ⁸	1.8×10 ⁷	7.2×10 ⁶	3.72×10 ⁷	2.39×10 ⁶
Достоверность влияния	56.8	11.4	43.2	10.5	21.6	7.4	3.0	15.5	

Т а б л и ц а 1 (продолжение)
 F_н для трех порогов вероятности

V ₂	2	4	8	26
27	4.2	2.7	2.3	1.9
27	7.7	4.1	3.3	2.5
27	13.6	6.3	4.8	3.5

Результаты анализа зависимости величины Кпр. при ОРЖ = 0.025 (карповые) и 0.05 (окунь) для личинок рыб прибрежно-фитопильной и прибрежно-пелагической групп от температуры воды

Группа	Этап развития	Кoeffициент корреляции ($r + m_r$)	Показатель прямолиней- ной связи (r^2)	Достовер- ность по- казателя прямоли- нейной связи (F_r^2)	$y = a + bx$			Оценка соответ- ствия модели эмпири- ческому распре- делению по χ^2
					a	Коэффициент прямолиней- ной регрес- сии ($b + mb$)	Досто- вер- ность	
1	B	+0.99±0.09	0.98	53.2	35.4	1.53±0.09	16.9	0.12
	C1	+0.99±0.15	0.98	53.5	-29.4	3.91±0.15	25.7	0.71
	C2	+0.99±0.16	0.98	53.5	-36.3	3.9±0.16	24.5	0.71
	D1	+0.99±0.08	0.98	53.5	-36.1	3.62±0.08	46.7	0.41
	D2	+0.99±0.09	0.98	53.5	-37.9	3.43±0.09	39.2	0.71
	E	+0.98±0.13	0.96	26.2	-31.4	2.87±0.13	21.5	1.13
	F	+0.89±0.14	0.79	4.10	-30.7	2.57±0.14	18.3	1.63
2	B	+0.75±0.22	0.56	1.40	55.8	0.51±0.22	2.3	1.06
	C1	+0.67±0.09	0.45	2.90	-16.4	3.16±0.09	36.7	0.22
	C2	+0.99±0.13	0.98	53.5	-24.1	3.28±0.13	24.8	0.48
	D1	+0.99±0.11	0.98	53.5	-23.8	2.94±0.11	26.6	0.61
	D2	+0.99±0.11	0.98	53.5	-24.4	2.58±0.11	23.5	0.50
	E	+0.93±0.13	0.87	7.30	-35.5	3.05±0.13	23.8	0.37
	F	+0.99±0.12	0.98	53.5	-37.1	2.87±0.12	23.1	2.80
3	C1	+0.99±0.07	0.98	49.0	-11.1	1.43±0.07	20.7	0.26
	C2	+0.98±0.06	0.96	24.0	-9.30	1.12±0.06	20.4	0.21
	D1	+0.93±0.07	0.87	6.70	-3.30	0.59±0.07	8.10	0.70
	D2	+0.93±0.06	0.87	6.70	-3.60	0.47±0.06	8.40	0.47

всех ОРЖ, и при всех температурных условиях опытов повышение ОРЖ снижает СЭ. Величина влияния взаимодействия градаций А и С является наибольшей, что предоставляет возможность проведения регрессионного анализа зависимости СЭ в первую очередь от этих факторов.

СР определяется по формуле Байкова [2]. $СР = 24/СЭ \times А$, где 24 — количество часов в сутках, А — наполнение кишечника (%) с поправкой Е.Н.Бокковой [1]. В качестве коэффициента темпа эвакуации взят суточный коэффициент кратности пищевого комка (Ккр.), который равен $24/СЭ$ или $СР/А$. Связь Ккр. и температуры воды выражается логистической кривой с последующим спадом в результате теплового анабиоза и смерти. Если не принимать во внимание экстремальные значения температур, данная зависимость подчиняется правилу Вант-Гоффа и может быть выражена уравнением прямолинейной регрессии. В табл. 2 приведены параметры уравнений для 3 выделенных групп личинок рыб при оптимальном среднем ОРЖ — 0.025 (карповые) и 0.05 (окунь). При этом учитывалось, что наиболее предпочитаемый размер жертв равен примерно 60 % от максимального диаметра ротового отверстия [3]. При преобразовании значения Ккр. для фактических ОРЖ методом наименьших квадратов получены формулы нахождения коэффициента $K_{орж} = 0.025/ОРЖ_{факт.}$ — для карповых и $K_{орж} = 0.05/ОРЖ_{факт.}$ — для окуня.

Таким образом, $Ккр.(факт.) = K_{орж} \times Ккр. (0.025, 0.05)$. Биологическим смыслом коэффициента $K_{орж}$ является то, что при $K_{орж} = 1$ скорость роста при данной температуре воды максимальна. На основании полученных данных можно сделать следующие выводы. Не обнаружено наличие суточной ритмики в питании личинок рыб прибрежно-фитофильной и прибрежно-пелагической экологических групп на этапах развития В—F.

Возможно выделение 3 групп личинок рыб по характеру зависимости СЭ от температуры воды, различие групп объясняется разностью среднего размера потребляемых пищевых организмов. При условии неизменной концентрации зоопланктона СЭ у личинок рыб исследованных видов на 94 % зависит от температуры воды, этапа развития и ОРЖ. Основное влияние оказывают первые 2 фактора. При расчете СР личинок по формуле Байкова возможно использование зависимости Ккр. от температуры воды в виде уравнений прямолинейной регрессии в пределах изменения температур

от 14 до 25 °С при условии приведения значений Ккр. для фактических ОРЖ личинок рыб.

Литература

1. Бокова Е.Н. Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой // Рыб. хоз-во. 1938. № 6.
2. Baikow A.D. Note sur l'anatomie du tube digestif chez quelques especes du genre Mugill // Annals sei de lunivers. 1935. T. 19.
3. Scott A. Prey selektion by juvenile cyprinids from running water // Freshwater Biol. 1987. Vol. 17, N 1.
4. Szyputa Jerzy, Zatachowski W. Duration of food evacuation in herring, *Clupea harengus* L.; and sprat, *Sprattus sprattus* (L.) // Acta ichthyol. et piscator. 1984. N 1—2.
5. Wankowski I.W.I. Morphological limitations, pray size selectivity, and growth response of juvenile atlantic salmon, *Salmo salar* // Fish Biol. 1979. Vol. 14, N 2.

Казанский институт биологии КНЦ РАН

УДК 551.579.06

Ю.Э.Титов, П.А.Вайновский, О.А.Литвинов

МОДЕЛИРОВАНИЕ МЕЖГОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КЛИМАТИЧЕСКИ ЗНАЧАЩИХ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ПАРАМЕТРОВ ВОЛГО- КАСПИЙСКОГО БАСЕЙНА

Some results of using stochastic and probability models for forecast of climatic parameters of Volga-Kaspiian basin are considered in the paper.

В последнее время заметно расширилась область практического применения исследований современных изменений климата [1—3, 6]. Разработка одного из направлений математического моделирования — стохастического прогнозирования — является на сегодняшний день наиболее целесообразной, поскольку для

естественных климатических колебаний фактически нет адекватных физических моделей [4]. Главная цель нашей работы — показать перспективность применения стохастических моделей для анализа и прогноза климатических характеристик Волго-Каспийского региона.

Для этого была сделана попытка решения следующих задач: 1) построение стохастических моделей основных климатически значимых гидрометеорологических параметров Волго-Каспийского бассейна по данным многолетних наблюдений; 2) описание прогностических свойств и верификация этих моделей; 3) оценка относительной доли дисперсии климатических характеристик, предсказуемой в рамках линейных стохастических моделей.

В практике прогнозирования климатических характеристик используются различные стохастические модели, однако единственно надежный и достаточно общий метод прогноза еще не найден. По всей видимости, модели, адекватно описывающей поведение любого природного процесса, не существует. Путь усложнения прогностических моделей, дальнейшее совершенствование уже существующих не дает значительного практического эффекта и вряд ли является перспективным [1].

Реализуя принцип дополнения [1], основанный на совместном использовании альтернативных прогнозов, можно рекомендовать создание комплексных систем, включающих различные стохастические модели. Один из вариантов применен в модели регрессионной комплексации (РК). В качестве предикторов в нее входят статистические (авторегрессия 1—3 порядков, стохастическая модель с фильтром Калмана, динамико-статистический метод) и вероятностные модели (Байесовский подход), а также Фурье-экстраполяция. Эта модель является наиболее удачной для комплексирования прогнозов, так как она минимизирует дисперсию ошибки.

Особое внимание при моделировании межгодовой изменчивости климатически значащих параметров Волго-Каспийского бассейна было обращено на анализ ошибок прогнозов. Задача заключалась в отделении климатического сигнала от шума, т.е. в выборе такого метода статистической обработки временного ряда, который обеспечивал бы наиболее оптимальное выделение интересующей нас климатической тенденции.

В этой связи необходимо сказать несколько слов о методе оценки уровня климатического сигнала. Ес-

ли представить климатические флуктуации как процесс типа сигнал плюс белый шум, то параметр

$$\alpha = \frac{\sigma_S^2}{\sigma_Z^2} = \frac{\sigma_S^2}{\sigma_N^2 + \sigma_S^2} = \frac{1}{1 + \sigma_N^2/\sigma_S^2} \quad (1)$$

называют уровнем сигнала S_t процесса Z_t [3]. Этот параметр показывает долю дисперсии σ_Z^2 процесса Z_t , приходящуюся на сигнал σ_S^2 относительно „шумовой“ составляющей σ_N^2 .

Все перечисленные выше модели реализованы в лаборатории гидрологии ИБВВ РАН в виде единой системы на персональной ЭВМ. Кроме этого, в программный комплекс входят некоторые средства предварительной обработки информации (центрирование ряда, приведение к аномалиям и т.д.) и анализ результатов (эффективность прогнозов, гистограммы ошибок и т.д.).

В качестве объектов моделирования мы использовали гидрометеорологические характеристики региона, которые, по общему мнению, наиболее полно отражают состояние климатической системы. К ним прежде всего отнесены температура воздуха (T_a) и приземное давление (P). Необходимые данные были взяты за 1900—1988 гг. для 14 городов, равномерно расположенных по всей территории ЕТС.

Для анализа использовали также данные, являющиеся интегральными характеристиками климатической системы Волго-Каспийского бассейна: уровень Каспия и определяющие его сток Волги и осадки на поверхность водосбора. В качестве уровня моря принимались среднегодовые его значения за 1901—1988 гг. по посту Махачкала. Сток Волги оценивали по посту Верхнее Лебяжье за тот же период. В качестве характеристики осадконакопления использовали среднемесячные суммы зимних осадков (Q) по 33 административным областям за 1891—1983 гг.

Для климатических параметров практически невозможно строгое выделение периодов с четко выраженным преимуществом какой-то одной модели. Это, несомненно, связано с тем, что в любой момент времени изменчивость климатических характеристик формируется суперпозицией процессов от инерционных до квазиритмических. Оценить вес отдельных стохастических процессов в суммарном колебании на каком-то промежутке времени можно по оправдываемости соответствующих прогностических моделей (см. таблицу).

Примечание. Над чертой — оправдываемость по знаку, под чертой — оправдываемость по 0.8.

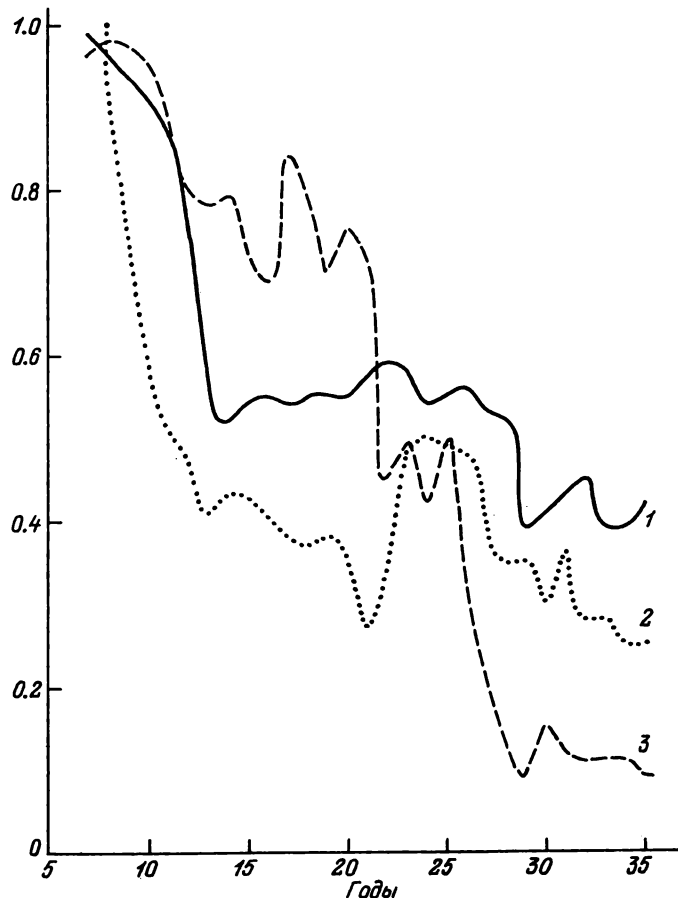


Рис. 1. Зависимость уровня климатического сигнала от периода комплексации.

1 — сток Волги, 2 — приращение уровня Каспия, 3 — приземное давление.

Совместный учет прогнозов в рамках линейной модели РК позволяет в большинстве случаев существенно повысить эффективность прогнозирования. Причем оправдываемость прогнозов, выполненных по этой модели, целиком определяется структурой ряда внутри периода комплексации (временной интервал, на котором проводится статистическая оптимизация моделей и строится обобщающий прогноз).

Для оценки зависимости результатов, полученных с помощью модели РК, от периода комплексации мы использовали временные ряды температуры воздуха, приземного давления, сумм осадков за зимний пе-

уровень сигнала достигает своего максимального значения, близкого к единице, после чего он постепенно или скачкообразно снижается с увеличением этого периода. Если принять за некоторую критическую отметку уровень сигнала, равный 0.5, то можно отметить, что различные характеристики достигают его по-разному.

Такое поведение выделяемого уровня климатического сигнала подтверждает предположение о возможности улучшения прогностических свойств модели регрессионной комплексации путем подбора оптимального периода комплексации. Кроме того, проведенный эксперимент позволяет оценить продолжительность периодов, на протяжении которых структура временной изменчивости ряда была достаточно однородна, чтобы быть адекватно описанной в рамках линейных параметрических моделей. Такие периоды не превышают по своей продолжительности 20—22 лет, а в среднем составляют 12—14 лет. Этот результат хорошо согласуется со сменой климатических периодов. Например, для уровня Каспия и стока Волги оптимальный период комплексации составляет 10—11 лет, т.е. соответствует наступившей эпохе подъема уровня.

Таким образом, если межгодовая изменчивость климатических характеристик, формирующаяся под воздействием внешних сил, относительно стабильна, то мы можем однозначно оценить относительный вклад в суммарную изменчивость элементарных процессов, каждый из которых описывается в рамках простых стохастических моделей. С помощью комплексации этих частных моделей мы достигаем некоторого наилучшего приближения к действительности.

Полученные результаты позволяют выполнить оценочный прогноз предстоящих изменений стока Волги и уровня Каспия. Параметры модели РК оценивались по периодам комплексации протяженностью 10 и 11 лет соответственно, определенных визуально по рис. 1. Графики фактических (до 1988 г.) и прогностических (до 1995 г.) значений представлены на рис. 2. Сохранение тенденции к увеличению уровня моря и преобладанию высоких значений стока Волги вполне объяснимо линейностью принятого нами подхода. Таким образом, данный прогноз можно рассматривать в качестве наилучшего (в статистическом смысле) при условии сохранения существующей климатической обстановки.

Степень пространственной зависимости рядов со сходными прогностическими свойствами при фиксированном значении периода комплексации мы оценивали

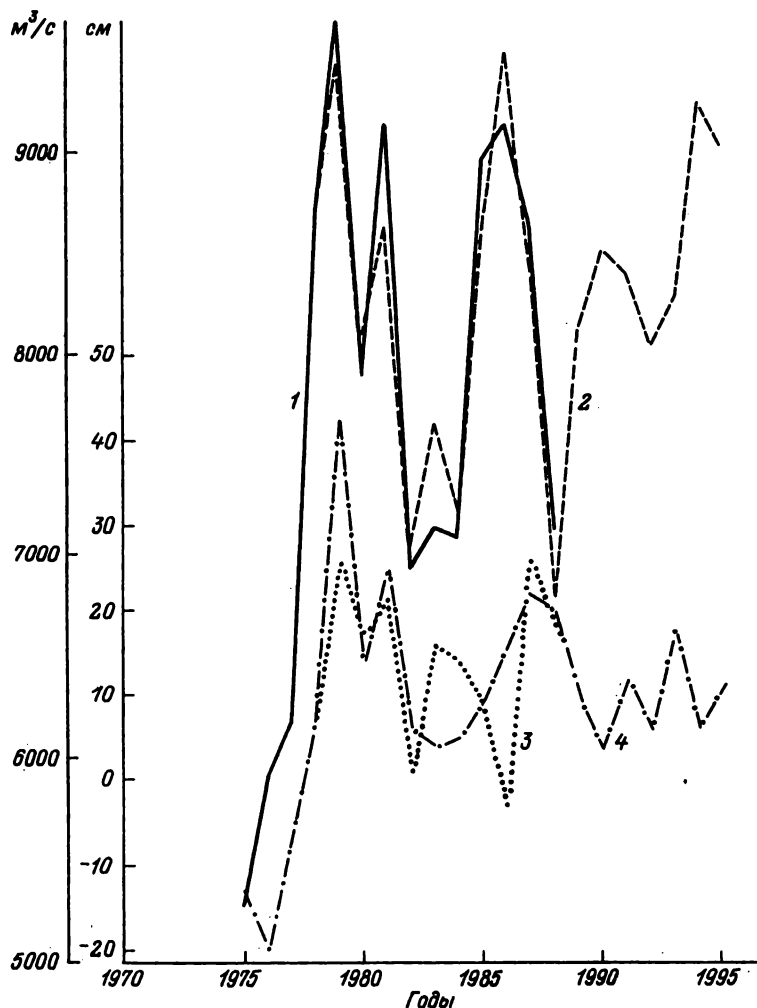


Рис. 2. Прогноз стока Волги и уровня Каспийского моря, выполненный по модели регрессионной комплексации.

Стоки Волги (пост В.Лебяжье): 1 — фактический, 2 — прогноз; приращение уровня (г. Махачкала): 3 — фактический, 4 — прогноз.

по данным о суммарных осадках за холодный период года для 33 областей Волго-Каспийского бассейна. В качестве критерия, описывающего прогностические свойства моделей, был также выбран уровень климатического сигнала, который оценивали за период 1960 — 1983 гг.

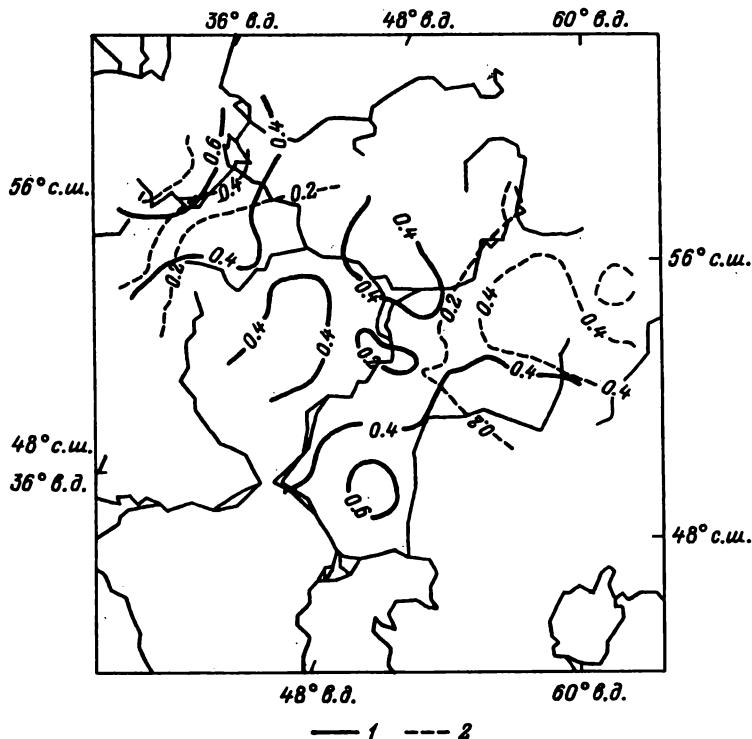


Рис. 3. Пространственное распределение уровня климатического сигнала поля осадков.

1 — модель регрессионной комплексации, 2 — модель авторегрессии 1-го порядка.

Полученная пространственная структура достаточно неоднородна (рис. 3). Есть зоны с относительно высоким и малым уровнями сигнала. К районам, обладающим сравнительно высокой степенью предсказуемости, можно отнести северо-западную и юго-восточную части исследуемого региона. Выделяемый уровень климатического сигнала достигает для первой из них 0.76 (Тверская обл.), для второй 0.61 (Южноуральская обл.). Кроме указанных областей встречается еще целый ряд районов (Оренбургская обл., Татарстан и т.д.), где он превышает 0.5. В то же время для Самарской и Ульяновской областей значения уровня сигнала падают до 0.15—0.17.

Для оценки относительного вклада в суммарную изменчивость процессов авторегрессии мы провели анализ уровня сигнала процесса $AP-1$, определенный

Полученная пространственная структура достаточно неоднородна (рис. 3). Есть зоны с относительно высоким и малым уровнями сигнала. К районам, обладающим сравнительно высокой степенью предсказуемости, можно отнести северо-западную и юго-восточную части исследуемого региона. Выделяемый уровень климатического сигнала достигает для первой из них 0.76 (Тверская обл.), для второй 0.61 (Южноуральская обл.). Кроме указанных областей встречается еще целый ряд районов (Оренбургская обл., Татарстан и т.д.), где он превышает 0.5. В то же время для Самарской и Ульяновской областей значения уровня сигнала падают до 0.15–0.17.

Для оценки относительного вклада в суммарную изменчивость процессов авторегрессии мы провели анализ уровня сигнала процесса $AP-1$, определенный по теоретической формуле, заимствованной у И.И.Поляка [3]:

$$\alpha = r(1)^2 / r(2), \quad (2)$$

где $r(1)$, $r(2)$ — значения автокорреляционной функции при сдвиге в 1 и 2 года соответственно. Пространственное распределение этой характеристики отражено на рис. 3.

Выявление структурных особенностей поля осадков проводилось посредством факторного анализа. На первом этапе было выделено 5 общих факторов, описывающих более 88 % суммарной дисперсии, что вполне достаточно для адекватного описания наблюдаемых корреляций. Для получения наиболее простой факторной структуры была применена процедура вращения Varimax, поскольку она в большей степени инвариантна по отношению к выбору различных множеств переменных и дает лучшее разделение факторов [5] в сравнении с другими ортогональными методами вращения.

Была проведена оценка степени сопряженности пространственного распределения факторных нагрузок (рис. 4) с результатами тестовых прогнозов (рис. 3). Как оказалось, зоны, на которые приходится наибольший уровень сигнала модели РК, находятся под влиянием первых 2 факторов, описывающих вместе около 50 % суммарной дисперсии поля осадков. Такое соответствие наводит на мысль о том, что именно в этих 2 факторах проявляется изменчивость климатического характера, поддающаяся описанию в рамках линейных параметрических моделей, а остальные районы находятся под преобладающим влиянием шумовых компонент (локальных факторов). Это подтверж-

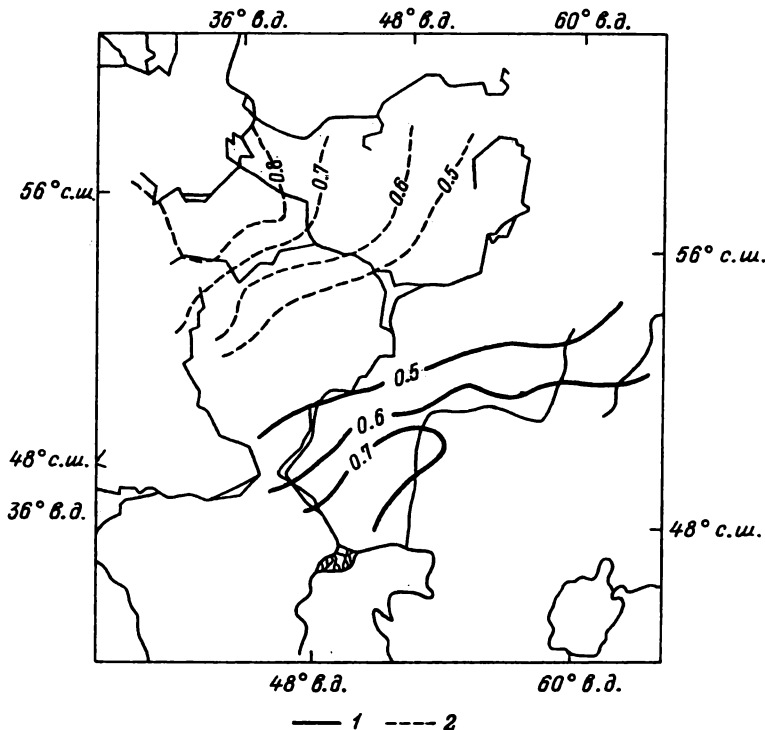


Рис. 4. Результаты факторного разложения поля осадков.

1 — первый фактор, 2 — второй фактор.

дает наше предположение о возможности объективного выделения зон осадков с характерными прогностическими свойствами, что позволит в дальнейшем отбирать для анализа районы, наилучшие с точки зрения стохастического подхода для предсказания предстоящих изменений всей климатической системы.

Сопоставляя результаты прогнозов, выполненных по моделям РК и АР-1 (рис. 3), можно сделать ряд предположений о природе климатической изменчивости поля осадков. Различие между характером изменчивости гидрометеорологических процессов северо-запада и юго-востока исследуемого региона состоит прежде всего в их принадлежности к различным климатическим зонам. Инерционность процессов, происходящих в северо-западной части района (уровень сигнала модели АР-1 более 0.8), вероятно, обусловлена близостью океана, оказывающего стабилизирующее влияние на все процессы климатического

масштаба. В то же время континентальность климата на юго-востоке региона делает характер его изменчивости отличным от инерционного (уровень сигнала модели АР—1 менее 0.1). Поэтому значительный (более 0.6) уровень сигнала модели РК, вероятно, объясняется влиянием других процессов.

Таким образом, получение практически полезных результатов в рамках стохастического подхода для климатически значащих гидрометеорологических параметров Волго-Каспийского региона возможно только при использовании стохастических моделей, описывающих различные типы процессов. При этом мы можем однозначно оценить относительный вклад элементарных процессов в суммарную изменчивость только при сохранении однородности исходного ряда на протяжении периода комплексации.

Верификация моделей и оценка продолжительности периодов комплексации (оптимальных для получения наилучших автопрогнозов T_a , P , Q стока Волги и уровня Каспийского моря начиная с 1989 г.) показали, что для успешного прогноза стока и уровня период комплексации не должен превышать 10—11 лет, при этом установленный период однородности 1978—1988 гг. совпадает с наступлением эпохи подъема уровня Каспия и увеличения стока Волги.

Выявленная связь между пространственным распределением уровня климатического сигнала и факторным разложением поля осадков позволяет сформулировать основы методики оптимального прогноза климатических изменений этой характеристики. Суть ее заключается в применении методов многомерного анализа для выделения областей с предполагаемыми специфическими свойствами и последующим применением методики подбора оптимального периода комплексации для каждого из них.

В дальнейшем мы рассчитываем получить подтверждение полученным результатам на примере других климатических характеристик Волго-Каспийского региона. Кроме того, планируется провести более детальные исследования оценок весовых коэффициентов частных прогнозов в суммарной модели РК с целью более полного описания природы изучаемых процессов.

Литература

1. Вайновский П.А., Титов Ю.Э. Методические рекомендации по статистико-вероятностному прогнозированию океанологических характеристик. Мурманск, 1989.

2. Груза Г.В., Ранькова Э.Я. Вероятностные метеорологические прогнозы. Л., 1983.
3. Поляк И.И. Многомерные статистические модели климата. Л., 1989.
4. Привальский В.Е. Климатическая изменчивость (стохастические модели, предсказуемость, спектры). М., 1985.
5. Факторный, дискриминальный и кластерный анализ. М., 1989.
6. Федоров К.Н., Островский А.Г. Климатически значащие физические параметры океана. Л., 1986.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

УДК 591.543.42+616 — 006

А.В.Макрушин

ПОКОЯЩИЕСЯ СТРУКТУРЫ ГИДРОБИОНТОВ И ОНКОГЕНЕЗ

The similarity of oncogenesis and the process of blastogenetic resting embryos formation in *Spongia*, *Coelenterata*, *Bryozoa*, *Pterobranchia* and *Ascidia* has been found. It is suggested that oncogenesis is an atavistic process of blastogenetic resting embryos growth.

Переживание животными неблагоприятных условий обеспечивается 2 противоположными по направленности группами адаптаций. Низкоорганизованные первичноводные беспозвоночные и асцидии с наступлением зимы или жаркого сухого времени года образуют диапаузирующие стадии и структуры, которые пассивно переносят слишком высокую или слишком низкую температуры, обезвоживание и другие неблагоприятные факторы среды. Высокоорганизованные и относительно высокоорганизованные первичноводные и наземные беспозвоночные и позвоночные активно избегают неблагоприятных воздействий или противодействуют им. Это различие свидетельствует, что в филогенезе значение пассивной устойчивости снижалось, а активных реакций — возрастало. Однако полностью свойство впадать в покой в ответ на неблагоприятные воздействия у высокоорганизованных животных и человека, видимо, не утрачено. Цель статьи — обсудить предположение, что неоплазмы — это атавистические покоящиеся структуры.

Это предположение возникло, когда было обнаружено, что взаимоотношения с организмом, причины возникновения и некоторые свойства у покоящихся структур и неоплазм сходны. Покоящиеся структуры, как и опухоли, при своем возникновении выходят из-под координирующего влияния организма, вступают на путь самостоятельного развития и приводят особь к гибели. Формирование геммул сопровождается дезинтеграцией губки. Все ее клетки, кроме тезоцитов, из которых формируются геммулы, фагоцитируются. При образовании подоцист полипы сцифомедуз подвергаются обратному развитию. Возникновение покоящихся столонов у гидроидных полипов, статобластов и покоящихся столонов у мшанок, зимующих почек у асцидий ведет к распаду этих животных.

У некоторых видов (в основном морских) при наступлении неблагоприятного сезона часть тела особи отмирает, а перезимовывает сохраняющаяся часть. Обзор этих малоизученных покоящихся структур есть в работах А.В.Макрушина [6, 8]. Гибель особи при образовании ею покоящихся структур целесообразна. Она наблюдается у видов, не способных в активном состоянии пережить неблагоприятный сезон. Ткани погибшей особи служат источником запасных питательных веществ для покоящейся структуры. Эти вещества обеспечивают ей переживание неблагоприятного сезона и развитие после его окончания.

Сходство неоплазм и покоящихся структур заключается также в том, что причины их возникновения одни и те же. Неоплазм может быть следствием различных внешних воздействий или гормональных влияний. К сожалению, автор не знаком с литературой о том, какие изменения среды вызывают у перечисленных выше примитивных водных животных формирование покоящихся структур. У ветвистоусых ракообразных появление покоящихся зародышей есть реакция материнского организма либо на прямое действие разнообразных неблагоприятных факторов, либо на сигнальные факторы [5]. Первыми могут быть контакт с химическими веществами, увечье, паразиты, рентгеновское облучение и другие. Наиболее изученный сигнальный фактор — фотопериодизм [16].

Железы внутренней секреции у ветвистоусых изучены мало. Тем не менее можно предположить, что у них, как и у насекомых [9], изменение длины дня влияет на характер потомства самки через ее эндокринную систему. Закономерности, управляющие переходом в диапаузу, сходны вне зависимости от таксономической принадлежности группы [11]. Поэтому

можно думать, что образование покоящихся структур и у других водных беспозвоночных и асцидий, как и неоплазм, есть следствие прямого влияния различных факторов среды или действия гормонов.

Общая черта неоплазм и покоящихся структур — невысокая степень дифференцированности клеток, из которых они построены. Интерес для данной работы представляют лишь злокачественные опухоли. Они сходны с покоящимися структурами, ибо только злокачественные опухоли приводят организм к гибели. Приобретение опухолью злокачественности заключается в переходе ее клеток в недифференцированные формы. Образование покоящихся структур — это формирование нового организма из комплекса соматических клеток, т.е. соматический эмбриогенез или бластогенез. Соматическому эмбриогенезу по Токину [10] и бластогенезу по Бриану [1], как и формированию злокачественной опухоли, предшествует дедифференциация клеток.

Действительно, тэзоциты, из которых формируются геммулы, — это наименее дифференцированные из клеточных элементов губки. По Чепмену [13], подоциты формируются из подвергшихся дедифференциации клеток эпителия, расположенного в районе орального полюса полипа. Статобласты мшанок — это разрастания малодифференцированных клеток целомического эпителия и врастающего внутрь целома эктодермального эпителия. Покоящиеся почки у асцидий разнообразны по способу образования и по происхождению клеток, из которых они построены [15]. Большинство авторов считает, что асцидии состоят из малодифференцированных клеток [4]. Описания строения покоящихся столонов и покоящихся структур, образующихся путем отмирания части тела особи, у большинства видов автору не известны. Но в тех случаях, когда сведения есть, видно, что эти структуры состоят из малодифференцированных клеток.

Малодифференцированные клетки более, чем высокодифференцированные, устойчивы к неблагоприятным факторам. Поэтому можно предположить, что покоящиеся структуры, состоящие из малодифференцированных клеток, возникали у примитивных беспозвоночных и на ранних этапах развития жизни на Земле. По той же причине процесс их образования сопровождался у них распадом органов и тканей, состоящих из высокодифференцированных клеток. Эти особенности покоящихся структур древних примитивных первичноводных беспозвоночных сохраняются в неоплазмах высокоорганизованных их потомков, живущих ныне.

Но стойкость покоящихся структур обеспечивается не только слабой дифференцированностью составляющих их клеток, но и биохимической перестройкой, происходящей перед началом диапаузы [11]. Вероятно, такая же перестройка происходит и при превращении обычных клеток в опухолевые, ибо последние, как пишет Гексли [2], подобно клеткам покоящихся структур, выносят аноксию, переохлаждение и обезвоживание. При образовании опухоли происходит как бы возврат на раннюю филогенетическую ступень. У опухолевых клеток наблюдается древний тип движения — амебоидный, а окисление углеводов идет по древнему анаэробному пути [12]. Имеются отрывочные сведения, что клетки покоящихся структур обладают такими же свойствами. Амебоидная подвижность известна у тесоцитов губок [3] и клеток сцифистомы, формирующих подоцисту [13]. Покоящимся стадиям беспозвоночных свойствен анаэробный обмен [11].

Таким образом, и покоящиеся структуры, и неоплазмы не подчиняются контролю организма и приводят его к гибели. И те и другие возникают вследствие либо прямого действия самых различных неблагоприятных факторов, либо вследствие гормональных влияний. И те и другие устойчивы к аноксии, переохлаждению и обезвоживанию и построены из малодифференцированных клеток.

Наряду со сходством имеются различия. Покоящиеся почки и покоящиеся столоны заключены в оболочку, а их клетки имеют зерна запасных питательных веществ — псевдожелтков. Злокачественные же опухоли всего этого лишены. Наличие оболочки и псевдожелтка — результат длительной эволюции. В самом начале своего возникновения в той или иной группе покоящиеся структуры, видимо, их не имели. По мнению Лакарта [14], статобласт произошел от лишенной оболочки почки, представляющей собой простое разрастание целомического эпителия. Покоящаяся структура, напоминающая этот гипотетический прастатобласт, известна у современной мшанки *Flustrellidra* [7]. Возникновение и усложнение оболочки покоящихся почек, появление в них псевдожелтка — путь специализации, по которому в разной мере продвинулись современные виды. Специализация ведет к ограничению эволюционных возможностей. Потому едва ли правильно будет думать, что неоплазмы произошли от покоящихся структур с оболочками и богатым псевдожелтком. Родоначальниками групп, эволюционировавших по пути морфологического прогресса, скорее были формы с неспециализированными покоящимися структурами, лишенными псевдожелтка и оболочек.

Поэтому отсутствие у злокачественных опухолей оболочек и зерен резервных веществ не опровергает сделанного в начале статьи предположения.

Геммулы губок, статобласты мшанок и покоящиеся почки некоторых асцидий формируются, как и неоплазмы, внутри организма. Но покоящиеся столоны и почки, образующиеся на них, в отличие от неоплазм, возникают далеко за пределами тела родительской особи. Но это различие не принципиальное. Рост всякой покоящейся структуры начинается с размножения малодифференцированных клеток внутри организма.

Покоящиеся структуры у сменявших друг друга в истории развития жизни на Земле примитивных первичноводных животных менялись. Эти структуры на ранних этапах своего возникновения были лишены оболочек. Поэтому палеонтологические находки их маловероятны. Но причины, определяющие закономерности их роста ныне, видимо, действовали и прежде. Поэтому можно думать, что и в прошедшие геологические эпохи у примитивных беспозвоночных покоящиеся структуры состояли из малодифференцированных клеток, а их возникновение сопровождалось гибелью особи. Этот механизм „омоложения“ популяции был сохранен на более поздних этапах эволюции, однако его приспособительное значение было утрачено. Выводить неоплазмы из каких-либо конкретных покоящихся структур трудно. Сопоставление же закономерностей роста этих структур и неоплазм дает основание предполагать, что неоплазмы — покоящиеся структуры, рост которых извращен.

Литература

1. Бриан П. Бластогенез и гаметогенез / Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных. Л., 1968.
2. Гексли Дж. Рак как биологическая проблема. М., 1960.
3. Иванов П.П. Общая и сравнительная эмбриология. М.; Л., 1937.
4. Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение *Tunicata*, его происхождение и эволюция / Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1972. Т. 78, вып. 4.
5. Макрушин А.В. Цикличность размножения ветвистых ракообразных и среда (обзор) / Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 2.

6. Макрушин А.В. Покоящиеся стадии морских и солонатоводных многоклеточных беспозвоночных и асцидий // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 6.
7. Макрушин А.В. Покоящиеся стадии мшанки *Flustrellidra hispida* (Ctenostomata) из Белого моря // Зоол. журн. 1988. Т. 67, вып. 6.
8. Макрушин А.В. О причине и следствиях эмбриональной диапаузы у первичноводных беспозвоночных и асцидий // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 4.
9. Новак В.А. Гормональные основы диапаузы у насекомых // Проблемы фотопериодизма и диапаузы насекомых. Л., 1972.
10. Токин Б.П. Общая эмбриология. Л., 1966.
11. Ушатинская Р.С. Скрытая жизнь и анабиоз. М., 1990.
12. Худолей В.В. Филогенез и онкогенез // Природа. 1978. № 5.
13. Chapman D.M. Structure, histochemistry and formation of the podocyst and cuticle of *Aurelia aurita* // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1968. Vol. 48, N 1.
14. Lacourt A.W. A monograph of the freshwater Bryozoa—Phylactolaemata // Zoologische Verhandlingen. 1968. N 93.
15. Nakauchi M. Asexual development of ascidians: the biological significance, diversity, and morphogenesis // American Zoologist. 1982. Vol. 22, N 4.
16. Stross R.G. Photoperiodism and phased growth in *Daphnia* populations: coactions in perspective // Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 1987. Vol. 45.

Институт биологии внутренних вод
им. И.Д.Папанина РАН

Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Распределение встречаемости видов в планктонном альгоценозе	3
Генкал С.И. Морфологические особенности панциря <i>Cyclotella vorticosa</i> (Bacillariophyta)	7
Довбня И.В. Современное состояние и динамика растительности озера Неро	9
Лукина Г.А. Роль корней в выделении аминокислот растениями ряски малой	13
Мыльников А.П. Тонкое строение бесцветной хризомонады <i>Monas</i> sp.	16
Гагарин В.Г. Новый вид рода <i>Paratripyla</i> (Nematoda: Tripylidae)	22
Столбунова В.Н. Фаунистический состав зоопланктона озера Плещеево	25
Скальская И.А. Расселение байкальского бокоплава <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing) в Рыбинском водохранилище	35
Гребенюк Л.П. Качественный и количественный состав хирономид реки Латки, малого притока Рыбинского водохранилища	40
Шилова А.И., Керкис И.Е., Кикнадзе И.И. Новый вид рода <i>Lipiniella</i> Shilova (Diptera, Chironomidae) из Заполярья	47
Зеленецкий Н.М., Изюмов Ю.Г. Предварительные данные по наследованию поперечно-полосатой пигментации тела у обыкновенного окуня (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	54
Кузьмина В.В., Полова Т.А. Активность некоторых гидролаз в кишечнике леща из водохранилищ Волжского каскада	59
Мартемьянов В.И. Стресс. Сообщение I. Концептуальный аспект	67
Федосеев О.Н. Влияние температуры воды и размера потребляемых организмов на скорость эвакуации пищи у личинок рыб прибрежно-фитофильного и прибрежно-пелагического комплексов	72
Титов Ю.Э., Вайновский П.А., Литвинов О.А. Моделирование межгодовой изменчивости климатически значащих гидрометеорологических параметров Волго-Каспийского бассейна	78
Макрушин А.В. Покоящиеся структуры гидробионтов и онтогенез	89

	Page
Devyatkin V.G., Mitropolskaya I.V. Distribution of species occurrence in planktonic algocenosis	3
Genkall S.I. Morphological peculiarities of armor of <i>Cyclotella vorticosa</i> (<i>Bacillariophyta</i>)	7
Dovbnya I.V. Present state and dynamics of vegetation of Lake Nero	9
Lukina G.A. The role of root in aminoacid excretion by duckweed	13
Myl'nikov A.P. A fine structure of colourless chrysomonad <i>Monas</i> sp.	16
Gagarin V.G. A new species of genus <i>Paratripyla</i> (<i>Nematoda: Tripylidae</i>)	22
Stolbunova V.N. A faunistic composition of zooplankton of the Pleshchevo lake	25
Skalskaya I.A. Distribution of the Baikal amphipod <i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing) in the Rybinsk reservoir	35
Grebenyuk L.P. A qualitative and quantitative composition of chironomids of the Latka river — a small tributary of the Rybinsk reservoir	40
Shilova A.I., Kerkis I.Ye., Kiknadze I.I. A new species of genus <i>Lipiniella</i> Shilova (<i>Diptera, Chironomidae</i>) from the Arctic region	47
Zelenetsky N.M., Izyumov Yu.G. Preliminary data on inheritance of cross-stripy body pigmentation of perch (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	54
Kuzmina V.V., Popova T.A. Activity of some hydrolases in bream intestine from reservoirs of the Volga cascade	59
Martemyanov V.I. Stress. Communication I. A conceptual aspect	67
Fedoseyev O.N. The effect of water temperature and a size of consumed organisms on the rate of food evacuation in fish larvae of coastal-phytophilous and coastal-pelagic complexes	72
Titov Yu.E., Vainovsky P.A., Litvinov O.A. Modelling of interannual variability of climatically hydrometeorological significant parameters of the Volga-Caspian basin	78
Makrushin A.V. Resting hydrobionts structures and ontogenesis	89

Научное издание

БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД

Информационный бюллетень № 96

Утверждено к печати

*Институтом биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова
Российской академии наук*

Редактор *Л. А. Бабушкина*

Технический редактор *В. В. Шиханова*

Корректор *Н. В. Малахова*

ИБ № 45006

ЛР 020297 от 27.11.91. Подписано к печати 20.07.94. Формат 60 x 90 1/16.

Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 6.00. Уч.-изд. л. 5.5.

Тираж 600. Тип. зак № 242. С. 804,

Санкт-Петербургская издательская фирма ВО „Наука”

199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1

Санкт-Петербургская типография № 1 ВО „Наука”

199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12