

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ:

*Н. С. Гаевская, В. И. Жадин, Л. А. Зенкевич, М. М. Кожов,
Г. В. Никольский, Я. В. Ролл, П. И. Усачев*

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

член-корреспондент Академии наук СССР Л. А. Зенкевич

ДИНАМИКА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА**Г. Г. ВИНБЕРГ и Т. Н. СИВКО****ФИТОПЛАНКТОН КАК АГЕНТ САМООЧИЩЕНИЯ
ЗАГРЯЗНЕННЫХ ВОД***(Научно-исследовательский санитарный институт Министерства
здравоохранения БССР, Минск)***I**

Фитопланктон во многих случаях получает решающее значение в процессе самоочищения загрязненных вод. Особенно велика роль зеленых организмов фитопланктона в водоемах замедленного стока — прудах, водохранилищах, озерах. Тем не менее, до последних лет только отдельные авторы указывали на зависимость самоочищения воды в открытых водоемах от развития фитопланктона. Так, например, С. Н. Строганов еще в 1914 г. подчеркивал, что при самоочищении прудов, заполненных сильно загрязненными водами или даже неразбавленной городской сточной жидкостью, необходимый для жизни кислород выделялся в процессе фотосинтетической деятельности зеленых организмов планктона, развивающихся в массовом количестве. Основываясь на проведенных еще в конце прошлого века опытах Кнауте, измерявшего интенсивность фотосинтеза планктона загрязненных вод, Кропгейм (Cronheim, 1904) писал о необходимости по-новому подойти к оценке значения планктонных водорослей при изучении самоочищения рек. Аналогичные указания можно найти и у других авторов (Rudolfs a. Heukelekian, 1931; Purdy, 1935). Однако до недавнего времени рассматриваемый вопрос не служил предметом систематических исследований. При изучении кислородного режима загрязненных водоемов и других санитарно-биологических вопросов значение планктонных водорослей как агентов самоочищения практически игнорировалось.

В последние годы положение коренным образом изменилось. Прежде всего стало широко признанным, что фотосинтетическая реакция является фактором самоочищения загрязненных вод. Показательно, что в обзоре литературы по вопросам самоочищения водоемов за 1951 г. специально указывается, как на наиболее знаменательное достижение за год, на широкое признание того, что фотосинтез часто представляет собой наиболее важный фактор, определяющий кривую кислородного прогиба (Literature Review, 1952). Соответствующие представления и методы уже начинают входить в практику расчетов источников загрязнения и самоочистительной способности отдельных объектов. Так, например, Нусбаум и Миллер (Nusbaum a. Miller, 1952) при изучении с этой точки зрения гавани города Сан-Диего провели измерения интенсивности фотосинтеза планктона методом склянок и на основании полученных величин нашли, что данный водоем, площадь которого равна 1500 га, в результате фотосинтетического выделения кислорода планкт

ном получает 81 000 кг, а вследствие атмосферной реаэрации — 59 700 кг кислорода в день, что в расчете на 1 м² составляет соответственно 1,8 и 1,3 г кислорода в сутки.

В загрязненных водах или в водах, обогащенных биогенными элементами за счет дренажных вод, сильное развитие фитопланктонных организмов, а следовательно и большое значение фотосинтетической реаэрации, отнюдь не случайно, а закономерно и характерно для таких водоемов. Это явление уже служило предметом внимания при санитарно-биологических исследованиях (Сибиряков, 1951; Драчев и Сосунова, 1953).

О большом значении фотосинтетической реаэрации при самоочищении загрязненных вод и прудов, заполненных городской сточной жидкостью, в которых наблюдается массовое развитие зеленых водорослей или так называемой «зеленой бактерии», нам пришлось убедиться по наблюдениям, частично освещенным в предыдущих работах (Винберг и Сивко, 1952; Винберг, 1955). Это же показывают результаты наблюдений, проведенных Белорусским санитарным институтом летом 1952 г. на р. Свислочь. По средним данным за летний сезон 1952 г., сестон водохранилища, расположенного выше города Минска, содержал всего 5,4 μ г/л хлорофилла. В пункте максимального загрязнения реки содержание хлорофилла поднялось до 16,9 μ г/л (повидимому, за счет обрывков осцилляторий), а в предплотинной части второго водохранилища, расположенного ниже города, среднее содержание хлорофилла было равно 89,7 μ г/л. При этом в первом пункте относительное содержание хлорофилла в сестоне было близко к 0,8%, во втором — к 0,3% и в третьем — к 2,4%. Последняя цифра показывает, что в этом пункте сестон состоял в основном из фитопланктона.

Роль водорослей в процессах круговорота веществ и значение их как агентов самоочищения, конечно, отнюдь не исчерпывается фотосинтетической реаэрацией. Это стало особенно ясно после того как в практику очистки сточных вод в США и других зарубежных странах начал входить новый и вместе с тем наиболее простой метод очистки — так называемые окислительные пруды, или лагуны, при котором фотосинтезирующим организмам планктона принадлежит ведущая роль.

В Англии на возможность использования планктонных водорослей для самоочищения сточной жидкости обратил внимание Аббот. В ряде работ, в основу каждой из которых положен, впрочем, небольшой материал, Аббот описывает лабораторные опыты со сточной жидкостью, инокулированной водорослями (Abbott, 1948, 1949, 1950, 1952; Stone and Abbott, 1950, 1951). К сожалению, не указывается, о каких именно водорослях идет речь, хотя упоминается о хлорелле и о том, что водоросли были очень малы и свободно проходили через фильтровальную бумагу. Констатируется, что при инкубировании на свету сточной жидкости в герметически закрытых сосудах после периода загнивания жидкость становится зеленой и обогащается кислородом. При этом, несмотря на возрастание общего содержания взвешенных веществ в результате накопления водорослей, БПК₅ снижается. В одном из опытов Аббота количество взвешенных веществ за 18 дней возросло от 98 до 400 мг/л, а БПК₅, в начале равная 251, в конце опыта составляла 71 мг/л кислорода. В данном случае, несмотря на снижение, к концу опыта БПК все же была значительной.

Массовое развитие водорослей, которое вначале ведет к резкому снижению БПК, начиная с известного момента может даже приводить к повышению БПК. Однако здесь надо учитывать два момента. Во-первых, по мнению Аббота, БПК всегда возрастает на величину, меньшую поло-

ины того количества кислорода, которое было выделено в процессе фотосинтеза. Во-вторых, — и это особенно важно, — вообще в присутствии достаточно сильно развитого фитопланктона величины БПК, определенные обычным методом, т. е. в темноте, теряют смысл. Действительно, руководствуясь величиной БПК, мы должны ждать поглощения кислорода, в то время как на свету, например, при спуске сточной жидкости, содержащей значительное количество зеленых организмов, в открытые водоемы, наоборот, будет происходить не обеднение, а обратный процесс обогащения воды кислородом. Чтобы получить возможность правильно оценивать эту особенность зазеленевшей сточной жидкости, Аббот предлагает производить определение БПК не только в темноте, как обычно, но и на свету.

При определении БПК на свету, в тех случаях, когда вода обогащается кислородом, БПК берется с отрицательным знаком. Разность определений на свету и в темноте дает валовое количество кислорода, выделенного в процессе фотосинтеза. Отношение этой величины к скорости потребления кислорода в темноте, согласно Абботу, может быть использовано как индекс фотосинтетической активности. Легко заметить, что последняя величина зависит от условий освещения. В последней работе Аббот стремится учесть это обстоятельство и пытается стандартизировать освещение при помощи «актинометра», в основу которого положен учет скорости накопления свободного иода в подкисленном растворе иодистого калия. Однако условия освещения в естественных водоемах столь сложны, что определение потенциальной фотосинтетической активности представляет собой очень трудную и еще не решенную проблему.

Наряду с лабораторными наблюдениями были проведены также некоторые опыты по использованию водорослей для очистки сточной жидкости г. Ноттингема. Сточную жидкость, медленно протекавшую по специальным желобам, заражали водорослями, которые размножались и оседали на дно в виде темного ила. Отмечается, что процесс самоочищения резко ускорился и что не наблюдалось избыточного размножения водорослей в водоемах, куда спускались воды, подвергшиеся такому способу очистки (Stone and Abbott, 1950).

В несравненно больших размерах очистка сточных вод при участии фотосинтезирующих организмов применяется в США и Австралии методом упомянутых выше окислительных прудов. Первым толчком для применения этого способа послужили наблюдения над самоочищением сточной жидкости в пруду, образовавшемся в 1924 г. при аварии очистных сооружений г. Санта-Роза в Калифорнии. Здесь нет надобности останавливаться на всех уже довольно многочисленных сообщениях об очистке сточных вод в специально сооружаемых прудах, первоначально получивших распространение в южных штатах США (Калифорния, Техас); достаточно привести главнейшие выводы работ обобщающего характера.

Уже в первых статьях о новом методе очистки подчеркивалось, что фотосинтетическая деятельность зеленых планктонных организмов определяет своеобразие условий, которые создаются в прудах, заполненных осветленной или неосветленной сточной жидкостью. В частности, указывалось на чрезвычайно резкие суточные колебания содержания растворенного кислорода — от сильного перенасыщения днем до полного отсутствия ночью. Соответственно велика и амплитуда суточных колебаний активной реакции и других факторов (Caldwell, 1946; Espinosa, 1948).

Опыт эксплуатации прудов различных размеров и характера привел к заключению, что для южных штатов США оптимальной является глубина, близкая к 1 м, при минимальном объеме, соответствующем

20—30-дневному периоду пребывания сточной жидкости в пруду. В некоторых случаях эксплуатируемые пруды имеют значительные размеры. Например, г. Санта-Антонио в Техасе располагает лагуной, площадь которой равна 142 га при суточном поступлении 170 тыс. м³ сточной жидкости (Myers, 1948).

Самоочистительная способность прудов характеризуется величинами порядка 50—100 кг БПК на 1 га в день. Это значит, что на 1 га площади прудов поступают стоки свыше чем от тысячи человек населения (Pearse, 1948; Myers, 1948). Сходные величины указываются и по опыту эксплуатации лагун в Австралии (Parker и др., 1950). Последний автор подчеркивает целесообразность предварительного выдерживания сточной жидкости в анаэробных условиях.

Все сказанное относится к южным районам, в которых открытые водоемы не замерзают, что создает наиболее благоприятные условия для рассматриваемого способа очистки сточной жидкости. Поэтому особый интерес имеют сведения об опыте эксплуатации лагун, нашедших применение благодаря дешевизне, простоте сооружения и эксплуатации также и в штате Северная Дакота, граничащем с территорией Канады (Heurvelen и Svoge, 1954). Сообщается, что в этом штате с суровым континентальным климатом лагунами как методом очистки пользуются 13 населенных пунктов с численностью населения от 500 до 1500 человек. Наиболее интересно, что, как указывается, и зимой, когда водоемы покрыты льдом и снегом, эффективность процесса самоочищения, несмотря на создающиеся в это время анаэробные условия, удовлетворительна. Важно отметить, что в условиях штата Северная Дакота пруды, рассчитанные в основном на грунтовый сток, имеют значительно больший, чем в южных штатах, период пребывания сточных вод, например 120 дней, и соответственно меньшую нагрузку на площадь (примерно 250 человек населения на 1 га). Указывается, что глубины, как и площадь прудов, весьма различны, но предпочтительны глубины 1—1.5 м, обеспечивающие достаточную освещенность и, что не менее важно, достаточно благоприятные условия ветрового и ночного термического перемешивания, имеющего очень большое значение для правильной работы прудов. В отдельных случаях «окислительные пруды» могут получить применение также и для очистки некоторых промышленных стоков (Murdock, 1953).

Не подлежит сомнению, что и в условиях СССР, в первую очередь по отношению к небольшим по числу жителей населенным пунктам в южных частях страны, очистка сточных вод в прудах во многих случаях может оказаться наиболее экономичным и эффективным способом.

Вопрос этот для Советского Союза отнюдь не нов; наоборот, как упоминалось выше, еще в 1913 г., т. е. задолго до зарубежных опытов использования окислительных прудов, под руководством С. Н. Строганова на Люблинских полях орошения (под Москвой) было начато детальное изучение процессов самоочищения в прудах, заполненных неразбавленной сточной жидкостью. Позднее эти работы были продолжены на Люберецких полях орошения (Строганов, 1914; Базякина, Востоков и Строганов, 1919; Захаров и Константинова, 1929). Производилось также опытное выращивание карпов в прудах, питаемых неразбавленной сточной жидкостью. Накопленные при этом интересные данные освещены в вышедшей отдельным изданием работе В. А. Мейена (1932), в которой изложен также немецкий опыт эксплуатации рыбоводных прудов, питаемых разбавленной в 3—5 раз сточной жидкостью. Как известно, наиболее крупное из многих устройств такого типа было сооружено для очистки сточных вод г. Мюнхена, население которого в рассматриваемый период составляло

530 тыс. человек. Работа прудов была настолько успешной, что в р. Изар, куда спускались воды, прошедшие через системы прудов, вновь появились лососи. Помимо эффективной очистки сточной жидкости, пруды давали свыше тысячи центнеров рыбы и 45 тыс. уток в год (см. также Kisskalt и Ilzhofeg, 1937).

Несмотря на интересные и обнадеживающие результаты, полученные при наблюдениях на прудах Люберецких и Люблинских полей орошения, начатые исследования не получили развития и встретившиеся трудности не были преодолены. Возможно, что это, хотя бы частично, объясняется тем, что данные исследования опередили свое время, когда на очереди стояло санитарное благоустройство крупных городов и основное внимание было направлено на разработку индустриальных методов очистки. В настоящее время, при несравненно большей технической оснащенности народного хозяйства вообще и резко возросшем уровне санитарной техники, создаются новые возможности для благоустройства населенных пунктов самого различного размера, расположенных в разных климатических зонах Советского Союза. Соответственно огромному разнообразию местных условий должны найти применение различные методы очистки сточных вод, в числе которых, надо полагать, не последнее место займет и очистка в прудах.

Хотя основное значение зеленых организмов для самоочищения в условиях пруда общепризнано, но сложный механизм их действия и условия, обеспечивающие наибольшую эффективность процесса самоочищения, еще далеко не выяснены. В связи с этим представлялось полезным провести лабораторные наблюдения за ходом самоочищения городской сточной жидкости в присутствии зеленых водорослей.

II

Влияние зеленых водорослей на самоочищение сточной жидкости прослеживалось в лабораторных условиях. Две бутылки, емкостью 20 л каждая, заполняли сточной жидкостью г. Минска. В одну из бутылей вносили водоросли (*Chlorella pyrenoidosa* Chik.), предварительно выращенные на сточной жидкости в лаборатории. Бутылку с жидкостью, инокулированную водорослями, освещали естественным светом. Температура во время первой серии наблюдений колебалась в пределах 23,0—27,4° и во время второго опыта в пределах 15,6—19,8°. Вторая бутылка, находившаяся при тех же условиях, служила контролем. В нее вносили такое же количество предварительно убитых теплом водорослей.

Периодически, через несколько дней, из каждой бутылки отбирались пробы. Исходя из опыта, накопленного при аналогичных наблюдениях, было сочтено целесообразным для устранения колебаний результатов анализов, возникающих из-за неравномерного распределения водорослей в бутылках, за 2 часа до взятия проб перемешивать вращательными движениями бутылки ее содержимое. Пробы, отобравшиеся после 2-часового отстаивания, служили для определения содержания растворенного кислорода, активной реакции, БПК₅, окисляемости по Кубелю, содержания иона аммония, нитритов и нитратов. Кроме того, определяли бихроматную окисляемость по Тюрину (без применения солей серебра). Взвешенные вещества собирали путем центрифугирования жидкости и при помощи бихроматного окисления определяли количество органического вещества взвеси. Во второй пробе взвешенных веществ, собранной аналогичным образом, фотометрически определяли количество хлорофилла посредством описанной ранее методики (Винберг и Сивко, 1953). Бихроматная

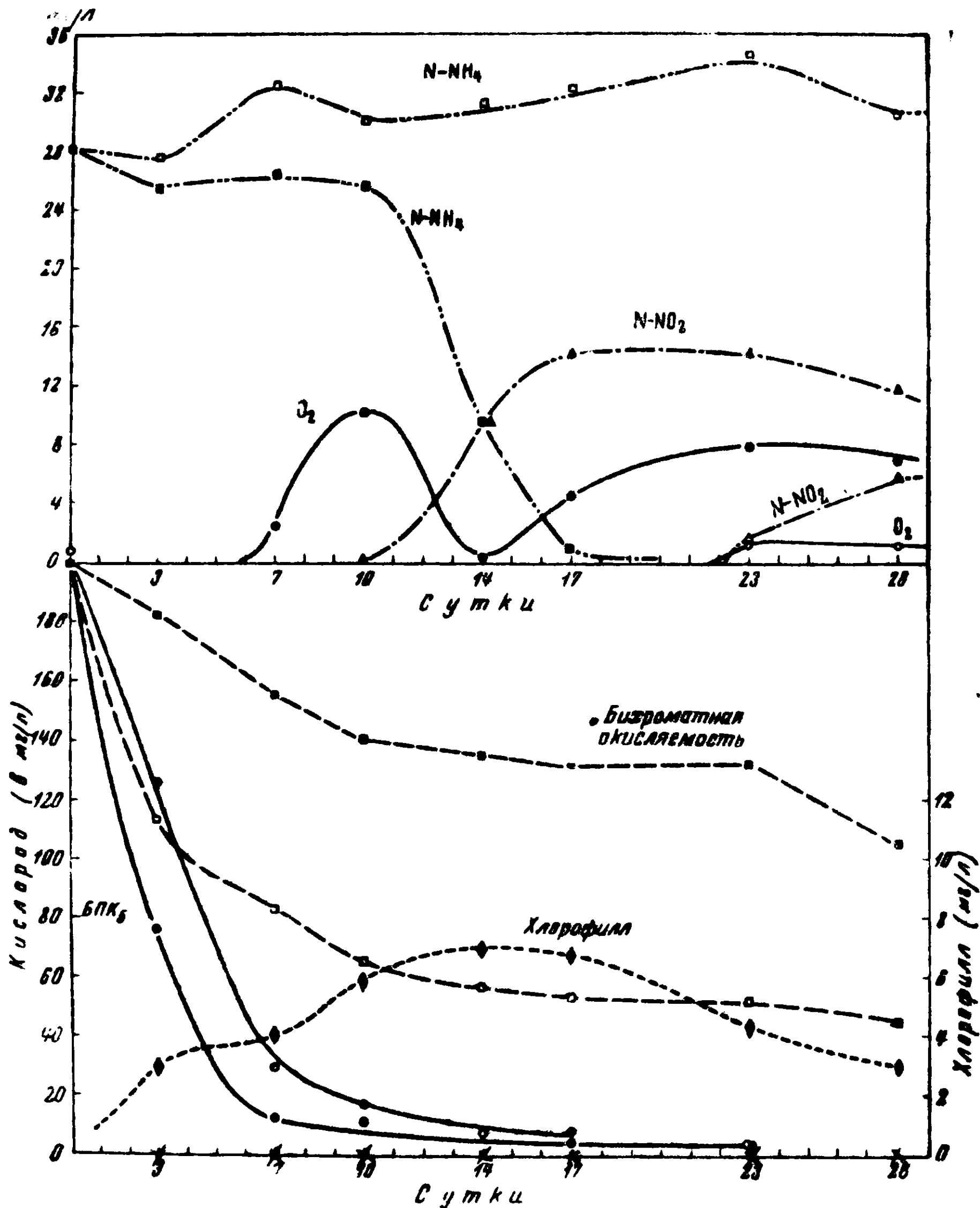


Рис. 1. Влияние массового развития водорослей (хлорелл) на ход самоочищения сточной жидкости. Опыт № 1. На горизонтальной оси — время от начала опыта (в сутках). Данные для опытной бутылки (самоочищение в присутствии водорослей) показаны зачерненными значками, данные для контрольной — незачерненными.

окисляемость взвеси и содержание хлорофилла давали возможность судить о степени развития водорослей.

Результаты двух опытов приведены на рис. 1 и 2. Для контрольных бутылок в обоих опытах характерно быстрое снижение величин БПК₅ в первые дни инкубации. Основное снижение приходится на первые 7–10 суток от начала наблюдений. Снижается также и величина биохимической

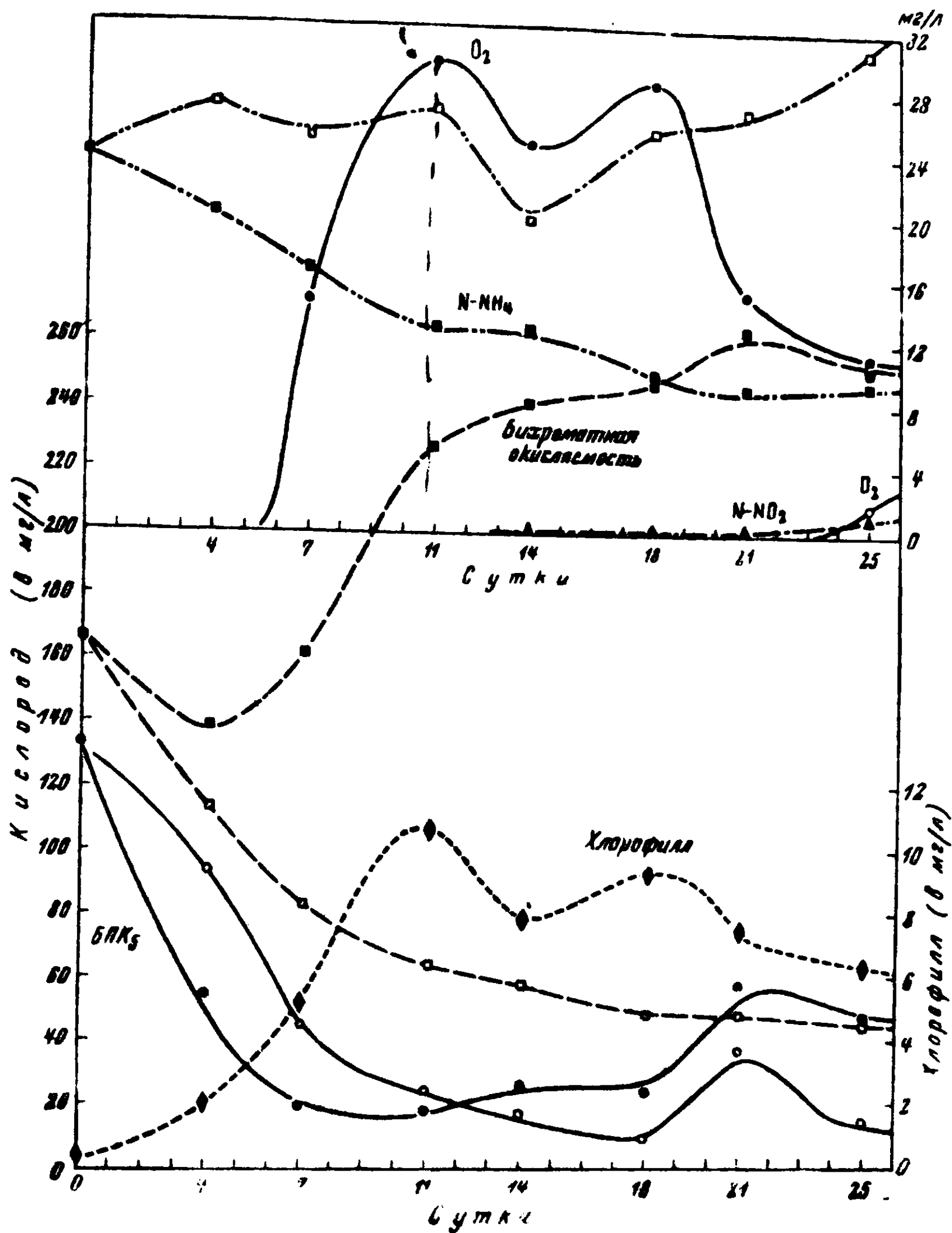


Рис. 2. Влияние массового развития водорослей (хлорелл) на ход самоочищения сточной жидкости. Опыт № 2. Данные для опытной бутылки (самоочищение в присутствии водорослей) показаны зачерненными значками, данные для контрольной — незачерненными

ной окисляемости, но более медленными темпами, чем BPK, в результате чего величины бихроматной окисляемости, которые в свежей сточной жидкости очень близки к BPK, в последующие периоды наблюдений намного превышают BPK. Все описанные изменения наступают еще в анаэробных условиях, так как небольшие количества свободного кислорода появляются только через 20—24 суток от начала опыта. На протяжении всего времени наблюдений (месяц) содержание иона аммония

остается на высоком уровне (27,5—34,5 в первом и 20—30,6 мг/л азота — во втором опыте).

Для опытных бутылей прежде всего характерно быстрое размножение водорослей, что уже спустя сутки заметно по резкому усилению зеленой окраски их содержимого. Как показывают рис. 1 и 2, в опытных бутылках максимальное содержание хлорофилла наблюдалось через 11—14 суток. Интенсивное размножение хлорелл и накопление хлорофилла шло и в первые сутки, когда еще господствовали строго анаэробные условия. Видимо, кислород, который в это время продуцировался водорослями, немедленно расходовался на окисление нестойких органических веществ.

Ко времени максимума развития водорослей жидкость становится интенсивно зеленой и содержание хлорофилла достигает 7—10 мг/л, что даже превосходит максимальные количества хлорофилла, которые нам приходилось наблюдать в прудах из сточной жидкости на полях фильтрации г. Минска. Такие количества хлорофилла соответствуют нескольким десяткам миллионов клеток хлорелл в 1 мл.

Размножение водорослей сопровождается ростом бихроматной окисляемости взвеси, которая во втором опыте достигла очень большой величины — 186 мг/л кислорода. Напомним, что при применявшейся методике окисляется примерно 90% наличного органического вещества. Как было показано (Винберг и Платова, 1951), найденные этим методом величины бихроматной окисляемости численно близки к величинам сухого веса. Поэтому, не вдаваясь в детали, для ориентировочных сопоставлений вполне возможно принять, что бихроматная окисляемость, выраженная в миллиграммах кислорода, численно равна сухому весу. Это дает возможность получить представление об относительном содержании хлорофилла во взвеси, которое, по данным второго опыта, оказывается в пределах 4—6,5% сухого веса.

Это очень высокое содержание хлорофилла, которое, как известно из литературных данных, наблюдается в водорослях только при благоприятных условиях развития при слабом свете. В нашем случае полученная величина может служить лишним доказательством, что возрастание бихроматной окисляемости взвеси в основном было обусловлено накоплением водорослей. Весьма важно, что при столь сильном увеличении бихроматной окисляемости взвеси окисляемость профильтрованной через мембранный фильтр жидкости в опытной бутылке снижалась примерно с такой же скоростью, как и в контрольной (рис. 3). Это весьма важное обстоятельство показывает, что в условиях данного опыта накопление огромного количества клеток водорослей не привело к увеличению содержания растворенных органических соединений.

В свете этих данных становятся понятными и результаты определений БПК в опытной и контрольной бутылках. В опытной бутылке, несмотря на то, что здесь шло увеличение окисляемости взвеси, не только не наблюдалась меньшая скорость снижения БПК, но, наоборот, в первый, анаэробный период в присутствии водорослей снижение БПК шло со значительно большей скоростью, чем в контроле. Так, например, за 3 суток от начала первого опыта БПК₃ в опытной бутылке снизилась на 138, а в контрольной — на 78 мг/л кислорода. Во втором опыте за 4 суток снижение БПК₄ в опыте было равно 78, а в контроле — 40 мг/л кислорода. После первого периода быстрого снижения, когда БПК устанавливается на низком и более или менее стабильном уровне, нельзя констатировать никаких закономерных отличий между опытной и контрольной бутылками. Все это убедительно свидетельствует, что присутствие даже максимальных количеств клеток живых водорослей не ведет к увеличению БПК.

Как и следовало ожидать, массовое развитие водорослей сильно укорачивает анаэробную фазу самоочищения. Уже через 5—6 суток от начала опыта в жидкости появляется свободный кислород, в то время как в контроле появление свободного кислорода отмечается только через 20—24 суток. Кроме того, в отличие от контроля, после первого появления свободного кислорода содержание его начинает быстро возрастать и достигает очень больших величин. Во втором опыте уже через 7 суток от начала

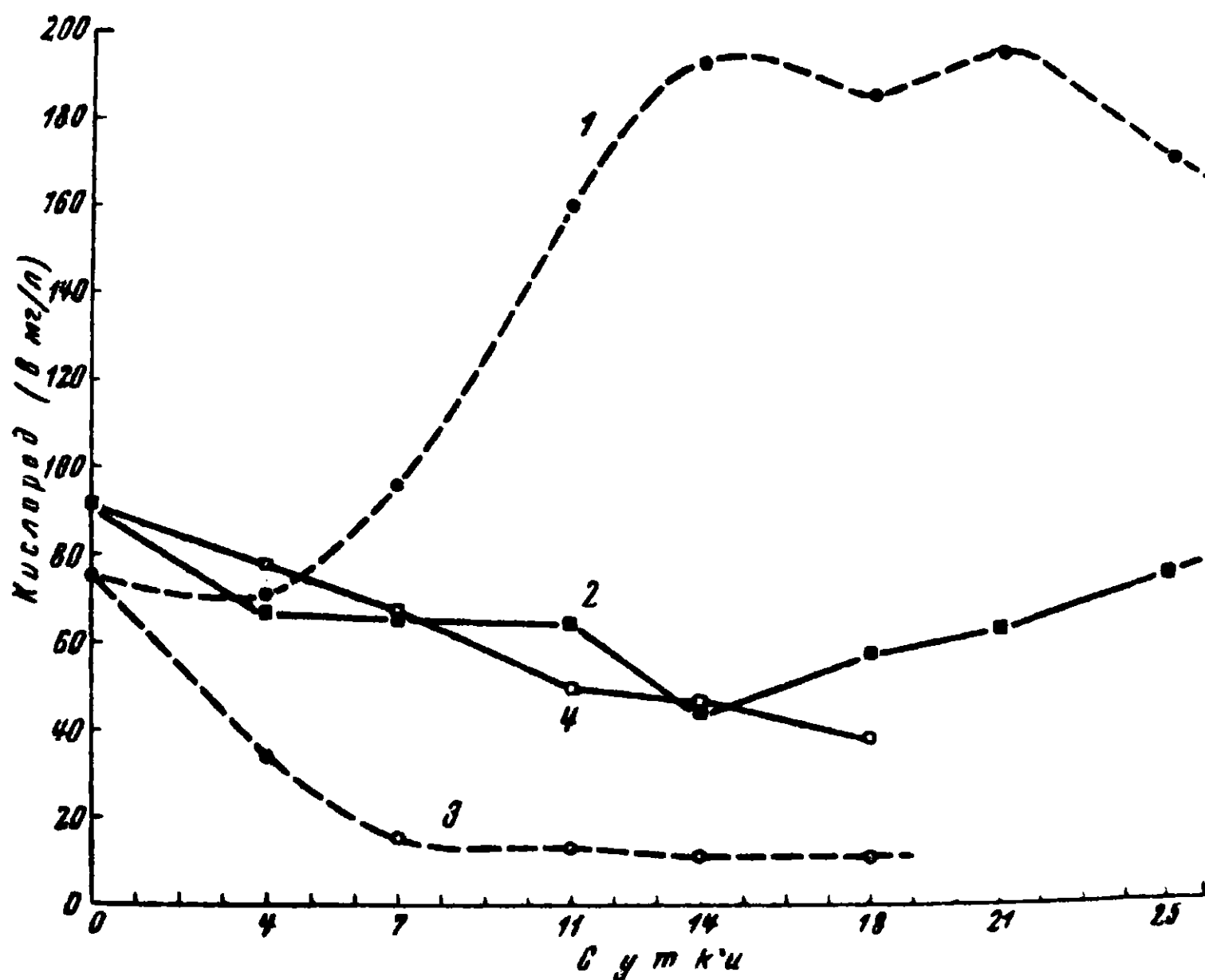


Рис. 3. Бихроматная окисляемость взвешенных веществ (1 и 3) и растворенных органических веществ (2 и 4) по данным опыта № 2

1 и 2 — опыт; 3 и 4 — контроль

наблюдений содержание кислорода было равно 14,37 мг/л и через 11 суток — 29,47 мг, несмотря на то, что опыт проводился в заполненных не до верха бутылях, содержимое которых, к тому же, перемешивали перед взятием проб, так что был возможен некоторый обмен с атмосферой. Создание аэробных условий влечет за собой возможность нитрификации. Действительно, и в этом отношении наблюдалась резкая разница между опытной и контрольной бутылями. В контроле нитриты были впервые констатированы в первом опыте только через 25 суток от начала наблюдений, а во втором — нитриты не были обнаружены до самого конца наблюдений. В опытных бутылях в первом опыте нитриты обнаружались через 7 суток, а во втором — через 11 суток от начала опыта. В первом опыте количество нитритов быстро достигло значительных величин (14,0 мг/л азота) и через 11 суток были констатированы нитраты, содержание которых до конца наблюдений оставалось на низком уровне (не выше 0,3 мг/л азота). Во втором опыте нитрификация шла очень слабо, и только к концу наблюдений содержание нитритов приблизилось к 1 мг/л азота, и нитраты не были обнаружены совсем.

Соответственно этому первый и второй опыты характерно отличаются один от другого в отношении содержания иона аммония. В обоих случаях, в отличие от контроля, где содержание иона аммония оставалось на протяжении всего времени наблюдений примерно на одном уровне, в опытных бутылках содержание иона аммония сильно снижалось. В первом опыте, при интенсивно идущих процессах нитрификации в последний период наблюдений, аммоний присутствовал только в виде следов, в то время как во втором опыте, при слабо выраженной нитрификации, до конца наблюдений сохранялось значительное содержание иона аммония (9—10 мг/л азота, что составляет 38—42% начального его количества).

Весьма вероятно, что слабое развитие нитрификации во втором опыте было связано с тем, что в этом опыте, — повидимому, вследствие особенно сильного размножения водорослей, — создалась резко щелочная реакция. Уже через 7 суток наблюдений $pH = 8,25$. В последующие сроки наблюдений значения pH не были точно установлены, но превышали 10. В первом опыте на протяжении всего времени наблюдений значение pH не подымалось выше 8,7. В рассматриваемых условиях активная реакция среды зависит от сложного сочетания различных процессов. Основную роль должны играть, с одной стороны, подщелачивание, наступающее вследствие потребления водорослями бикарбонатной углекислоты, а с другой — подкисление в результате потребления иона аммония, которое идет путем обмена на водородный ион. Поэтому, в зависимости от условий, рост водорослей может приводить как к подкислению, так и к подщелачиванию среды. Различный ход активной реакции в опытах дает указание на то, что имеется некоторое оптимальное количество водорослей, при котором проявляется их положительное действие на процесс самоочищения и не возникают еще такие осложнения, как чрезмерное подщелачивание среды.

Наблюдения убедительно показали, что когда процесс самоочищения сточной жидкости идет на свету в присутствии зеленых водорослей, ускоряется первоначальное снижение БПК, резко укорачивается анаэробный период и соответственно раньше наступает стадия нитрификации. В присутствии водорослей замедляется снижение общего содержания органических веществ, которое может даже возрасти; однако накопление органических веществ в виде живых водорослей не приводит к увеличению БПК и вообще оказывает совершенно иное, часто прямо противоположное, воздействие на кислородный режим и круговорот веществ в водоеме, чем нестойкие, легко окисляющиеся органические вещества свежих загрязнений.

III

С санитарно-гигиенической точки зрения, об эффективности любого метода очистки следует судить не только по таким показателям степени общего загрязнения или достигнутой стадии очистки, как БПК, содержание растворенного кислорода, нитритов и пр., но также и по непосредственным микробиологическим данным, прежде всего по величине количества, характеризующего условия выживания кишечной флоры. В статьях, посвященных очистке сточной жидкости в прудах, содержатся некоторые, — впрочем, довольно скудные, — данные, свидетельствующие о снижении числа клеток кишечной палочки в этих условиях. Например, согласно данным Паркера (Parker и др., 1950), первоначальный количество, равный 0,000012 мл, после прохождения анаэробной лагуны изменялся очень слабо, возрастая всего лишь до 0,000004 мл, а в аэробной

лагуне подымался до 0,003 мл. Пирс (Pearse, 1948) приводит данные разных авторов, согласно которым в Техасе в лагунах с 15-дневным пребыванием жидкости коли-титр от 0,00001 мл возрастает до 0,02—0,2 мл, что по его мнению, сходно с эффектом хлорирования.

Близкие величины (0,01—0,1 мл) наблюдались и в прудах из сточной жидкости на полях фильтрации г. Минска при массовом развитии «зеленой бактерии» (Винберг и Сивко, 1952). Согласно приведенным данным, при самоочищении сточной жидкости в прудах создаются условия для быстрого отмирания кишечной флоры, хотя коли-титр и остается более низким, чем в незагрязненных водах.

Условия в прудах весьма сложны и изменчивы. Поэтому основные закономерности взаимодействия между водорослями и бактериями могут быть выяснены только путем лабораторных экспериментов. Очевидно, что водоросли могут оказать влияние на сроки выживания бактерий либо прямым путем, посредством специфических продуктов обмена типа антибиотиков, либо косвенно, вследствие создания условий, неблагоприятных для выживания бактерий.

В известной нам лишь по реферату работе японского автора Курокава (Kurokawa, 1941) утверждается, что нитчатая водоросль спирогира оказывает губительное действие на бактерий тифа, холеры, дизентерии. Этот эффект Курокава объясняет тем, что бактерии, привлекаемые кислородом, который продуцируется водорослями, скопляются вблизи их клеток, где в результате фотосинтеза создается губительная для бактерий сильно щелочная реакция воды.

Ввиду того, что взаимоотношения между водорослями и бактериями почти не изучены, некоторый интерес имеют наши наблюдения, сделанные при описанных выше опытах. Наряду с химическими анализами, при каждом наблюдении определялось также общее число бактерий посредством стандартного метода счета колоний на МПА и определения коли-титра¹. В отношении общего числа сапрофитных бактерий по полученным данным нельзя заметить какого-либо определенного влияния водорослей. Как в опыте, так и в контроле общее число бактерий на протяжении всего времени наблюдений при значительных незакономерных колебаниях оставалось на уровне нескольких десятков или сотен тысяч в 1 мл.

В отличие от этого, отчетливо проявилась разница между опытом и контролем по отношению к скорости отмирания кишечной палочки. Как показывает рис. 4, в обоих опытах, начиная с 10—12-х суток, в опытных бутылках коли-титр возрастал значительно быстрее, чем в контрольных, так что уже через 19—22 суток достигался титр 10 мл. В контроле в это время коли-титр был равен 0,004 мл. В дальнейшем в опытных бутылках коли-титр продолжал возрастать и к концу наблюдений во втором опыте через 25 суток был выше 333 мл, т. е. уже приблизился к стандарту, установленному для питьевых вод.

Таким образом, опыты убедительно показали, что массовое развитие водорослей в самоочищающейся сточной жидкости создает резко неблагоприятные условия для выживания кишечной палочки.

Наши данные недостаточны для суждения о том, в чем именно состоят эти неблагоприятные условия. Тем не менее, нельзя не обратить внимания на то, что в начальный период опытов довольно длительное время (10—12 суток) скорость отмирания кишечной палочки была одинакова и в опыте, и в контроле, несмотря на то, что на этот период приходится

¹ Все микробиологические данные, приводимые в настоящей работе, получены А. И. Реут, заведующей микробиологической лабораторией Белорусского санитарного института.

наиболее интенсивное размножение водорослей в опытных бутылках и накопление их до максимума. Таким образом, молодые, интенсивно размножающиеся хлореллы в нашем опыте не оказывали прямого антибиотического действия на кишечную палочку, если судить об этом по срокам ее выживания. Нет оснований считать, что повышенная скорость отмирания бактерий в опытных бутылках целиком вызвана активной реакцией, так как, во-первых, щелочная активная реакция создавалась значительно раньше, чем проявлялась разница между опытом и контролем в отношении сроков выживания кишечной палочки, а во-вторых, что наиболее убедительно, в первом опыте, в котором повышение скорости отмирания бактерий было

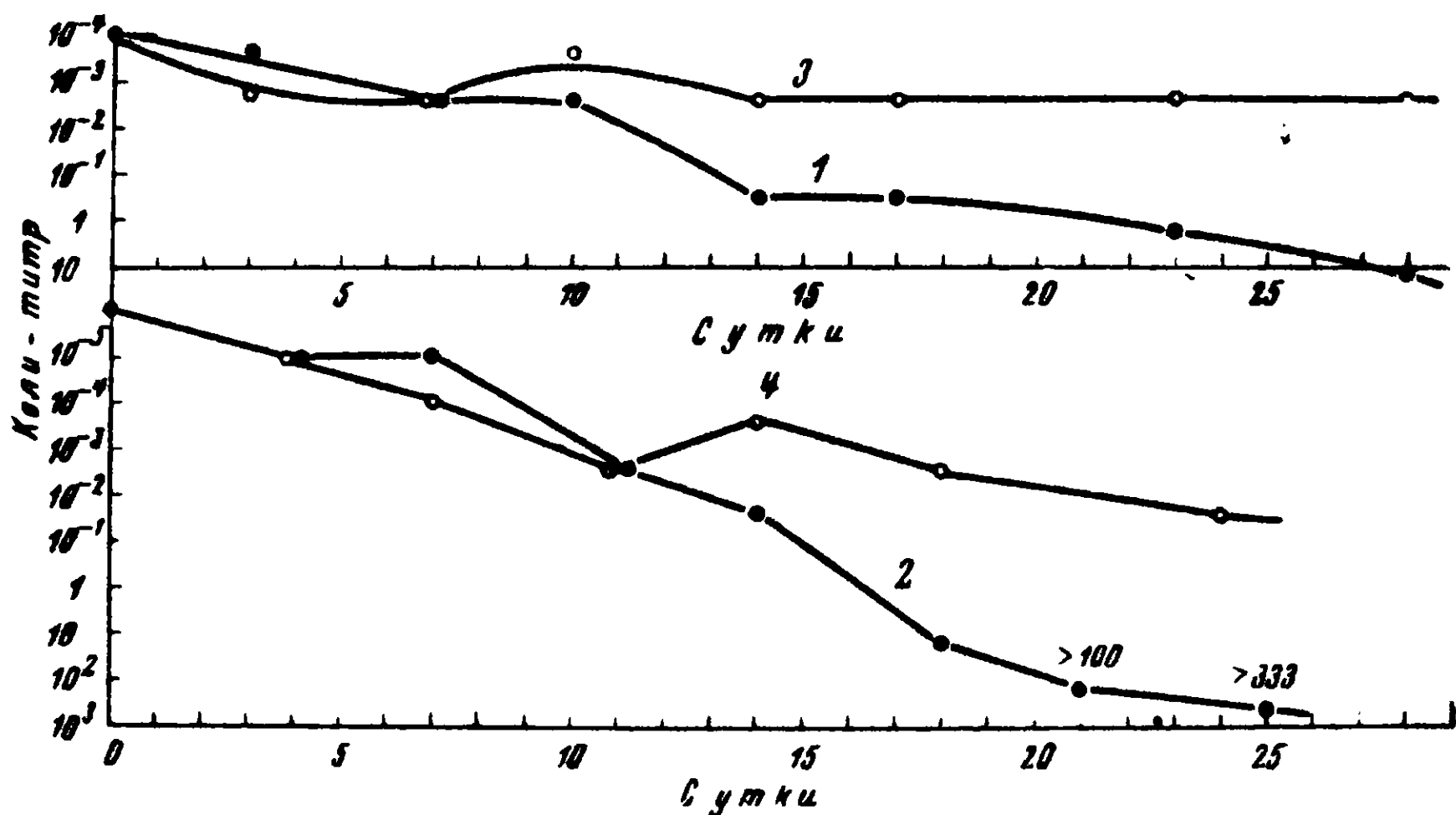


Рис. 4. Влияние массового развития хлорелл на отмирание кишечной палочки в сточной жидкости по данным опытов № 1 и № 2. На горизонтальной оси — время от начала опытов (в сутках)

1 — опыт № 1; 2 — опыт № 2; 3 — контроль при опыте № 1; 4 — контроль при опыте № 2

выражено вполне отчетливо, вообще не было сильного подщелачивания среды.

Начало повышенной скорости отмирания приходится на более позднее время, чем время появления свободного кислорода, и совпадает с периодом максимального содержания кислорода и началом появления нитритов. Это создает впечатление, что повышенная скорость отмирания кишечной палочки связана с достижением определенного порога окислительно-восстановительных условий в среде. С другой стороны, на это же время приходится максимум содержания водорослей, так что не исключена возможность того, что в тот момент, когда начинается снижение числа клеток водорослей, т. е. их отмирание, проявляется отсутствовавшее ранее антибиотическое действие.

В дополнение к описанным наблюдениям были проведены опыты с водопроводной водой, в которую вносили смывы с культур на агаре *B. coli* *sensu lato* и отцентрифугированные и промытые хлореллы. Опыт был поставлен в трех вариантах. При одинаковой исходной плотности кишечных палочек (коли-титр 0,000004 мл) и хлорелл (1,08 мг/л хлорофилла) в первую и третью склянки был внесен хлористый аммоний до конечной концентрации 3 мг/л азота. Все склянки инкубировали при

температуре, колебавшейся в пределах от 22 до 27°. Первая склянка, служившая контролем, находилась в темноте, вторая и третья — при естественном освещении на рассеянном свете. Наблюдения были сделаны через 3, 6, 9 и 12 часов, затем через 1, 2, 3, 4, 5 и 6 суток от начала опыта. В контрольной склянке, как и следовало ожидать, содержание хлорофилла до конца наблюдений оставалось на одном уровне. Показатель концентрации водородных ионов (pH), первоначально равный 8,19, также оставался неизменным и только через 5 суток немного сдвинулся в сторону подкисления.

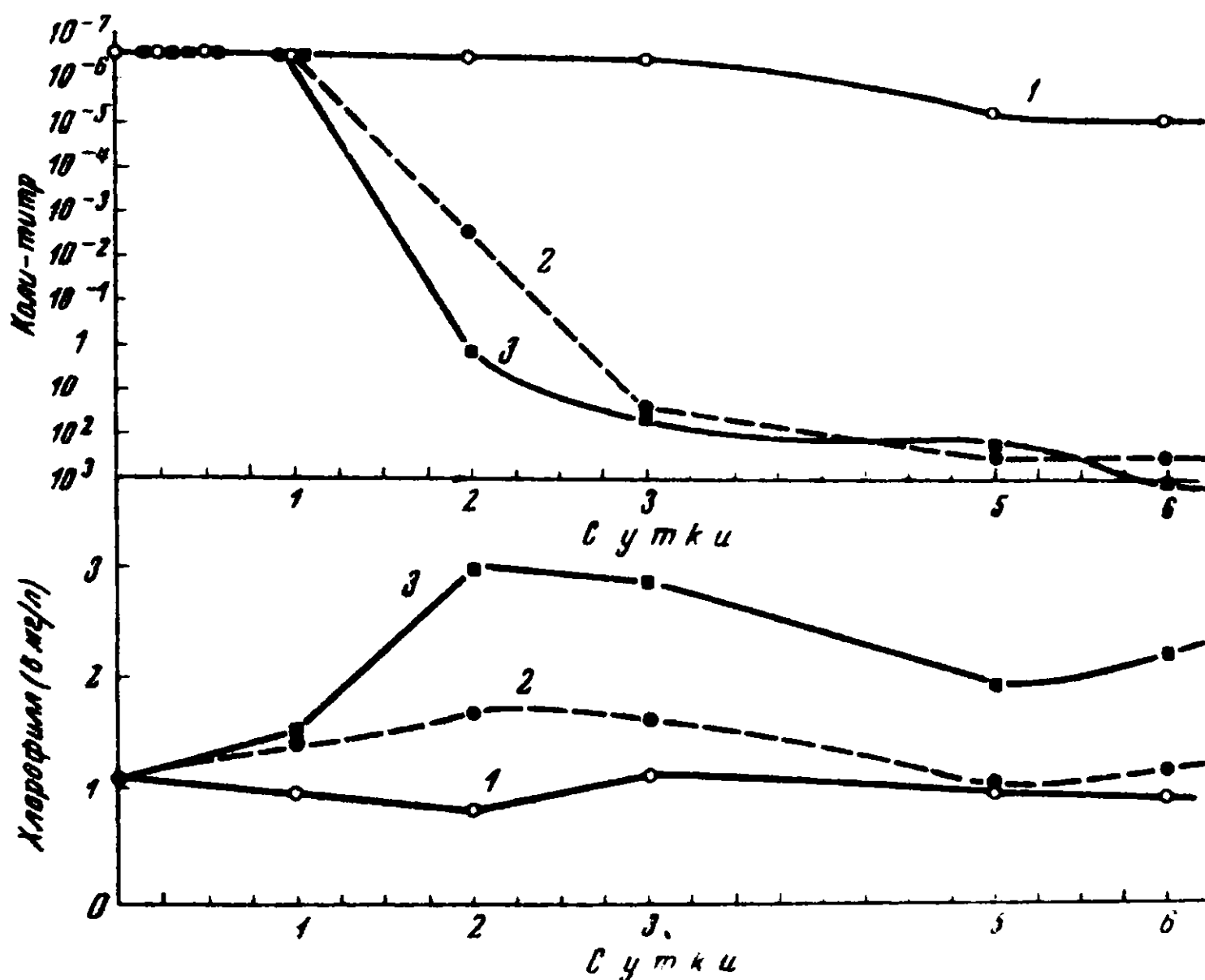


Рис. 5. Отмирание кишечной палочки в водопроводной воде в присутствии хлорелл на свету и в темноте. Склянка № 1 — в темноте, склянки № 2 и № 3 — на свету. В склянках № 1 и № 3 — водопроводная вода с добавлением хлористого аммония до конечной концентрации 3 мг л. На горизонтальной оси — время от начала опыта в сутках

1 — склянка № 1; 2 — склянка № 2; 3 — склянка № 3

Весьма интересно, что в темноте, несмотря на наличие значительного количества живых хлорелл, кол-титр оставался неизменным первые три суток и повысился только на один знак через 5 суток. К концу наблюдений он был равен 0,00004 м.л. Таким образом, при отсутствии фотосинтеза водоросли не оказали влияния на срок выживания кишечной палочки.

Во второй и третьей склянках шло размножение водорослей, и уже через сутки от начала опыта во второй склянке содержание хлорофилла возросло на 30% и в третьей — на 37%. Большая скорость размножения водорослей в третьей склянке, в которую был добавлен хлористый аммоний, ярко сказалась через 2 суток от начала опыта, когда содержание хлорофилла во второй склянке было равно 1,68, а в третьей — 2,98 мг л (275% от начального). В дальнейшем содержание хлорофилла более не возрастало. В обеих стоявших на свету склянках в результате фотосинтеза шло подщелачивание среды, более сильное во второй склянке, где через

12 час. от начала опыта значение рН поднялось выше 9,2, в то же время в третьей склянке рН было 8,9, несмотря на более сильное развитие водорослей, что объясняется потреблением имевшегося здесь иона аммония, которое сопровождается подкислением среды. По истечении первых суток как во второй, так и в третьей склянке активная реакция была резко щелочной. Несмотря на это, коли-титр в это время еще оставался на первоначальном уровне. Однако уже на следующий день, т. е. через 48 часов от начала опыта, в обеих стоявших на свету склянках коли-титр оказался резко повышенным и во второй склянке был равен 0,004 мл. В третьей склянке, в которой в это время было максимальное количество водорослей, коли-титр оказался очень высоким — выше 1,1 мл.

Таким образом, в этих условиях за одни сутки коли-титр возрос от 0,000004 до 1,1 мл (точнее, выше 1,1 мл). Это значит, что число кишечных палочек за сутки снизилось в 300 тыс. раз. На следующий день различие между второй и третьей склянками сгладилось и коли-титр был соответственно равен 43 и 56 мл. Через 6 суток в обеих склянках коли-титр был выше 500 мл. Напомним, что к этому времени в контрольной склянке коли-титр был равен 0,00004 мл, т. е. число кишечных палочек в единице объема было в 12,5 млн. раз больше.

Таким образом, и в условиях данного опыта наблюдалось, что фотосинтетическая деятельность и рост зеленых водорослей (хлореллы) влечет за собой резкое снижение сроков выживания кишечной палочки.

IV

Когда наши наблюдения над ролью зеленых организмов в процессе самоочищения уже проводились, начали публиковаться работы Людвиг-Освальда и других сотрудников Института инженерных изысканий Калифорнийского университета, занятых экспериментальным изучением этого вопроса (Ludwig и др., 1951; Oswald и др., 1953a, 1953b; Ludwig a. Oswald, 1952).

Исходя из опыта применения лагун, которые, по их мнению, оказались наиболее простым и экономичным способом очистки сточных вод в условиях солнечного и сухого климата, эти исследователи поставили своей целью изучить «симбиоз» между бактериями и водорослями в хорошо контролируемых лабораторных условиях. «Симбиоз» здесь понимается в том смысле, что при самоочищении сточной жидкости на свету жизнедеятельность сапрофитных бактерий и фотосинтезирующих организмов изменяет среду в различных, во многом прямо противоположных направлениях, в результате чего эти организмы взаимно способствуют развитию друг друга. Можно считать, что самоочищение сточной жидкости в прудах проходит две фазы: бактериальную и водорослевую. Во время первой фазы в результате бактериального разложения, окисления и минерализации нестабильных органических веществ вода обогащается растворенным кислородом, запасы которого пополняются из атмосферы. В обратном направлении, т. е. из воды в атмосферу, переходят избыточные количества углекислоты и аммиака. Во второй фазе в результате фотосинтеза водорослей вода перенасыщается кислородом, избыток которого уходит в атмосферу, в то время как из атмосферы в воду поступает углекислота (рис. 6). В действительности эти фазы ни в пространстве, ни во времени не разделены, наоборот, при устройстве лагун принимают меры для возможно лучшего перемешивания (впуск жидкости в среднюю часть водоема, устройства для рециркуляции части стока, устранение препятствий, мешающих ветровому перемешиванию, и пр.). Тем не менее, перемешива-

ние в прудах очень несовершенно, что резко снижает их эффективность как очистных сооружений. В прудах далеко не реализуются все возможности, которые при соответствующих условиях может дать использование водорослей для переработки и утилизации сточных вод. Чтобы повысить эффективность использования водорослей, в первую очередь нужно выяснить зависимость их жизнедеятельности от условий среды.

При изучении этого вопроса калифорнийским коллективом исследователей широко используется современная лабораторная техника. Были испробованы разные установки для наблюдений за развитием водорослей на сточной жидкости и выяснения их значения как агентов самоочищения.

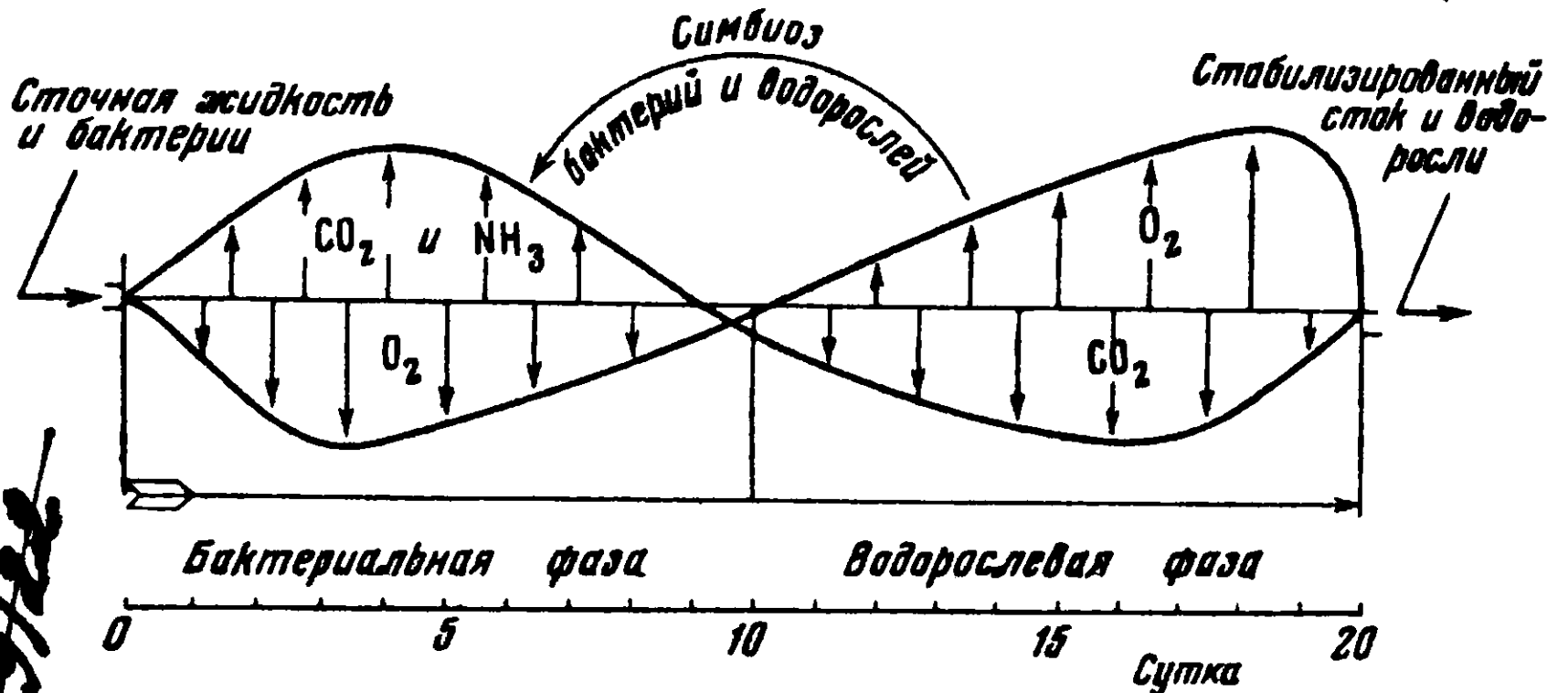


Рис. 6. Схема фаз процесса самоочищения в прудах из сточной жидкости (по Освальду с соотр., 1953)

Оказалось, что замкнутая система с постоянным подтоком свежей сточной жидкости мало пригодна, так как в этих условиях очень трудно достигается такое, по терминологии авторов, равновесное состояние, при котором неопределенно долго в культуре сохраняются постоянные условия. Это требование легко осуществляется в так называемой открытой системе, при непрерывном токе воздуха через среду, в которой растут водоросли.

При помощи установки открытого типа получены все главнейшие результаты, опубликованные упомянутыми авторами. В использованной ими конструкции рост водорослей происходил в стеклянных цилиндрах емкостью 1,2 л. по оси которых проходила газосветная лампа, освещавшая культуру изнутри. Установку заполняли предварительно заготовленной стерилизованной сточной жидкостью, которую заражали несколькими штаммами бактерий, выделенных из сточной жидкости, и бактериологически чистой культурой определенного вида водоросли. Соблюдались асептические условия. Ежедневно определенную часть содержимого цилиндров заменяли новой средой, что давало возможность наблюдать за развитием и результатами жизнедеятельности водорослей при разных периодах пребывания сточной жидкости в опытных цилиндрах. Например, при ежедневной замене $\frac{1}{4}$ культуры период пребывания равен 4 дням, при замене $\frac{1}{10}$ культуры — 10 дням и т. д. ¹ Культуры с разными периодами пребывания поддерживали длительное время. В каждой из культур быстро наступало соответствующее данному периоду пребывания

¹ Здесь и в дальнейшем, придерживаясь терминологии, принятой в литературе по очистке сточных вод, термин «retention time» мы передаем как «период пребывания». В приложении к культурам водорослей этот термин по смыслу близок, хотя и не тождествен «оборотности культуры» по Н. С. Гавеской (1953).

равновесное состояние, которое могло поддерживаться неопределенно долго. Сравнивались данные, полученные в таких достигших равновесия культурах. Температуру и освещение автоматически поддерживали на определенном уровне (обычно 25° и 1200 фут-свечей), учитывали количество пропускаемого воздуха (500 мл/мин) и влияние других условий.

Рост и состояние водорослей регистрировали путем подсчета числа клеток в единице объема и определения их размеров, объема, сухого веса, химического состава, в частности содержания хлорофилла, внешнего вида и пр. Детальные химические анализы среды позволяли следить за степенью утилизации отдельных биогенных элементов, изменениями активной реакции, БКП и т. д. Таким путем было изучено значение разных периодов пребывания, концентрации сточной жидкости, интенсивности и периодичности света, температуры и некоторых других факторов для двух разных видов водорослей: *Euglena gracilis* и *Chlorella pyrenoidosa*.

При малых периодах пребывания, т. е. больших нагрузках сточной жидкости, клетки размножаются с максимальной скоростью; значит, все клетки являются «молодыми». При очень малых периодах пребывания даже максимальная скорость деления оказывается недостаточной. Поэтому с уменьшением нагрузки число клеток в единице объема возрастает и при некоторой, различной для разных видов, длительности периода пребывания достигает максимума. Для эвглен максимальная плотность клеток достигается при длительности периода 7 суток, а для хлорелл — при длительности 3 суток, когда в 1 мл содержится 35 млн. клеток. В это время размеры клеток минимальны. Например, при 7-суточном периоде сухой вес 1 млн. клеток эвглен равен 0,56 мг, а при 20-суточном — 1,22 мг. Однако максимальный прирост клеток достигается при меньшем периоде пребывания, когда плотность клеток значительно меньше максимальной.

Наибольший дневной прирост эвглен составлял 0,08 г/л при общем весе наличных клеток 0,16 г/л. Культуры хлореллы дали максимальный прирост 0,11 г/л сухого веса в сутки. Пропусканием воздуха, содержащего 1—2% двуокиси углерода, максимальный прирост может быть увеличен. Эвглены в этих условиях давали прирост до 0,26 мг/л.

Надо сказать, что авторы, разрабатывающие методы массового культивирования водорослей на синтетических средах, получали в несколько раз большую плотность культур и соответственно большие выходы водорослей (Гаевская, 1953; *Algal culture*, 1953).

Суммируя в последней статье главные из полученных результатов, Освальд и другие участники работ (Oswald и др., 1953a) пишут: «При оптимальных условиях клетки водорослей остаются молодыми, т. е. поддерживаются в логарифмической фазе роста. Такие клетки имеют относительно высокое содержание хлорофилла, углеводов и жира. Как прирост водорослей, так и продукция кислорода велики, и продукция кислорода превосходит потребности всех живых организмов системы... При благоприятных физических условиях ограничивающим прирост фактором обычно служит источник углерода. Когда нагрузка снижается и источник углерода становится еще более ограниченным, клетки не могут делиться или делятся с сильно пониженной скоростью. Многие из клеток становятся «старыми», т. е. накапливают углеводы и жиры за счет ограниченных источников углерода. Клетки содержат мало хлорофилла, прирост снижен, и продукция кислорода может быть меньше общей потребности в нем...

Оптимальная для эвглен интенсивность света зависит от концентрации сточной жидкости и периода пребывания. Для сточной жидкости с БПК₅ 90 мг/л оптимальная интенсивность света лежит в пределах 400—1200 фут-свечей (4300—12900 люкс). Когда интенсивность света переходит опти-

мальную, клетки становятся «старыми», в известной мере подобно тому, что происходит при снижении нагрузки, т. е. при нехватке питания в результате длительных периодов пребывания». Далее, упоминая о действиях сверхоптимальных интенсивностей света на построение и разложение хлорофилла, авторы приходят к заключению, что периоды интенсивного освещения, чередующиеся с периодами темноты, благоприятны или даже необходимы для увеличения суммарной итоговой скорости фотосинтеза. В целом, как подчеркивает Освальд, темп деления клеток, скорости прироста и продуцирования кислорода, синтеза и разрушения хлорофилла должны рассматриваться как взаимосвязанные переменные, характер зависимости между которыми определяется условиями среды, прежде всего условиями питания, интенсивностью света и температурой.

Рассмотренные исследования показали, что по отношению к изучавшимся процессам проявляются отчетливые и достаточно ясно выраженные видовые различия опытных видов водорослей. Например, сравнивая эвглен и хлорелл в качестве агентов самоочищения, авторы отдают предпочтение эвгленам, несмотря на меньшую скорость их размножения, так как в культурах эвглен БПК центрифугата, т. е. содержание растворенных органических веществ, оказалось несколько ниже, чем в культурах хлорелл.

Кроме того, приводятся некоторые данные, согласно которым хлореллы, в отличие от эвглен, подавляют размножение бактерий. Впрочем, это важное заключение обосновывается недостаточно убедительно. Освальд с сотрудниками (Oswald и др., 1953a) ограничиваются тем, что без указаний, при каких условиях были получены приводимые величины, сообщают, что в сточной воде без водорослей общее число бактерий равно $1 \cdot 10^8$, в присутствии эвглен — $5 \cdot 10^7$ и в присутствии хлорелл — $1 \cdot 10^6$ в 1 мл, т. е. в присутствии хлорелл в 100 раз меньше, чем без водорослей. Отсюда делается заключение, что хлорелла, подавляя развитие бактерий, может тормозить минерализацию органических веществ загрязнений. Повидимому, эти авторы не учитывают, что многие водоросли, в частности хлореллы, сами способны усваивать растворенные органические вещества. Например, известно, что в средах для культивирования хлорелл мочевины может служить хорошим источником азота.

Благодаря экспериментальным работам уже к настоящему времени выяснены многие важные моменты, способствующие пониманию роли водорослей как агентов самоочищения, однако ввиду сложности рассматриваемых явлений еще больше вопросов, поставленных на очередь изучения, ждет решения. Тем не менее, практика применения прудов в качестве метода очистки и соответствующие экспериментальные работы с полной отчетливостью показали, что использование водорослей при очистке сточных вод представляет большой интерес во многих отношениях. Конечно, речь идет не только о наиболее примитивной и потому и наименее эффективной форме использования фотосинтезирующих организмов в прудах, хотя и этот метод очистки может и должен быть широко применен там, где он нужен. В дальнейшем, повидимому, будут разработаны специальные установки, которые позволят более эффективно использовать большие потенциальные возможности фотосинтезирующих микроорганизмов.

Водоросли могут быть использованы не только в качестве агентов процесса самоочищения, но и как одна из интересных и перспективных возможностей утилизации сточных вод для получения полезных продуктов. Кроме того, когда будет решен вопрос о методах массового выращивания, сбора и утилизации водорослей, тем самым будет найден способ удаления

из сточных и дренажных вод биогенных элементов. Отыскание таких способов в последние годы служит предметом ряда исследований, так как во многих случаях, особенно в густо населенных районах, спуск в открытые водоемы стоков, прошедших вполне достаточную очистку, но сильно загруженных биогенными элементами, приводил к нежелательным явлениям, например к исключительно сильному «цветению воды» синезелеными водорослями.

Можно наметить разные направления возможной утилизации выращенных на сточных водах водорослей; например, использование их в качестве корма для скота или зеленого удобрения, для повышения кормовой базы естественных водоемов и искусственных рыбоводных прудов, наконец, в качестве биохимического сырья. Больше всего обсуждается перспектива использования водорослей в качестве корма для скота. В связи с этим в специальных работах и популярных статьях зарубежных авторов часто повторяется крылатое выражение: «От сточных вод — к бифштексу». В принципе это представляется осуществимым, но здесь еще надо преодолеть многие трудности, в том числе экономического порядка, прежде чем можно будет серьезно говорить о практической реализации этой возможности.

Нам кажется, что значительно более близка перспектива использования выращенных на сточных водах водорослей для повышения продуктивности рыбоводных прудов. Как известно, в Советском Союзе успешно разрабатываются методы массового культивирования планктонных водорослей для использования их в качестве одного из средств повышения производительности прудового хозяйства (Гаевская, 1952, 1953). Сточные воды — готовая имеющаяся в огромном количестве дешевая среда, вполне пригодная для этой цели. Используя эту среду, можно получить огромное количество нужных для прудового хозяйства протококковых водорослей. Важно, что такая форма использования сточных вод в интересах прудового хозяйства не связана с необходимостью строить прудовые хозяйства вблизи от населенных пунктов, как при использовании сточных вод в рыбоводных прудах по немецкому способу. Выращенные водоросли после их концентрирования, которое может быть осуществлено простыми средствами, можно перевозить на большое расстояние в живом виде. Многие из них хорошо переносят длительное пребывание при анаэробных условиях.

Чтобы реализовать на практике возможности, которые пока представляются только в виде более или менее близких перспектив, надо еще преодолеть разные трудности, например разработать рентабельные методы сбора и хранения водорослей, и многие другие. Некоторые из этих вопросов еще не получили решения, но в настоящее время они уже не являются предметом научных фантазий или умозрительных построений и интенсивно изучаются в лабораториях многих стран. Затруднения и нерешенные вопросы, встречающиеся при разведении водорослей на сточных водах, в равной мере имеются и при любых других способах массового культивирования водорослей, не связанных со сточными водами. Массовому культивированию водорослей уделяется много внимания, и в этой быстро развивающейся области уже накоплен большой опыт (Algal culture, 1953). Достаточно сказать, что на наиболее крупной опытной установке этого рода в Кэмбридже (США), вмещающей 4500 л культуры при площади инсоляции 56 м², уже было получено за краткий срок 45 кг сухого вещества хлореллы, причем максимальный средний дневной «урожай» доходил до 11 г/м². Насколько велика эта величина, станет ясно, если учесть, что она соответствует выходу 110 кг сухого вещества с 1 га за день (не за год!).

Хотя это только максимальная величина и в среднем за длительные периоды времени полученный на практике выход водорослей был меньше, все же приведенные цифры показывают, насколько серьезны уже полученные результаты массового культивирования водорослей, несмотря на то, что речь идет о первых попытках этого рода, при которых еще не были преодолены многие трудности.

Много сделано и в отношении разработки возможных методов сбора водорослей путем гравитационной седиментации с применением или без применения коагуляторов, центрифугирования или комбинированных методов, а также методов сушки и хранения собранных водорослей. В результате тщательного лабораторного изучения светового режима, наиболее благоприятного для эффективного фотосинтеза, ясны в принципе и наиболее рациональные пути использования энергии солнечной радиации. Очевидно, что все эти данные должны быть учтены при разработке методов применения водорослей для очистки и утилизации сточных вод.

Из того, что известно о наиболее благоприятном для роста водорослей световом режиме, и из опыта массовых культур можно сделать следующее заключение: чтобы получить возможность интенсифицировать и стандартизировать процесс самоочищения, протекающий при участии водорослей, понадобится создание специальных установок, обеспечивающих углеродное питание и интенсивное перемешивание густых суспензий водорослей. При интенсивном перемешивании мало прозрачных суспензий, каждая из клеток попадает в условия прерывистого освещения, при котором обеспечивается наибольшая утилизация света. Как именно будут сконструированы и осуществлены эти устройства, покажут будущие изыскания, которые должны быть организованы в научно-исследовательских учреждениях, разрабатывающих санитарно-гигиенические и санитарно-технические вопросы.

Успех работ такого рода определится не только тем, будут ли они организованы в нужном масштабе и достаточно оснащены современной лабораторной техникой, но и тем, как будет сочетаться разработка санитарно-гигиенической, микробиологической, химической и гидробиологической сторон вопроса. Уже в настоящее время ясно, насколько большое значение имеют видовые особенности разных водорослей, которые надо знать и использовать, ясна также необходимость привлечения имеющихся физиологических данных. Короче говоря, при решении рассматриваемых санитарно-гигиенических и санитарно-технических задач нужен труд квалифицированных биологов. Санитарная гидробиология встречается со сложной проблемой. Речь идет не о новом варианте системы показательных организмов, а о задаче, лежащей в совершенно иной плоскости. Вопрос о водорослях как агентах самоочищения представляет собой один из специальных аспектов общей проблемы функционального значения живых организмов в водоеме. Решение задач такого рода возможно только при количественной оценке явлений и требует разработки своеобразных методов, отвечающих поставленной цели, которые далеко выходят за рамки традиционных методов «санитарной оценки водоемов на основе биологических исследований» (Кононов, 1953), чем, к сожалению, и в настоящее время иногда пытаются ограничить кругозор санитарных гидробиологов.

Нельзя не заметить, что речь идет не только о специальных вопросах, которыми должны заниматься отраслевые институты. Вопросы, связанные с массовым культивированием водорослей, самым тесным образом переплетаются с вопросами, возникающими при изучении массового развития

планктонных водорослей в природных водоемах или рыбохозяйственных прудах и т. д., и представляют собой частные аспекты общей проблемы первичной продуктивности водоемов. Последствия массового развития водорослей для санитарии и гигиены и рыбного хозяйства имеют общую основу — объективные природные закономерности развития создающих первичную продукцию автотрофных организмов, самым тесным образом связанные с закономерностями биотического круговорота веществ в водоемах. Отсюда ясна необходимость изучения этого круга явлений также и с более общей гидробиологической или лимнологической точки зрения. На этом примере можно видеть несостоятельность наивных попыток отрицать необходимость существования общей гидробиологии, занятой вопросами, решение которых в равной мере нужно для каждой из специальных гидробиологических дисциплин, обслуживающих отдельные отрасли народного хозяйства.

ВЫВОДЫ

1. Планктонные водоросли при росте в массовом количестве на неразбавленной городской сточной жидкости резко ускоряют процесс самоочищения, что выражается в более быстром начальном снижении БПК, раннем окончании анаэробной фазы и появлении свободного кислорода, в ускоренном наступлении нитрификации. Накопление большого количества синтезированных водорослями органических веществ в составе тел живых клеток не отражается на величине БПК.

2. При массовом развитии зеленых водорослей в самоочищающейся сточной жидкости резко увеличивается скорость отмирания кишечной палочки.

3. Устройство прудов, заполненных неразбавленной сточной жидкостью, — простейший путь использования зеленых организмов в качестве агентов самоочищения — заслуживает внимания как эффективный метод очистки, применимый в первую очередь в районах с теплым и сухим климатом.

4. Дальнейшее изучение условий, благоприятствующих развитию фотосинтезирующих планктонных организмов, позволит поставить вопрос о массовом культивировании водорослей как одном из методов утилизации сточных вод. В частности, следует выяснить возможность использования выращенных на сточных водах водорослей для повышения продуктивности рыбоводных прудов.

ЛИТЕРАТУРА

- ✓ Базякин Н. А., Востоков и Строганов С. Н. 1919. Опыты с самоочищением сточной жидкости в непроточных прудах. Отчет по очистке сточных вод, ч. I. М. (цит. по Мейен, 1932).
- Гаяевская Н. С. 1952. Опыт применения газосветных ламп для культивирования протококковых водорослей. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 57 (4).
- Гаяевская Н. С. 1953. Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- ✓ Винберг Г. Г. 1955. Значение фотосинтеза для обогащения воды кислородом при самоочищении загрязненных вод. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
- ✓ Винберг Г. Г. и Платова Т. П. 1951. Биомасса планктона и растворенное органическое вещество в воде озер. Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, отд. биол., т. 56 (2).
- ✓ Винберг Г. Г. и Сивко Т. Н. 1952. Некоторые наблюдения над «зеленой бактерией». Микробиол. опп., т. XXI, вып. I.
- Винберг Г. Г. и Сивко Т. Н. 1953. Определение содержания хлорофилла в планктоне. Изв. АН БССР, № 3.

- ✓ Драчев С. М. и Сосунова И. Н. 1953. Превращения органического вещества в загрязненной реке с зарегулированным течением. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- ✓ Захаров Н. Г. и Константинова Е. Ф. 1929. Очистительные пруды на Люблинских полях фильтрации в 1919—1920 гг. Тр. Совещ. по очистке сточных вод, т. II.
- Кононов В. Н. 1953. О санитарной оценке водоемов на основе биологических исследований. Гигиена и санитария, № 5.
- Мейен В. А. 1932. Очистка сточной жидкости в прудах и выращивание в них рыбы. М.
- Сибиряков М. А. 1951. К изучению кислородного режима водоемов. Сб. «Санитарная характеристика водоемов». Тр. АМН СССР, т. X.
- Строганов С. Н. 1914. Об опытах с прудами для очистки сточных вод на Московских полях орошения. Изв. Пост. бюро Всеросс. водопров. и сан.-технич. съездов Год I-й, № 4.
- Abbott W. E. 1948. Oxygen production in water by photosynthesis. Sewage works jour., v. 20.
- Abbott W. E. 1949. Rate of production of oxygen by freely developing algae. Water a sewage works, v. 96.
- Abbott W. E. 1950. Exploitation of chlorophyllcontaining microorganisms in sewage disposal. Chem. a. Ind. (Brit.), v. 25.
- Abbott W. E. 1952. Analysis of polluted waters capable of photosynthesis. Sewage a. industr. wastes, v. 24.
- Algal culture from laboratory to pilot plant. Ed. J. S. Burlew. Carnegie Inst. of Washington, Publ. No. 600, 1953.
- Caldwell D. H. 1946. Sewage oxidation ponds-performance, operation and design. Sewage works jour., v. 18.
- Cronheim W. 1904. Die Bedeutung der pflanzlichen Schwebeorganismus für den Sauerstoffgehalt des Wassers. Forschb. aus der Biol. St. zu Plön, Bd. 11.
- Espinosa A. J. 1948. The role of algae in waste treatment. Public works, 79.
- Heuvelen W. van a. Svore J. H. 1954. Sewage lagoons in North Dakota. Sewage a. industr. wastes, v. 26.
- Kisskalt K. u. Ilzhöfer H. 1937. Die Reinigung von Abwasser in Fischteichen. Arch. Hygiene u. Bakter., Bd. 118.
- Kurokawa G. 1941. Action of algae in purifying water from pathogenic bacteria. Kokumin Eisei, v. 18 (цит. по Chem. Abst., v. 42, No. 2, 1948).
- Literature Review, 1952. Sewage a. industr. wastes, v. 23.
- Ludwig H. F., Oswald W. J., Gotaas H. B. 1951. Algae symbiosis in oxidation ponds. I. Growth characteristic of *Euglena gracilis* cultured in sewage. Sewage a. industr. wastes, v. 23 (II и III сообщения см. Oswald и др., 1953).
- Ludwig H. F., Oswald W. J. 1952. Role of algae in sewage oxidation ponds. Scient. Monthly, v. 74, No. 1.
- Murdock H. R. 1953. Lagoons are simple devices for processing industrial wastes and have diversified application. Industr. a. engin. Chemistry, v. 45, p. 105A—106A, 108A (цит. по реферату).
- Myers J. 1948. Studies of sewage lagoons. Public Works, v. 79, N 12.
- Nusbaum J., Miller H. E. 1952. The oxygen resources of San Diego bay. Sewage a. industr. wastes, v. 24.
- O'Connell W. J., Gray H. F. 1944. Emergence land disposal of sewage. Sewage works jour., v. 16.
- Oswald W. J., Gotaas H. B., Ludwig H. F. a. Lynch V. 1953a. Algae symbiosis in oxydation ponds. II Growth characteristic of *Chlorella pyrenoidosa* cultured in Sewage. Sewage a. industr. wastes, v. 25.
- Oswald W. J. 1953b. III Photosynthetic oxygenation. Там же, v. 26, p. 692—705 [Сообщение I см. Ludwig и др., 1951. Подробный отчет об этих работах см. I, II и III сообщения «Algae symbiosis in sewage oxidation ponds», Univ. of California Institute of Engineering Research Bulletin, Ser. 44, Issue 1, (1950); 3 (1951) и за 1952. Цит. по ссылкам].
- Parker C. D., Jones H. L., Taylor W. S. 1950. Purification of sewage in lagoons. Sewage a. industr. wastes, v. 22.
- Pearse L. 1948. Oxidation ponds. Sewage works jour., v. 20.
- Purdy W. C. 1935. Waterworks and sewerage (цит. по O'Connell a. Gray, 1944).
- Purdy W. C. 1937. Experimental studies of natural purification in polluted waters. X. Reoxygenation of polluted waters by microscopic algae. Public Health reports, v. 52, No 29.
- Rudolfs W., Henkelekian H. 1931. Effect of sunlight and green organisms on reaseration of streams. Industr. a. engin. Chemistry, v. 23.
- Stone A. R., Abbott W. E. 1950. Microscopic green organisms as agents of sewage purification. Water a. Sanit. Engin., v. 1, No. 3.
- Stone A. R., Abbott W. E. 1951. Diurnal variation in the dissolved oxygen content of polluted waters. Water a. Sanit. Engin., (Brit.) v. 1.

К. К. ВОТНИЦЕВ**АЗОТ и ФОСФОР В ВОДАХ ОЗЕРА БАЙКАЛ***(Биолого-географический научно-исследовательский институт при Иркутском государственном университете им. А. А. Жданова)*

Роль соединений биогенных элементов в жизни любого водоема общеизвестна и вряд ли требует особого обсуждения. Достаточно напомнить, что количественное развитие фитопланктона в озерах, да и в морях, часто зависит от содержания того или иного биогенного элемента и может лимитироваться последним. Поэтому знание круговорота биогенных элементов в водоемах представляет несомненный интерес как с научной, так и с практической точек зрения, помогая глубже понять происходящие в водоеме процессы, оценить их значение и правильно решить вопрос о путях хозяйственного, скажем рыбопромыслового, использования водоема и его возможной продуктивности.

В оз. Байкал, где, как известно, основной промысловой рыбой является планктоноядный омуль, изучение динамики соединений биогенных элементов как первичного звена пищевой цепи приобретает особое значение. Не менее важно знание круговорота соединений биогенных элементов в Байкале и для решения некоторых теоретических вопросов биогеохимии.

Для познания круговорота биогенных элементов совершенно необходимо детальное знакомство не только с изменениями, которые происходят в содержании соединений биогенных элементов в Байкале в пространстве и во времени, но и знание процессов, вызывающих указанные изменения. Поэтому изучение динамики биогенных элементов в водоеме не может ограничиваться только наблюдениями в природе. Помимо систематических наблюдений, возникает необходимость проведения экспериментов, выясняющих количественную сторону того или иного звена в круговороте отдельных элементов.

В настоящей работе мы подводим некоторые итоги своих исследований над круговоротом азота и фосфора в Байкале, проведенных в течение 1948—1950 и 1952—1954 гг. в районе Байкальской биологической станции Биолого-географического института при Иркутском государственном университете (пос. Большие Коты).

1. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ СОЕДИНЕНИЙ АЗОТА И ФОСФОРА В ВОДАХ ОЗ. БАЙКАЛ

Из неорганических соединений азота в водах Байкала, до глубины по крайней мере 500 м (а вероятно, значительно глубже) присутствуют только нитраты. Содержание нитритного и аммиачного азота здесь настолько мало, что не поддается аналитическому определению. Аммонийный азот постоянно присутствует, однако, в грунтовых растворах, пропитывающих

толщи донных отложений озера, и в придонных слоях воды на больших глубинах.

Отсутствие аммонийного и нитритного азота в водах Байкала объясняется, по нашему мнению, высоким содержанием здесь кислорода, быстротой процессов нитрификации и, видимо, низкой интенсивностью процессов аммонификации (Нечаева и Салимовская-Родина, 1935). Ожидать присутствие указанных форм азота в верхних слоях воды Байкала можно только в периоды массового отмирания фитопланктона, так как в эти периоды количество разлагающегося органического вещества в водах озера заметно возрастает. Действительно, весной 1950 г., когда в Байкале наблюдалось исключительное обилие *Melosira baicalensis*, во время массового отмирания последней, 17 мая и 4 июля, нам удалось констатировать наличие в поверхностных слоях воды озера следов аммонийного азота.

Сезонные изменения в содержании нитратного азота и фосфатного фосфора в водах Байкала совершенно аналогичны, поэтому указанные изменения будут рассмотрены совместно для обоих этих ингредиентов. В нашем распоряжении имеются результаты шестилетних систематических наблюдений над сезонными изменениями содержания азота и фосфора¹ в водах Байкала. Исследования в 1948—1950 гг. велись до глубины 250 м, в 1952—1953 гг. — до глубины 1200 м, в 1954 г. — до глубины 500 м.

Закономерные сезонные изменения в содержании азота и фосфора удается проследить в Байкале до глубины около 100 м. Как будет показано ниже, эти изменения вызваны, с одной стороны, сезонными явлениями в жизни байкальского фитопланктона, с другой — динамикой водных масс озера. В составе байкальского фитопланктона исключительное положение занимает диатомей мелозира, о которой мы уже упоминали выше. Численность этой водоросли в некоторые годы весной достигает десятков миллиардов клеток под 1 м² поверхности озера в слое 0—50 м, с общим весом до 3,0—3,5 г/м³. В другие же годы мелозира встречается в Байкале в очень ограниченном количестве (Вотинцев, 1952; Антипова и Кожов, 1953). Столь резкие колебания численности этой водоросли в разные годы оказывают заметное влияние и на динамику биогенных элементов в водах озера, особенно весной.

Обычно к январю содержание азота и фосфора в водах Байкала достигает своего зимнего максимума. Содержание азота в этот период в верхних слоях воды колеблется в пределах 45—50 мг/м³, поднимаясь в некоторые годы до 70—80 мг/м³, содержание фосфора — в пределах 30—40 мг/м³. В январе — феврале, т. е. в первую половину подледного периода, содержание азота и фосфора не претерпевает существенных изменений. С началом весенней вегетации фитопланктона концентрация указанных ингредиентов в трофогенном слое начинает понижаться, достигая ко второй половине апреля, реже к маю, первого (весеннего) минимума. При этом содержание фосфора и азота в период весеннего минимума в бедные мелозирой годы остается достаточно высоким: азота — до 20—30 мг/м³, фосфора — 13—18 мг/м³. В годы с массовым развитием мелозир весной минимум азота и фосфора проявляется более резко. Содержание фосфора снижается до 3—8 мг/м³, а содержание азота во время максимального развития водорослей падает иногда даже до аналитического нуля (табл. 1, данные от 20 апреля 1950 г.).

Вслед за освобождением Байкала от льда содержание азота и фосфора довольно быстро возрастает. Рост этот вызывается частью поступлением

¹ Для краткости в дальнейшем изложении мы везде, где это не искажает смысла, будем именовать азот нитратом просто азотом, а фосфор фосфатов — фосфором.

Таблица 1

Вертикальное распределение азота нитратов и фосфора фосфатов в водах оз. Байкал в 1948—1954 гг. (мг/м³)

Дата	Г л у б и н а (м)								
	0	25	50	100	250	500	750	1000	1200
А з о т н и т р а т о в									
1948 г.									
10/I	45	45	45	38	54	—	—	—	—
26/II	45	43	45	45	59	—	—	—	—
18/III	50	61	70	57	70	—	—	—	—
4/IV	36	59	59	45	66	—	—	—	—
29/V	41	45	48	54	66	—	—	—	—
29/VI	75	88	68	68	75	—	—	—	—
20/VII	64	55	64	55	55	—	—	—	—
25/VIII	7	20	36	45	59	—	—	—	—
9/IX	14	23	27	50	63	—	—	—	—
3/X	23	36	41	61	70	—	—	—	—
5/XI	50	—	50	—	—	—	—	—	—
30/XI	70	72	72	—	79	—	—	—	—
1949 г.									
24/I	48	48	48	54	—	—	—	—	—
28/II	32	45	32	45	68	—	—	—	—
21/III	23	27	34	48	70	—	—	—	—
27/IV	32	43	48	59	72	—	—	—	—
23/V	54	54	54	54	54	—	—	—	—
25/VI	45	45	45	45	54	—	—	—	—
16/VII	16	34	32	38	38	—	—	—	—
17/VIII	14	27	41	45	52	—	—	—	—
20/IX	9	11	18	45	50	—	—	—	—
13/X	7	7	9	11	50	—	—	—	—
19/XI	29	36	52	52	56	—	—	—	—
9/XII	34	38	45	—	57	—	—	—	—
1950 г.									
12/I	47	60	66	—	68	—	—	—	—
13/II	57	66	66	—	68	—	—	—	—
20/III	23	36	43	—	59	—	—	—	—
20/IV	0	0	11	—	45	—	—	—	—
17/V	16	95	95	—	50	—	—	—	—
22/VI	37	45	41	—	23	—	—	—	—
14/VII	47	54	54	—	45	—	—	—	—
5/VIII	20	20	61	—	68	—	—	—	—
2/IX	68	57	57	—	72	—	—	—	—
21/X	50	54	54	—	79	—	—	—	—
11/XI	68	68	79	—	86	—	—	—	—
9/XII	66	79	79	—	86	—	—	—	—
1952 г.									
4/I	70	70	72	72	78	80	—	—	—
27/II	74	74	76	76	78	80	—	—	—
19/III	77	77	79	79	84	84	86	88	88
2/IV	69	73	73	73	79	—	—	92	96
22/IV	48	50	62	69	78	—	—	—	—
15/V	46	50	60	74	80	87	87	89	91
18/VI	59	59	60	62	78	80	—	90	90
6/VIII	39	28	41	41	46	50	—	—	—
29/VIII	48	48	62	80	87	88	91	91	91

Таблица 1 (продолжение)

Дата	Г л у б и н а (в м)								
	0	25	50	100	250	500	750	1000	1200
9/IX	23	23	64	74	87	87	90	91	91
12/X	23	28	64	87	87	89	91	92	90
20/XI	32	34	34	34	64	—	—	—	—
1953 г.									
20/I	83	83	83	83	90	—	—	—	—
12/II	78	85	85	85	92	—	—	—	—
16/III	69	73	76	76	78	92	92	92	95
24/IV	11	27	50	50	69	69	—	—	—
21/V	28	28	35	69	69	69	—	—	—
20/VI	57	57	59	59	69	71	—	—	—
14/VII	46	55	55	60	69	69	69	75	80
13/VIII	14	14	46	52	62	69	78	80	83
14/IX	14	34	48	50	50	55	62	66	69
16/X	27	27	34	48	50	66	70	73	73
12/XI	39	39	39	39	44	50	55	69	—
7/XII	41	41	41	41	41	44	48	59	69
1954 г.									
18/II	43	43	43	45	52	59	—	—	—
16/III	25	29	34	34	41	59	—	—	—
12/IV	9	23	23	34	41	59	—	—	—
21/IV	18	23	23	34	41	59	—	—	—
15/V	20	23	23	27	32	45	—	—	—
14/VI	27	27	29	34	36	—	—	—	—
19/VII	11	13	20	23	27	32	—	—	—
28/VII	7	9	18	25	27	32	—	—	—
15/VIII	7	18	18	20	23	27	—	—	—
15/IX	7	7	11	23	23	25	—	—	—
2/X	2	5	16	20	23	27	—	—	—
16/X	7	7	7	16	20	25	—	—	—
5/XI	11	11	11	13	16	23	—	—	—
30/XI	21	21	22	22	22	28	—	—	—

Ф о с ф о р ф о с ф а т о в

1948 г.

10/I	41	41	37	43	47	—	—	—	—
26/II	34	31	39	39	37	—	—	—	—
18/III	55	72	72	72	71	—	—	—	—
4/IV	22	23	21	22	31	—	—	—	—
29/V	28	33	39	—	44	—	—	—	—
29/VI	52	36	33	38	60	—	—	—	—
20/VII	57	54	54	71	71	—	—	—	—
25/VIII	7	7	10	10	14	—	—	—	—
9/IX	13	18	20	16	16	—	—	—	—
3/X	15	21	21	26	28	—	—	—	—
5/XI	18	—	24	—	—	—	—	—	—
30/XI	23	23	23	—	29	—	—	—	—

1949 г.

24/I	29	29	29	39	—	—	—	—	—
28/II	16	26	28	29	36	—	—	—	—
21/III	16	25	25	28	34	—	—	—	—
27/IV	13	20	20	25	44	—	—	—	—
23/V	16	20	20	20	28	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Дата	Г л у б и н а (в м)								
	0	25	50	100	250	500	750	1000	1200
25/VI	18	18	18	18	23	—	—	—	—
16/VII	13	15	15	16	16	—	—	—	—
17/VIII	10	16	18	25	29	—	—	—	—
20/IX	8	10	13	33	36	—	—	—	—
13/X	3	5	5	10	29	—	—	—	—
19/XI	39	28	28	36	42	—	—	—	—
9/XII	23	34	34	—	41	—	—	—	—
1950 г.									
12/I	33	36	39	—	42	—	—	—	—
13/II	39	39	42	—	42	—	—	—	—
20/III	23	23	29	—	34	—	—	—	—
20/IV	8	13	20	—	24	—	—	—	—
17/V	10	28	23	—	24	—	—	—	—
22/VI	22	28	28	—	23	—	—	—	—
14/VII	23	24	24	—	24	—	—	—	—
5/VIII	10	10	24	—	28	—	—	—	—
2/IX	24	24	24	—	29	—	—	—	—
21/X	20	23	24	—	39	—	—	—	—
11/XI	28	28	29	—	31	—	—	—	—
9/XII	39	39	39	—	49	—	—	—	—
1952 г.									
4/II	36	36	36	38	38	41	—	—	—
27/II	40	38	38	40	41	42	—	—	—
19/III	41	41	42	42	44	44	48	50	54
2/IV	29	29	34	36	44	—	—	49	66
22/IV	18	18	21	29	36	—	—	—	—
15/V	30	33	39	48	53	57	—	—	—
18/VI	20	21	21	23	30	36	—	62	64
6/VIII	15	12	15	18	18	29	—	—	—
29/VIII	9	9	18	18	23	35	35	39	41
9/IX	9	9	15	18	23	35	37	39	40
12/X	9	9	15	15	21	30	34	37	37
20/XI	9	9	9	15	18	—	—	—	—
1953 г.									
20/I	13	13	13	24	26	—	—	—	—
12/II	13	16	16	23	23	—	—	—	—
16/III	13	13	16	19	19	28	28	32	37
24/IV	6	6	16	19	26	26	—	—	—
21/V	3	3	8	16	21	26	—	—	37
2/VI	16	18	23	23	20	32	—	—	—
14/VII	28	28	28	26	29	29	—	—	—
13/VIII	13	13	32	32	34	37	39	42	42
14/IX	10	23	32	32	31	32	39	39	39
16/X	19	19	24	26	29	29	34	36	43
12/XI	34	48	48	32	32	29	29	42	42
7/XII	36	36	36	39	39	39	41	43	45
1954 г.									
18/II	39	39	39	40	42	45	—	—	—
16/III	16	19	19	22	26	45	—	—	—
12/IV	8	18	18	22	26	33	—	—	—
21/IV	28	10	14	22	26	30	—	—	—
15/V	8	10	10	11	19	26	—	—	—

Таблица 1 (окончание)

Дата	Г л у б и н а (в м)								
	0	25	50	100	250	500	750	1000	1200
14/VI	8	8	8	8	11	10	—	—	—
19/VII	8	10	12	19	24	26	—	—	—
28/VII	11	11	14	19	28	37	—	—	—
15/VIII	8	14	18	19	19	28	—	—	—
15/IX	8	8	10	12	16	18	—	—	—
2/X	8	8	14	21	26	—	—	—	—
16/X	8	10	14	16	24	26	—	—	—
5/XI	8	8	8	14	22	23	—	—	—
30/XI	17	17	17	17	19	22	—	—	—

соединений азота и фосфора в верхние слои воды из лежащих ниже слоев, более богатых этими элементами, под влиянием ветрового и термического перемешивания, частью — регенерацией азота и фосфора в процессе разложения отмирающих в этот период весенних форм фитопланктона.

К июлю, а в некоторые годы уже к концу июня, содержание азота и фосфора достигает второго (летнего) максимума. Максимум этот чаще проходит на несколько более низком уровне, нежели зимний; содержание азота не поднимается выше 40—50 мг/м³, фосфора — 20—30 мг/м³.

По мере летнего прогрева воды и развития летних форм фитопланктона, потребляющих биогенные элементы из верхних слоев воды, содержание азота и фосфора вновь начинает снижаться. Поэтому летний максимум содержания соединений биогенных элементов в трофогенном слое озера, как правило, бывает кратковременным. Уже к августу, а подчас даже к концу июля, происходит быстрое снижение их содержания до второго (летнего) минимума. Содержание азота падает при этом до 7—20 мг/м³, фосфора — до 9—20 мг/м³. Летний минимум содержания соединений биогенных элементов обычно так же бывает непродолжительным. С началом снижения температуры верхних слоев воды Байкала в сентябре и отмиранием летнего фитопланктона содержание азота и фосфора постепенно возрастает. Рост этот продолжается в течение всех последующих осенних месяцев. Однако в некоторые годы, по не вполне еще ясным причинам, период летнего минимума оказывается сильно растянутым во времени. Так, в 1954 г. низкое содержание азота и фосфора в верхних слоях воды Байкала наблюдалось с начала июля по ноябрь, причем пониженное, по сравнению с обычным, содержание азота и фосфора было отмечено и в лежащих глубже слоях воды (до глубины 100—250 м).

2. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ АЗОТА И ФОСФОРА В ОЗ. БАЙКАЛ

Как уже было сказано, закономерные сезонные изменения содержания соединений биогенных элементов прослеживаются в Байкале до глубины 100 м. В этой же области глубин наиболее отчетливо проявляются и сезонные изменения вертикальной стратификации биогенных элементов. Глубже 100 м в Байкале в течение всего года наблюдается увеличение содержания соединений биогенных элементов с глубиной.

Наши исследования, проведенные в 1952—1953 гг., показывают, что в среднем на глубине 1200 м содержание азота нитратов и фосфора фосфатов возрастает по сравнению с их содержанием в поверхностных слоях воды озера в 2—4 раза. Наиболее быстрый рост содержания азота и

фосфора с глубиной происходит в верхних слоях воды. Так, содержание фосфора в слое 0—50 м возрастает с глубиной в среднем на 9 мг/м³. На глубинах же 50—1200 м содержание фосфора возрастает в среднем не более, чем на 1—2 мг/м³ на каждые 100 м. Содержание азота в верхней 100-метровой зоне глубин озера возрастает в среднем на 19 мг/м³. На глубинах 100—200 м градиент роста содержания азота на каждые 100 м составляет всего 1,0—2,5 мг/м³.

Количественное развитие фитопланктона оказывает большое влияние не только на содержание соединений биогенных элементов в трофогенном слое и непосредственно прилегающих к нему слоях воды озера, но и на вертикальное распределение этих соединений.

В период зимнего максимума содержания азота и фосфора наблюдается рост их концентрации с глубиной. Весеннее понижение содержания соединений азота и фосфора в трофогенном слое ведет к тому, что к моменту вскрытия озера от льда (конец апреля — первая половина мая) вертикальная стратификация соединений биогенных элементов в верхнем 100-метровом слое воды Байкала становится значительно более резкой. Так, например, содержание азота от поверхности к глубине 100 м в январе — феврале возрастало всего на 5—10 мг/м³, а в конце апреля — мае оно возрастало уже на 9—20 мг/м³, а в отдельных случаях — на 40 мг/м³. Различия по вертикали в содержании фосфора в том же слое с 3—6 мг/м³ в феврале возрастают до 10—18 мг/м³ в конце апреля — мае.

Повышение содержания соединений биогенных элементов, происходящее вслед за вскрытием Байкала от льда, ведет к сглаживанию различий в их содержании по вертикали. К моменту весенней гомотермии (конец июня) содержание азота и фосфора выравнивается до глубины 100 м и даже несколько более.

Летний минимум содержания азота и фосфора в верхних слоях воды Байкала вновь приводит к усилению их вертикальной стратификации, так как ветровое и термическое перемешивание водных масс в этот период оказывается недостаточным для выравнивания содержания соединений азота и фосфора по вертикали. В результате к августу вертикальная стратификация этих элементов в верхней 100-метровой зоне глубин приближается по своей амплитуде к весенней. Такое вертикальное распределение азота и фосфора наблюдается, как правило, весь август и сентябрь. В последующие месяцы под влиянием усиливающегося перемешивания водных масс содержание азота и фосфора в пределах верхних 100 м постепенно выравнивается.

В годы с высокой численностью мелозеры, как, например, в 1950 и 1953 гг., весенняя вертикальная стратификация соединений азота и фосфора в верхних слоях воды бывает выражена особенно отчетливо. Вследствие потребления соединений биогенных элементов мелозирой их содержание в трофогенном слое озера резко снижается. В период, последующий за массовым отмиранием этой водоросли, т. е. обычно в конце мая — июне, иногда в начале июля, в верхнем 100-метровом слое наблюдается промежуточный максимум азота и фосфора на глубинах 25—50 м (табл. 1, данные от 17 мая и 22 июня 1950 г.). Максимум этот возникает в результате регенерации соединений азота и фосфора из клеток мелозеры при их погружении.

3 ГОДОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ В СОДЕРЖАНИИ АЗОТА И ФОСФОРА В ОЗ. БАЙКАЛ

Помимо сезонных изменений, содержание нитратного азота и фосфатного фосфора в водах Байкала испытывает довольно сильные колебания в отдельные годы (табл. 2).

Таблица 2

Среднегодовые величины содержания нитратного азота и фосфатного фосфора
в водах оз. Байкал
(в мг/м³)

Год	Глубина (в м)							
	0	5	10	25	50	100	250	0—250
Азот нитратов								
1948	45	47	48	51	51	52	66	51
1949	28	30	31	32	37	47	56	37
1950	37	—	—	46	52	—	60	49
1952	49	—	—	50	60	71	79	62
1953	38	—	—	43	50	56	68	51
1954	15	—	—	20	23	27	32	23
Фосфор фосфатов								
1948	31	31	30	32	33	37	42	33
1949	16	17	18	19	20	25	31	20
1950	20	—	—	24	27	—	32	26
1952	20	—	—	21	25	28	32	25
1953	15	—	—	19	23	25	27	22
1954	12	—	—	13	15	19	24	17

За период наших шестилетних наблюдений максимальные величины содержания нитратного азота и фосфатного фосфора в водах альтернирующей (верхние 250 м) зоны озера в 2—3 раза превышали минимальные величины. Наиболее высокое среднее содержание азота в слое 0—250 м отмечено в 1952 г. (62 мг/м³), фосфора — в 1948 г. (33 мг/м³). Наименьшее среднее содержание обоих ингредиентов было в 1954 г. и составляло: азота — 23 мг/м³, фосфора — 17 мг/м³.

Резче всего годовые колебания в содержании азота и фосфора проявляются в самых верхних слоях воды Байкала. С глубиной амплитуда их несколько уменьшается, но все же остается еще достаточно большой даже на глубинах 100—250 м.

4. О СООТНОШЕНИЯХ НИТРАТНОГО АЗОТА И ФОСФАТНОГО ФОСФОРА В ВОДАХ ОЗ. БАЙКАЛ

Как известно, помимо абсолютного содержания биогенных элементов, большое значение в водоеме имеет также количественное соотношение между азотом минеральных соединений и фосфатным фосфором. Если это соотношение в водах водоема близко к таковому в обитающем здесь фитопланктоне, то последний в период своего интенсивного развития может полнее использовать эти питательные соли. Если же указанные соотношения сильно разнятся, то один из элементов (азот или фосфор) может оказаться в минимуме, что неизбежно приведет к замедлению или даже полному прекращению дальнейшего развития фитопланктона.

В своей работе по химии и биологической продуктивности Черного моря С. В. Бруевич (1953) указывает, что, по подсчетам Рэдфильда, для Атлантического, Индийского и Тихого океанов среднее отношение азота нитратов к фосфатному фосфору равно 6,7. Величина эта близка к среднему отношению азота к фосфору в морском планктоне. По данным В. А. Водяницкого (1941), в среднем для вод морей и океанов отношение

азота минеральных соединений к фосфатному фосфору равно 9. Соотношение нитратного азота с фосфатным фосфором в водах пресных озер еще почти не изучено, так как о сезонных изменениях содержания биогенных элементов в пресных водах, в частности нитратов и фосфатов, имеется слишком мало данных. В качестве примеров можно указать, что отношение азота минеральных соединений к фосфатному фосфору в поверхностных слоях воды Белого озера в Косине, вычисленное нами по данным С. И. Кузнецова (1934), равно в среднем около 5,8. В Бисеровом озере под Москвой оно, видимо, не опускается ниже 3,25 (Бруевич, Певзняк, Понизовская и Сибиряков, 1939).

В Байкале отношение нитратного азота к фосфатному фосфору оказывается значительно более низким. Среднегодовые величины этого отношения в верхнем слое воды глубиной 250 м только в отдельные годы поднимаются до 2,3—2,5, а чаще оказываются в пределах 1,5—1,9 (табл. 3).

Таблица 3

Среднегодовые величины отношения нитратного азота к фосфатному фосфору в верхнем слое 250 м оз. Байкал в 1948—1954 гг.

Год	Глубина (в м)							
	0	5	10	25	50	100	250	0—250
1948	1,45	1,51	1,60	1,59	1,54	1,40	1,57	1,54
1949	1,75	1,76	1,71	1,68	1,85	1,88	1,80	1,85
1950	1,85	—	—	1,91	1,93	—	1,87	1,88
1952	2,45	—	—	2,38	2,40	2,53	2,46	2,48
1953	2,53	—	—	2,26	2,17	2,24	2,52	2,32
1954	1,25	—	—	1,53	1,53	1,42	1,33	1,35

В вертикальном направлении в пределах верхних 250 м существенных различий в величинах этого отношения не наблюдается. На глубинах же свыше 250 м величины отношения азота к фосфору несколько уменьшаются с глубиной. Так, в 1953 г. отношение азота к фосфору в водах Байкала изменялось с глубиной следующим образом: в слое 0—250 м оно было равно в среднем 2,3, на глубине 500 м — 1,7, на глубине 750 м — 1,6, на глубине 1000 м — 1,5, на глубине 1200 м — 1,4.

Только в придонных слоях воды на больших глубинах, где, наряду с нитратным азотом, в заметных количествах присутствует аммиачный азот, отношение суммы минеральных соединений азота к фосфатному фосфору вновь возрастает до 3,4.

Таким образом, в Байкале нитратный азот по отношению к фосфатному фосфору находится в большом дефиците. Отсутствие же в водах озера аммонийного и нитритного азота еще больше усугубляет этот дефицит.

Сравнивая отношение нитратного азота к фосфатному фосфору в водах Байкала с отношением азота к фосфору в одной из массовых форм байкальского фитопланктона — диатомее мелозире, видим значительные различия. По нашим данным, мелозира содержит 1,83% азота и 0,42% фосфора (считая на сухое вещество). Следовательно, отношение азота к фосфору у этой водоросли равно 4,3, т. е. она оказывается относительно богаче азотом, нежели фосфором, по сравнению с водой озера.

Выше мы отмечали, что отношения азота к фосфору в океанических водах и морском планктоне в общем весьма близки. С. В. Бруевич (1953)

объясняет этот факт адаптацией организмов планктона к условиям существования и считает, что «организмы, потребляющие азот и фосфор в отношениях, близких к отношениям этих элементов в питательной среде, будут в борьбе за существование иметь преимущества по сравнению с организмами, этим качеством не обладающими» (стр. 48). Понятно, что речь здесь идет в первую очередь об организмах фитопланктона. Если с этой точки зрения взглянуть на байкальскую диатомею мелозиру, то становится совершенно ясным, что она не вполне приспособлена к условиям жизни в Байкале. Это хорошо подтверждается, в частности, тем, что в годы массового развития мелозеры, например в 1950 г., последняя весной, в период своего максимума, потребляет весь нитратный азот из трофогенного слоя озера, снижая его содержание здесь до аналитического нуля, что приводит к замедлению темпов развития этой водоросли и даже частичному ее отмиранию. Дальнейшее интенсивное развитие мелозеры возобновляется лишь после частичной регенерации соединений азота из ее отмерших клеток. В результате развитие мелозеры в такие годы проходит как бы двумя волнами (Вотинцев, 1952).

Такая «неприспособленность» мелозеры к байкальским условиям может быть объяснена или изменением соотношения азота к фосфору в водах озера в недалеком прошлом, или сравнительно недавним вселением этой водоросли в Байкал. Второе предположение кажется нам более вероятным. К аналогичному выводу о сравнительно недавнем вселении мелозеры в Байкал пришел М. М. Кожов на основании изучения биологии этой водоросли в планктоне озера (устное сообщение).

Мы уже отмечали, что дефицит азота по отношению к фосфору в Байкале возрастает с глубиной при одновременном росте содержания нитратного азота и фосфатного фосфора. Это указывает на более быстрое накопление фосфора, по сравнению с азотом, на больших глубинах. Объясняется данный факт, вероятно, тем, что процессы минерализации фосфорсодержащих органических веществ протекают в Байкале с меньшими скоростями, нежели процессы минерализации органических соединений азота, в связи с чем отмершие организмы планктона при погружении ко дну Байкала уносят на большие глубины озера относительно больше фосфора, чем азота.

Весьма интересные заключения, подтверждающие только что высказанную мысль о неравнозначности скоростей регенерации азота и фосфора из их органических соединений, позволяет сделать анализ данных по вертикальному распределению нитратного азота и фосфатного фосфора в водах Байкала. Если принять содержание азота и фосфора на глубине 1200 м (т. е. уже вблизи дна Байкала в районе наших исследований) за 100%, то оказывается, что в верхней 50-метровой толще вод озера минерализации подвергается в среднем около 60—65% азота и 40% фосфора от всего их количества, минерализующегося в столбе воды глубиной 1200 м. В верхних 250 м азота минерализуется уже до 90%, а фосфора — всего 55—60%. На глубинах от 250 до 1000 м дальнейшей минерализации подвергается не свыше 5—7% азота, а фосфора — до 30—35%. Следовательно, минерализация органического азота в основном (на 90%) заканчивается в верхних 250 м вод Байкала, минерализация же органических соединений фосфора продолжается вплоть до максимальных глубин озера, завершаясь на 90% лишь на глубинах около 1000 м.

Для выяснения скорости регенерации соединений биогенных элементов из отмерших организмов планктона мы провели экспериментальное изучение процессов разложения двух основных представителей байкальского планктона — диатомей мелозеры и рачка эпишуры. Подробно итоги

этих исследований опубликованы несколько ранее (Вотинцев, 1948, 1952). Здесь же напомним лишь главнейшие их результаты, позволяющие глубже понять динамику соединений биогенных элементов, и прежде всего азота и фосфора, в Байкале.

Процессы разложения мелозеры начинаются вскоре после отмирания клеток водоросли и протекают весьма интенсивно. При температуре 15° (температура опыта) первая фаза минерализации органического азота — его аммонификация — заканчивается в течение 5 суток (считая от начала постановки опыта). Далее идут процессы нитрификации. Минерализация органических соединений фосфора происходит несколько медленнее, заканчиваясь в основном в течение первых 10 суток. Учитывая температуру воды в Байкале и глубину обитания живых клеток мелозеры, мы подсчитали, что начальная стадия минерализации ее отмерших клеток завершится в верхних 60—70 м воды озера; на этих глубинах в основном закончится как процесс аммонификации органических соединений азота, так и процесс фосфатификации органических соединений фосфора. Глубже проникают, по существу, лишь кремневые панцыри этой водоросли, медленно опускающиеся на дно Байкала.

Некоторая (иногда, видимо, значительная) часть колоний мелозеры начинает опускаться в глубинные слои воды еще до отмирания. Хорошо сохранившиеся клетки этой водоросли мы находили в 1953 г. в большом количестве до глубины 100—250 м. Дальнейшая их судьба остается еще неизвестной. Вероятно, они также отмирают на несколько больших глубинах, обогащая соединениями азота и фосфора глубокие слои воды озера.

Разложение рачка эпишуры протекает несколько медленнее, нежели диатомей мелозеры. В основном процесс аммонификации азотсодержащих органических веществ этого рачка завершается в первые 20 суток; фосфорсодержащие же органические вещества фосфатифицируются за тот же период времени всего лишь на 75—77%. Произведя на основании результатов эксперимента соответствующие расчеты для природных условий, в которых протекает разложение трупов эпишуры в Байкале, мы пришли к выводу, что трупы этого рачка не успевают разложиться в толще вод озера и достигают его дна в малоразложившемся состоянии даже в местах с максимальной глубиной.

По данным А. П. Виноградова (1939), рачок эпишура содержит 10,32% азота и 1,8% фосфора, считая на сухое вещество. Значит, отношение азота к фосфору у него равно 5,7, т. е. значительно выше, чем то же отношение в водах Байкала. Большая часть содержащихся в отмерших рачках биогенных элементов увлекается в донные отложения озера, что способствует накоплению этих элементов в иловых водах и придонных слоях воды Байкала. Здесь же, очевидно, происходит разложение и других более или менее крупных зоопланктеров Байкала, как-то циклопа *Cyclops bairdii* и гаммариды *Macrohectopus brantckii*, а также пелагических рыб — голомянки и других, причем они, так же как и эпишура, уносят в донные отложения Байкала относительно больше азота, нежели фосфора. И действительно, как показали наши исследования (Вотинцев, 1950), содержание соединений биогенных элементов, в том числе азота и фосфора, в грунтовых растворах, пропитывающих верхние слои иловых отложений озера, а также в придонных слоях воды Байкала на больших глубинах, значительно выше, чем их содержание в толще вод. Повышены здесь и величины отношения суммы нитратного и аммиачного азота к фосфатному фосфору.

Скорость химического обмена между донными отложениями Байкала и его водными массами, как, равно, и скорость водообмена в глубинной зоне

озера, в настоящее время еще совершенно не изучены. Поэтому не можем сказать ничего определенного о времени оборачиваемости здесь соединений биогенных элементов. Изучение их содержания в глубинной зоне Байкала, проведенное нами в 1952—1953 гг., показало, что закономерные сезонные изменения в содержании соединений биогенных элементов здесь отсутствуют. Вместе с тем содержание таких элементов, как азот, фосфор, кремний и некоторые другие, не остается постоянным в течение года, а напротив, меняется даже на глубинах 1000—1200 м. Факт этот находится в противоречии с мнением Г. Ю. Верещагина (1936, 1949) о неизменном застойном характере глубинной (переннирующей) зоны Байкала. Отсутствие на больших глубинах озера сезонных изменений в содержании отдельных ингредиентов еще не может, по нашему мнению, служить доказательством полного постоянства химического состава вод этой зоны. Нам кажется, что дальнейшие исследования должны будут вскрыть наличие более сложных, возможно годовых, колебаний в содержании соединений биогенных элементов в глубинной зоне; эти колебания могут быть обусловлены как динамикой водных масс озера, так и годовыми колебаниями численности байкальского планктона. Влияние же планктона, и в первую очередь планктонных ракообразных, на динамику биогенных элементов в глубинной зоне озера должно быть велико, ибо «дождь трупов» является единственным реальным источником пополнения запаса биогенных элементов на больших глубинах Байкала. Следует при этом учесть, что планктоноядные рыбы этого озера в современную эпоху выедают лишь небольшую часть зоопланктона (Кожов, 1947).

Надо обратить внимание на возможную потерю части минерального азота в глубинной зоне Байкала вследствие процессов денитрификации. На наличие этих процессов косвенно указывают несколько пониженные отношения нитратного азота к фосфатному фосфору в глубинных слоях воды озера, по сравнению с таковыми в придонных слоях воды и иловых водах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонная динамика содержания нитратного азота и фосфатного фосфора в верхних слоях воды оз. Байкал тесно связана с жизнедеятельностью фитопланктона. Минимальное содержание этих соединений приходится на периоды максимальной численности фитопланктона (апрель — май и август), максимальное — на периоды депрессии в развитии водорослей (декабрь — февраль и июнь).

В вертикальном направлении сезонные изменения в содержании нитратного азота и фосфатного фосфора удается проследить до глубины около 100 м. На большей глубине закономерный характер этих изменений нарушается.

В водах Байкала наблюдается значительный дефицит нитратного азота по отношению к фосфатному фосфору. Этот дефицит усугубляется отсутствием здесь в аналитически определяемых количествах аммонийного и нитритного азота. В среднем отношение нитратного азота к фосфатному фосфору в верхних 250 м воды лежит в разные годы в пределах 1,5—2,5.

Отношение азота к фосфору в диатомее мелозире, одной из массовых форм байкальского фитопланктона, оказывается значительно выше наблюдаемого в водах озера. Из-за этого в годы с массовым развитием мелозире весной, в период максимальной численности этой водоросли, наблюдается снижение содержания нитратного азота в трофогенном слое Байкала до аналитического нуля, что ведет к приостановке развития мелозире и, несомненно, снижает ее возможную продукцию

Изучение процессов разложения отмерших организмов байкальского планктона показало, что регенерация соединений азота и фосфора из клеток мелозеры и, очевидно, других форм фитопланктона в основном завершается в пределах верхних 50—70 м воды. Некоторое количество клеток мелозеры опускается в глубинные слои воды в живом состоянии. Дальнейшая судьба их пока не изучена.

Трупы рачков эпишура опускаются на дно озера в малоразложившемся состоянии. Их разложение завершается в донных отложениях озера. Вероятно, такова же судьба трупов и других крупных представителей байкальского зоопланктона. Благодаря этому иловые воды и придонные слои воды Байкала оказываются заметно обогащенными соединениями биогенных элементов.

Изучение химического обмена между донными отложениями озера и его водными массами, а также выяснение скорости оборачиваемости соединений азота и фосфора, попавших в глубинные слои Байкала, является важной задачей будущих исследований. Не менее важно также выяснение количественной роли отдельных групп бактерий в общем круговороте соединений азота в оз. Байкал.

ЛИТЕРАТУРА

- Антипова Н. Л. и Кожов М. М. 1953. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал. Тр. Иркутск. ун-та, сер. биол., т. 7, вып. 1—2.
- Бруевич С. В. 1953. Химия и биологическая продуктивность Черного моря. Тр. Ин-та океанологии АН СССР, т. VII.
- Бруевич С. В., Певзняк Р. М., Понизовская В. Л. и Сибиряков М. А. 1939. О влиянии донных отложений на химизм пресных водоемов. Гидрохимические материалы, т. XI.
- Верещагин Г. Ю. 1936. Основные черты вертикального распределения динамики водных масс на Байкале. Сб. «Академику В. И. Вернадскому», т. 2.
- Верещагин Г. Ю. 1949. Байкал. Научно-популярный очерк. Географгиз.
- Виноградов А. П. 1939. Химический состав планктона. Тр. Биогеохим. лаборатории АН СССР, т. V.
- Водяницкий В. А. 1941. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2.
- Вотинцев К. К. 1948. Наблюдения над регенерацией биогенных элементов при разложении отмершей *Epischura baicalensis* Sars. Докл. АН СССР, т. LXIII, № 6.
- Вотинцев К. К. 1950. Биогенные элементы в грунтовых растворах оз. Байкал. Докл. АН СССР, т. LXXV, № 1.
- Вотинцев К. К. 1952. Энергия фотосинтеза и сезонные изменения биомассы *Melosira baicalensis* Wisl. Докл. АН СССР, т. LXXXIV, № 3.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск.
- Кузнецов С. И. 1934. Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режима Глубокого и Белого озер. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 17.
- Нечаева Н. Б. и Салимовская-Родина А. Г. 1935. Микробиологический анализ грунтов Байкала. Тр. Байкальск. лимнолог. станции, т. VI.

С. И. КУЗНЕЦОВ

**ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ ЗЕЛЕННЫХ И МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ
В ПРУДАХ РЫБХОЗА «УСТЬ-КОЙСУГ» РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ***(Институт микробиологии Академии наук СССР)*

В связи со все возрастающим зарегулированием стока наших крупных рек все более сокращаются площади естественных нерестилищ многих полупроходных рыб. Все острее ставится вопрос о создании искусственных водоемов для нереста и выращивания молоди леща, сазана и других рыб, имеющих промысловое значение.

В настоящее время с этой целью в низовьях рр. Волги и Дона организуются рыбхозы, где в специальных водоемах, площадью от 2 до 1000 га, выращивают мальков леща длиной до 2—3 см и сазана — до 5 см, а затем выпускают их из рыбхозов в реку. Молодь этих рыб уходит в море, где и живет до наступления половой зрелости.

Для наиболее благоприятного развития выклюнувшихся из икры личинок и мальков необходимо обеспечить им в рыбхозах достаточно развитую кормовую базу. Существует два принципиально различных подхода к этому вопросу. Н. С. Гаевская (1947) предлагает отдельно выращивать протококковые водоросли, на них выращивать культуру дафний и последних уже вносить в большом количестве в водоем в качестве корма для мальков рыбы. Другой подход к повышению кормности водоема основан на повышении его первичной продукции, т. е. на развитии кормовых организмов непосредственно в самом водоеме. В этом случае увеличение первичной продукции органического вещества достигается внесением минеральных удобрений, а развитие зоопланктона идет за счет питания протококковыми водорослями и бактериями.

Нам представляется, что применение метода Н. С. Гаевской имеет основание в случае выращивания на рыбозаводах молоди осетровых в бассейнах Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО). В прудовом же хозяйстве, где приходится иметь дело с выращиванием многих тысяч и миллионов мальков леща или сазана, более рационален второй метод — создание благоприятных условий для развития зоопланктона, внесении в водоемы минеральных или «зеленых» органических удобрений.

Вопрос о методах внесения органических и минеральных удобрений разрабатывали многие авторы (Хомчук, 1948; Исакowa-Кео, 1950; Мануйлова, 1951; Мусатова и Кузнецов, 1952; Винберг, 1952, 1953). При внесении зеленых удобрений, как показали исследования А. Г. Родиной (1952) и наши (Кузнецов, Карзинкин и др., 1956), развитие зоопланктона в значительной мере обуславливается питанием бактериальной биомассой. При работе на Обираловских прудах мы наблюдали четкую зависимость между

внесением минеральных удобрений и вспышками развития фитопланктона и зоопланктона (Мусатова и Кузнецов, 1952).

Конкретной задачей настоящей работы являлось сравнительное изучение пищевых взаимоотношений при внесении зеленых и минеральных удобрений в условиях небольших рыбоводных прудов Ростовской области. В работе принимали участие М. А. Кастальская-Карзинкина, А. А. Егорова и З. П. Дерюгина.

ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ

Опыты по изучению пищевых взаимоотношений при разных способах удобрения ставились в прудах № 1 и № 2 рыбхоза «Усть-Койсуг», который расположен на левом берегу р. Дона, в 20 км ниже Ростова. Каждый пруд обнесен земляным валом. Внутри пруда, на расстоянии примерно 2 м от вала, идет канава глубиной около 50 см и шириной 4 м, окаймляющая ложе пруда.

Перед началом опытов ложе пруда № 1, куда вносили минеральные удобрения, было перепахано и пруд залит водой так, что глубина воды в средней части пруда равнялась 20—25 см. Пруд был зарыблен лещем и сазаном.

Пруд № 2 перед проведением опытов не перепахивали; он сильно зарос камышом и осокой, что дало возможность использовать эту растительность в качестве зеленого удобрения. Глубина воды в средней части была около 30 см. Пруд был зарыблен лещем.

В качестве контрольного был использован пруд № 4, куда удобрения не вносили. Этот пруд был зарыблен лещем и судаком. Глубина воды в средней части — около 50 см.

СРОКИ ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЙ

Минеральные удобрения вносили в пруд № 1. Потребность в удобрениях определяли, применяя биологическую методику (Францев, 1932). Испытуемую воду наливали в четыре пробирки: первая служила контролем, во вторую добавляли азот в виде KNO_3 , в третью — фосфор в виде KH_2PO_4 , и в четвертую — одновременно азот и фосфор.

Во все пробирки вносили культуру *Scenedesmus*.

Пробирки выставляли на свет, и через 3 дня в них определяли прирост клеток. По наибольшему приросту клеток можно было судить, какие удобрения, фосфорные или азотные, необходимо добавлять, чтобы вызвать усиленное развитие фитопланктона.

Данные этих анализов показаны на рис. 1, из которого видно, что во все сроки фитопланктон в пруду № 1 для своего развития нуждался в первую очередь в азотных удобрениях. Несколько большее развитие фитопланктона можно было ожидать при совместном внесении азотных и фосфорных удобрений. Исходя из этих данных, минеральные удобрения в пруд № 1 были внесены в следующие сроки: 27 мая — 40 кг азотнокислого аммония и 20 кг суперфосфата, 3 июня — 50 кг азотнокислого аммония и 20 кг суперфосфата, 11 июня — 50 кг азотнокислого аммония, 18 июня — 50 кг азотнокислого аммония и 23 июня — 40 кг азотнокислого аммония. Учитывая, что площадь пруда № 1 равнялась около 2 га, а средняя глубина — около 25 см, объем воды можно было считать равным приблизительно 5000 м³. При дозе удобрений 50 кг на весь пруд, на 1 л воды вносили 10 мг азотнокислого аммония или около 3 мг минерального азота.

Зеленые удобрения были внесены в пруд № 2 в виде скошенного камыша, осоки и ежеголовки. 20 мая в этом пруду вручную была выкошена площадь около 500 м². 29—30 мая при помощи камышекосилки была



Рис. 1. Результаты опытов определения потребности фитопланктона в минеральных удобрениях в пруду № 1. Высота столбиков показывает величину урожая *Scenedesmus quicdricauda* (в % к контролю), который принят за 100%
1 — контроль; 2 — с добавлением азота; 3 — с добавлением фосфора; 4 — с добавлением азота и фосфора

выкошена почти вся растительность, за исключением узкой полосы вдоль северного вала. Значительная часть скошенной растительности была извлечена из пруда на вал, но часть ее осталась плавать на поверхности воды канавы, тянущейся вдоль восточного вала. В дальнейшем новые порции скошенной растительности в пруд не вносили.

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ В ОПЫТНЫХ ПРУДАХ ФИТОПЛАНКТОНА И НИТЧАТЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Исследования Н. С. Гаевской (1940, 1953), А. Г. Родиной (1949, 1951) и др. показали, что, наряду с бактериями, протококковые водоросли представляют полноценный корм для многих представителей зоопланктона.

Путем внесения минеральных удобрений в пруд № 1 мы хотели вызвать массовое развитие протококковых и других кормовых водорослей и таким образом создать пищевую базу для развития зоопланктона.

В пруде № 2 развитие фитопланктона, как показали наши исследования в полоях дельты р. Волги (Кузнецов, Карзинкина и др., 1956), могло быть уже вторичным явлением, происходящим благодаря использованию азота и фосфора, освобождающихся при минерализации органического вещества зеленых удобрений.

К учету количества фитопланктона, служащего кормовой базой для животных, можно подходить либо путем подсчета числа клеток отдельных представителей, либо путем определения первичной продукции органического вещества на основании измерения скорости фотосинтеза и деструкции.

Число клеток отдельных групп водорослей дает возможность судить о качественном составе кормовых организмов, однако величина эта является только средней результирующей размножения кормовых организмов и выедания их зоопланктоном.

Для полной оценки кормности водоема важно иметь представление и о величине продукции органического вещества фитопланктона. Последняя может быть легко определена путем измерения скорости фотосинтеза и

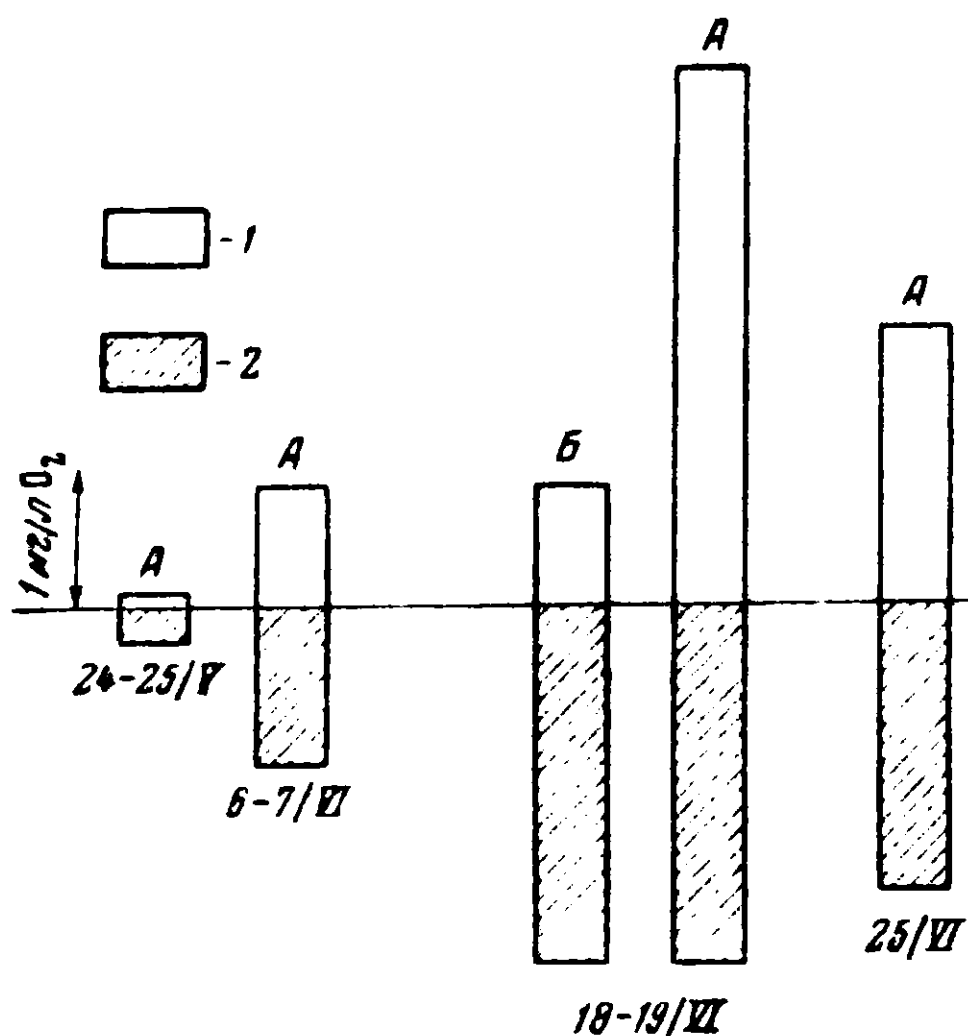


Рис. 2. Величина суточной продукции и деструкции органического вещества фитопланктона в воде пруда № 1

А — середина пруда; Б — вблизи внесенных удобрений; 1 — чистая продукция; 2 — деструкция; суммарная высота белого и заштрихованного столбиков показывает величину валовой первичной продукции

ской-Карзинкиной. Здесь же на рис. 3 показано влияние внесения удобрений на количество фитопланктона в средней части каждого из трех прудов, где мы вели свои наблюдения.

Как показывает рис. 3, наибольшее количество фитопланктона было в пруду № 1, удобренном азотом и фосфором. Следует отметить, что хотя развитие фитопланктона в удобренных прудах значительно превышало его развитие в контрольном пруду, но в абсолютных цифрах было невелико. Слабое развитие фитопланктона объясняется, повидимому, тем, что уже к моменту внесения первой порции удобрений здесь были сильно развиты зеленые нитчатые водоросли, по преимуществу *Hydrodictyon*, *Spirogyra* и *Cladophora*.

Минеральные удобрения главным образом и стимулировали развитие этих нитчатых водорослей. Одновременно на нитчатых водорослях и погруженной высшей растительности наблюдалось массовое развитие перифитонных водорослей.

деструкции органического вещества по поглощению и выделению кислорода в изолированных пробах воды, помещенной на сутки в водоем в темных и светлых склянках (Винберг и Иванова, 1935). Соответствующие измерения были нами проведены в разных пунктах пруда № 1 (рис. 2).

Рис. 2 показывает, что суточный прирост органического вещества соответствовал в июне величине, эквивалентной 1—3 мг кислорода на 1 л, т. е. приближался к величине, характерной для водоемов эвтрофного типа. Как видно из данных от 18—19 июня, величина фотосинтеза в разных частях пруда колебалась почти в 3 раза.

Подробные данные по видовому составу фитопланктона будут приведены в специальной работе М. А. Кастальской-Карзинкиной.

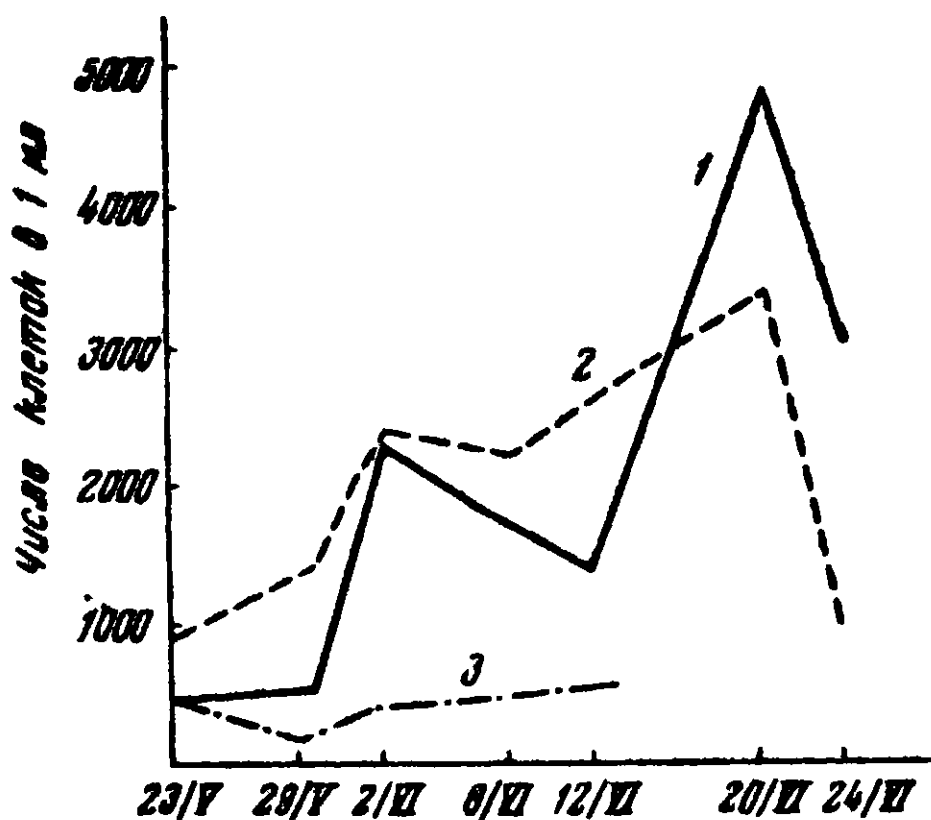


Рис. 3. Динамика численности кормовых водорослей в планктоне прудов рыбхоза «Усть-Косуга» (по данным М. А. Кастальской-Карзинкиной)

1 — пруд № 1 (минеральные удобрения); 2 — пруд № 2 (зеленые удобрения); 3 — пруд № 4 (контрольный, неудобренный)

С 15 июня наступило резкое потепление, поверхностные слои воды стали днем прогреваться до 30—32°. Это вызвало частичное отмирание нитчатых водорослей и связанное с этим усиленное развитие бактериального

Таблица 1

Общее количество протококковых водорослей и количество *Scenedesmus quadricauda* в фитопланктоне пруда № 1
(число клеток в 1 мл)

Место отбора проб	Организм	Дата анализа						
		23/V	29/V	2/VI	8/VI	12/VI	20/VI	24/VI
Центр пруда	Общее число протококковых	157	392	470	—	972	3920	1725
	<i>S. quadricauda</i> (число клеток)	0	0	0	—	44	1254	1254
	<i>S. quadricauda</i> (% к общему числу протококковых водорослей)	0	0	0	—	4,7	32	72,7
Северная канава	Общее число протококковых	—	549	157	627	88	2508	3645
	<i>S. quadricauda</i> (число клеток)	—	78	0	78	0	1134	2665
	<i>S. quadricauda</i> (% к общему числу протококковых водорослей)	—	14,2	0	12	0	45,3	73,1

Таблица 2

Состав фитопланктона в пруду № 1
(число клеток в 1 мл)

Место отбора проб	Группа водорослей	23/V	29/V	2/VI	8/VI	12/VI	20/VI	24/VI
Центр пруда	Синезеленые	628	352	392	—	1503	4704	12870
	Хризомонады	235	—	—	—	—	—	—
	Вольвоксовые	—	—	—	—	—	78	353
	Диатомовые	235	156	1770	—	510	864	1100
	Десмидиевые	78	—	39	—	—	—	—
	Протококковые	156	390	470	—	975	3900	1730
	Все водоросли	1332	898	2671	—	2788	6036	16053
	Кормовые водоросли	469	546	2279	—	1485	1352	3183
У канавы	Синезеленые	—	352	7900	1019	3256	1293	9438
	Вольвоксовые	—	—	—	—	—	—	265
	Эвгленовые	—	39	—	—	—	—	—
	Диатомовые	—	156	1180	1850	1770	628	980
	Десмидиевые	—	—	—	18	—	39	—
	Протококковые	—	390	476	628	88	2520	3670
	Все водоросли	—	937	9236	3515	5114	3480	14323
	Кормовые водоросли	—	585	1356	2496	1858	3187	4650

населения. Развитие бактерий, как показали дальнейшие анализы, вызвало в этих местах водоема массовое сосредоточение зоопланктона и личинок фитофильных хирономид.

Таким образом, внесение минеральных удобрений стимулировало развитие кормовой базы зоопланктона, но процесс протекал не в том направлении, как этого можно было ожидать, основываясь на данных работы А. Я. Мусатовой и С. И. Кузнецова (1952).

Нами была сделана попытка вызвать в планктоне пруда № 1 массовое развитие *Scenedesmus quadricauda*. С этой целью 27 мая в пруд около во-

допуска была внесена культура *S. quadricauda* в количестве 4 л с концентрацией 5,3 млн. клеток в 1 мл. В последующем, при изучении фитопланктона, М. А. Кастальская-Карзинкина специально учитывала наличие *S. quadricauda* (табл. 1).

Как видно из данных табл. 1, значительное увеличение числа *S. quadricauda* в фитопланктоне наступило только через 3 недели после внесения в пруд его культуры.

Состав фитопланктона в пруду № 1 представлен в табл. 2.

По данным табл. 2 видно, что в разных частях пруда состав фитопланктона был различным. Значительную часть в нем составляли синезеленые водоросли, но в ряде случаев преобладали кормовые формы, к которым мы относим протококковые, десмидиевые и диатомовые.

Развитие фитопланктона и формирование зарослей в пруду № 2 шло примерно теми же темпами, что и в пруду № 1 (рис. 3), и продукция органического вещества была довольно высокой. В открытой мелководной части в большом количестве развивались макроскопические колонии *Nostoc* sp. Из планктонных форм преобладали диатомовые и синезеленые.

Величины фотосинтеза и деструкции органического вещества в воде пруда № 2 были определены методом склянок (рис. 4).

Как показывает рис. 4, особенно большой первичная продукция органического вещества фитопланктона была в 3 м от кромки скошенной растительности в период активного процесса ее минерализации. Состав фитопланктона в пруду № 2 представлен в табл. 3.

Из табл. 3 видно, что вблизи скошенной растительности развитие фитопланктона шло сильнее; здесь же развивалось и большее количество протококковых водорослей.

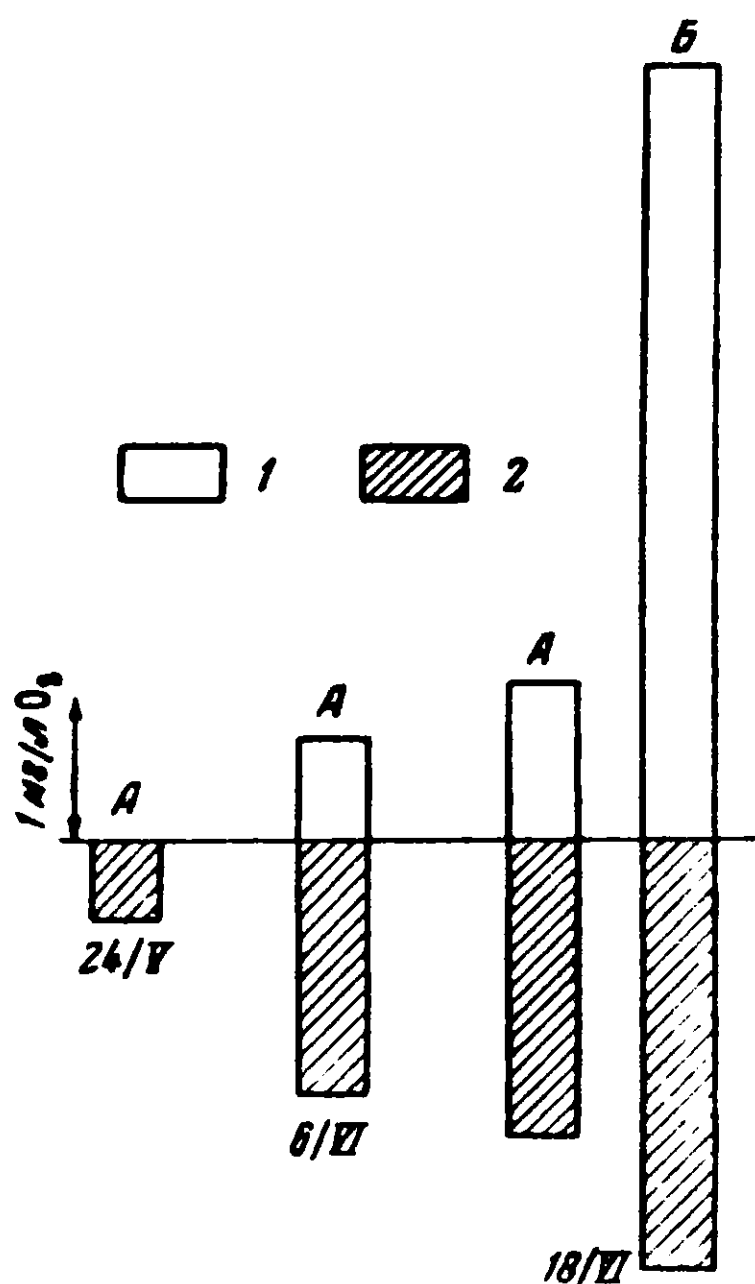


Рис. 4. Величина суточной продукции и деструкции органического вещества фитопланктона в воде пруда № 2

А — середина пруда; Б — в 3 м от кромки зеленого удобрения; 1 — чистая продукция; 2 — деструкция; суммарная высота белого и заштрихованного столбиков показывает величину валовой первичной продукции

Таблица 3

Состав фитопланктона в пруду № 2

(число клеток в 1 мл)

Место отбора проб	Группа водорослей	23/V	29.V	2/VI	8/VI	12/VI	20/VI	24/VI
Центр пруда	Синезеленые	780	4870	5150	1215	3872	627	627
	Хризомонады	4800	—	—	—	—	—	—
	Диатомовые	585	938	1326	820	—	2420	234
	Десмидиевые	234	—	—	234	156	78	—
	Протококковые	78	468	1090	1210	2880	1014	663
	Все водоросли	6477	6276	7566	3479	6908	4239	1524
	Кормовые водоросли	897	1404	2416	2264	3036	3512	897
У скошенной растительности	Синезеленые	—	1482	9867	8931	5302	1685	823
	Вольвоксовые	—	—	—	—	316	—	—
	Эвгленовые	—	—	39	—	156	—	—
	Диатомовые	—	430	2650	1990	2500	6800	780
	Десмидиевые	—	—	—	39	156	156	—
	Протококковые	—	—	1170	4840	1012	1755	858
	Все водоросли	—	1912	13726	15800	9442	10396	2456
	Кормовые водоросли	—	430	3859	6869	4140	8711	1638

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ БАКТЕРИАЛЬНОГО НАСЕЛЕНИЯ В ПРУДАХ РЫБХОЗА

Поскольку в питании зоопланктона большое значение имеют и бактериальные организмы, то было важно выяснить, как влияет внесение удоб-

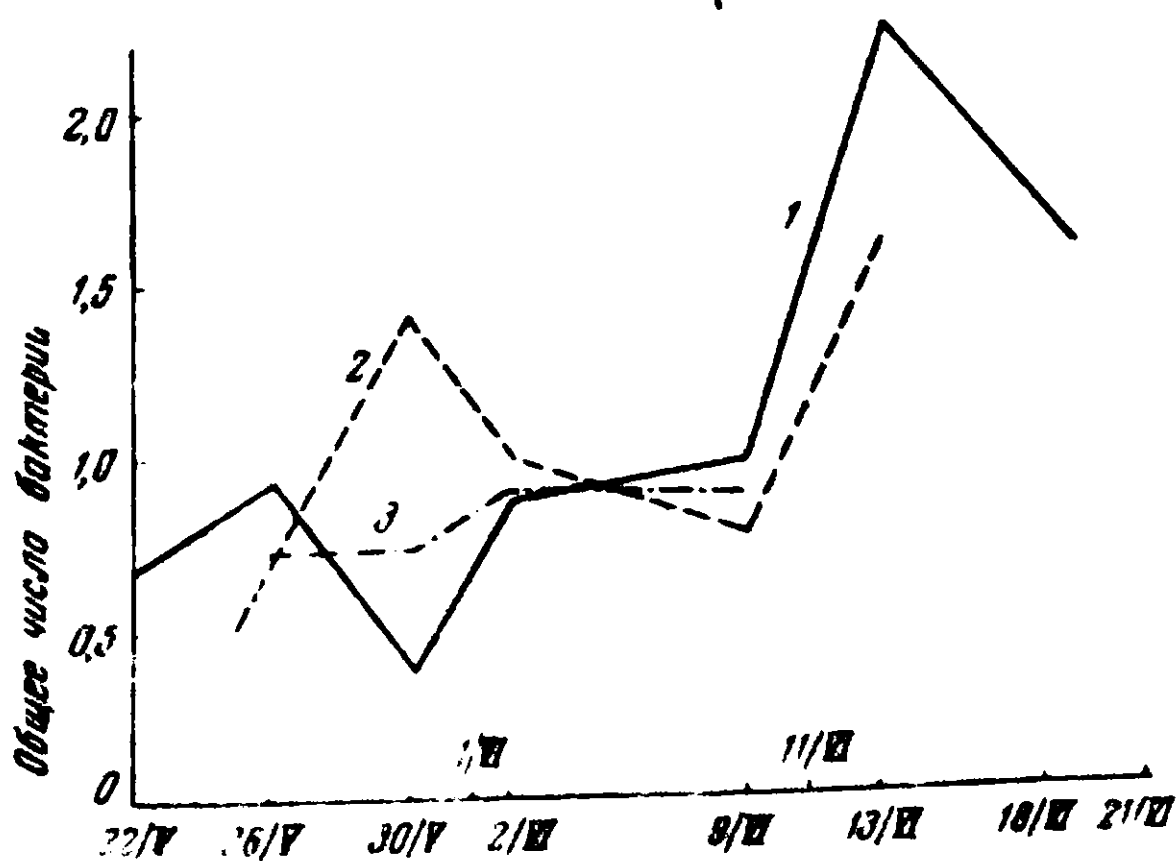


Рис. 5. Изменения общего числа бактерий (млн. в 1 мл) в воде средней части рыбных прудов

1 — пруд № 1 2 — пруд № 2 3 — пруд № 4

рений на численность и быстроту размножения бактериального населения рыбных прудов.

На рис. 5 представлены данные по изменению общего числа бактерий в воде в средней части каждого из исследованных прудов.

Как видим, численность бактерий в воде разных прудов колебалась в больших пределах. В середине июня, когда в пруду № 1 началось частичное отмирание нитчатых водорослей, а в пруду № 2 — интенсивный распад скошенной растительности, служившей в качестве зеленого удобрения, численность бактерий резко возросла. В это время в середине пруда № 1

Таблица 4

Распределение бактериального населения в рыбоводных прудах в период действия удобрений

Дата	Место отбора проб	Бактерии		Фитопланктон (число клеток в 1 мл)
		число клеток (тыс. в 1 мл)	время генерации (в час.)	
13/VI	Пруд № 1 — недалеко от впуска воды	2385	—	—
	Пруд № 2 — в гуще скошенной растительности	5868	—	—
	Пруд № 2 — у кромки скошенной растительности	961	5,2	—
	Пруд № 2 — открытая вода	1621	31	—
18/VI	Пруд № 1 — застойный участок . .	1928	—	6800
	Пруд № 1 — середина пруда	1706	—	3200
	Пруд № 1 — у впуска воды	2348	—	4230
	Пруд № 1 — у водоспуска	1269	—	9960

она с 0,9 млн. поднялась до 2,4 млн. в 1 мл; заметное увеличение численности бактерий произошло также и в средней части пруда № 2.

Распределение фитопланктона и бактериального населения по площади прудов было весьма неравномерным (табл. 4).

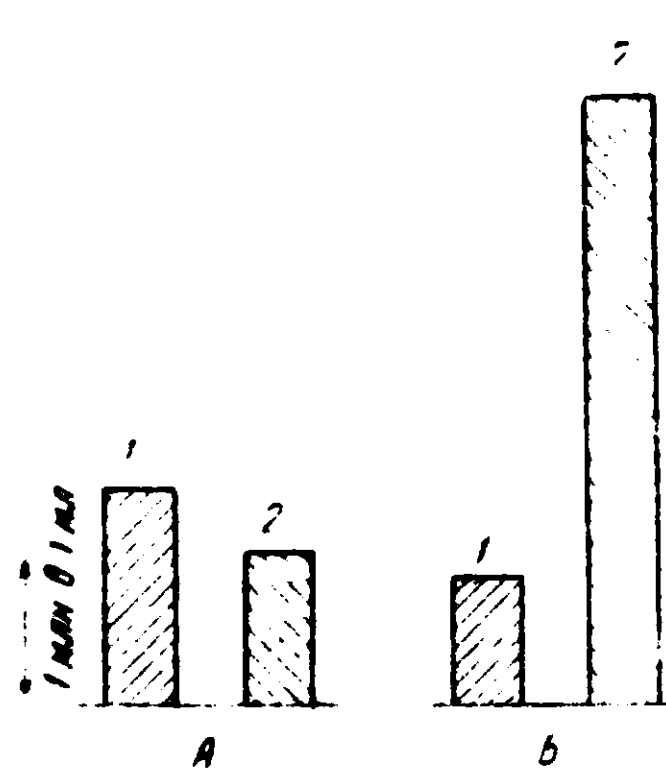


Рис. 6. Влияние скошенной растительности на число (1) и суточную продукцию (2) бактерий в пруду № 2
А — на середине пруда; Б — у скошенной растительности

Табл. 4 показывает, что численность бактерий особенно сильно повышалась там, где происходил распад зеленого удобрения. Вследствие этого можно было ожидать, что в питании зоопланктона бактериальное население будет иметь наибольшее значение именно в пруду № 2.

Для выяснения величины выедания зоопланктоном бактериального населения необходимо было знать суточную продукцию бактерий. Определения этой продукции были проведены по методике, разработанной М. В. Ивановым (1954, 1955). Соответствующие результаты представлены на рис. 6.

Из рис. 6 видно, что близ скошенной растительности, несмотря на меньшее число бактерий, суточная продукция их значительно больше, чем в средней, открытой части пруда. Очевидно, более или менее сходное количество бактерий в отдельных частях пруда при значительной разнице в величине их суточной продукции возможно лишь в том случае, если бактерий около кромки скошен

ной растительности сильно выедает зоопланктон. Из сопоставления величин продукции и числа бактерий видно, что количество съеденных за одни сутки бактерий примерно в 3 раза превышает наличное число бактерий. Максимальная продукция бактерий наблюдалась примерно через 2 недели после внесения зеленых удобрений.

ВЛИЯНИЕ УДОБРЕНИЙ НА РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Одной из характерных особенностей развития зоопланктона в водоемах дельты Волги и низовьев Дона является резкое снижение его количества в конце мая и начале июня. Объясняется это, вероятно, тем, что к указанному времени процессы продукции органического вещества в результате фотосинтеза в водоеме развиты еще слишком слабо, а мальки леща уже переходят на активное питание зоопланктоном.

Зоопланктон в наших опытных прудах был изучен М. А. Кастальской-Карзинкиной; ниже мы приводим некоторые полученные ею данные.

На первых стадиях развития мальков леща, после перехода их на активное питание, большое значение в их питании имеют такие

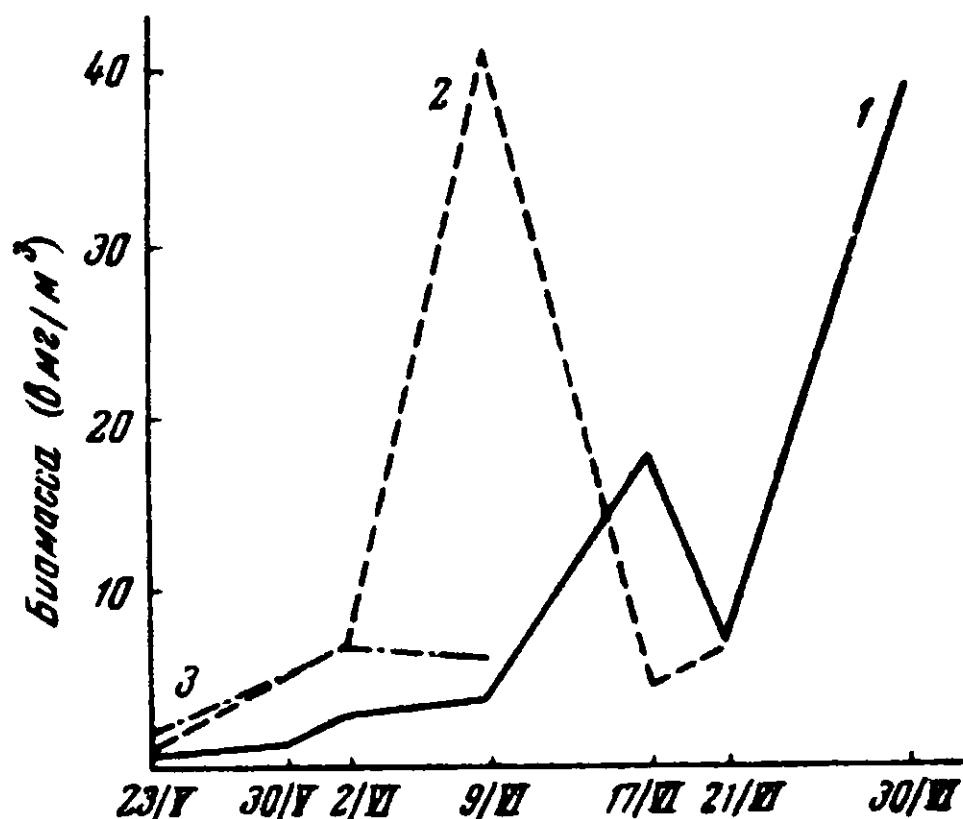


Рис. 7. Изменение средней биомассы коловраток в прудах

1 — пруд № 1; 2 — пруд № 2; 3 — пруд № 4

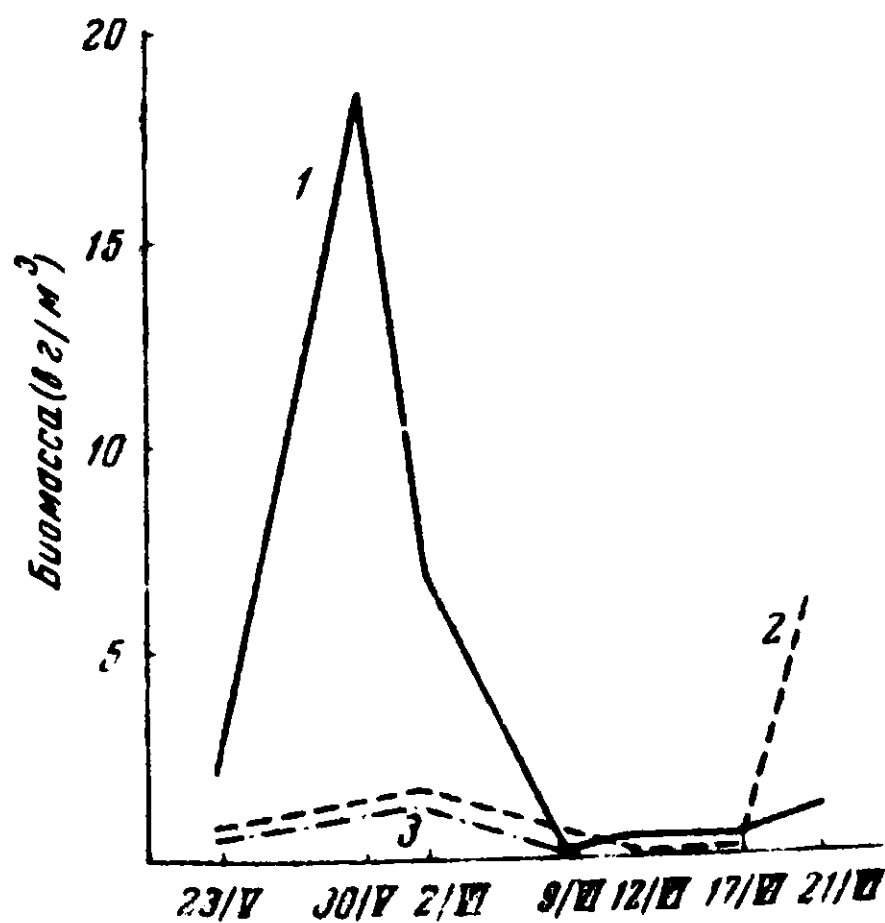


Рис. 8. Изменения средней биомассы ветвистоусых рачков в прудах

1 — пруд № 1; 2 — пруд № 2; 3 — пруд № 4

представители зоопланктона, как коловратки и ветвистоусые рачки. На рис. 7 и 8 представлены средние данные по биомассе коловраток и ветвистоусых рачков в исследованных прудах.

Рис. 7 и 8 показывают, что в неудобренном пруду № 4 биомасса и тех и других представителей зоопланктона была мала. Внесение минеральных удобрений способствовало увеличению в пруду № 1 числа коловраток во второй половине июня, когда сильно возросла первичная продукция органического вещества фитопланктона. В пруду № 2 усиленное развитие коловраток отмечалось в первой декаде июня, когда начался распад скошенной растительности и заметно увеличилась продукция бактерий.

Для оценки состояния кормовой базы мальков рыб особенно интересны данные о количестве ветвистоусых рачков. Рис. 8 показывает, что в пруду

№ 1 максимум биомассы этих рачков был 30 мая. Он был вызван мас-совым развитием *Daphnia magna*.

В пруду № 2 увеличение биомассы ветвистоусых рачков началось только во второй половине июня. Часто величина биомассы рачков, так же как и биомассы бактерий и фитопланктона, является результирующей между скоростью их размножения и скоростью выедания этих рачков мальками леща. Следует также учитывать и неравномерность распределения зоопланктона в прудах в зависимости от экологических условий окружающей среды, в частности содержания растворенного кислорода, и различную быстроту развития рачков в зависимости от наличия корма. Данные, иллюстрирующие такую неравномерность распределения в пруду № 2, представлены в табл. 5.

Как видно из данных табл. 5, по мере исчезновения растворенного кис-лорода около скошенной растительности рачки уходили в те части пруда, где содержание кислорода оставалось достаточно высоким. К моменту

Таблица 5

Распределение ветвистоусых рачков в пруду № 2 в зависимости от содержания в воде растворенного кислорода

Место взятия проб	23/V		2/VI		9/VI		17/VI		21/VI	
	O ₂ (в мг/л)	биомасса рачков (в мг/м ²)	O ₂ (в мг/л)	биомасса рачков (в мг/м ²)	O ₂ (в мг/л)	биомасса рачков (в мг/м ²)	O ₂ (в мг/л)	биомасса рачков (в мг/м ²)	O ₂ (в мг/л)	биомасса рачков (в мг/м ²)
Середина пруда .	9,18	161	—	—	—	—	—	—	3,8	12172
Около скошенной растительности	—	—	—	—	—	—	0	114	0	570
Северная канава, в 20 м от скошенной растительности . . .	—	1364	9,0	2882	—	1025	0	18	0	8997
Северная канава, в 100 м от скошенной растительности . . .	—	—	—	—	—	—	1,76	55	2,6	15080
Середина западной канавы вблизи скошенной растительности	—	—	—	—	—	—	—	—	0,86	1716
Вблизи водоспуска около скошенной растительности . . .	—	—	5,47	584	0,97	30	0	207	0	416
Южная канава у водоспуска . .	—	—	—	—	—	—	—	—	1,44	540

спуска пруда наибольшее скопление рачков наблюдалось в середине пруда и у северной канавы, где было наиболее высокое содержание рас-творенного в воде кислорода.

Вторым важным фактором, влияющим на быстроту развития зоо-планктона является обилие питательного материала. Как было выше по-

казано, в пруду № 2, куда вносили зеленые удобрения, суточная продукция бактериальной биомассы была значительно выше, чем в контрольном, неудобренном пруду № 4.

В связи с этим М. А. Кастальская-Карзинкина поставила опыты для определения быстроты размножения в этих прудах *Ceriodaphnia* sp., *Daphnia pulex* и *Macrothrix* sp.

По несколько рачков этих видов сажали в стеклянные трубки диаметром около 3 см, затянутые по концам мельничным газом, и выдерживали по несколько суток в водоеме.

Таблица 6

Влияние удобрения на быстроту размножения некоторых ветвистоусых рачков

Вид	Пруд	Число яиц в выводковой камере	Время от рождения до половой зрелости (в сутках)	Число пометов за 14 суток
<i>Ceriodaphnia</i> sp.	№ 2	2—4	9	8
	№ 4	2	10	6
<i>Daphnia pulex</i>	№ 2	12—18	7	9
	№ 4	8—12	9	5
<i>Macrothrix</i> sp.	№ 2	2—3	7	—
	№ 4	2	7	—

Из приведенных данных видно, что в удобряемом пруду № 2 у *Ceriodaphnia* sp. и *Daphnia pulex* плодовитость особей была больше и темп развития быстрее, чем в неудобряемом пруду № 4. Этого не наблюдалось у *Macrothrix* sp.

В пруду № 1, куда вносили минеральные удобрения, развитие животных шло несколько иначе. При облавливании пруда планктонной сеткой практически учесть количество животных не удалось. Детальные наблюдения за поведением мальков рыб показали, что молодь сазана держится около скоплений нитчатых водорослей. Анализы, проведенные М. Н. Кривобоксом и Н. Молоховой, выяснили, что все кормовые животные были сосредоточены в непосредственной близости от нитчаток. По мере разложения нитчаток, к 5 июля, количество животных около нитчаток резко снижалось (табл. 7).

Табл. 7 показывает, что биомасса животных при суммировании по поверхностных и придонных проб 28 июня составляла до 470 г/м², а 5 июля снизилась до 22 г/м². Такое сильное снижение вызвано, как нам кажется, с одной стороны, ухудшением кислородного режима в непосредственной близости к разлагающимся водорослям, что вызвало миграции животных в сторону от нитчаток, а с другой стороны — выеданием животных подросшими мальками леща и сазана.

ВЛИЯНИЕ ВНЕСЕНИЯ УДОБРЕНИЯ НА ТЕМП РАЗВИТИЯ МАЛЬКОВ ЛЕЩА

Суммарно все трофологические взаимоотношения в водоеме при внесении разных форм удобрений могли быть оценены по темпу развития мальков леща.

Зарыбление всех прудов было проведено одновременно. Контрольный пруд № 4 был зарыблен лещом и судаком. Молодь леща в основном слу

Таблица 7

Биомасса кормовых животных около зарослей нитчаток в пруду № 1

(г на 1 м²) *

Дата	Место взятия проб	<i>A'ona</i> sp.	<i>Chydorus</i> sp.	<i>Alone'la</i> sp.	<i>Macrothrix</i> sp.	<i>Bosmina</i> sp.	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	<i>Goluphomas</i> sp.	Все Cladocera	Все Copepoda	Chironomidae	Прочие	Все животные
18/VI	С поверхности, в зарослях высших растений .	2,07	0,46	4,6	—	—	—	—	7,14	3,57	10,30	19,00	40,01
	С поверхности, в канаве	6,68	1,21	—	0,25	0,37	0,81	—	9,45	8,15	17,23	323,0	357,83
5/VII	У дна, в канаве	1,2	4,75	—	—	—	0,08	0,15	6,23	6,84	58,1	39,4	110,57
	С поверхности, в зарослях высших растений .	0,65	—	—	—	—	—	—	0,67	—	0,89	9,0	10,54
	У дна, в канаве	0,04	—	—	—	—	—	—	0,04	0,21	—	11,98	12,27
	С поверхности, в канаве	—	0,1	—	—	—	—	—	0,1	—	5,8	4,84	10,84

* Приносим свою признательность М. Н. Кривобоку и Н. Молоховой за любезное предоставление нам этих данных.

жила пищей для молоди судака. Пруд № 2, куда были внесены «зеленые удобрения», был зарыблен лещом; пруд № 1, который удобряли минеральными удобрениями, был зарыблен лещом и сазаном. К концу вегетационного сезона наибольшее количество молоди леща оказалось в пруду № 2, и, следовательно, здесь для молоди могло создаться наибольшее напряжение в питании из-за недостатка кормов. Таким образом, условия развития леща в этих прудах были, конечно, не равноценны. Но, несмотря на бóльшую густоту населения в удобряемых прудах, темп развития молоди здесь был значительно быстрее, чем в контрольном пруду.

13 июня мальки из контрольного пруда были спущены в Дон, и в этот же день был определен средний вес мальков леща в прудах № 1, 2 и 3. В пруд № 3, подобно пруду № 4, удобрения не вносили, и его также можно рассматривать как контрольный водоем (рис. 9).

Вес мальков леща в пруду № 1, куда вносили минеральные удобрения, оказался в 1½ раза больше, чем в контрольных прудах, а в пруду № 2, куда вносили «зеленые удобрения», в 2½ раза больше. В дальнейшем рос

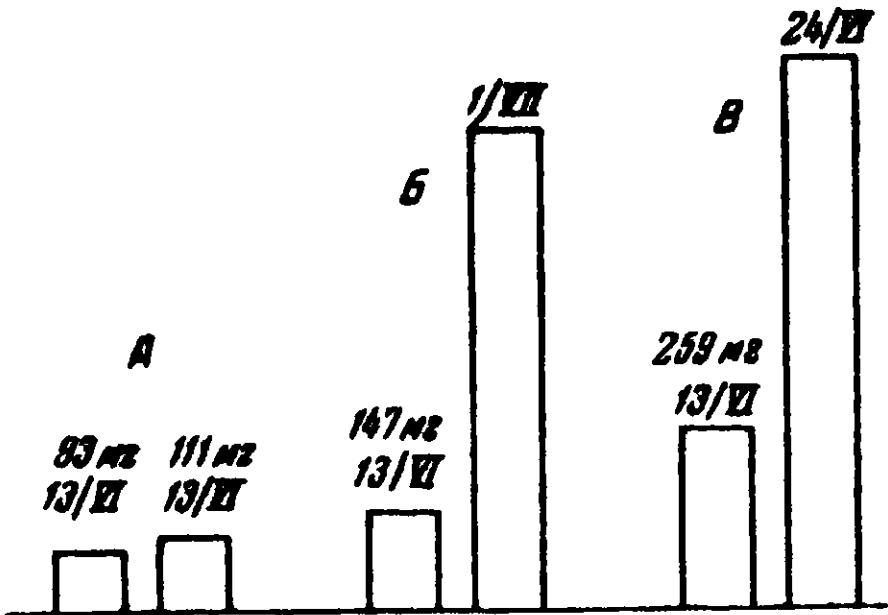


Рис. 9. Вес мальков леща в опытных прудах
А — без удобрений; Б — внесены минеральные удобрения; В — внесены зеленые удобрения

мальков леща в пруду с «зеленым удобрением» намного опередил их рост в пруду, куда вносили минеральные удобрения. Таким образом, правильно используя зеленые удобрения в прудовом хозяйстве, можно добиться высоких темпов развития молоди леща.

Наибольшую опасность при внесении «зеленых удобрений» представляет возможность сильного снижения содержания растворенного в воде кислорода, что может привести к замору.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сопоставление результатов внесения минеральных и органических удобрений в виде скошенной зеленой растительности показало, что наилучший темп роста мальков леща наблюдался при внесении зеленых удобрений.

При внесении минеральных удобрений развитие фитопланктона — источника питания для зоопланктона — во времени сильно запоздало. Поэтому в середине июня зоопланктон в основном был сосредоточен в непосредственной близости от скоплений нитчатых водорослей. Таким образом, начало внесения минеральных удобрений нужно приурочивать к более ранним срокам или вносить их сразу в значительно большем количестве, как это делала И. Ф. Вельтищева (1952) в прудах осетрового рыбзавода на Куре. Это дало ей возможность вызвать массовое развитие фитопланктона в более короткие сроки. Но этот прием для рыбхозов Дона должен быть еще проверен. Основным отличием этих прудов является бедность фитопланктона в воде, поступающей из Дона в момент наполнения прудов. Возможно, что при заполнении прудов и внесении удобрений нужно будет одновременно вносить и культуру протококковых водорослей.

Данные наблюдений на пруду № 2 показывают, что здесь, в основном благодаря бактериальному питанию, количество зоопланктона удалось удержать на высоком уровне, хотя он и мигрировал по пруду в зависимости от изменения кислородного режима. Главную роль в питании мальков леща в этом пруду играли ветвистоусые рачки, в противоположность контрольному пруду № 4, где они в пище лещей составляли ничтожный процент.

При применении «зеленых удобрений» приходится обращать большое внимание на кислородный режим водоема. Особенно сильное снижение содержания кислорода в воде обычно наступает в ранние утренние часы, когда поглощение кислорода в процессе распада скошенной растительности идет интенсивнее, чем пополнение его запасов в результате фотосинтеза и поступления из атмосферы.

Нужно предусмотреть в это время возможность подачи свежей речной воды или же давать меньшие количества «зеленых удобрений», сосредоточив их в одном участке, чтобы заморная зона не могла распространиться на площадь всего пруда.

ВЫВОДЫ

1. Опыты на прудах рыбхоза «Усть-Койсуг» показали, что при внесении удобрений в виде скошенной растительности в развитии зоопланктона основную роль играет бактериальный корм.

2. В сильно заросших прудах выкашивать нужно всю площадь, а в качестве удобрений оставлять $\frac{1}{4}$ часть скошенной растительности.

3. Косьба должна производиться в наиболее ранние сроки, в конце апреля или начале мая; только в этом случае можно обеспечить развитие полноценной кормовой базы для зоопланктона.

4. При внесении минеральных удобрений в пруд рыбхоза в первую очередь наблюдалось усиленное развитие нитчатых водорослей, а на них — большое количество перифитонных водорослей. Последние, очевидно, и служили основной пищей для зоопланктона до момента массового развития фитопланктона.

5. Сильное развитие фитопланктона наступило приблизительно через 3 недели после первого внесения минеральных удобрений. Таким образом, чтобы удержать развитие зоопланктона на должной высоте, удобрения в условиях рыбхозов Дона нужно вносить в конце апреля.

6. Вопрос о том, какие удобрения необходимы, может быть решен при помощи метода «гидробиологической производительности» А. В. Францева (1932), с использованием *Scenedesmus quadricauda* в качестве показательного организма.

7. Массовое развитие желаемого вида протококковых водорослей в фитопланктоне пруда можно вызвать примерно через месяц после внесения в пруд культуры этой водоросли.

8. Путем внесения минеральных удобрений удалось ускорить рост и получить увеличение веса мальков леща в $1\frac{1}{2}$ раза, а путем внесения «зеленых удобрений» — в $2\frac{1}{2}$ раза.

ЛИТЕРАТУРА

- Вельтищева И. Ф. 1952. Повышение продуктивности прудов при выращивании молоди осетровых. Рыбное хоз-во, № 12.
- Винберг Г. Г. 1952. Биологические основы минерального удобрения рыболодных прудов. Успехи совр. биологии, т. XXXIV, вып. 1 (4).
- Винберг Г. Г. 1953. Исследования потребности в минеральных удобрениях рыболовных прудов БССР. Уч. зап. Белорус. ун-та, вып. 17, сер. биол.
- Винберг Г. Г. и Иванова А. И. 1935. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания водной массы озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение II. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 20.
- Гаевская Н. С. 1940. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Моск. техн. ин-та рыбной пром-сти и хоз-ва, вып. 3.
- Гаевская Н. С. 1947. Некоторые задачи гидробиологии в области рыбного хозяйства. Рыбное хоз-во, № 10.
- Гаевская Н. С. 1953. Выращивание массовых культур протококковых водорослей для рыбного хозяйства. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Иванов М. В. 1954. Определение времени генерации водных бактерий в рыбхозе дельты реки Волги. Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, вып. III.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. XXIV, вып. 1.
- Исакова-Кео М. М. 1950. Зональный метод выращивания живых кормов и его значение для прудового хозяйства и рыболовных заводов. Вестн. Ленингр. ун-та, № 8.
- Кузнецов С. И., Караникин Г. С., Егорова А. А., Кастальская М. А., Карасикова А. А., Иванов М. В., Заварзин Г. А. и Дерюгина З. П. 1956. Применение жесткой растительности в качестве зеленого удобрения с целью повышения рыбопродуктивности верестово-выростных хозяйств. Вопр. ихтиологии, вып. 5.
- Мануйлова Е. Ф. 1951. Опыт первого года работы по повышению продуктивности водоемов Новгородской области. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 1. Проблемы гидробиологии внутренних вод.
- Мусатова А. Я. и Кузнецов С. И. 1952. Управление продуктивностью водоемов путем использования биологических методов при внесении удобрений. Тр. Ин-та микробиологии, т. I.
- Родина А. Г. 1949. Бактерии как пища водных животных. Природа, № 10.

- Родина А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, вып. 1. Проблемы гидробиологии внутренних вод.
- Родина А. Г. 1952. Динамика бактериальной биомассы при использовании зеленого удобрения в рыбоводных прудах. Докл. АН СССР, т. LXXXIV, № 6.
- Францев А. В. 1932. Опыт оценки гидробиологической производительности московской воды. Микробиология, т. I, вып. 2.
- Хомчук А. А. 1948. Рыбоводно-биологическая эффективность засева выростных прудов вико-овсяной смесью. Тр. Научно-иссл. ин-та прудового и озерного хозяйства УССР, № 5.
-

А. А. ПОТАПОВ

**ФОТОСИНТЕЗ ПОГРУЖЕННЫХ РАСТЕНИЙ
В СВЯЗИ С ЗАРАСТАНИЕМ ВЕРХОВЬЕВ
ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

(Институт малярии, медицинской паразитологии и гельминтологии Министерства здравоохранения СССР)

В настоящей статье излагаются материалы экспедиции¹, проведенной нашим Институтом в верховьях Цимлянского водохранилища в 1953 г. Это был второй год существования водоема, и в этом году он впервые был наполнен до проектной отметки. Одной из задач летней работы было изучение фотосинтеза погруженных гидрофитов, имеющих анофелогенное значение, и заключение о возможности распространения их по глубинам при существующих показателях прозрачности воды водохранилища.

Работа проводилась с июня по сентябрь в районе дер. Пятиизбянки, в 12 км ниже г. Калача. Общее научное руководство осуществлялось В. Н. Беклемишевым.

Водные растения с давних пор служили классическим объектом, на котором ставились опыты по изучению ассимиляции зеленых растений. К сожалению, в качестве объектов брали почти всегда одни и те же виды из водорослей — хлореллу и из цветковых — элодею. Все же фотосинтез водных растений изучен гораздо лучше, чем, например, минеральное питание и другие процессы их жизнедеятельности.

Гидрофитам принадлежит важная роль в жизни водоемов, нередко они полезны или вредны человеку и заслуживают того, чтобы быть не только средством, но и предметом изучения. При этом изучение физиологии водных растений должно быть тесно связано с изучением их экологии и распространения в природе. До сих пор работы такого рода были посвящены в основном морским водорослям и лишь немногие — пресноводным высшим растениям.

Американскими авторами, работавшими на Висконсинских озерах, было установлено, что на фотосинтез погруженных гидрофитов влияют погода и степень прозрачности воды.

Для элодеи и роголистника оптимальные условия фотосинтеза были на глубине 5 м, а в пасмурную погоду — у поверхности (Schomer, 1934). Мейер и Херитаж (Meyer & Heritage, 1941) нашли, что в мутной воде компенсационная точка² у роголистника

¹ В экспедиции участвовали студенты Московского государственного университета Н. Л. Гришина, И. Л. Пырина и А. П. Гришин.

² Под влиянием недостатка света или других причин величина фотосинтеза может снизиться до такой степени, что выделение кислорода делается равным его поглощению, и тогда выделяемая в процессе дыхания углекислота будет разлагаться зелеными клетками целиком. Такое соотношение дыхания и фотосинтеза называется компенсационным пунктом, или точкой (термин, введенный Лундегордом).

была на глубине 1—2 м, а в период максимальной прозрачности воды — между 8—10 м. Мейер и др. (Meyer и др., 1943) на основании своих опытов с рдестом Ричардсона, резухой гибкой и валлиснерией американской, считают, что фотосинтез у всех растений погружении на глубину 10 м ассимилировала в 4 раза слабее, чем у поверхности, в то время как освещенность уменьшилась в 200 раз.

По нашим наблюдениям на Ивановском водохранилище компенсационная точка у элодеи находилась на глубине 3,0 м, у рдеста пронзенного — на 2,8 м и у роголистника — на 2,6 м (Потапов, 1955).

Физические свойства воды водохранилищ изучены еще очень слабо. Однако несомненно, что мутность воды этих водоемов несравненно выше, чем в озерах. Исследования по биологии гидрофитов охватывают весьма немногие виды, главным образом озерной растительности. Имело бы практический интерес собрать более полные данные о том, как протекает фотосинтез у большинства высших погруженных растений в конкретных условиях освещения и химизма воды наших водохранилищ. Эти сведения необходимы для изучения вопросов зарастания и анофелогенности водоемов и при оценке их общей биологической продуктивности.

1. СЕЗОННЫЕ И СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОСВЕЩЕННОСТИ ВОДЫ ПО ГЛУБИНАМ

Степень прозрачности воды в основном определяется почвенно-географическими условиями, в которых находится водохранилище. Геоморфология берегов, степень защищенности от волнения, а также характер затопленных грунтов и почв определяют количество взвешенных в воде глинистых и органических продуктов и, нередко, обилие планктона. Чем меньше в воде взвешенных частиц, тем глубже проникает свет и, следовательно, на большей глубине возможен синтез органического вещества водными растениями. Искусственно повышая мутность воды, можно, наоборот, прекратить процессы фотосинтеза и вызвать отмирание растений. На этом основан, например, один из методов борьбы с «цветением воды».

Измерения прозрачности воды мы производили еженедельно на фарватере бывшего русла Дона, напротив дер. Пятиизбянки. Для этой цели применяли фотометр системы «Вестон» с шкалой, градуированной в фут-свечах¹. Освещенность выше предела, допускаемого шкалой, определяли при помощи диафрагмы. Пластинку с селеновым фотоэлементом заключали в стеклянный цилиндр и опускали на тросике на нужную глубину. Измерениями, которые делались ровно в 12 час. дня, требовалось установить, во-первых, на какую глубину проникает свет в ясную и пасмурную погоду при данной прозрачности воды водохранилища, а во-вторых, как меняется освещенность в течение сезона.

Кривые на рис. 1, полученные на основании измерений в течение дня 21 июля, в период низкой прозрачности воды, показывают интенсивное и равномерное поглощение света водой. По средним данным освещенности воды с июня по сентябрь, на глубинах от 0,1 до 4 м в каждом однометровом слое поглощалось 81—83% света, падающего на его верхнюю поверхность (табл. 1). На глубине 5—5,5 м стрелка прибора, как правило, уже не показывала наличия света даже в полдневные часы.

Количество проникающего в глубину света в значительной степени зависит и от метеорологических условий. В пасмурную погоду, по измерениям 29 июня, количество света, например на глубине 1,0 м, составляло 33% того количества, которое наблюдалось на этой глубине

¹ 1 фут-свеча = 10,76 метр-свечам, или люксам

Таблица 1

Средняя (из 12 наблюдений за сезон) освещенность глубин в 12 час. дня в ясный день и в пасмурную погоду

(в фут-свечах)

Погода	Глубина (в м)										
	0,1	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	4,5	5,0
Ясно . .	3000	1400	534	246	98	43,2	19,1	8,5	3,6	1,5	0,6
Облачно . .	1155	480	180	58	26,3	8,2	3,0	1,5	0	0	0

в безоблачный день, а на глубине 2,5 м — всего 19%. Глубже 3,5—4 м свет уже не проникал.

Кривые освещенности воды позволяют установить длину дня с тем или другим освещением на любом из горизонтов. Например, световой день с

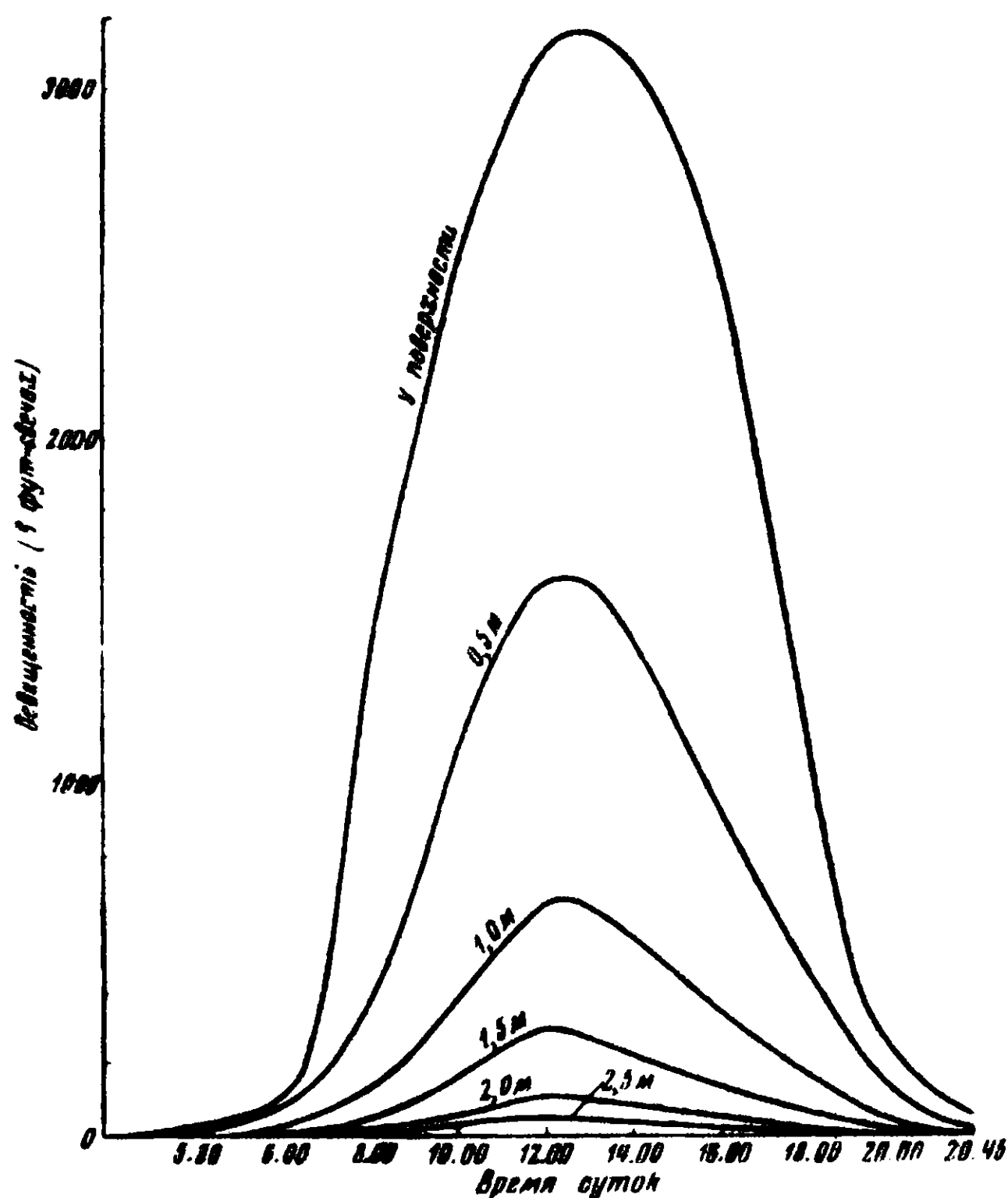


Рис 1. Освещенность разных горизонтов воды Цимлянского водохранилища в течение дня (21/VII 1953 г.)

освещенностью в 300 фут-свечей и выше может быть на глубине 1,0 м в течение 7 час. и т. д. Зная, при каком освещении наступает у погруженного растения компенсационная точка, можно установить, сколько часов оно будет синтезировать с положительным балансом на данной глубине.

Еженедельные измерения прозрачности воды с 17 июня по 11 сентября 1953 г. показали, что величина прозрачности воды не была постоянной и испытывала значительные колебания как в поверхностных, так и в придонных слоях. Можно ли объяснить эти колебания разной интенсивностью «цветения воды» водохранилища, которое отмечалось все лето, или они происходили вследствие изменения количества минеральной взвеси?

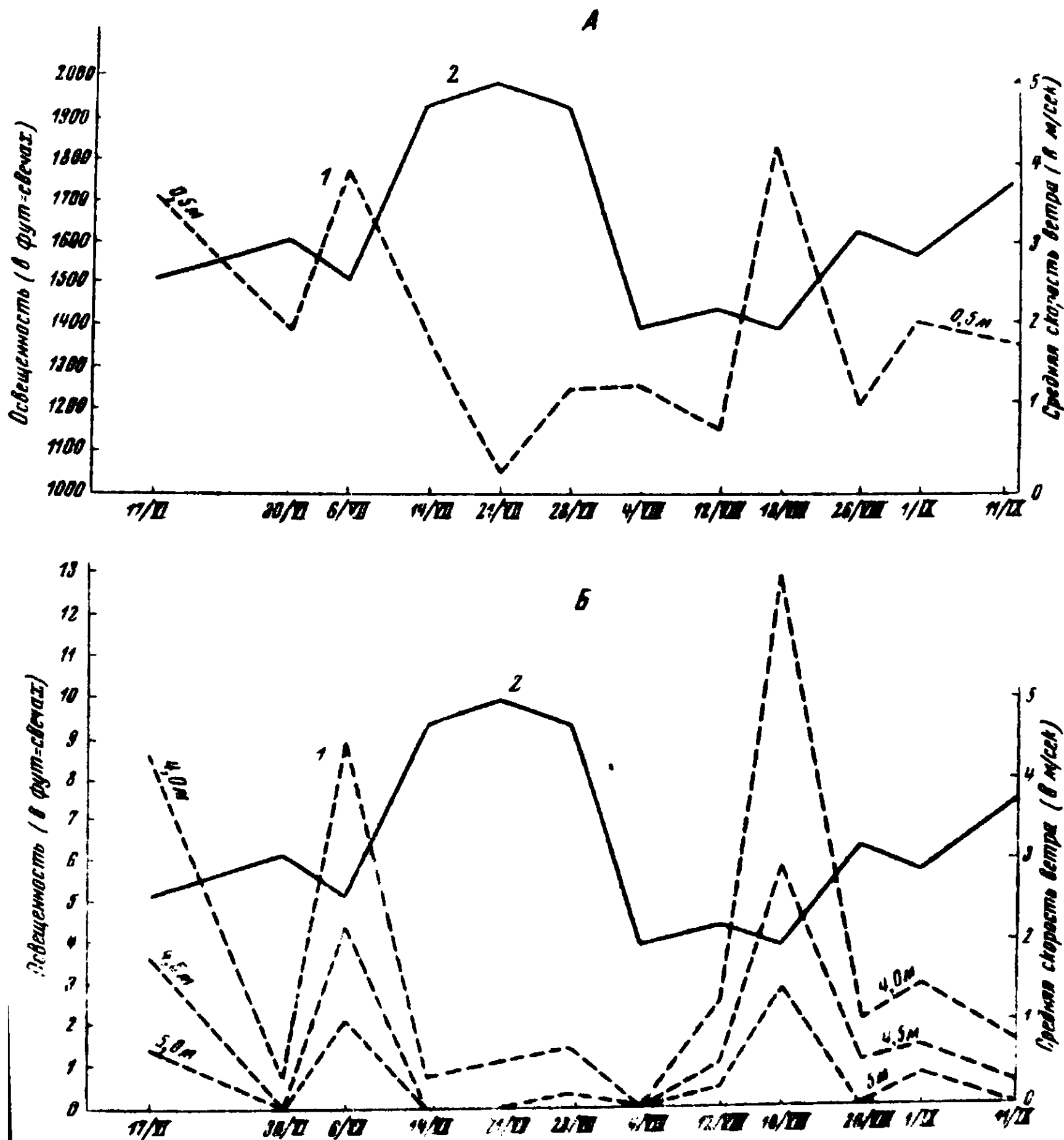


Рис. 2. Сезонные изменения прозрачности (освещенности) воды и средняя скорость ветра в эти периоды. По наблюдениям в 12 час. дня около дер Пятизбянки

А — на глубине 0.5 м; Б — на глубинах 4–6 м;
1 — освещенность; 2 — скорость ветра

Сопоставляя кривые освещенности с сезонной кривой скоростей ветра, мы нашли, что низкая прозрачность почти всегда наблюдалась после нескольких дней ветреной погоды, а после штилей прозрачность резко возрастала. Особенно характерны июльские наблюдения (рис. 2). Значит, «цветение воды» в данном случае существенного значения не имело и снижение прозрачности происходило вследствие взмучивания главным образом донных иловых частиц. Продукты размыва берега играли меньшую

роль, так как опыты проводились на расстоянии 250—300 м от него, в месте с глубиной 6—9 м. Если бы сроки наблюдений точнее совпадали с границами тихих и ветреных периодов, то изменения мутности воды в зависимости от ветровых явлений были бы еще более очевидны, особенно на мелководных участках. Следовательно, физические свойства воды, погода и географическое положение водоемов определяют в итоге условия освещенности воды как в течение суток, так и в течение сезона.

В открытых и глубоководных плесах водохранилищ прозрачность воды выше и должна обнаруживать меньше колебаний в течение сезона.

Если сравнивать водохранилища разного возраста, то недавно созданные всегда будут иметь за счет минеральной взвеси более высокие показатели мутности воды, чем давно существующие. В последних процессы переработки дна и берегов идут медленнее и условия освещения воды улучшаются, чему способствует также появление зарослей гидрофитов на мелководьях и по берегам.

2. ФОТОСИНТЕЗ ПОГРУЖЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА РАЗНЫХ ГЛУБИНАХ

Дальше мы поставили себе цель установить, во-первых, как протекает фотосинтез у растений на разных глубинах при описанной выше прозрачности воды водохранилища, во-вторых, выяснить влияние химизма воды (главным образом количества углекислоты) на интенсивность фотосинтеза водных растений. Во всех случаях дыхание растений не учитывалось, поэтому мы имели дело не с истинным фотосинтезом, а с наблюдаемым по количеству выделенного кислорода.

В этих опытах применялась та же методика, что и в нашей работе на Иваньковском водохранилище (Потапов, 1955), но было значительно увеличено число колб, которые укрепляли в специальных деревянных дисках (рис. 3). В колбы объемом 0,5 л помещали 2—3 верхушки самых молодых побегов растения, взятого с глубины в среднем 0,5 м. Перед помещением в колбы побеги некоторое время выдерживали в затененном сосуде, чтобы устранить влияние предыдущих условий освещения, т. е. физиологически уравнивать растения. Сухой вес побегов в каждой колбе не превышал 0,5 г, а в большинстве случаев был значительно меньше. При данном объеме колб это позволяло удлинить экспозицию на каждом горизонте, не вызывая перенасыщения воды кислородом, что способствовало повышению точности результатов.

Для наполнения колб брали более бедную кислородом воду с глубины 5 м. Из имеющихся в диске 5 колб для испытуемого растения предназначалось 4 колбы, а пятая содержала только воду и служила контролем. Таким образом, при работе с каждым растением соблюдалась четырехкратная повторность.

Диск с заряженными колбами опускали на глубину 4 или 5 м, где фотометр обычно не показывал наличия света, и выдерживали 1 час. В этих условиях в колбах с растениями обычно наблюдалась убыль кислорода; иначе говоря, дыхание преобладало над фотосинтезом. Затем, постепенно поднимая диск и укорачивая экспозицию (до 20—30 мин. у поверхности), мы определяли величину фотосинтеза на всех других горизонтах. В середине срока экспозиции на уровень диска спускали фотоэлемент, который отмечал среднюю интенсивность света на данной глубине. После опыта растения высушивали в термостате и взвешивали. Количество выделенного кислорода пересчитывали на 1 г сухого вещества растений в час.

Опыты проводили всегда в ясную погоду, но все же интенсивность освещения каждый раз колебалась в зависимости от времени суток и сте

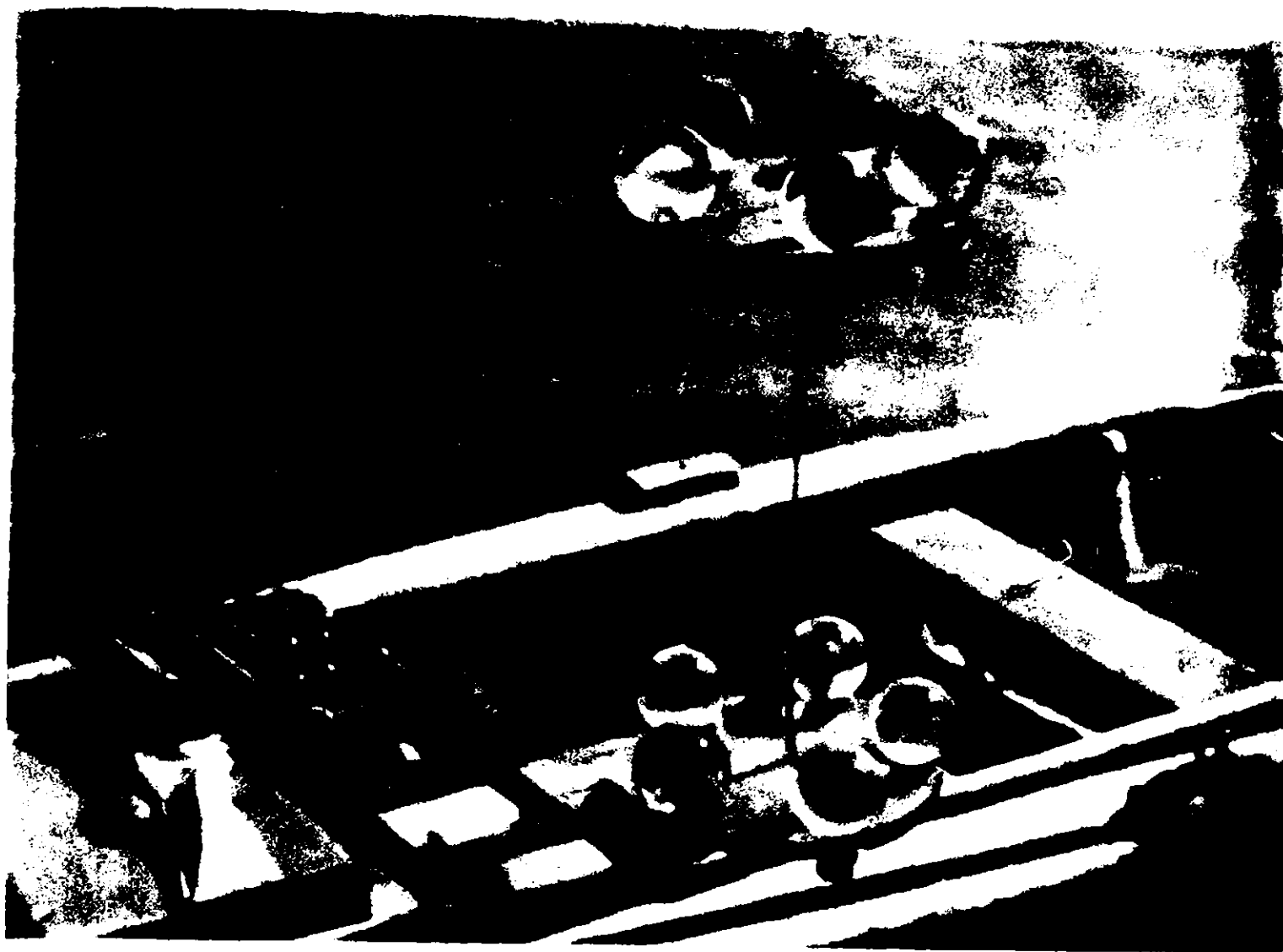


Рис. 3. Диски с колбами, подвешенные на тросике, перед погружением в воду. На доске — фотометр и ящик с кислородными электродами.

пени прозрачности воды. Поэтому для сравнения интенсивности фотосинтеза всех взятых растений приходилось полученные данные пересчитывать еще на среднюю освещенность на каждом горизонте. При этом, конечно, допускалась некоторая ошибка (точной пропорциональной зависимости между интенсивностью света и фотосинтезом нет), но ошибка была бы еще большей при сопоставлении опытов без введения поправки на интенсивность света. Самым точным было бы измерение фотосинтеза у всех растений одновременно, но в наших условиях это было невыполнимо.

Отсутствие на водохранилище больших зарослей погруженных растений (если не считать скоплений кладофоры) и бедность их в видовом отношении значительно тормозили работу. Например, желательно было иметь в числе опытных растений элодею, но она после создания водохранилища совершенно исчезла.

Для наблюдений были взяты почти все виды погруженных растений, встречавшиеся на Цимлянском водохранилище в 1953 г.: *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris* и из водорослей — *Cladophora* sp.

После опытов с каждым растением в отдельности и соответствующих пересчетов на среднее освещение был получен общий график ассимиляции для всех гидрофитов (рис. 4). Для наглядности на график наложена кривая освещенности, построенная по средним данным освещенности на каждом горизонте.

Мы видим, что компенсационная точка для большинства растений находилась в среднем на глубине между 2 и 3 м. С повышением интенсивности освещения энергия ассимиляции пропорционально возрастала, и между 2 и 1 м отмечался оптимум. Дальнейшее увеличение света на горизонте от 1 м до поверхности вызывало уже замедленное нарастание

интенсивности фотосинтеза. У пузырчатки фотосинтез у поверхности был даже ниже, чем на глубине 1 м. Из всех растений только рдест гребенчатый дал до самой поверхности сильное нарастание интенсивности фотосинтеза.

Для сравнения аналогичные измерения были проделаны с синезелеными и диатомовыми водорослями. Для этого через планктонную сетку

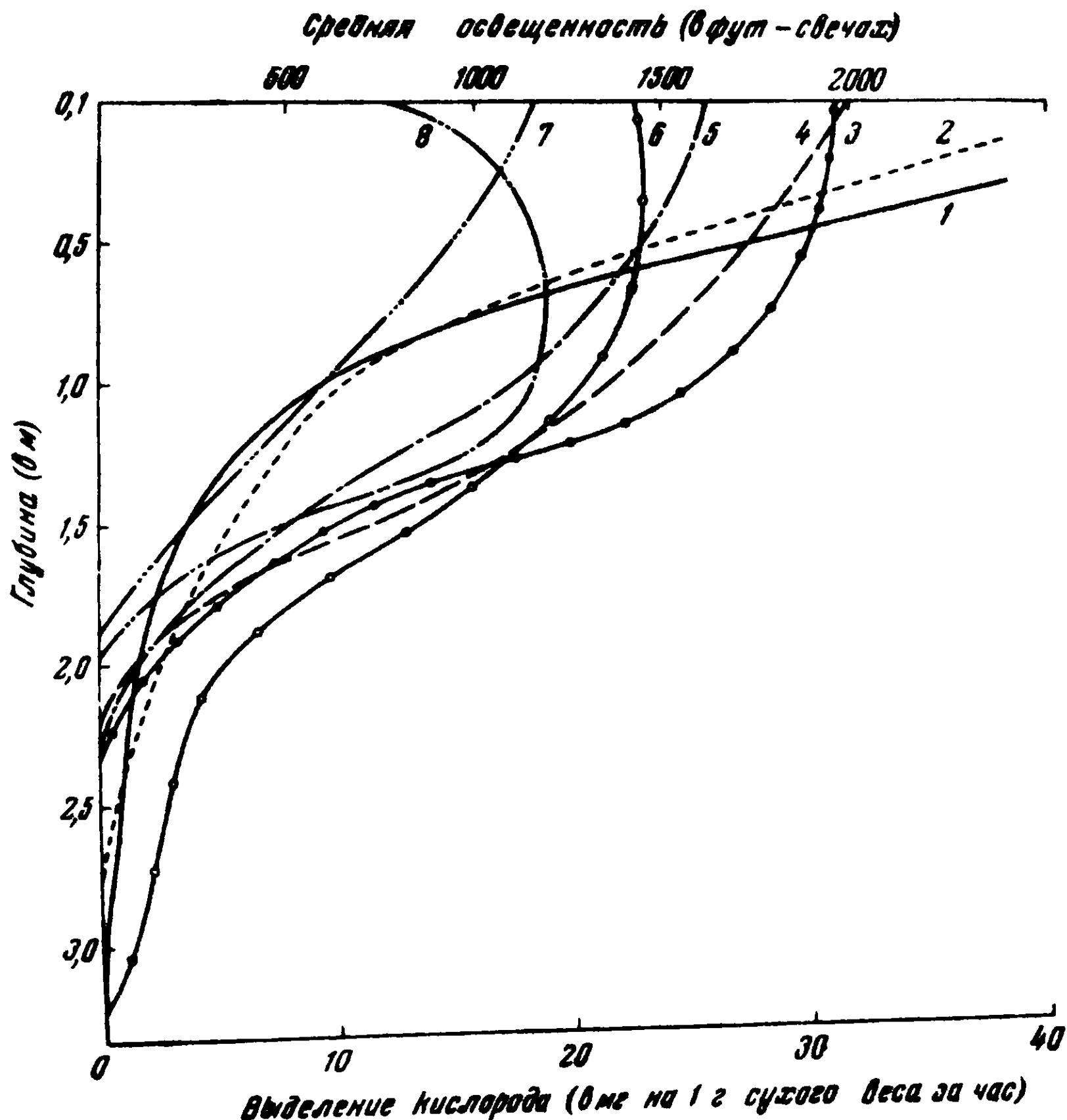


Рис. 4. Фотосинтез погруженных гидрофитов и средняя освещенность воды на различных глубинах

1 — освещенность, фотосинтез: 2 — *Potamogeton pectinatus*, 3 — *Myriophyllum verticillatum*, 4 — *P. perfoliatum*, 5 — *P. lucens*, 6 — *Cladophora* sp, 7 — *Ceratophyllum demersum*, 8 — *Utricularia vulgaris*

профильтровывали отмеренное количество воды и полученные более или менее одинаковые пробы концентрированного планктона помещали в колбы. Компенсационная точка у водорослей отмечалась на глубине около 3 м; выше кривые ассимиляции и света шли совершенно параллельно до самого верхнего горизонта и угнетения фотосинтеза не показывали. Правда, общая освещенность воды в этот период была довольно низкой (рис. 5)

Большинство погруженных растений относится, очевидно, к теневыносливым формам, и оптимум фотосинтеза лежит у них близ поверхности только в пасмурную погоду. В остальных случаях он смещается на глу-

бины с более умеренным рассеянным светом. При ярком свете особенности разных видов растений проявляются еще сильнее, чем при слабом. Однако биологические свойства отдельных видов могут значительно варьировать вследствие способности погруженных гидрофитов приспосабливаться к конкретным экологическим условиям. Поэтому экземпляры одного вида, но взятые с разных глубин, могут относиться к свету совершенно различно.

Придавая исключительно важное значение степени освещенности, мы все же сделаем ошибку, если не будем учитывать и другие факторы среды. В литературе имеется достаточно данных, указывающих на большую зависимость процесса фотосинтеза от температуры, реакции среды, состава газов и минерального питания растений. Например, известно, что с повышением температуры процесс дыхания усиливается почти безгранично, в то время как ассимиляция, несмотря на добавочное освещение, стимулируется гораздо слабее и, достигнув оптимума, снижается. Этим объясняется тот факт, что при низких температурах воды, например в северных морях, растения могут существовать на больших глубинах при слабом освещении. В другом случае ограничивающими факторами могут быть реакция среды и источники углекислоты.

Выяснению роли жесткости воды как источника углекислоты для ассимиляции и была посвящена вторая серия опытов с указанными выше растениями. Для этого мы воспользовались весьма существенными различиями минерального состава природных вод. Для наполнения колб была взята вода из водохранилища, колодца и родника. Последний, выклиниваясь высоко на склоне, отличаясь от других родников этой местности исключительно мягкой водой. В колодце вода была сильно минерализована. Вода водохранилища по жесткости занимала среднее положение. О химизме воды каждого источника можно судить по результатам сокращенного анализа (табл. 2).

Колбы с растениями держали на свету в течение часа. Количество выделившегося кислорода, пересчитывали на 1 г сухого вещества в час и на среднее освещение. На рис. 6 изображены результаты опытов, проведенных при освещении 727 и 3600 фут-свечей. Эти результаты показывают, что в родниковой воде ассимиляция протекала у всех растений на низком уровне, а в колбах с роголистником и рдестом гребенчатым наблюдалось даже поглощение кислорода. В воде, же из водохранилища, а тем более в колодезной (с большими запасами свободной углекислоты и бикарбона-

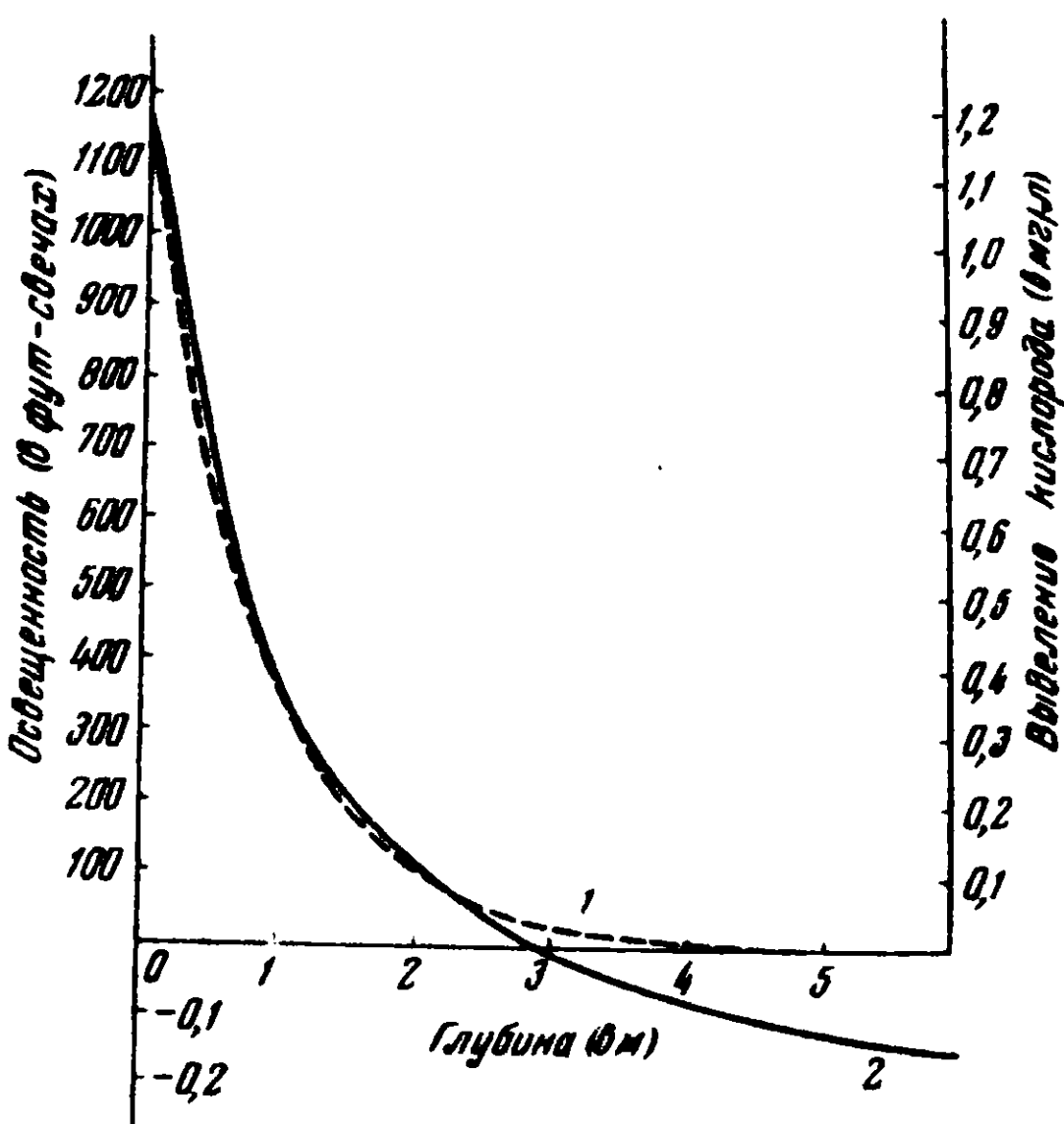


Рис. 5. Фотосинтез фитопланктона (преобладают *Microcystis aeruginosa* и *Melosira granulata*)

1 — освещенность; 2 — фотосинтез

тов) выделение кислорода шло в несколько раз интенсивнее. Температура воды после экспозиции была 27—31°; возможно, что это отрицательно

Таблица 2

Химический состав вод, взятых для опыта

Источник воды	Удельная электропроводность $K_{10} \cdot 10^{-4}$	pH	Содержание (в мг/л)					
			углекислота			Cl'	Ca··	SO ₄ ^{''}
			свободная	бикарбонатная	общая			
Колодец	3440	7,4	60,7	343,0	403,7	274,4	571,2	279,1
Водохранилище (фарватер Дона)	514	7,6	1,4	193,6	198,0	28,0	187,6	10,3
Родник	266	7,2	6,6	44,0	50,6	21,4	57,1	84,4

сказывалось на процессе во всех колбах. В первом опыте при более слабом освещении увеличение содержания общей углекислоты в воде с 50 до

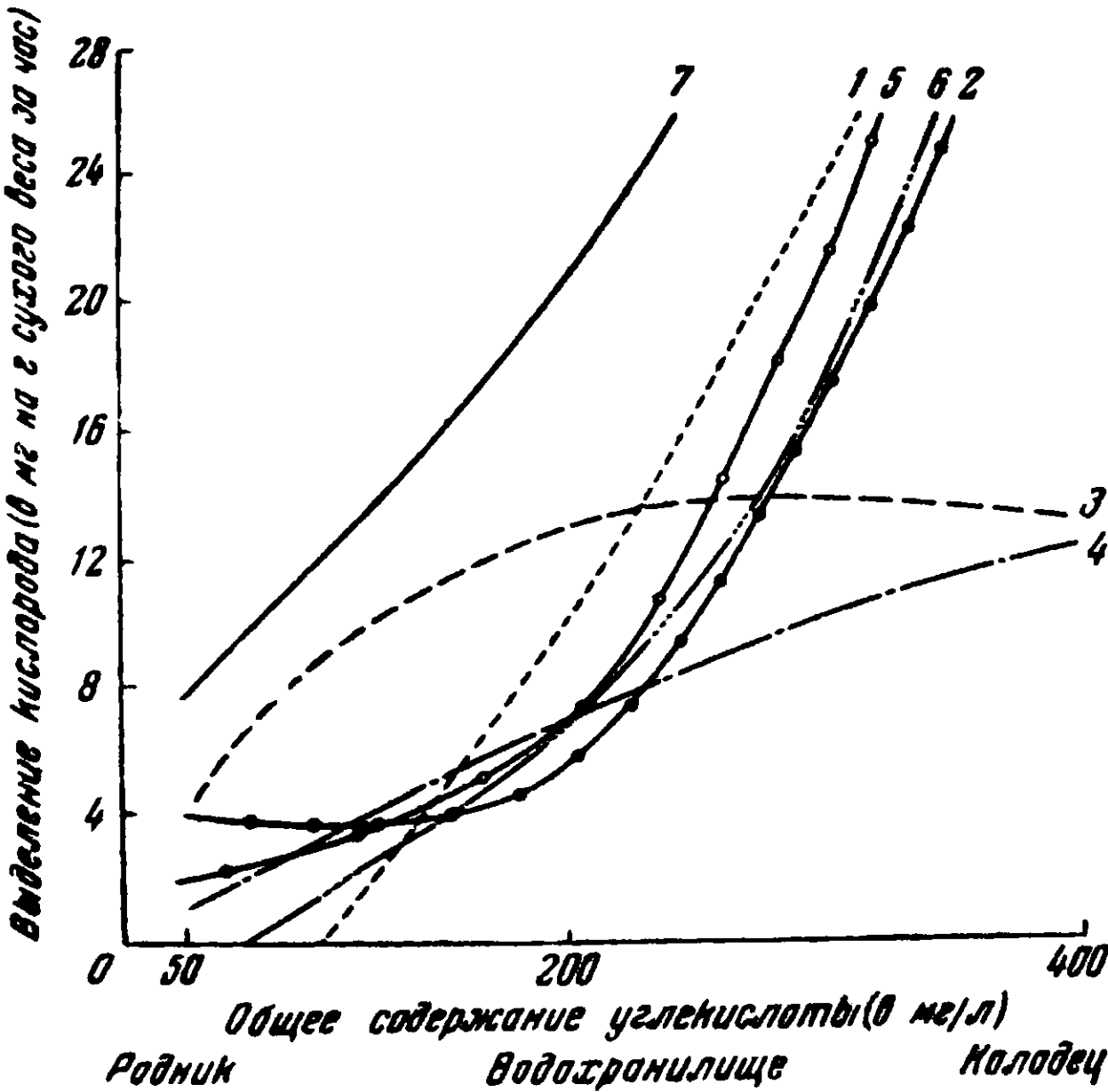


Рис. 6. Фотосинтез погруженных растений в зависимости от содержания углекислоты в воде. При среднем освещении: 727 фут-свечей (2, 3, 5, 7) и 3600 фут-свечей (1, 4, 6)

1 — *Potamogeton pectinatus*, 2 — *Myriophyllum verticillatum*, 3 — *P. perfoliatus*, 4 — *P. lucens*, 5 — *Cladophora* sp., 6 — *Ceratophyllum demersum*, 7 — *Utricularia vulgaris*

400) мг/л стимулировало фотосинтез у рдеста пронзенного, урути и пузырчатки в среднем в 9 раз, а у кладофоры — даже в 20 раз. Во втором опыте с рдестом гребенчатым и роголистником при сильном освещении химизм воды оказался еще сильнее. Слабее других растений реагировал рдест

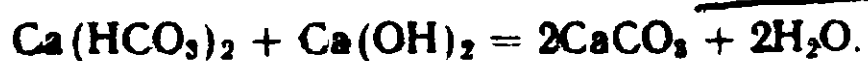
блестящий, у которого фотосинтез усилился только в 3 раза. Характерно, что абсолютное значение величины фотосинтеза у крупнолистных растений было значительно ниже, чем у гидрофитов с мелкорассеченным листом. Это особенно заметно в водах с высоким содержанием углекислых соединений. Следует подчеркнуть, что содержание углекислых соединений, очевидно, имело решающее значение в наших опытах и определяло характер полученных кривых.

С экологической точки зрения представляют большой интерес факты обратного воздействия погруженной растительности на химический состав воды. Например: как изменяется карбонатное равновесие в воде под влиянием ассимилирующих растений, в какой последовательности усваиваются различные формы углекислоты растениями?

Напомним, что наличие значительных количеств свободной углекислоты в воде исключает возможность присутствия в ней карбонатов, так как они переходят в бикарбонаты.



Бикарбонаты присутствуют в природных водах всегда. При интенсивном потреблении растениями свободной углекислоты последняя может исчерпаться, и растения начинают усваивать углекислоту бикарбонатов, что может снова привести к образованию карбонатов. По представлению некоторых авторов (Ruttner, 1921; Шутов, 1926; Arens, 1930, 1936), происходит это следующим образом. Растения активно поглощают растворимый $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ и выделяют эквивалентное количество $\text{Ca}(\text{OH})_2$, который и является причиной сильного подщелачивания воды вокруг ассимилирующих листьев. Образование же карбоната или известня на листьях объясняется реакцией:



Подробнее на этом вопросе мы останавливались в ранее опубликованной литературной сводке (Потапов, 1950).

Для эксперимента снова была взята вода из тех же трех источников с известным заранее содержанием карбонатных солей. Наполненные колбы с погруженными растениями выставляли на солнечный свет, но теперь уже на более длительное время. После экспозиции устанавливали изменения, которые произошли в составе воды по отношению к контролю (табл. 3).

Табл. 3 показывает, что погруженные ассимилирующие растения являются мощным фактором, активно воздействующим на химизм воды,

Таблица 3

Изменения физико-химических свойств воды под влиянием фотосинтеза погруженных растений (рдеста блестящего)
(экспозиция 2 часа)

Источник воды	Электропро- водность K ₂₀ 10 ⁻²		Углекислота (в мг/л)								Всего усвоено растением углекислоты (в мг)	
			свободная		бикарбо- натная		карбонат- ная		общая			
	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	до опыта	после опыта	свободной	бикарбонат- ной
Колодец . .	3434	3359	80	30	343	341	—	—	403	371	30,0	2,0
Водохрани- лище . .	586	522	4,4	0	193	138	—	9,0	197,4	147	4,4	55,0
Родник . .	273	288	6,6	0	44	5,3	—	4,4	50,6	9,7	6,6	38,7

а следовательно, на все биологические процессы в водоеме. Растения прежде всего усваивали свободную углекислоту; например, в колодезной воде, где ее было много, количество бикарбонатов почти не убавилось. В воде водохранилища и родника, наоборот, основным источником углекислоты были бикарбонаты. При исчезновении свободной углекислоты в воде начинают обнаруживаться карбонаты.

Электропроводность воды в результате ассимиляций растений, как правило, снижалась. Только в родниковой воде, по непонятным причинам, отмечалось незначительное повышение электропроводности. Реакция воды, несмотря на ее высокие буферные свойства в данных источниках, смещалась в щелочную сторону.

3. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У погруженных укореняющихся растений все физиологические процессы протекают под водой, поэтому такие растения называют истинно водными, в отличие от полупогруженных и надводных. Однако нельзя предполагать, чтобы по своим требованиям к свету и содержанию углекислоты в воде все виды были бы сходны.

Это вытекает из того, что одни из видов, например роголистник, элодея, наяды, водоросли, мхи, совершенно потеряли связь с атмосферой, а у других на поверхности воды появляются только репродуктивные органы (рдесты блестящий, гребенчатый, пронзенный; уруть и др.). Третьи образуют плавающие листья (рдест плавающий, разнолистный и др.).

Первые в филогенетическом отношении являются, вероятно, самыми древними обитателями воды, у них особенно отчетливо проявляются морфологические и физиологические приспособления к существованию в водной среде. Такие растения обычно имеют тонкие, слабо укореняющиеся в грунте стебли, мелкорассеченные листья и т. п. Они распространяются в водоемах на большую глубину и приспособлены к фотосинтезу в условиях умеренного освещения. На это указывают и наши непосредственные наблюдения на Иваньковском и Цимлянском водохранилищах. Возможно, что при ассимиляции эти растения потребляют главным образом свободную углекислоту. Необходимо отметить, что условия освещения во многом зависят от высоты и сомкнутости сообщества самих растений.

У погруженных гидрофитов, цветущих над водой (крупные виды рдестов и др.), фотосинтез меньше угнетается при интенсивном освещении. В озерах с прозрачной водой Карело-Финской ССР, а также на Урале рдесты встречаются на глубине 4—5 м, элодея же распространяется до глубины 8—10 м, а водоросли и мхи — еще глубже.

Растения третьей группы в период образования плавающих листьев физиологически уже перестают быть водными растениями в полном смысле этого слова. Верхние части их по своему отношению к свету и источнику углекислоты уже мало чем отличаются от наземных растений. В условиях крайне резкого снижения освещенности при переходе от верхних к нижним горизонтам воды образование световыносливых плавающих листьев вполне целесообразно.

Аналогичные приспособления имеются и у целиком погруженных растений даже при отсутствии у них глубокой морфологической и физиологической дифференциации листьев. В частности, к таким приспособлениям относится образование у *Potamogeton lucens* листьев с редуцированной пластинкой (филлодии). Кроме того, верхние листья генеративных побегов обычно существуют недолго. Они быстро покрываются известковым налетом и начинают отмирать. К осени из ответвлений корневищ второго

порядка или на тех же стеблях образуются дополнительные побеги со свежими, иногда более крупными листьями. Такой сезонный полиморфизм листьев нередко наблюдается у рдестов, вегетирующих все лето в озерах с прозрачной водой.

Несмотря на приспособления к неравномерному распределению света в воде, погруженные гидрофиты успешнее ассимилируют при умеренном и рассеянном освещении. В прямых солнечных лучах они скоро перегреваются продуктами ассимиляции, в результате чего нарушаются обмен веществ, функция хлоропластов и останавливается рост растений (Бойченко, 1937, 1938).

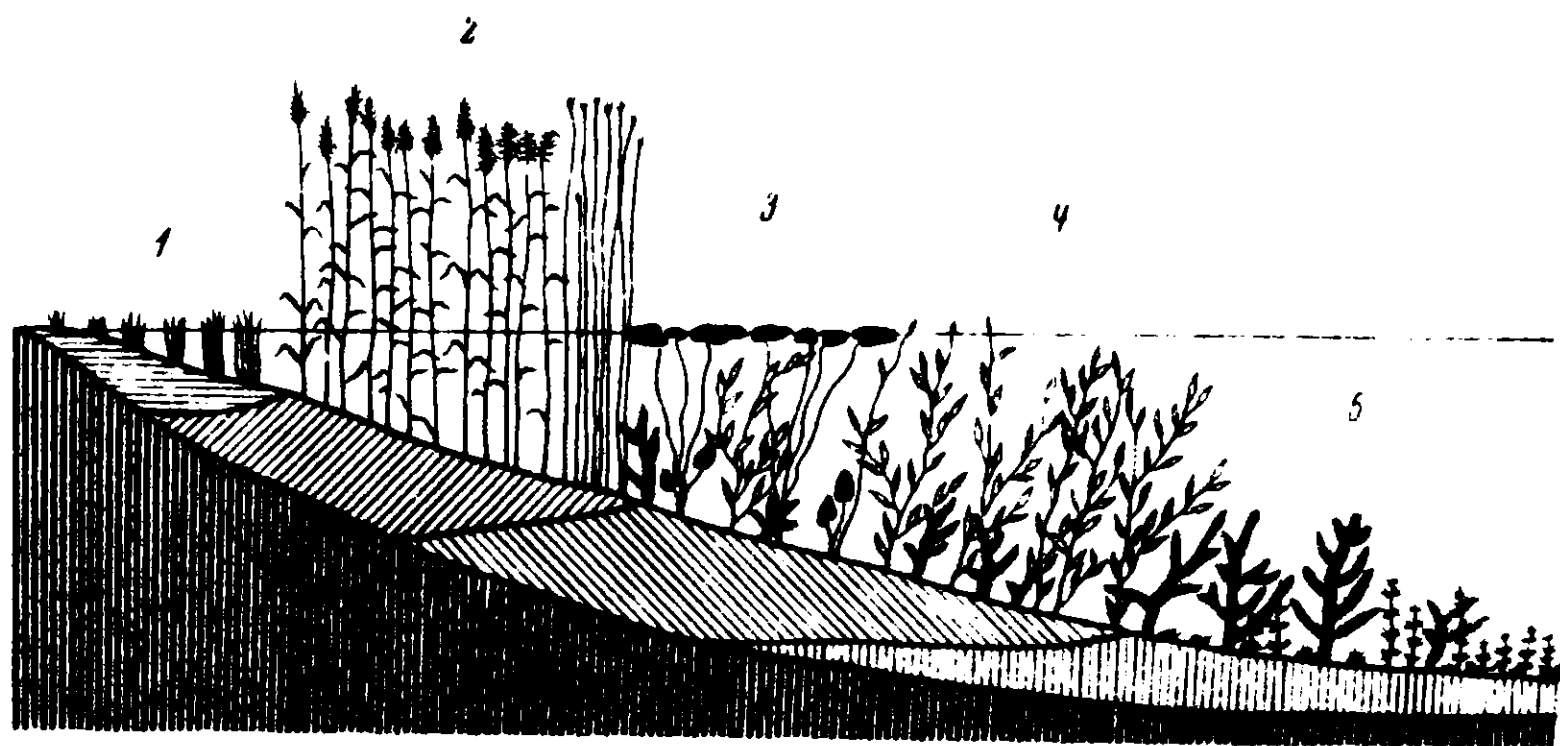


Рис. 7. Схема распространения поясов водной растительности в озерах с прозрачной водой

1 — осоки; 2 — тростники и камыши; 3 — кувшинки; 4 — крупные рдесты; 5 — мелкие рдесты, роголистник, элодея и др.

Наши прежние наблюдения на Вышне-Волоцких озерах, а также на некоторых заливах Иваньковского и Истринского водохранилищ показали, что в прозрачной воде погруженные гидрофиты нередко не поднимаются к поверхности и не цветут, хотя трофические условия и глубина (1,5—2 м) не ограничивают рост растений. Такие подводные дуга не создавали так называемого «второго дна» и, естественно, не могли быть местом выплода малярийного комара (Беклемишев, 1944). В водоемах же с мутной водой заросли элодеи расположены непосредственно у поверхности и обычно бывают анофелогенны.

Схему зарастания тех и других водоемов можно представить по рис. 7, где изображен полный профиль прибрежных гидрофитов.

В водоемах с прозрачной водой широко представлены интересующие нас пояса погруженной растительности (рис. 7, 4 и 5). Пояс роголистника, элодеи, харовых водорослей и других уходит на значительную глубину. Граница рдестов в этом случае отодвигается дальше от берега, и глубоководная часть этих зарослей не будет достигать поверхности воды. Такое распределение зарослей можно сейчас наблюдать, например, на оз. Селитер и др.

В бассейнах с низкой прозрачностью воды видовой состав погруженных растений беден, преобладают заросли главным образом крупных рдестов, цветущих над водой. Правая часть профиля (рис. 7, 5) может совсем отсутствовать, т. е. зарастание в этом случае ограничивается мелководьями и не распространяется на глубокие участки.

В связи с условиями освещения большое значение для жизни погруженных растений имеет также количественное соотношение различных форм углекислоты в воде. Например, нам приходилось наблюдать в 1947 г. на Шитовском озере из системы Вышне-Волоцких озер, что вся небогатая погруженная растительность в нем была покрыта необычайно плотной известковой коркой, под которой совершенно скрывалась ее зеленая окраска. Растения под тяжестью этой корки в середине лета уже погружались на дно. Оказывается, вода этого озера не содержала свободной углекислоты, зато в ней присутствовали в большом количестве бикарбонаты (140 мг/л) и монокарбонаты (5,8 мг/л). В то же время в соседнем Коломенском озере было только 35 мг/л бикарбонатов и имелась свободная углекислота¹.

Избыток карбонатов в воде, отсутствие в ней свободной углекислоты, а также усиленное освещение, — вот основные условия, вызывающие сильное обизвесткование растений. Следовательно, и в этом случае растения у поверхности воды находятся в более неблагоприятных условиях, чем на глубине. Наконец, нагревание поверхностных слоев воды, особенно среди ковра погруженных растений, ухудшает газовый режим воды, усиливает дыхание растений и отрицательно отражается на процессах синтеза.

Бурр (Burr, 1941) считает, что погруженные растения более приспособлены к малой освещенности, чем к низкому содержанию углекислоты в воде.

В мелких местах углекислота, по мнению этого автора, является почти единственным лимитирующим фактором успешного фотосинтеза растений в течение дня. Мы должны только добавить, что лучшим источником углекислоты для ассимиляции служит свободная углекислота, которая не вызывает неблагоприятного известкования гидрофитов.

Тзенг и Свинси (Tseng и Sweeney, 1946) в своих исследованиях с красными водорослями доказывают, что в естественных условиях фотосинтез ограничивается не столько недостатком ионов бикарбонатов, сколько недостатком свободной углекислоты.

Руттнер (Ruttner, 1947) установил, что, например, водные мхи вообще лишены способности расщеплять бикарбонаты. Элодея же в процессе ассимиляции в растворе бикарбонатов натрия и кальция переводила последние в гидраты окиси и таким образом усваивала до 90% всей углекислоты. Опыты того же автора, а также Нильсена (Nilssen, 1947), указывают, что коэффициент диффузии углекислоты гораздо выше, чем бикарбонатных соединений. По данным последнего автора, фотосинтез у элодеи в присутствии свободной углекислоты шел в 5 раз интенсивнее, чем при соответствующей концентрации бикарбоната натрия в воде, что также видно и из наших опытов.

В результате можем отметить, что группа погруженных высших и низших растений в экологическом отношении далеко не однородна. Каждый вид предъявляет для своего существования определенные требования к условиям освещения, химизму воды, характеру донных отложений и т. п. Правда, видовые различия нередко затушевываются исключительной изменчивостью этих растений.

Несмотря на это, мы не можем согласиться с утверждением Бурра (Burr, 1941) о том, что положение компенсационной точки не специфично для отдельных видов и зависит исключительно от предшествующих усло-

¹ Данные о содержании углекислоты в воде этих озер взяты из Трудов лимнологической станции в Косине, доп. вып. 1, 1938.

вий освещения растений. Конечно, местоположение этой точки сильно меняется в зависимости от условий освещения, но при относительно равных прочих условиях различия между видами или экологическими группами растений установить не трудно.

ВЫВОДЫ

Насколько нам известно, фотометрические измерения прозрачности воды водохранилищ в течение вегетационного сезона и опыты по одновременному изучению хода фотосинтеза у погруженных высших растений проводятся у нас впервые. Тем не менее, они уже и теперь позволяют сделать выводы, которые могут иметь практическое значение для маляриологов и рыбоводов:

1. Цимлянское водохранилище имеет низкие показатели прозрачности воды по сравнению с водоемами лесной полосы. По данным фотометрических измерений в 1953 г., в верховьях водохранилища свет проникал в ясный день, в 12 час. дня на глубину 5—5,5 м, а в пасмурную погоду — до 3,5 м.

2. Поглощение и рассеивание света по глубинам происходило совершенно равномерно. Каждый метровый слой на глубинах от 0,1 до 4 м поглощал 81—83% доходящего до него света.

3. Колебания прозрачности воды в течение сезона (с июня по сентябрь) были сопряжены с периодами ветреной и штилевой погоды и не зависели от степени развития планктона или «цветения воды».

4. При помощи специально разработанной методики получены кривые интенсивности фотосинтеза на разных глубинах и у поверхности воды для *Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Myriophyllum verticillatum*, *Ceratophyllum demersum*, *Utricularia vulgaris* и *Cladophora* sp.

5. Установлено, что при высокой интенсивности света у погруженных гидрофитов наблюдается замедленное нарастание или даже депрессия фотосинтеза, отражающаяся на росте растений. Возможно, что по этой причине в водоемах с прозрачной водой ярус погруженной растительности нередко расположен значительно ниже поверхности воды.

6. Компенсационная точка у большинства видов растений, в том числе и фитопланктона, находилась в верховьях Цимлянского водохранилища на глубине 2—3 м, т. е. трофогенный слой водохранилища довольно мал.

7. Учитывая в будущем большую сработку уровня водохранилища за летний период, можно утверждать, что укореняющиеся погруженные гидрофиты (элодеи) не получают широкого распространения на мелководьях. Низкая прозрачность воды будет препятствовать зарастанию глубже 3 м, а на более мелких местах растения будут высыхать при спаде воды.

8. При повышенном содержании углекислых соединений в воде фотосинтез у погруженных растений протекал в несколько раз интенсивнее. В процессе ассимиляции растения усваивали раньше всего свободную углекислоту, а затем бикарбонатную.

9. Недостаток свободной углекислоты и избыток бикарбонатов способствуют образованию известковой корки на растениях. При сильном освещении в прозрачных водах, особенно у поверхности, этот процесс еще более усиливается и может также служить препятствием для роста гидрофитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. 1944. Экология малярийного комара. Медгиз.
- ✓ Бойченко Е. А. 1937. Влияние света на физиологическое состояние хлоропластов элодеи. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 46 (3).
- Бойченко Е. А. 1938. Изменения физиологического состояния хлоропластов в течение развития. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 47 (2).
- ✓ Потапов А. А. 1950. Вопросы физиологии и экологии погруженных гидрофитов. Успехи совр. биологии, т. 29, вып. 3.
- Потапов А. А. 1955. К вопросу о зарастании водохранилищ погруженными гидрофитами. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
- ✓ Шутов Д. М. 1926. Ассимиляция водных растений и активная реакция среды. Уч. зап. Саратовск. ун-та, т. 5, вып. 2.
- Arens K. 1930. Zur Kenntnis der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen. *Planta*, Bd. 10, S. 814—816.
- Arens K. 1936. Physiologisch polarisierter Massenaustausch und Photosynthese bei submersen Wasserpflanzen. II, Die $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ Assimilation. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 83, H. 4.
- Burr G. O. 1941. Photosynthesis of algae and other aquatic plants. A symposium on hydrobiology.
- Meyer B. S., Bell F., Thompson L. a. Clay E. 1943. Photosynthesis in submersed vascular aquatics. *Ecology*, v. 24, No. 3.
- Meyer B. S. a. Heritage A. C. 1941. Effect of turbidity and depth of immersion on apparent photosynthesis in *Ceratophyllum demersum*. *Ecology*, v. 22, № 1.
- Nilsen E. S. 1947. Diffusion of dissolved substances through thalli and leaves of aquatic plants. *Nature*, v. 160, № 4063.
- Ruttner F. 1921. Das electrolytische Leitvermögen verdünnter Lösungen unter dem Einfluss submerser Gewächse Sitzber. Akad. Wiss. Wien., Abt. I, Bd. 130, s. 71—108.
- Ruttner F. 1947. Zur Frage der Karbonatassimilation der Wasserpflanzen (eine vergleichende Untersuchung). *Bot. Ztschr.*, Bd. 94, No. 1—2.
- Schomer H. A. 1934. Photosynthesis of water plants at various depths in the lakes of northeastern Wisconsin. *Ecology*, v. 15, p. 217—218.
- Tseng C. K., a. Sweeney B. M. 1946. Physiological studies of *Gelidium cartilagineum*. I. Photosynthesis, with special reference to the carbon dioxide factor. *Am. J Bot.*, v. 33, № 9
-

С. Н. У Л О М С К И Й

ОБ УСЛОВИЯХ РАЗВИТИЯ ПЛАНКТОНА В ВОДОЕМЕ,
ЗАГРЯЗНЯЕМОМ СТОЧНЫМИ ВОДАМИ(Уральское отделение Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и
речного рыбного хозяйства)

Волчихинское водохранилище имеет три ясно обособленные плеса: верхний, средний и нижний. Верхний плес, узкий и извилистый, представляет собой затопленное подпором воды русло р. Чусовой. Резко расширяясь, верхний плес переходит в неглубокий (1,5—2 м), но широкий (до 4 км) средний плес. В нижней половине этого широкого плеса расположен глубоко вдающийся в берег Ельчёвский залив с впадающим в него ручьем Ельчёвкой, несущим в водохранилище промышленные стоки медного рудника и его обогатительной фабрики. Еще ниже водоем, сжатый высокими склонами долины реки, снова резко суживается, образуя нижний плес, достигающий у плотины 8—9 м глубины.

Через средний плес проходит подвижная водная граница, разделяющая водохранилище на два ясно обособленные в физико-химическом и биологическом отношениях района: 1) верхний участок водоема, относительно слабо загрязненный промышленными сточными водами; 2) нижний участок, сильно загрязненный стоками, поступающими в водоем через ручей Ельчёвку. При продолжительных западных ветрах сточные воды частично проникают в верхнюю половину водохранилища.

Планктон р. Чусовой, питающей водоем, изучали на протяжении 5 лет, начиная с 1946 г. В течение подледного периода планктон не был развит и состоял из редких особей циклопов на первых копеподитных стадиях развития и науплиусов. Зоопланктон в открытый период достигал наибольшего развития в июле, но и в это время общая численность составляющих его форм не превышала 340 экз/м³, причем большую часть составляли опять-таки неполовозрелые стадии циклопов, цериодафний и науплиусы. Биомасса ракообразных планктона составляла 7—9,4 мг/м³. Характерна бедность планктона водорослями.

Таким образом, планктон реки, питающей водохранилище, не создает впечатления сложившегося сообщества. Качественно разнообразный, он беден количественно. Тем не менее, транзитный планктон интересен как основной резерв, формирующий качественный и количественный состав планктона рассматриваемого водоема. Перечислим наиболее обычные виды, составляющие планктон реки, которая питает водоем: *Mesocyclops leuckarti*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. pulchella*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Polyphemus pediculus*, *Eudorina elegans*, *Volvox aureus*, *Spirogyra* sp. и *Melosira granulata*.

Снос водных организмов в водохранилище особенно велик во время паводков, когда быстрое течение реки подхватывает и несет с собой

не только планктон, но и смытый с водных растений и поднятый со дна бентос. Так, 2 июня 1946 г. река несла в 1 м^3 в среднем до 25 разных личинок насекомых, а 20 апреля 1950 г. — около 100 личинок тендипедид, биомасса которых составляла 245 мг/м^3 .

Планктон заливов р. Чусовой, питающей водохранилище, в основном состоит из зарослевых форм низших рачков и имеет довольно однообразный в качественном отношении состав. Однако в количественном отношении планктон заливов несравненно богаче планктона русла реки и общее число ракообразных достигает здесь летом 90—150 тыс. экз/м³. Наибольшей численности в некоторых заливах достигал в июле 1949 г. *Polypheumus pediculus* (125 тыс. экз/м³), в других *Ceriodaphnia pulchella* (56,5 тыс. экз/м³) и *Mesocyclops leuckarti* (11,1 тыс. экз/м³). Биомасса ракообразных колебалась в пределах 2,1—8,2 г/м³.

Что касается водорослей, то в заливах реки, кроме *Spirogyra* sp., другие низшие растения не были встречены; *Spirogyra* sp. же достигала иногда массового развития.

Мелководные, хорошо прогреваемые заливы исследованного участка реки, площадью не превышающие 200—400 м², представляют собою естественные «кормушки» для рыбы. Но к середине зимы большая часть заливов промерзает до дна или изолируется от реки толстым слоем льда.

Верхняя половина водохранилища, образованная разливом р. Чусовой, представляет в химическом отношении, как и сама река, пресный, гидрокарбонатно-сульфатно-кальциевый водоем с мягкой водой нейтральной реакции. Болотные почвы, богатые солями железа (4,9—11,6%), подстилающие большую часть водоема и примыкающие к берегам его, определяют повышенное содержание железа в воде и слегка буроватый ее цвет, свойственный водоемам с заболоченным водосбором.

Эта часть водоема имеет хороший газовый режим и достаточное содержание биогенных элементов в воде. Количество солевого азота за время исследования (1945—1950 гг.) колебалось здесь в пределах 0,12—0,4 мг/л, азота альбуминоидного — 0,02—0,4 мг/л, фосфатов — 0,04 мг/л, железа — 0,1—2,0 мг/л, кальция — 16,8—43,1 мг/л, кремнекислоты — 2,4—11,8 мг/л. Эти концентрации питательных веществ, казалось бы, должны были обеспечить интенсивный продукционный процесс и в первую очередь вызвать бурное развитие тех или других форм фитопланктона, обусловив «цветение воды» (Гусева, 1947, 1952). Однако на протяжении более чем 5 лет систематических наблюдений за формированием водорослевого планктона в водохранилище здесь ни разу не было отмечено даже сколько-нибудь значительного развития фитопланктона. В водоеме совсем не встречены синезеленые водоросли, а протококковые и диатомовые попадались единичными колониями. Как и в р. Чусовой, питающей водохранилище, фитопланктон верхней половины водоема был представлен в основном *Volvox aureus* (100—200 колоний в м³), затем *Spirogyra* sp. и *Eudorina elegans*.

Развитие водорослевого планктона в значительной мере ограничивается здесь токсическими веществами, которые поступают в реку вместе со сточными водами расположенных выше металлургических заводов. Эти воды содержат ядовитые соли меди, свинца, фенол, свободную серную кислоту, большое количество сульфатов, алюминия, кислых солей железа, магния, фтора. На протяжении сотни-другой километров река успешно очищается, и вода ее становится пригодной для жизни многих видов рыб. Но незначительные количества токсических веществ, часто не улавливаемые химическим анализом, в виде тончайшей взвеси или в растворенном

состоянии вносятся в водохранилище, что приводит к постепенному накоплению их в водоеме.

Значительное содержание марганца (0,02—0,44 мг/л), постоянно присутствующего в воде, также препятствует развитию здесь водорослевого планктона. По К. А. Гусевой (1937, 1952), марганец, в количестве уже десятых долей миллиграмма на литр, в большинстве случаев тормозит развитие фитопланктона.

На затопленных 6 лет назад участках дна водохранилища до настоящего времени довольно хорошо сохранился травяной покров. Почерневшие, но не потерявшие своей формы стебли луговых трав постоянно встречались в пробах, взятых дночерпателем. Гнилостный процесс на дне, который обычно наблюдается при наполнении водой новых водохранилищ, здесь не имел «катастрофического характера» (Жадин, 1940) и протекал очень спокойно. Таким образом, промышленное загрязнение, вносимое в водохранилище, хотя и невелико, но ограничивает возможность развития здесь не только водорослевого планктона, но и бактерий, в частности целлюлозных. Получается как бы своеобразная стерилизация водоема.

Для зоопланктона открытой части верхней половины водоема характерна бедность его рачками-фильтраторами, и в первую очередь такими распространенными формами, как *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*, в изобилии встречающимися в планктоне соседних водоемов. Продолжительное воздействие токсических веществ, растворенных в воде, а также тонкая, невидимая глазом их взвесь, оседающая на фильтрационном аппарате, губительно отражается на жизнедеятельности названных форм. С другой стороны, бедность водоема фитопланктоном, в частности наннопланктоном (бактериями), создает неблагоприятные пищевые условия для фильтраторов. Поэтому зоопланктон представлен преимущественно хищниками.

Из рачков-фильтраторов наиболее стойко переносят слабое загрязнение, вносимое рекой, *Bosmina longirostris* и *Ceriodaphnia quadrangula*. Оба последние вида довольно часто встречаются в летнем планктоне водоема на всех возрастных стадиях развития. Численно же преобладают циклопы, главным образом личиночные и копеподитные стадии их развития. Ведущей летней формой является *Mesocyclops leuckarti* (до 800 экз/м³), зимой замещаемый *Cyclops strenuus* (до 300 экз/м³). Кроме этих видов циклопов, здесь часто встречаются *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops viridis*, *Macrocyclops albidus*. Из коловраток наиболее обычны *Asplanchna priodonta* и *Synchaeta pectinata*, достигающие временами значительного количественного развития.

Планктон в подледный период качественно однообразен, а количественно беден. Обычные зимние формы планктона уральских озер, как *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia hyalina*, не имеют возможности нормально здесь развиваться. С другой стороны, низкая температура воды в подледный период, обусловленная питанием водоема весьма холодными водами р. Чусовой и отсутствием иловых отложений на дне, также не способствует развитию зоопланктона. Зимний планктон состоит почти исключительно из неполовозрелых и личиночных стадий циклопов. Коловратки в зимнем планктоне практически отсутствуют.

Биомасса планктонных ракообразных открытой части верхней половины водохранилища очень невелика и колебалась на протяжении ряда последних лет в следующих пределах (в мг/м³):

Биомасса в подледный период — 0,5—33,0

Биомасса в открытый период — 7,0—144,0

Планктонные организмы чувствительны к действию токсических веществ и чутко реагируют там, где обычные методы химического исследования не показывают присутствия ядовитых соединений. Так, согласно данным полевого гидрохимического анализа, химизм воды центральных участков водохранилища почти не отличался от химизма воды побережья, но хотя планктонные ракообразные открытой части водоема оставались малочисленными (500—6000 экз/м³), планктон прибрежий, напротив, был очень обилен. Здесь на подтопленных водою мелководных пространствах, среди болотных кочек и островков осоки, развивался разнообразный мир зарослевых рачков (*Sida crystallina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Polyphemus pediculus*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*) и коловраток. Местами скопления организмов достигали такой численности, что становились ясно видимы невооруженным глазом. Вода буквально кишела от множества мелких подвижных представителей мезопланктона.

Ракообразные на литорали были распределены пятнами, и не следует полагать, что весь объем воды литоральной области был равномерно густо заселен зоопланктоном. «Облачка» ракообразных чаще всего сосредоточивались на заветренной стороне, у кустов телореза или кочек осоки. Плотность одних только рачков в таком «облачке» достигала в июле 1949 г. 3346 тыс. экз/м³, а биомасса — 212,5 г/м³. При этом количество одного лишь *Polyphemus pediculus* составляло здесь 3220 тыс. экз/м³, а биомасса его равнялась 202,7 г/м³. Обычно количество ракообразных на литорали разливов колебалось в пределах 2,2—21,2 тыс. экз/м³ при биомассе 113—620 мг/м³. Можно полагать, что часть токсических веществ осаждается на торфяных кочках и коагулируется растениями. Благодаря уменьшению концентрации ядовитых веществ в воде создаются относительно благополучные условия для развития литоральной фауны.

Таким образом, литоральная область верхней половины водоема представляет собою весьма продуктивный в отношении зарослевого планктона участок, где рыбы, в особенности молодь рыб, находят обильный и питательный корм в течение всего вегетационного периода. Зимой мелководная литораль промерзает до дна и утрачивает свое значение кормового угодья для рыбы.

Вся нижняя половина водоема, начиная от залива ручья Ельчёвки и ниже, отравлена систематическими попусками с медного рудника сточных промышленных вод большой концентрации. В эту часть водоема поступают сильно минерализованные (до 11‰) сульфатные воды с большим содержанием свободной серной кислоты, солей железа и значительным количеством других токсических веществ, таких, как медь и пр.

В промежутках между сбросами сточных вод в ручей Ельчёвку химизм воды здесь настолько улучшается, что в Ельчёвском заливе получают возможность развиваться *Eudiaptomus graciloides* и *Daphnia longispina*. Так, 8 июня 1948 г. в верхней части залива плотность *E. graciloides* составляла 450 экз/м³, *Cyclops strenuus* — 2450 экз/м³ и *Bosmina longirostris* — 300 экз/м³, а общая биомасса всех ракообразных достигала в это время 416 мг/м³. Но в июле того же года здесь были найдены лишь шкурки некоторых видов циклопов и пустые створки раковин дафний. Из живых организмов в небольшом количестве были обнаружены только циклопы (неполовозрелые стадии), да некоторые коловратки, из которых *Brachionus capsuliflorus* достигал большой численности. Результаты химического анализа воды в Ельчёвском заливе до и после попуска сточных вод приводятся в табл. 1.

В настоящее время Ельчёвский залив наполнен киселеобразной массой выпавших из раствора железистых соединений, которые полетым

слоем покрывают дно залива и непрерывно вносятся в пруд, загрязняя всю нижнюю половину водоема. Из организмов планктона, могущих переносить подобные концентрации загрязнения, интересно отметить такие виды, как *Cyclops strenuus*, который встречается здесь на всех возрастных фазах своего развития; затем *Acanthocyclops vernalis*. Двумя этими

Таблица 1
Химизм воды в Ельчёвском заливе до и после пуска
сточных вод

Показатели	До пуска 8/VI 1948 г.	После пуска 14/VII 1948 г.
pH	6,1	3,5
Насыщение O ₂ (в %)	50,5	68,8
CO ₂ (в мг/л)	48,9	101,2
Окисляемость (O ₂ в мг/л)	5,0	3,3
SO ₄ ²⁻ (в мг/л)	62,3	324,7
Fe ²⁺ + Fe ³⁺ (в мг/л)	3,1	15,2
Сухой остаток (в мг/л)	128,0	563,0

видами по существу и исчерпывается состав планктона нижнего плеса.

Что касается средней части водоема, лежащей против залива ручья Ельчёвки и представляющей собою как бы переходную область от зоны сильного загрязнения к слабому, то качественный состав планктона этого участка несколько более разнообразен. Кроме *Cyclops strenuus* и *Acanthocyclops vernalis*, здесь также размножаются *Eucyclops serrulatus* и *Mesocyclops leuckarti*. Фитопланктон почти полностью отсутствует, а ближе к плотине встречаются только отмершие клетки водорослей.

Биомасса планктонных ракообразных в нижней половине водоема колебалась на протяжении ряда лет в следующих пределах (данные в мг/м³):

Подледный период — 0,5 — 31

Открытый период — 0,5 — 83

Для выяснения влияния токсических веществ на ракообразных планктона была проведена серия опытов над выживанием рачков, взятых из других водоемов, в воде из рассматриваемого водохранилища. С этой целью 14 октября 1950 г. из разных участков водохранилища были взяты пробы воды. Результаты химического анализа этих проб приведены в табл. 2.

Эта вода и была использована для постановки серии опытов. Часть ее фильтровали через обычный бумажный (беззольный) фильтр. Другую часть профильтровывали через мембранный фильтр № 3 (размер пор от 1,31 до 4 м). Профильтрованную воду разливали равными порциями в стеклянные колбочки емкостью 400 см³. В каждую колбу вносили свежедобытый планктон из оз. Шарташ, предварительно сконцентрированный фильтрованием через стаканчик планктонной сети. Для контрольных опытов служила вода, взятая из оз. Шарташ и из небольшого заболоченного пруда. Погибших и упавших на дно колб рачков собирали и подсчитывали. В конце опыта определяли количество организмов, оставшихся живыми (Уломский, 1953).

Таблица 2

Химизм воды отдельных участков Волчихинского водохранилища 14/X 1950 г.

Показатели	Залив Ельчёвки	У плотины (близ дна)	Центральная часть	Верховье
pH	4,07	4,75	6,07	6,41
Насыщение O_2 (в %)	27,6	39,5	91,2	80,6
Cl' (в мг/л)	7,5	3,8	5,5	5,2
SO ₄ ' (в мг/л)	1323,4	387,2	40,8	34,7
HCO ₃ ' (в мг/л)	6,1	6,1	54,9	54,9
Окисляемость (O_2 в мг/л)	34,2	7,3	14,3	14,0
Фтор (в мг/л)	0,44	0,6	0,51	0,67
Медь (в мг/л)	0,85	0,08	Следы	0,03
Fe ⁺⁺ + Fe ⁺⁺⁺ (в мг/л)	111,1	11,1	2,35	2,8
Al ₂ O ₃ + Fe ₂ O ₃ (в мг/л)	251,9	67,6	—	4,4
Жесткость (в нем. град.):				
общая	—	—	3,9	3,6
карбонатная	0,3	0,3	2,5	2,5
Взвешенные вещества (высушенные при 105—110°)	54	48	—	—

Планктон оз. Шарташ, помещенный в воду из залива ручья Ельчёвки, в основной своей массе погибал на протяжении 3—4 часов. Первые дафнии погибали уже через час (*Daphnia hyalina*); спустя еще час погибло около половины всех диаптомусов (*E. graciloides*). Дольше других выживали циклопы (*M. leuckarti*). Последние экземпляры этих рачков умирали к концу вторых суток. Применение для предварительной фильтрации воды мембранного фильтра, более плотного, чем бумажный, несколько удлиняло жизнь подопытных организмов. В совсем нефильтрованной воде все они погибали в еще более короткие сроки.

В придонной воде, взятой у плотины, с глубины 9 м, отмирание зоопланктона проходило несколько медленнее. В воде, пропущенной через беззольный бумажный фильтр, рачки-фильтраторы начинали гибнуть спустя 2—3 часа от начала опыта, а в пробах воды, профильтрованных через мембранный фильтр, — через 4 часа. В первом случае — 100% рачков погибало через 16 час., во втором — на 8 час. позднее. К концу вторых суток в пробах погибало до 99% циклопов, а последние особи переставали двигаться на третьи сутки.

К концу первых суток пробы воды, взятые у плотины и, в особенности, из залива ручья Ельчёвки, начинали заметно опалесцировать вследствие выпадения солей из раствора воды. Это обстоятельство, несомненно, ускоряло гибель дафний и диаптомусов, оседimentирующих взвешенные ядовитые вещества.

В колбах с пробами воды, взятыми из залива и у плотины, кроме перечисленных погибших ракообразных, были обнаружены трупы следующих организмов, полная гибель которых наступила через 12—16 час. после начала опыта: *Chydorus sphaericus* (35—20 экз.), личинки *Copepoda* (20—84 экз.), *Asplanchna priodonta* (11—20 экз.), *Keratella quadrata* (32—75 экз.), *K. cochlearis* (9—12 экз.), *Filinia longiseta* (1—3 экз.) и *Brachionus* sp. (9—12 экз.).

На рис. 1 показано вымирание планктонных ракообразных из оз. Шарташ в пробах воды из центральной части и верховьев Волчихинского во-

дохранилища. В воде из центральной части, прошедшей через бумажный фильтр, был отмечен сравнительно небольшой процент смертности ракообразных, преимущественно дафний (рис. 1, А). Совсем иначе отмирали рачки в той же воде, профильтрованной через мембранный фильтр. Здесь к концу первых суток погибало до 98% всех дафний, больше 60% диаптомусов умирало на третьи сутки и только хищники циклопы (*Mesocyclops leuckarti*) вымирали медленно (рис. 1, Б).

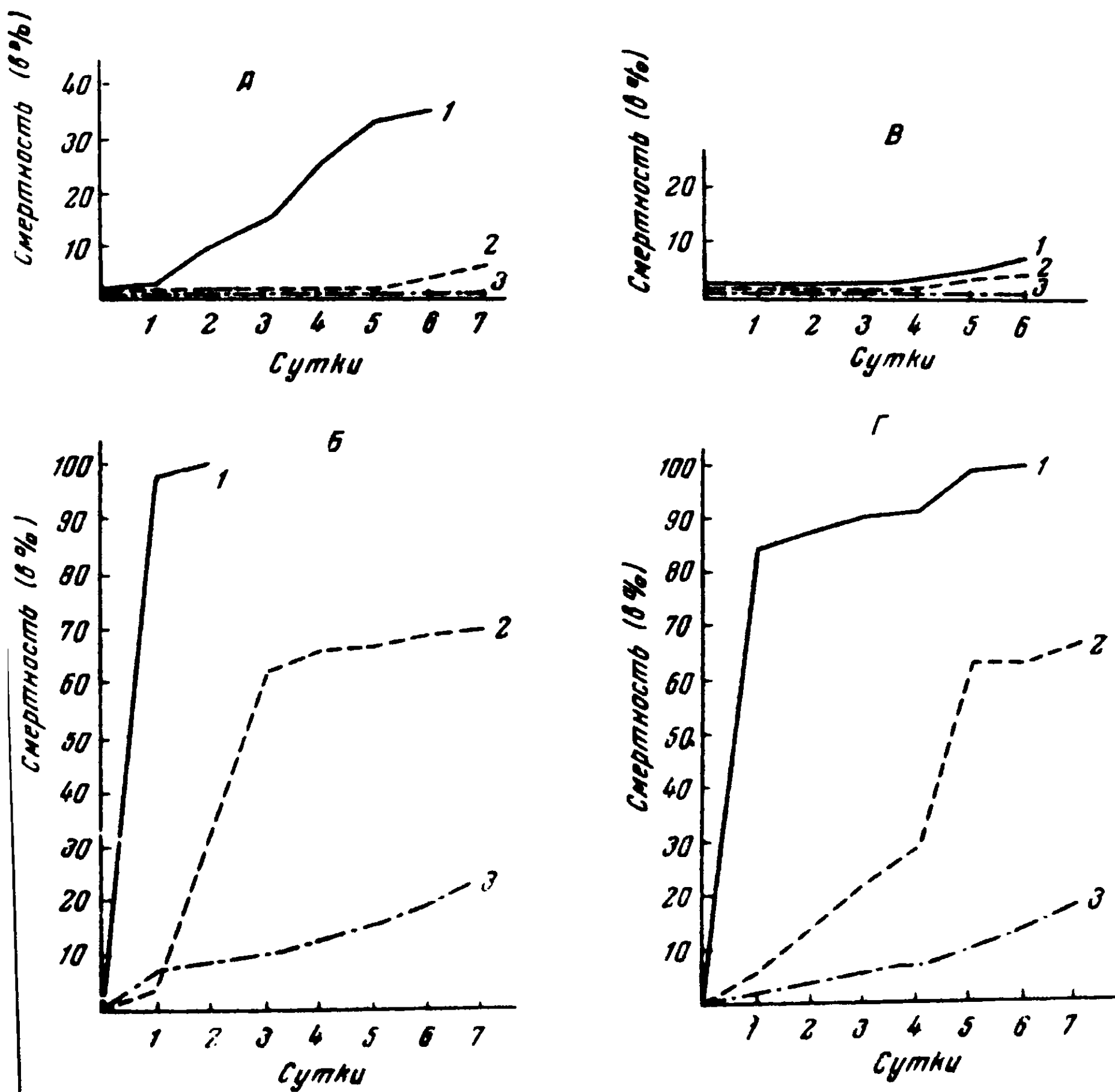


Рис. 1. Смертность планктонных ракообразных в пробах воды из центрального и верхнего плеса Волчихинского водохранилища

А — вода из центрального плеса, профильтрованная через бумажный фильтр; Б — та же вода, профильтрованная через мембранный фильтр; Г — вода из верхней части водоема, профильтрованная через бумажный фильтр; Б — та же вода, профильтрованная через мембранный фильтр; 1 — *Daphnia hyalina*; 2 — *Eudiaptomus graciloides*; 3 — *Mesocyclops leuckarti*

Это же явление наблюдалось и в воде из верхней части водоема. При фильтровании этой воды через бумажный фильтр в ней наблюдалась очень небольшая смертность рачков (рис. 1, В), тогда как в той же воде, прошедшей через мембранный фильтр, гибель рачков, в особенности дафний, была ясно выражена (рис. 1, Г). У хищников-циклопов, как и в первом случае, обнаружилась меньшая смертность, чем у фильтраторов

Опыты были прерваны через 6—7 суток, когда в обоих контрольных пробах также стали встречаться единичные экземпляры погибших ракообразных.

Одним из факторов, ускорявших гибель планктонных ракообразных в пробах воды из центральной и верхней частей водохранилища (профильтрованных через мембранный фильтр), был голод, наступавший вследствие почти полной стерилизации воды. Работами Н. С. Гаевской (1940), М. А. Кастальской-Карзинкиной (1942) и А. Г. Родиной (1946, 1948, 1950) выяснено пищевое значение для дафний бактерий, дрожжевых грибов, водорослей, детрита. В наших опытах дафнии и диаптомусы, лишенные основной своей пищи после фильтрации воды через мембранный фильтр, погибали в первую очередь. Циклопы как хищники могли существовать за счет более мелких форм планктона и их трупов (Дзюбан, 1939). С другой стороны, вода лишенная бактерий, в частности бактерий-антагонистов, представляла собой удобную среду для заселения ее новыми представителями микрофлоры. Через 2—3 суток вода, профильтрованная через мембранный фильтр, становилась мутной от бурного развития грибка *Nematosporangium* sp. Вскоре дно колб покрывалось белеватом налетом, состоявшим из волокнистых образований. Массовое развитие этого грибка ускоряло гибель ракообразных, так как вредное влияние продуктов обмена грибка на организм рачков в условиях опыта могло быть очень сильным.

В этой связи интересно отметить, что у А. Г. Родиной (1946) в условиях полного голодания, при соблюдении стерильности, все дафнии погибали в течение третьих суток, тогда как в наших пробах с развивающимся грибком уже к концу первых суток умирало 85—98% этих рачков.

Известно, что наибольший вред для водных организмов сточные воды приносят не при сильном и кратковременном, а при медленном и систематическом загрязнении водоема. Именно последняя форма загрязнения и характерна для верхней половины рассматриваемого водохранилища. Опыты показали, что гибель планктона в разных частях водоема происходит под влиянием ядовитых веществ как растворенных, так и взвешенных в воде. Ведущая роль в данном случае принадлежит меди. В частности, медь ядовита для многих видов рачков при содержании даже меньшем, чем 0,01 мг/л. Например, по данным Н. С. Строганова (1940), дафнии очень чувствительны к ионам меди и погибают при концентрации 0,01 мг/л.

Постоянное присутствие в воде меди и других токсических веществ исключает возможность развития не только в нижней, но и в верхней (слабо загрязненной) части Волчихинского водохранилища дафний. Что касается *Eudiaptomus graciloides*, то при длительном и непрерывном воздействии токсических веществ на этот вид существование его в верхней половине водоема также становится невозможным.

Очевидно, в природных условиях решающее значение имеет аккумуляция взвешенных веществ фильтрационным аппаратом рачков. В заливе ручья Ельчёвки, а также в придонных слоях воды нижнего плеса, где концентрация промышленного загрязнения особенно велика, перестают встречаться и циклопы. В условиях опыта *Mesocyclops leuckarti* спустя сутки после внесения их в пробы воды из этих участков водоема также погибали почти на 100%. В данном случае гибель наступала в результате отравления организма животного растворенными в воде ядовитыми веществами.

Волчихинское водохранилище представляет собою мелководный и, кроме того, очень специфичный по своему характеру водоем, подверженный

воздействию стоков промышленных предприятий. Поэтому будет интересно сравнить продукцию планктона этого пруда с продукцией планктона близлежащих озер, расположенных среди разнотипных ландшафтов, но не испытывающих влияния промышленных стоков (табл. 3).

Для примера возьмем наиболее изученные водоемы — озера Исетское, Аятское и Шарташ.

Таблица 3

Биомасса планктона водоемов, загрязняемых и незагрязняемых сточными водами

Водоем	Месяц	Биомасса (в мг/м³)		Тип водоема (преобладающие черты)
		фито- и зоопланктон	планктонные ракообразные	
Волчихинское водохранилище (1949 г.)				
нижний плес	{ Март	1,8	1,8	Идиотрофный
	{ Июль	20,0	20,0	
верхний плес	{ Март	1,0	1,0	
	{ Июль	803,5	144,5	
Оз. Исетское (1948 г.) — центр нижнего плеса	{ Апрель	115,0	91,0	Миксотрофный
	{ Июль	1540,0	996,0	
Оз. Аятское (1949 г.) — центр нижнего плеса	{ Март	496,0	451,0	"
	{ Июль	4045,0	320,0	
Оз. Шарташ (1949 г.) — центральная часть	{ Март	698,5	684,0	Эвтрофный
	{ Июль	9713,0	2512,0	

Озера Аятское и Исетское находятся в сходных ландшафтных условиях с рассмотренным водохранилищем и подвержены сильному влиянию окружающих болот. Оба эти водоема искусственно углублены путем устройства запруд (плотин) на вытекающих из них реках и представляют собою, как и Волчихинское водохранилище, большие по площади, но не глубокие пруды. Для противопоставления этим водоемам взято оз. Шарташ, лишенное влияния болот. Берега оз. Шарташ густо заселены и окультурены, что способствует повышению трофичности водоема.

Нижний плес Волчихинского водохранилища, испытывающий сильное воздействие промышленных стоков, дает наименьшую продукцию планктона, практически сводящуюся к нулю. Верхний плес этого водоема, находящийся, помимо стока болот, под слабым влиянием промышленных вод, имеет более высокую продукцию зоопланктона, но развитие рачков-фильтраторов, а также водорослевого планктона здесь сильно тормозится, и биомасса планктона на центральных участках водоема никогда не достигает той величины, какая наблюдается, например, в оз. Исетском и, в особенности, в оз. Аятском, испытывающих лишь отрицательное влияние болотного водосбора. Наконец, оз. Шарташ, свободное от воздействия всех перечисленных выше отрицательных факторов, имеет зимой и летом наибольшее количественное развитие планктонных ракообразных, а в течение вегетационного периода (так же как и оз. Аятское) интенсивно «цветет» синезелеными или диатомовыми водорослями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты описанных выше опытов, увязанные с наблюдениями за явлениями, происходящими непосредственно в водоеме, подчеркивают тонкость биологического анализа и указывают на несостоятельность применяемой до настоящего времени методики валового химического анализа воды в тех случаях, когда следует выяснить наличие биологически вредного загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

- Гасвская Н. С. 1940. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Моск. техн. ин-та рыбного хоз-ва и пром-сти, вып. 3.
- Гусева К. А. 1937. Действие марганца на развитие водорослей. Микробиология, т. VI, вып. 3.
- Гусева К. А. 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 52, вып. 6.
- Гусева К. А. 1952. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. IV.
- Дзюбан Н. А. 1939. Новые данные о питании некоторых Cyclopidae. Тр. Моск. техн. ин-та рыбного хоз-ва и пром-сти, вып. 2.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Кастальская-Карзинкина М. А. 1942. Материалы по питанию дафний. Зоол. журн., т. XXI, вып. 4.
- Родина А. Г. 1946. Опыты по питанию *Daphnia magna*. Зоол. журн., т. XXV, вып. 3.
- Родина А. Г. 1948. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Cladocera* (*D. magna*). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3.
- Родина А. Г. 1950. Экспериментальное исследование питания дафний. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. II.
- Строганов Н. С. 1940. Токсикология водных животных в связи с действием сточных вод на водоем. Зоол. журн., т. XIX, вып. 4.
- Уломский С. Н. 1953. Влияние промышленных стоков на ракообразных планктона. Изв. Естеств. научн. ин-та при Молотовск. ун-те, т. XIII, вып. 7.
-

ВОПРОСЫ БИОЦЕНОЛОГИИ

В. Н. БЕКЛЕМИШЕВ

БИОЦЕНОЗЫ РЕКИ И РЕЧНОЙ ДОЛИНЫ В СОСТАВЕ ЖИВОГО ПОКРОВА ЗЕМЛИ¹

(Схема и программа)

1. ВВЕДЕНИЕ

Значение речных долин. Страна наша — страна рек. По рекам и речным долинам двигались и селились наши предки, и до сих пор на реках стоит большинство наших городов. Речные долины обычно представляют ценнейшие угодья. Очень велик объем речного рыболовства. Реки постепенно превращаются в один из главных источников электрической энергии в нашей стране². Колоссально возрастает их роль и в связи с развитием орошаемого земледелия в степной и лесостепной полосе. Громадным значением наших рек отчасти объясняется тот факт, что русская и советская наука сделала, может быть, больше, чем какая-либо другая, для изучения природы речных долин. Характерной чертой этого изучения является его всесторонность. Достаточно напомнить описание жизни поймы в «Почвоведении» В. Р. Вильямса (1919), являющееся образцом широкообъемлющего биоценологического синтеза. Вторая важная черта, внесенная в изучение поймы В. Р. Вильямсом, — изучение жизни поймы в связи с жизнью водоразделов, изучение жизни поймы и водоразделов в их взаимодействии. И действительно, часть не может быть понята вне целого, жизнь биоценозов речных долин не может быть понята вне жизни живого покрова, в состав которого они входят.

Типы биоценологических единиц. Живой покров Земли представляет сложно расчлененное целое, построенное из последовательно охватывающих друг друга биоценологических единиц различной степени сложности. По степени однородности все биоценологические единицы, входящие в состав живого покрова, разбиваются на три категории. 1) ассоциации и сходные с ними формы биоценозов; 2) мозаические комплексы; 3) архитектурные комплексы. Отдельные пятна ассоциаций и сходные с ними формы биоценозов (консоциации, социации и пр., см. Du Rietz, 1930) представляют участки живого покрова, более или менее одинаково построенные на всем протяжении. Мозаические комплексы составлены из пятен социаций двух или нескольких типов, перемешанных между собой мозаично и более или менее равномерно. Архитектурный комплекс представляет закономерное целое, построенное из набора участков

¹ Печатается в порядке обсуждения (Ред.)

² Вопросы о реконструкции речных систем и создании водохранилищ в настоящей статье я не касаюсь, так как они рассмотрены в другом месте.

однородных биоценозов¹, которые расположены по определенному плану, повторяющемуся во всех архитектурных комплексах данного вида (Беклемишев, 1927; Du Rietz, 1930). Архитектурными комплексами биоценозов являются, например, зональные комплексы, развитые вокруг степных озерков Кустанайской области и повторяющиеся в сходной (хотя и не тождественной) форме, иногда — огромное число раз².

В сущности весь живой покров Земли с морфологической точки зрения представляет грандиозный архитектурный комплекс (Г е о м е р и д у), образованный целым набором континентальных и океанических комплексов. Те и другие могут рассматриваться как следующие, нижестоящие единицы покрова.

Каждый континентальный комплекс занимает поверхность целого континента и складывается из целого ряда климактических комплексов, в основном определяемых различиями климата (Clements, 1916). Интересный анализ и очень содержательную схему строения континентального комплекса биоценозов дает В. В. Алехин (1944). Подобных схем для океанических комплексов пока не создано.

Каждый климактический комплекс суши образован целым набором сообществ, связанных между собою генетически как последовательные стадии сукцессии и закономерно расположенных друг относительно друга, по определенному плану, зависящему от географического расчленения страны и сукцессионных связей отдельных сообществ.

О б щ а я с х е м а п р и с е р ы. Основные сукцессионные ряды (или, по терминологии Кlementsа, присеры) всегда начинаются с заселения голой площади, возникающей вследствие местного разрушения живого покрова, и, проходя через ряд стадий прогрессивного развития, кульминируют в виде климактической³ формации — наиболее сложного, требовательного и продуктивного сообщества, возможного при данном климате. По сравнению со всеми предшествующими, преклимактическими сообществами климактическая формация обладает несравненно большей устойчивостью и долговечностью. В силу этого она занимает обычно очень большие площади, составляет основу каждого нормально развитого климактического комплекса. Кlements полагал даже, что климактическая формация является заключительной стадией сукцессии и, раз возникнув, сохраняется на одном месте до тех пор, пока не изменится климат или пока она не будет уничтожена внешними силами, вроде эрозии или вулканизма. Однако с этой точкой зрения нельзя согласиться (Беклемишев, 1931). Несмотря на ряд регулирующих приспособлений, свойственных климактическим формациям и направленных на стабилизацию условий среды, климактическая формация рано или поздно изживает себя и сменяется регрессивными.

¹ Слово биоценоз я употребляю как синоним термина сообщество Брюкелянского ботанического конгресса для обозначения любой естественной биоценологической единицы, независимо от ее строения и конструктивного порядка. Слово сообщество я употребляю как синоним слова биоценоз.

² Архитектурный комплекс, построенный из целой совокупности закономерно расположенных биоценозов, представляет и население озера. В. И. Жадин (1950) предлагает для этого случая термин сложный биоценоз, или биом. При некоторых преимуществах (краткость), эти термины имеют свои неудобства: слово биом уже давно употребляется в биоценологической литературе в ином смысле (ср. Clements и Shelford, 1939), что не может не повести к путанице. Термин сложный биоценоз по своему смыслу слишком широк, так как существуют биоценозы весьма различной степени и характера сложности и ограничить применение столь широкого термина одним частным случаем нецелесообразно.

³ Таким образом, термин климактический происходит от слова климакс — кульминационная точка в развитии, а не от слова климат.

метаклиматическими¹ стадиями сукцессии, которые характеризуются упрощением структуры, ослаблением продуктивности, экологической специализованностью, большой долговечностью. Таковы комплексы верховых болот, сменяющие собою климактическую формацию елово-пихтовых лесов таежного климакса Восточной Европы и Западной Сибири.

Регрессивная фаза сукцессии в наилучше изученных случаях бывает обусловлена обеднением верхних слоев почвы и положительных элементов рельефа элементами зольного питания растений при одновременном вымывании части солей в нижние горизонты почвы. Таким образом, метаклимактическая фаза сукцессии представляет постепенное и медленное голодное вырождение живого покрова. Явление это в конечном счете вызвано работой воды и связано с выносом солей водой, в силу чего речные долины и оказываются в более выгодных трофических условиях, нежели водоразделы (Вильямс, 1919).

II. УСЛОВИЯ ЖИЗНИ В РЕЧНЫХ ДОЛИНАХ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СТЕПЕНИ ЗРЕЛОСТИ РЕЛЬЕФА И ОТ КЛИМАТА

Как это ни странно, но зависимость строения и развития живого покрова от хода развития и степени зрелости рельефа местности в общей форме в терминах учения о сукцессиях до сих пор повидимому никем не рассматривалась². Между тем, зависимость живого покрова от рельефа и климата очевидна и всеми признана. Рассмотрим несколько типичных случаев.

1. В условиях гористого рельефа и влажного (гумидного) климата (например, западная часть Кавказа) преобладает размыв и перенос грубо взвешенных частиц; лишь при легко растворимых породах значительный удельный вес получает и перенос растворенных солей. Однако последние все равно уносятся речными системами, и основное значение для развития местных сообществ имеет не перегруппировка растворенных веществ, а перегруппировка мелкозема. При этом области аккумуляции — нижние трети склонов и речные долины, обогащаются мелкоземом по сравнению с областями денудации — крутыми склонами и вершинами, и в силу этого в областях аккумуляции создаются более благоприятные условия для жизни. Благодаря энергично идущим процессам денудации и отложения количество вновь образующихся голых площадей значительно; ранние стадии сукцессии занимают много места, дальше климакса развитие не идет и регрессивные стадии, как правило, не достигаются. В принципе не иначе должно обстоять дело и в горах аридных стран, с той разницей, что здесь основным фактором, определяющим степень благоприятности для жизни отдельных элементов рельефа, является их водный режим.

2. В условиях первичной равнины и аридного или семиаридного климата (например, Западная Сибирь к югу от линии Курган — Ишим) эрозия и перенос грубовзвешенных частиц незначительны, речные долины неразвиты или зачаточны. В основном происходит перегруппировка растворимых и коллоидно-растворимых веществ: обеднение ими положительных

¹ Предлагаю для регрессивной фазы сукцессии, сменяющей климакс, термин метаклимактическая фаза. В отличие от этого, термин постклимакс считаю возможным сохранить, в согласии с автором термина Клементсом, для случаев сообществ, благодаря счастливым локальным условиям ставшим более совершенными, чем местный климакс (например, уремы — пойменные леса в долинах рек степной зоны), однако еще лучше было бы назвать такие сообщества суперклимактическими. Более подробно о суперклимактических сообществах см. ниже.

² Однако зависимость почвенного покрова от стадий развития рельефа рассматривали С. С. Неуструев (1918) и К. К. Марков (1948).

элементов рельефа и обогащение отрицательных, а также вымывание этих веществ в глубь почвы (по крайней мере, на положительных элементах рельефа). Возвышения заняты солонцами, понижения — солончаками; заселяющие их сообщества являются членами регрессивной фазы сукцессии, сменяющей климактические сообщества, развитые на черноземах.

Итак, на этой ранней стадии цикла эрозии работа размыва незначительна, обновление покрова почти отсутствует, голые площади не образуются, начальные стадии сукцессии отсутствуют, климактические сообщества (участки климактической формации) занимают немного места, преобладают метаклимактические сообщества, принадлежащие регрессивной фазе сукцессии.

При крайней аридности климата резкое перераспределение солей внутри ландшафта происходит и в условиях горного рельефа (горные солончаки). В горах Талаган (Северный Иран), как мне пришлось видеть в 1941 г., даже берега ручья, текущего на дне ущелья, в сухое время года бывают часто окаймлены выцветами солей.

3. В условиях зрелой эрозионной равнины и гумидного климата эрозия действует довольно интенсивно, бессточные впадины отсутствуют. Ввиду этого происходит не простое перераспределение материала внутри ландшафта, а вынос материала за пределы данного ландшафта; в конечном итоге растворенные соли по речным системам выносятся в море¹. В силу этого элементы ландшафта, перегруженные избытком водорастворимых солей, отсутствуют. В то же время эрозия идет не настолько быстро, чтобы препятствовать процессам почвообразования. Неизбежно наступает обеднение положительных элементов рельефа растворимыми солями. В этой обстановке устанавливается относительное и временное равновесие процессов старения и обновления покрова; обычно наряду с преобладанием климактических сообществ здесь всегда имеется некоторое количество преклимактических и метаклимактических. При небольшой высоте местности над морем, ослабленной в связи с этим эрозией и значительном количестве осадков регрессивные фазы сукцессии могут занимать очень большие площади, доходя до самых речных долин, как, например, сфагновые болота в урманной полосе Западной Сибири и на Камчатке (Кац, 1948). Обычно эти фазы занимают гораздо более скромное место ввиду действия эрозии, поочередно смывающей участки обедненных почв и обнажающей коренные породы. В этом случае преклимактические сообщества занимают значительные площади, наибольшие пространства заняты климактической формацией, или субсерийными сообществами, сменяющимися ее после вырубki и пожаров². Пример такого рода представляет таежная полоса Предуралья (Игошина, 1930).

Речные долины при этом находятся в оптимальных условиях солевого режима, так как через них проходят все соли и мелкозем, смываемые с водоразделов (Вильямс, 1919). Поэтому сообщества долин дольше водораздельных сопротивляются наступлению регрессивной фазы сукцессии. Таким образом, в условиях влажного климата наиболее пышного развития жизнь достигает в речных долинах. При аридном или семиаридном

¹ Или и бессточные котловины, лежащие за пределом данной гумидной области, как, например, в случае многих рек Средней Азии, начинающихся в гумидном поясе гор и заканчивающихся в бессточных впадинах пустыни (Арал, Балхаш, Лоб-Нор).

² Субсерия — укороченный сукцессионный ряд, возникающий при частичном нарушении целостности покрова (например, при пожаре или перепашке), в противоположность примеру, полному ряду развития покрова, возникающему после совершенного уничтожения живого покрова и почвенного слоя размывом или наносом (Clements, 1916).

климате преимущества их оказываются еще ярче; более благоприятные условия увлажнения способствуют возникновению в речных долинах суперклимаксов (см. выше, примечание на стр. 79), т. е. сообществ, более требовательных, сложных и продуктивных, чем допускаемый климатом, господствующий в данной местности климакс. Примерами суперклимактических сообществ являются коридорные леса среди климактической формации саванн, урѐмы на степных речках, тугай, или джингили речных долин среднеазиатских пустынь и т. п.

4. В условиях ветхого пенеплена, снивелированного почти до уровня моря, включая и примыкающие к нему аллювиальные равнины, эрозия почти не действует, тогда как вымывание и утечка солей продолжаются, особенно интенсивно при влажном климате. Поэтому регрессивные стадии сукцессии занимают громадные площади пологих водораздельных пространств, тогда как в речных долинах гораздо дольше сохраняется благоприятный трофический режим, климактические сообщества и пышная жизнь, как это описывается, например, для долины Амазонки.

З а к л ю ч е н и е о с у к ц е с с и о н н о м в о з р а с т е с о о б щ е с т в р е ч н ы х д о л и н. Таким образом, развитие речных долин и лежащие в его основе процессы эрозии играют громадную роль в жизни климактического комплекса; чем интенсивней размыв в пределах той или иной ландшафтной области, тем моложе средний сукцессионный возраст покрывающих ее сообществ. При максимальной интенсивности размыва в горах — много сериальных (преклимактических) сообществ, есть климактические, отсутствуют метаклимактические сообщества. В зрелой эрозионной равнине при несколько меньшей интенсивности размыва преобладают климактические сообщества, есть ранние сериальные, встречаются метаклимактические; отдельные примеры таких равнин подчиняются правилу: чем меньше интенсивность размыва, тем больше участие метаклимактических сообществ в составе покрова. На ранних и поздних фазах цикла эрозии, в незрелой первичной равнине и пенеплене, крайне медленный темп эрозии ведет к господству поздних фаз сукцессии, и метаклимактические сообщества преобладают. Но роль речных долин изменности на ранних и поздних фазах развития рельефа совершенно различна. Она ничтожна на начальных стадиях цикла, когда речная сеть еще не развита. С появлением речных долин начинаются размыв, обновление покрова, и молодые речные долины становятся ареной, где разыгрываются ранние фазы сукцессии. Долины заняты сериальными, преклимактическими сообществами. Наоборот, на заключительных стадиях каждого данного цикла развития рельефа долины отныне почти «безработных» рек, совершающих лишь ничтожную работу размыва, становятся последними убежищами климактических сообществ. К концу цикла эрозии климакс перемещается с водоразделов в долины.

Наконец, в ряде случаев особо благоприятные условия, создающиеся в речных долинах, вызывают появление там суперклимактических сообществ, более сложных и более требовательных, нежели климактические сообщества данной местности.

III КОМПЛЕКСЫ БИОЦЕНОЗОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН В СОСТАВЕ ПОКРОВА ЗРЕЛОЙ ЭРОЗИОННОЙ РАВНИНЫ

Из всех возможных случаев взаимоотношений между климактическим комплексом и входящими в его состав подчиненными архитектурными комплексами речных долин ограничимся рассмотрением одного, наиболее нам близкого случая — зрелой эрозионной равнины. Как

известно, такой характер имеет рельеф почти всей юго-восточной половины Европейской части СССР.

Общий план строения климатического комплекса. В случае подобной равнины план строения каждого из занимающих ее климатических комплексов бывает довольно характерен. Большая часть площади — все водораздельные пространства, пологие склоны и древние террасы речных долин — заняты климатической формацией с включенными в нее пятнами регрессивных, метаклиматических сообществ, и в этот массив вдаются древовидно разветвленные речные долины. Последние состоят из: 1) молодых, растущих оврагов; 2) долинок малых притоков с неразвитыми террасами и 3) долин более крупных рек с одной или несколькими аллювиальными террасами. Более крупные реки всегда имеют постоянный водоток, малые притоки имеют постоянный или перемежающийся водоток, овраги очень часто — перемежающийся водоток. Большие и средние реки при наличии хорошо развитых поемных террас обычно обладают системами придаточных водоемов.

Проморфологическая терминология речной долины. Речные долины бывают заняты архитектурными комплексами биоценозов, долинными комплексами, имеющими характерное строение и развитие. При описании их я придерживаюсь следующих терминов. Ось долины проходит по максимальным глубинам водотока. Направление поперек долины, прочь от оси, есть направление наружу, или дистальное направление; обратное направление — к оси долины есть направление внутрь, или проксимальное направление. Наружные части долины являются периферическими, внутренняя часть долины является осевой. Верховья долины представляют ее апикальный конец, низовья — базальный.

Водный режим и сезонные аспекты аксиальной части долины. На жизнь и строение долинных комплексов огромное влияние оказывают годовые колебания расходов и уровня реки, создающие для части биоценозов долины резко астатические (неустойчивые) условия. Поэтому в осевой части речной долины трудно противопоставлять водные сообщества наземным: большинство сообществ имеют как погруженные, так и осушенные аспекты¹. Эта неустойчивость условий различно выражена на разных элементах осевой части долины. Так, на наиболее аксиальные внутрирусовые биоценозы неустойчивый характер обводнения распространяется лишь в случае временных или, точнее, перемежающихся водотоков. Перемежающиеся водотоки характерны для верховьев оврагов, но при аридном климате и неравномерном помесечном распределении осадков такие водотоки свойственны и многим хорошо сформированным долинам. Водное население перемежающихся водотоков бедно и мало изучено, в кратковременных потоках оно практически отсутствует. Однако в потоках, имеющих более длительные периоды существования, и в остаточных водоемах, сохраняющихся в углублении русла после прекращения поверхностного водотока (и часто питаемых скрытым водотоком, идущим в толще аллювиев), жизнь может быть довольно обильна. В случае постоянных водотоков, например рек, наиболее аксиальные, внутрирусовые биоценозы оказываются в условиях устойчивого (евстатического) режима затопления; однако и здесь скорость тече-

¹ Сезонный аспект сообщества есть отрезок годового цикла этого сообщества, характеризующийся составом, численностью и другими свойствами населения и отличающийся по этим признакам от смежных отрезков того же цикла.

ния и ряд других элементов гидрологического режима подвержены громадным колебаниям в течение годового периода

Далее в стороны от долины идет ряд все реже затопляемых местообитаний, внутрирусловых и поемных. Во внутрирусловых местообитаниях более продолжительной обычно бывает погруженная, в поемных — осушенная, или субаэральная, фаза годового цикла. В соответствии с этим различны бывают и гомологичные аспекты русловых и поемных биоценозов: так, на пойме в состав осушенного аспекта входит ряд многолетних форм, которых в осушенном аспекте внутрирусловых биоценозов не бывает (ивняки, встречающиеся, например, на внутрирусловых отмелях наших больших рек, являются скорее земноводными формами, нежели низменными, и часто начинают вегетировать до обнажения занятой ими полосы, а именно — с того момента, когда из воды выходят верхушки).

Для биоценозов придаточных водоемов годовые колебания расходов и уровня рек также создают астатические условия существования, характеризующиеся сменой текучей фазы и стоячей, а иногда и с добавлением осушенной.

Биоценозы осевой части речного русла. Несмотря на благоприятный трофический и кислородный режим биоценозы речного русла не представляют обычно картины пышного развития жизни. Препятствуют этому необычные механические условия — течение с его последствиями (механическое давление самой воды, усиливаемое ударами влекомых частиц, незначительная прозрачность), а часто и общая неустойчивость условий. Поэтому наиболее богато развитая жизнь появляется в реке либо при замедленном течении, допускающем отложение илистых грунтов и поселение укореняющихся растений, либо при твердых грунтах, создающих более устойчивые условия существования донного населения.

Планктонные сообщества реки обычно также сравнительно бедны, хотя их состав и численность могут варьировать. В некоторых типах рек планктон полностью отсутствует. Постоянным признаком речных планктонных сообществ является их текучесть, необратимая судьба речного планктона. Эти сообщества формируются за счет компонентов, поступающих из придаточных вод (часть — из донных биоценозов русла), сносятся течением, по пути изменяются, но не возвращаются, хотя могут заноситься в лежащие ниже придаточные водоемы (затоны и т. п.) и там задерживаться. Существенно то, что между вчерашним и сегодняшним планктоном одного и того же поперечного сечения реки преемственности нет. Жизнь речного планктона — не циклический, а однозначно направленный процесс. В своем возникновении и развитии не только потамопланктон, но и многие другие виды сообществ зависят от приноса зачатков извне. Но в других сообществах, как, например, в планктоне озер, раз попавшие туда иммигранты хотя бы частично размножаются там в длинный ряд поколений без непрерывного пополнения извне: потамопланктон без непрерывного массового нового заноса существовать не может, так как сам непрерывно и необратимо уносится течением.

Донные биоценозы реки располагаются правильными архитектурными комплексами, метамерно повторяющимися в соответствии с метамерным строением русла (меандры, плёсы и перекаты — см., например, Мосточкин, 1943; Фридман, 1937) и гидравлической структурой речного потока (о влиянии этого последнего фактора и его сезонных изменений см. в особенности работы Е. С. Неизвестновой-Жадиной, 1937, и др.). Активно подвижные, нектические речные животные, в основном рыбы, являются сочленами не отдельных биоценозов речного русла, а более

обширных архитектурных комплексов, в пределах которых совершают свои миграции. В случае проходных рыб таким комплексом является река в целом плюс морские сообщества, служащие местом кочевки, чаще всего местом нагула этих рыб. Таким образом, активно подвижные, мигрирующие виды делают весьма наглядной целостность многих архитектурных комплексов (Беклемишев, 1927, 1931, стр. 326; отчасти Станчинский, 1927; Кашкаров и Станчинский, 1940, стр. 884). Такое же значение имеют и перелетные водоплавающие птицы, летающие вдоль речных путей и совершающие там остановки. Как и рыбы, они в еще большей степени производят перенос зачатков водных беспозвоночных и растений и таким образом способствуют объединению посещаемых ими архитектурных комплексов речных долин в единую систему.

Биоценозы периферии речного русла. Для астатических, лишь часть года заливаемых сообществ периферической части речного русла характерно наличие двух аспектов: погруженного и осушенного. На периодически высыхающих песчаных берегах больших рек Европейской части СССР погруженный аспект мало отличается от постоянного состава соседних постоянно погруженных речных сообществ. Он складывается из двух разрядов особей: сохранившихся на месте в толще песка микроскопических форм псаммона (Засухин, Кабанов и Неизвестнова-Жакина, 1927) и из форм, вселяющихся сюда из необсыхающих донных сообществ. При новом обсыхании эти вселившиеся формы, большей частью сравнительно крупные и подвижные, частично уходят вместе с отступающей водой, частично гибнут (например, очень часто гибнут униониды). Осушенный аспект тех же сообществ состоит из двух ярусов: эндопсаммического, всецело заключенного в толще песка и в значительной мере представляющего переживающий речной псаммон, и поверхностного, образующегося почти всецело за счет иммигрантов с суши: эфемерных растений (лебеды и т. п.), подвижных насекомых и пауков (Четыркина, 1926), птиц и т. п. Перенниальными¹ сочленами этих биоценозов, помимо микроорганизмов псаммона, являются иногда земноводные растения, и прежде всего ивы, отчасти *Heleocharis* и другие корневищные линеиды², большей частью безлистного, адикулярного типа, лучше приспособленного к перенесению механического воздействия течения при заливании рекой.

На крутых размываемых берегах астатические сообщества, существующие в условиях неустойчивого режима затопления, занимают ничтожную поверхность. В осушенном аспекте этих сообществ, в особенности на обрывах подмываемых верховьев поемных сегментов, большую роль играют как строители нор береговые ласточки (*Riparia riparia*; см. Банников, 1954; Глазгинская-Бабенко, 1956).

Сукцессии внутрирусовых биоценозов, связанные с перестройкой речных аллювиев. Понятие сукцессии вполне приложимо к жизни речных биоценозов, но сукцессии их своеобразны. Прежде всего, они носят почти чисто экзогенный характер.

Рассмотрим обстановку сукцессии для наиболее яркого случая, для рек с нормальным меандрированием, например Средняя Кама, Нижняя Чусовая и т. п. (Беклемишев, 1925, 1947; Игошина, 1927). Для таких рек характерно преобладание размыва и переноса аллювиев над отложением. Река полого меандрирует, образуя поемные сегменты, поочередно приложенные то к правому, то к левому берегу долины. Каждый сегмент раз-

¹ Т. е. присутствующими в составе биоценоза в течение всего года независимо от смены аспектов.

² Термин К. Н. Игошиной (1927); см. также В. Н. Беклемишев (1944)

мывается в своей верхней (апикальной) половине и одновременно растет в своей нижней (базальной) половине путем пристройки к нему новых и новых мелей, постепенно входящих в состав поймы. В силу этого двойного процесса весь сегмент постепенно как бы двигается вниз по течению, подвергаясь при этом непрерывной перестройке. На тех участках, где река размывает один из коренных берегов, расположение донных биоценозов бывает, как известно, резко асимметрично (Бенинг, 1924). Подводный склон коренного берега нередко оказывается сложен из твердых пород, иногда вместо этого обнажаются глины (Нижний Иртыш; Фридман, 1937) или морена, после размыва которой остаются крупные валуны. Такие берега отличаются крутым заложением и оmyваются сильной струей. Здесь развиваются биоценозы литофильные (на камне) или аргилофильные (на глине). В то же время от противоположного берега, образованного здесь выпуклой поемного сегмента, которая окаймлена растущими мелями, до самого стрежня полого спускается песчаное дно, занятое псаммофильными биоценозами.

В низовьях поемного сегмента растущие мели с каждым годом протягиваются все дальше и дальше вниз по течению, продвигаясь вдоль размываемого коренного берега (или берега одной из древних террас) и постепенно заслоняя его собою. При этом нарастающая песчаная мель иногда непосредственно примыкает к прежде размываемому коренному берегу, иногда растет параллельно этому берегу, на некотором от него расстоянии, так что между растущей поймой и коренным берегом образуется затон.

Условия существования литофильных или аргилофильных биоценозов размываемого берега при надвигании мели резко меняются. Они либо хоронятся под песчаным наносом и заменяются заселяющими этот последний реофильными псаммофильными биоценозами, а в дальнейшем — наземными биоценозами низовьев строящегося поемного сегмента, либо оказываются в затоне и попадают в условия отсутствия течения и, в связи с этим, в условия заиления, что также вызывает полную смену биоценоза.

Столь же коренные перестройки происходят у противоположного берега, где полоса режущего течения каждый год все больше надвигается на мели, расположенные у выпуклыны меандра, смывая их прочь. Особенно резкой перемена оказывается в тех случаях, когда этот смыв влечет за собой обнажение твердых грунтов и в силу этого — полную замену псаммофильного населения литофильным. При наличии всех этих напряженно идущих экзогенных изменений внешней среды эндогенные факторы сукцессии играют незначительную роль. Население реки отвечает перестройкой или полной сменой биоценоза на каждое изменение русла, но и в промежутках сами биоценозы не успевают настолько изменить занятые ими биотопы, чтобы обусловить собственное исчезновение и приход на смену других форм. При этих условиях понятно, что ни о климаксе, ни о климактических речных сообществах говорить не приходится.

Сукцессии речных биоценозов, связанные с вековыми изменениями продольного профиля реки. Наряду с этими малыми сукцессиями, разыгрывающимися на протяжении одного речного меандра и отражающими жизнь реки на данном этапе ее существования, можно говорить о многовековых сукцессиях, отражающих развитие речной системы в связи с большими фазами развития рельефа. Естественно, что река незрелой равнины с невыработанным, ступенчатым продольным профилем, прерванная полупроточными озерами, обладающая неразвитой поймой, малым количеством поемных водоемов и пр.,

и пр., будет иметь иной набор биоценозов и эти последние будут слагаться в иные комплексы, чем в реке зрелой эрозионной равнины с выработанным нормальным продольным профилем, без вставленных проточных озер, с хорошо развитой поймой, закономерно изменяющейся от верховьев реки к ее низовьям, обладающей многочисленными поемными водоемами, в особенности в двух нижних третях долины.

Чрезвычайно наглядные образцы этого рода перестройки с сопровождающими ее вековыми сукцессиями можно наблюдать, просматривая, например, притоки Тобола и Нижнего Иртыша с юга на север; здесь мы найдем все переходы от зачаточной реки, имеющей вид цепочки озер с периодическим водотоком между ними, через незрелую займищную речку к типичной зрелой речке в районе к северу от Тобольска. Правда, если в геоморфологическом отношении ряд этот безукоризнен, в биоценологическом отношении толкование его осложняется климатическими различиями, связанными с переходом из лесостепной полосы в таежную.

Естественно, что эти перестройки самой реки и ее комплекса биоценозов представляют лишь часть общего процесса перестройки климактического комплекса под влиянием смены фаз развития рельефа.

В случае ветхой равнины, сnivelированной почти до уровня моря, возникают медленно текущие реки, почти не производящие работы по перестройке своего русла, и в этом случае донные биоценозы реки могут отличаться значительно большей устойчивостью, так что при изучении их возникает соблазн рассматривать их как своего рода речные климактические сообщества (Shelford — в кн. Clements и Shelford, 1939). Для низменных частей США Шельфорд описывает глубокие, медленно текущие реки с заиленным дном; зарастанию дна и развитию в сторону наземных сообществ препятствуют, кроме течения, также и способ питания доминантных рыб-бентофагов, уничтожающих всходы водных растений и непрерывно взмучивающих воду. Таким образом, эти рыбы обуславливают своей жизнедеятельностью относительную стабильность биоценоза, как это делают доминанты из числа растений в наземных климаксах. Однако я полагаю, что считать такие сообщества особым «речным климаксом» нелогично, так как в состав климактической формации, характерной для данного климата, они явно не входят. Они представляют скорее нечто вроде «преклимакса», т. е. относительно устойчивого сообщества, недоразвивающегося до местного климакса в силу препятствий, создаваемых труднопреодолимыми локальными условиями. В рассматриваемых нами реках эрозионной равнины, отличающихся интенсивно идущей непрерывной перестройкой русла, подобные сообщества, если и возможны, то лишь в виде недолговечных фрагментов.

Пойма, или поемная терраса, бывает весьма разнообразна по своему строению и динамике, но в целом обладает рядом характерных признаков. Типичная пойма свойственна равнинным рекам умеренной полосы, имеющим весеннее половодье; однако и у рек, начинающихся в горах, по выходе на равнину обычно появляется типичная пойма (например, Обь и Иртыш в пределах Западно-Сибирской низменности; Рион — от Самтредиа до начала дельты, Мургаб — в районе Иолотани и пр. и пр.). Пойма является террасой накопления, высота которой немного ниже высоты половодья, так что при малых половодьях заливаются ее отрицательные элементы, при средних — средние уровни, при максимальных — максимальные. Река подвергает пойму непрерывной перестройке, разрушая ее и строя на наших глазах. Те образования, которые не могут быть воссозданы современной деятельностью реки, не принадлежат к ее пойме. Таковы, например, высокие, «второтеррасные» гривы на периферии лево-

бережной поймы Камы против Нижней Курьи, высоко поднимающиеся над максимальными уровнями современных половодий (Беклемишев и Четыркина, 1935). Третий признак поймы — она врезана в окружающую местность и ограничена склонами высоких террас. Таким образом, Кура в районе Северной Мугани не имеет настоящей поймы, если не считать за таковую почти всю Кура-Араксинскую низменность, так как ближайшая прикуринская полоса обладает наиболее высокими отметками и по направлению к периферии долины местность на протяжении многих километров постепенно понижается. Также лишены поймы обычно и протоки речных дельт (например, дельты Кубани); эти протоки благодаря мощному отложению наносов текут выше окружающей местности.

Делювиальные шлейфы, спускающиеся на пойму. Если пойма оказывается прислонена к высокой верхней террасе или материковому берегу, эти последние либо круто спускаются к пойме, либо образуют пологие шлейфы, частично погребаящие ее под собою.

Первый случай представляет первичные соотношения и наблюдается там, где пойма сравнительно недавно пристроена к подножью обрыва верхней террасы, перед тем подмываемому рекой. Чем дальше склон верхней террасы остается защищенным поймой от бокового размыва рекою, тем больше этот склон сползает на нее своими шлейфами. При нормальном меандрировании реки (см. выше стр. 84) нередко можно наблюдать, что в нижней, молодой половине поемного сегмента надпойменная терраса спускается к пойме крутым обрывом, тогда как в верховьях сегмента уже образовались длинные шлейфы (долина Нижней Чусовой, нижней Сылвы). Древние террасы, больше почти не размываемые рекой, нередко бывают почти совсем погребены под делювиальными шлейфами вышележащих террас или коренного берега, так что оказываются почти не выражены в рельефе и хорошо отличимы только на обнажениях, как мне пришлось наблюдать в отношении надпойменной террасы р. Урала около Магнитогорска¹. Образование пологих склонов речных долин — очень важное явление в развитии рельефа страны и жизни климатического комплекса, так как пологие склоны чрезвычайно благоприятны для развития жизни и часто бывают заняты климатическими сообществами.

Притеррасные выклинивания грунтовых вод. При наличии крутых террас очень часто у их подножья происходит выклинивание грунтовых вод и образуется ключевое притеррасное болото или даже притеррасная речка, впадающая в главную реку в нижней части поемного сегмента. Притеррасное болото и притеррасная речка, прекрасно описанные В. Р. Вильямсом (1919), являются характерными и чрезвычайно важными компонентами архитектурного комплекса речной долины. Они в значительной мере перехватывают соли, приносимые грунтовыми водами, и различные вещества, смываемые со склонов, и за счет этих поступлений здесь пышно развиваются своеобразные сообщества.

Поемные сукцессии. Как и речное русло, вся пойма динамична, вся пойма подвергается непрерывной перестройке, разрушаясь в одних местах, воссоздаваясь в других. Однако интенсивность ее перестройки быстро убывает по мере удаления от русла, и в целом условия существования на пойме менее неустойчивы, чем в русле. Благодаря динамичности поймы она является местом постоянного возникновения и интенсивного

¹ В нашей работе, опубликованной в 1931 г. (Беклемишев, Брюханова и Шипицина), мы даже отрицали наличие надпойменной террасы в долине р. Урала около Магнитогорска. Однако летом 1931 г. мне пришлось видеть разрез, на котором ясно можно было различать аллювию надпойменной террасы, прикрытые делювиальными отложениями.

протекания ранних стадий сукцессии, начинающейся на вновь создающихся участках поймы — молодых аллювиях. При этом следует заметить, что сукцессионные ряды поймы весьма отличны, с одной стороны, от внутрирусловых, с другой — от внепойменных рядов. В русле сукцессия происходит почти всецело под влиянием одних экзогенных факторов, связанных с перестройкой русла (экзодинамическая сукцессия, по терминологии В. Н. Сукачева, 1928). Вне поймы сукцессия происходит главным образом под влиянием эндогенных факторов, обусловленным собственным воздействием самих биоценозов на занятый ими субстрат (энзодинамическая сукцессия по В. Н. Сукачеву). Поемные сукцессии протекают под мощным воздействием и тех, и других факторов.

Действительно, пойма непрерывно перестраивается, и процесс перестройки изменяет экологические условия на отдельных ее участках, вызывая тем самым экзогенно обусловленное изменение сообществ. С другой стороны, процесс перестройки протекает на пойме менее интенсивно, чем в русле, оставляя место и для действия эндогенных факторов. Процесс разрушения поймы, разыгрывающийся (в пойме реки с нормальным меандрированием) в верховьях сегмента, ведет к ежегодному уничтожению участков поемных сообществ и полной замене их русловыми, водными сообществами. Процесс построения поймы, протекающий путем аккумуляции наносов в низовьях сегмента, создает исходные голые площади, на которых начинают разыгрываться ряды сукцессии поемных сообществ.

Основным экзогенным фактором, влияющим на эти ряды, является изменение аллювиального режима, т. е. количества и состава наносов, ежегодно отлагаемых половодьем на том или ином участке поймы. Большую роль играют и изменения водного режима, т. е. продолжительности и глубины затопления. Аллювиальный режим на протяжении поемного сегмента распределяется довольно сложно и разнообразно, но, как самое общее правило, можно указать, что при прочих равных условиях, чем дальше от реки и главных струй половодья, тем меньше интенсивность аллювиального режима, тем меньше количество и тем мельче механический состав ежегодно отлагаемых наносов. Глубина и продолжительность затопления, как правило, являются максимальными на молодых аллювиях, в низовьях сегмента, и минимальными — на старых аллювиях, в верховьях сегмента. По мере перестройки сегмента один и тот же участок поймы сначала находится в низменных, долго затопляемых низовьях сегмента, где подвергается при долгом стоянии полых вод ежегодному заилению; затем этот участок оказывается в глубине сегмента, на максимальном удалении от реки, где влияние последней и, в частности, аллювиальный режим очень мало сказываются и смена сообществ происходит в значительной мере под влиянием эндогенных факторов. Позже тот же участок рано или поздно попадает в верховья сегмента, где он ежегодно покрывается довольно значительным слоем наносов, состоящих из относительно крупных частиц, и поверхность участка быстро повышается. И наконец, река надвигается и смыкает его до основания.

Легко видеть, что на определенной, довольно длительной стадии этого процесса действие экзогенных факторов ослабевает, и возникают сообщества, несмотря на существование затопленного аспекта, значительно приближающиеся к местному климаксу. В лесной полосе поемные леса иногда лишь в деталях отличаются от водораздельных. В аридных областях с травянистыми или полукустарниковыми климаксами пониженные участки поймы благодаря лучшим условиям увлажнения имеют древесную растительность, уремы или тугай, представляющие суперклимакс. Но наиболее повышенные участки старой поймы и здесь иногда покрыты

степной растительностью (долина р. Урала ниже Магнитогорска), приближающейся по характеру к местному климаксу. При горнотундровом климаксе такое же появление суперклимактических лесов обусловлено более благоприятным ветровым и температурным режимом глубоко врезаемых речных долин (Якутия).

Нет никаких сомнений, что пойменные луга лесной полосы — искусственные, полукультурные (Cajander, 1909), антропоургические образования, созданные топором и поддерживаемые косой. И, тем не менее, они представляют характернейшие смены травянистых сообществ, хорошо изученных нашими луговодами (Вильямс, 1919; Бронзов, 1927; Шенников, 1938; Игошина, 1927, и др.).

Животное население осушенного аспекта поймы. Но если пойма покрывается в некоторых частях климактическим лесом, то это, несомненно, особая ассоциация данной климактической формации. В частности, животное население осушенного аспекта поймы подвергается жестокому отбору действием половодья. Так, на Камской пойме, близ г. Молотова, среди наземных форм отсутствуют или редки амфибии (кроме *Pelobates*; Беклемишев, 1925), ящерицы, мышевидные грызуны (кроме водяной крысы), иксодовые клещи (Миронов, 1940); очень малочисленны роющие перепончатокрылые, дневные бабочки и многие другие, не выносящие половодья формы (Четыркина, 1926, и др.). Эвтрофия поймы сказывается в чрезвычайной пышности травяного покрова, в количественном обилии жизни (Баскина и Фридман, 1928).

Обводненный аспект пойменных сообществ. Наряду с осушенным аспектом, пойма имеет обводненный. По сравнению с обводненным аспектом русловых сообществ он короток, но, вообще говоря, его продолжительность весьма различна в зависимости от высоты данной точки и длительности половодья. Эта длительность возрастает вниз по течению больших рек и сильно варьирует от года к году. В отношении высотных отметок отдельных элементов поймы мы имеем, с одной стороны, вершины грив, затопляемые даже не каждый год, с другой — постоянные водоемы поймы, никогда не обсыхающие. Дно многих из этих водоемов лежит ниже меженного уровня реки. Положительные элементы рельефа поймы заливаются только в половодье, только текучей водой, но на весьма различные промежутки времени. В бороздинах и других незамкнутых понижениях вода застаивается после прекращения сплошного тока через пойму, но сходит оттуда до конца при постепенном снижении уровня реки. Наконец, в замкнутых понижениях после спада воды образуются остаточные водоемы, которые, в свою очередь, бывают постоянными или временными. Чрезвычайно своеобразная и богатая жизнь развивается в стоячих и полустоячих водоемах полузатопленной поймы и в бесчисленных заливах сильно развитой береговой линии ее гривистого рельефа. Особенного развития эта жизнь достигает на юге Европейской части Союза, где длительное и позднее половодье низовьев больших рек растягивает период существования этих водоемов и сдвигает его на более теплую часть сезона.

Состав населения мелководных водоемов полузатопленной поймы и временных водоемов, остающихся после спада половодья, очень сложен. В него входят: 1) активно проникшие или пассивно занесенные сюда речные обитатели и обитатели постоянных водоемов поймы (мальки рыб, клопы вроде *Micronecta minutissima* и др.); 2) представители эфемерной весенней фауны, которые происходят из зачатков, переживших осушенную фазу на месте; из этой группы особенно характерны: *Euphylloroda* и многочисленные специфические *Turbellaria Rhabdocoela*, к этой же категории относятся и личинки комаров рода *Aedes*, вытупляющиеся из отло-

женных прошлым летом яиц; 3) прилетающие сюда из мест зимовки окрыленные водные насекомые (жуки, клопы); 4) личинки насекомых, которые происходят из яиц, откладываемых непосредственно в водоем прилетающими насекомыми (например, личинки комара *Anopheles maculipennis*); 5) водные животные, во взрослом виде пассивно переживающие осушенную фазу на месте, как некоторые водные улитки; 6) наземные животные, ведущие активную жизнь в течение осушенной фазы и пассивно переживающие затопленную (например, дождевые черви, почвенные *Enchytraeidae* и многие другие); к этой последней категории надо отнести и затопленные половодьем наземные растения. В более пониженных местах увеличивается амфиботический характер растительности и количество переживающих на месте водных животных. Еще ниже, в области длительно существующих остаточных водоемов, эти элементы еще более усиливаются. Неустойчивость условий (непрерывное и быстрое изменение уровня, различная степень затопления в разные годы) не препятствует пышному развитию жизни ввиду наличия специально приспособленного к этим условиям набора форм.

Морфологически живой покров луговой поймы представляет очень сложные мозаичные и архитектурные комплексы биоценозов, в которых изучена главным образом высшая растительность осушенного аспекта. Животное население как осушенного, так и затопленного аспекта и условия существования животного населения изучены гораздо меньше.

Облесенные поймы вообще изучены гораздо хуже.

Типы постоянных водоемов поймы в зависимости от типа поймы. Замкнутые понижения рельефа поймы, заключающие в себе постоянные водоемы, бывают различного происхождения, генезис их в особенности зависит от типа поймы и динамики речных аллювиов. Большая равнинная река на протяжении своей долины имеет пойму весьма различного строения, в зависимости прежде всего от уклонов русла, но также и от других обстоятельств. Схематизуя, можно принять, что пойма зрелой реки, обладающей более или менее нормальным продольным профилем, довольно закономерно изменяется от верховья к низовьям. Можно различать четыре основных типа работы реки и строения речных аллювиов (Беклемишев, 1947):

I. Пойма отсутствует в самых верховьях, где падение максимально, размыв и перенос резко преобладают над отложением, река производит главным образом линейную эрозию, углубляя русло, течет в узкой долине — овраге с крутыми берегами и почти не отлагает аллювиов; отсутствуют и придаточные водоемы.

II. Пойма с пологим меандрированием. Несколько ниже начинается область нормального меандрирования реки. Долина расширяется, река загромождает ее своими наносами, образующими поочередно то у правого, то у левого берега метамерно повторяющиеся сегменты. Каждый сегмент нарастает в своих низовьях и размывается в верховьях и, таким образом непрерывно перестраиваясь, постепенно продвигается вниз по долине. Это показывает, что в данном случае размыв и перенос все еще преобладают над отложением. На поймах этого типа встречаются два рода придаточных водоемов¹:

I. Затоны, возникающие в низовьях сегментов в том случае, если растущие мели низовий не прислоняются непосредственно к обрыву верхней

¹ Сколько-нибудь значительные водоемы при этом типе поймы встречаются главным образом в долинах больших рек (например, Кама у Нижней Куры). На малых речках поймы этого типа почти лишены постоянных водоемов (например, Клязьма у Большого Московского обл.).

террасы, а протягиваются на некотором от него расстоянии. При дальнейшем росте поймы затон постепенно заиляется, и от него отделяются притеррасные озера, довольно быстро проходящие стадии гидросеры. Для этих озер характерно значительное заиление и в то же время подпитывание грунтовыми водами, выклинивающимися у подножья террасы. Нередко озера входят в состав системы притеррасной речки и притеррасного болота (см. выше, стр. 87).

2. Бороздины и котловинки, возникающие на поверхности поймы вследствие размывающей деятельности полых вод. В более глубоких частях таких бороздин могут возникнуть постоянные водоемы, озерки. Озерки этого типа, расположенные в приречной части поймы и подверженные очень сильному воздействию реки (размыв и напос), резко отличаются от притеррасных озерков затонного происхождения, связанных с длительно затопляемыми и слабо промываемыми низовьями. В промывных озерках приречной поймы гидросера (зарастание) протекает замедленно и всецело зависит от экзогенного фактора — изменений аллювиального режима. Озерки, расположенные в выпуклине поемного сегмента, часто никогда не выходят из самых первых фаз сукцессии, из «перманентной юности», так как места, где озерки расположены, все время находятся под интенсивным воздействием реки и при перестройке сегмента не попадают внутрь поймы, а разрушаются. Наоборот, озерки, возникшие в нижней половине сегмента, по мере перестройки последнего оказываются все дальше и дальше от реки, подвергаются все меньшему воздействию струй половодья и в силу этого все больше зарастают и проходят последовательные стадии гидросеры. Типичная история такого озерка видна на следующем примере. Летом 1928 г. на размываемом обрыве верховьев поемного сегмента Камы у с. Конец Бор (ныне г. Краснокамск), я нашел следующую картину: внизу разреза — косослонистые пески (речные отложения), возникшие в те времена, когда здесь находились низовья растущего сегмента; на поверхности косослонистых песков — углубление, которое занято озерным мергелем, переполненным раковинами обычных на Камской пойме улиток (разные прудовики, катушки, *Viviparus*, *Bithynia*, *Valvata*, унияниды и пр.); над мергелем — слой осоково-ивового торфа, на границе торфа и озерного мергеля — прекрасно сохранившиеся кости рыб и шкурки *Lepidurus*¹. Над торфом — тонкослонистые мелкие пески, образованные ежегодными наносами, которые половодье отлагает поверх поймы. На одном уровне с линзой торфа вправо и влево от нее — погребенный гумусовый горизонт.

Картина совершенно ясна. Котловина озерка возникла столетия тому назад, когда в этом месте находились низовья сегмента. Долгое время здесь существовал типичный поемный водоем с богатой фауной. Постепенная перестройка сегмента повела к тому, что озерко очутилось в глубине поймы почти вне влияния реки, заросло, заполнилось растительными остатками и превратилось в осоково-ивовый торфяник. Затем, с дальнейшей перестройкой сегмента, река придвинулась ближе, торфяник очутился в верховьях сегмента, стал во время половодья ежегодно покрываться тонкими горизонтальными слоями песка и вскоре оказался погребенным под ними. Растительность торфяника сменилась растительностью приречных аллювиев с преобладанием корневищных и рыхлокустовых луговых злаков. Наконец, река подошла к рассматриваемому участку вплотную и стала разрушать ту часть поймы, в которой погребены следы протекшей жизнедеятельности угасшего озерка. За годы, прошед-

¹ В настоящее время *Lepidurus tasticus* обычен во временных водоемах поймы Средней Камы.

шие со времени моих наблюдений, от этой части поймы, вероятно, не осталось и следа. Река ее породила, река и уничтожила. Пример этот с чрезвычайной наглядностью демонстрирует геоморфологическую и биоценологическую динамичность пойм разбираемого типа.

В то же время этот пример является хорошей иллюстрацией одного важного положения: наличие погребенного в толще аллювиев гумусного или торфяного горизонта в громадном большинстве случаев является следствием нормальной деятельности реки и вовсе не требует для своего объяснения допущений об изменении климата или растительности страны.

III. Пойма с глубоким меандрированием. Еще ниже по течению, с дальнейшим уменьшением уклона долины, начинается область, где работа размыва и отложения уравниваются, живая сила потока становится недостаточной, чтобы передвигать вниз по долине скопляющиеся аллювии, река начинает описывать все более глубокие (хочется сказать — ленивые) меандры и блуждать среди своих аллювиев. Относительная ширина поймы во много раз больше, чем при поймах предыдущего типа. Блуждание русла осуществляется путем срезывания меандров. При этом образуется сначала кольцевидный проток, затем скопляющиеся наносы забивают сначала его верхнее (апикальное) соединение с рекой, и он превращается в крючковидный затон; наконец, забивается наносами и второе, нижнее (базальное) соединение с рекой и затон превращается в подковообразное озерко. Иногда таким образом спрямляется большой участок русла, состоящий из нескольких меандров, и возникает змеевидная старица. Поймы рек этого типа покрыты громадным количеством придаточных водоемов — протоков, затонов и озер, которые все являются староречьями или старицами, остатками прежнего главного русла реки. Чем старше долина, тем шире ее пойма и тем больше число разбросанных по ней старец. Пойма Мургаба у Иолотани имела (до постройки водохранилища) с каждой стороны реки по одному ряду подковообразных озер. Пойма Урала около Магнитогорска (на месте нынешнего Магнитогорского пруда) имела местами 3 ряда стариц с одного берега и 1—2 ряда с другого. Пойма Клязьмы около Орехово-Зуева представляет сплошное кружево стариц. Иногда по этому типу меандрируют и большие реки, например Сыр-Дарья на некотором расстоянии после выхода ее из Ферганских ворот, и, судя по картографическому материалу, в части своей долины — даже Нижняя Миссисипи. Этот тип поймы пользуется наибольшей известностью.

Озера подобной поймы имеют характерный тип развития (Беклемишев, Брюханова и Шипицина, 1931): молодые, расположенные ближе к реке озера обычно сильно врезаются в пойму, имеют песчаное дно и находятся под сильным влиянием половодья; биоценозы их задерживаются на самых ранних стадиях сукцессии. Самые старые, наиболее удаленные от реки старицы почти до краев заполнились наилками бесчисленных половодий и собственными биогенными отложениями и превратились в болота — камышовые, ольховые или осоково-моховые, в зависимости от того, в какой климатической зоне находится и в состав какого климатического комплекса входит данная пойма. Озера, расположенные в средней части поймы, представляют все промежуточные стадии развития (гидросеры).

Наряду со старицами, на поймах с глубоким меандрированием в небольшом количестве встречаются и водоемы, котловины которых созданы работой полых вод, — промывные водоемы. Общая площадь водоемов на единицу площади поймы этого типа во много раз больше, чем на поймах с пологим меандрированием.

IV. **Островная пойма.** Четвертый тип представляют островные поймы, возникающие при преобладании отложения над размывом. Такие условия создаются прежде всего в нижнем течении многих из наших больших рек (Волга, Северная Двина, Обь и др.). Во-вторых, при еще не выработанном продольном профиле реки они возникают во всех участках долины, где происходит резкое уменьшение уклона и скорости течения. В долинах горных речек обычно чередуются участки с преобладанием то размыва, то накопления. При выходе горной реки на равнину обычно на значительном протяжении тянется область преобладания отложения. Рион течет в островной пойме от Кутаиси до Самтреды и только от Самтреды начинает блуждать путем срезывания меандров. Терек от выхода из гор и до дельты все время течет среди островной поймы, на всем этом протяжении отложение преобладает над размывом, меняется лишь механический состав аллювиев: галечники при выходе из гор, песчаные острова на участке долины, расположенном у подножья Мало-Кабардинского плато, илистые острова в дельте. Речки Большой Кабарды (Баксан и др.) текут многими рукавами среди галечных островов в верхней части наклонной предгорной равнины и меандрируют в ее нижней части, к северу от Докшукина (Маркович, 1936).

Волга имеет островную пойму от Казани до дельты, пойму, образующуюся и развивающуюся путем возникновения, разрушения и срастания островов. Исходным типом придаточных водоемов здесь являются воложки или заостровки — протоки между островками. При засорении русла наносами волжка превращается сначала в затон, затем в озеро, обычно змеевидной формы. Таким образом, озера островной поймы — не старицы, они являются остатками не главного русла, а гораздо более узких протоков между островами и подвержены такого же рода сукцессии, как и поемные водоемы на поймах других типов. И здесь, как и там, основную роль играет экзогенный фактор сукцессии — аллювиальный режим и его изменения, связанные с перестройкой поемного массива. Как и там, эндогенные факторы сукцессии начинают преобладать лишь по мере удаления реки ослабления ее воздействия. Наряду с воложками и их производными, островная пойма Волги имеет множество вторичных, промывных водоемов, котловины которых вырыты полыми водами, но суммарная их площадь гораздо меньше, чем площадь водоемов первого типа.

В общем площадь водоемов на пойме Нижней Волги громадна. Так, близ Сталинграда, по данным Сталинградской областной малярной станции, в августе водоемы занимают около 10% всей площади поймы. В начале лета, тотчас после спада полых вод, площадь поемных водоемов много больше.

Различия в происхождении, аллювиальном режиме и сукцессионном возрасте водоемов при громадном их количестве создают на островных поймах наших больших рек необычайное разнообразие и богатство.

Дельта по существу представляет прямое продолжение островной поймы низовьев реки и характеризуется дальнейшим усилением аккумуляционных процессов. Однако типология дельт и дельтовых водоемов представляет самостоятельную и сложную проблему, которой мы здесь касаться не можем (см. Самойлов, 1952). При некоторых типах дельт придаточные воды — плавни и лиманы — занимают громадные площади и играют основную роль в жизни дельты (например, дельта Кубани).

Обобщение относительно изменений поймы и придаточных водоемов от верховьев реки к низовьям. Таким образом, в первом приближении можно сказать, что реки зрелой эрозионной равнины, которые выработали продольные профили, близкие

к нормальному, обладают закономерно построенными долинами. Для такой долины характерно постепенное усиление аккумуляции на всем протяжении от верховьев до дельты; в связи с этим закономерно изменяется строение поймы, увеличивается ее ширина и число поемных водоемов, возрастает их площадь, относительная и абсолютная.

Если к этому добавить, что и продолжительность половодья в низовьях реки больше, чем в верховьях, то можно смело сказать, что обводненность поймы по направлению к низовьям, как правило, возрастает.

Древние террасы. В отличие от поймы, древние речные террасы в значительной мере вышли из-под воздействия реки: она их может разрушать, но создавать или перестраивать больше не может. Они представляют как бы застывшие части долины с относительно стабилизированными условиями. Рельеф первой надпойменной террасы часто сохраняет следы поемного происхождения — чередование грив и бороздин. На более древних террасах эти следы могут быть стерты, но все же рельеф нередко носит черты юности, выражающиеся в отсутствии развитой эрозионной сети. Эта черта особенно бросается в глаза по контрасту со зрелым эрозионным ландшафтом окружающих водоразделов. На занимающих часто большие площади «боровых» террасах Волги и Камы слабому развитию эрозионной сети способствуют легко проницаемые песчаные грунты, облегчающие подземный сток. Биоценологическая динамичность поймы на древних террасах также отсутствует, и большая часть их площади бывает занята климактическими сообществами. Благодаря слабому развитию эрозионной сети грунтовые воды стоят высоко и в понижениях рельефа образуются болотца, представляющие обычно поздние стадии гидросеры, и тем более поздние, чем глубже впадина и чем, следовательно, устойчивей ее увлажнение (краткое описание подобных болотцев боровой террасы р. Камы ниже г. Молотова — см. Беклемишев и Митрофанова, 1926).

IV. РОЛЬ АРХИТЕКТОНИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ РЕЧНЫХ ДОЛИН В СОСТАВЕ КЛИМАКТИЧЕСКОГО КОМПЛЕКСА

Итак, речные системы с руслом, поймой, террасами и склонами главной долины, с древовидно-разветвленными долинами притоков, врезанные в занятую климактической формацией территорию, образуют вместе с нею климактический комплекс. Большие речные системы пересекают несколько климактических областей; при этом собственные сообщества речных долин, хотя их часто называют интерзональными, в каждой из этих областей принимают несколько особый облик.

Такова чисто морфологическая (симморфологическая) картина роли речных долин в построении континентальных комплексов биоценозов.

Симфизиологическое взаимодействие долинных биоценозов с климактическими формациями. Симфизиологическое взаимодействие поймы и водораздела, долинного комплекса биоценозов и климактической формации, является сложным и многообразным. Рассмотрим это взаимодействие самым кратким образом для случая зрелой эрозионной равнины.

Взаимодействие охватывает: 1) водный режим; 2) режим твердого стока, включая элементы зольного питания растений; 3) режим зачатков (расселительных стадий) растений и животных; 4) активные миграции животных, чаще всего связанные с добыванием пищи или со сменами фаз годового цикла вида, но также и с ежегодным затоплением поймы.

Система речных долин, врезанная в равнину, дренирует ее, обеспечивает поверхностный сток, понижает уровень грунтовых вод; в свою очередь

с окружающего водосбора долина получает основное свое водное питание, поверхностное и грунтовое. Водный режим и долины, и водораздельных пространств в первую очередь определяется климатом, особенностями рельефа и характером слагающих местность пород, т. е. факторами абиотическими. Однако особенности живого покрова также оказывают громадное влияние на сток, его общий объем, распределение во времени, на соотношение между поверхностным и подземным стоком. Достаточно напомнить о разнице режима половодья при облесенных водоразделах и после уничтожения леса.

Состав и количество минеральных веществ, которые в растворенном или взвешенном виде несет река, оказывают величайшее влияние на жизнь биоценозов русла и поймы. Состав этих веществ также в основном зависит от абиотических факторов: рельефа и климата водосбора и петрографического состава слагающих его пород. Но и биогенные процессы также оказывают на этот состав большое влияние: характер живого покрова влияет на интенсивность денудации, направление и интенсивность почвенного процесса, а следовательно, и на состав вымываемых из почвы веществ.

Режим зачатков, т. е. видовой состав и численность расселительных стадий растений и животных, ежегодно попадающих на ту или иную территорию, является одним из основных факторов, обуславливающих состав и смену биоценозов. Каждый биоценоз, помимо зачатков, возникающих на месте, непрерывно получает громадное множество их извне. Вода и ветер обуславливают громадный обмен зачатков между климактическими сообществами водоразделов и склонов и сообществами долины. Благодаря большим площадям климактических и метаклимактических сообществ они больше посылают зачатков на пойму, нежели получают от нее. К тому же вода переносит зачатки только в направлении от водоразделов к пойме, но не обратно. Путь в обоих направлениях возможен только для зачатков, разносимых ветром и животными, и для активно передвигающихся расселительных стадий животных.

Активные миграции животных между поймой и внепойменными сообществами бывают годовые и суточные. Пример годовых миграций представляет летнее переселение полевок на пойму Оби и обратное выселение с поймы осенью, описанное Ю. А. Исаковым и О. Н. Сазоновой (1946) для Ханты-Мансийского округа. Пример суточных миграций птиц между поймой и склонами долины описывает В. В. Станчинский (1927). Очень характерны миграции самок малярийного комара — *Anopheles maculipennis*. С поймы, где происходит их массовый вылет и где они откладывают яйца, самки комара летят кормиться в деревни, расположенные вне поймы, на склонах материкового берега, древних террасах или в долинах притоков. При этом они руководствуются запахом добычи, приносимым дующими со склонов и по оврагам вечерними бризами. Напившаяся крови и переварившая ее самка для откладки яиц возвращается на пойму. На зиму самки *A. maculipennis* выбираются из поймы на водоразделы, подымаясь навстречу стекающему оттуда более сухому воздуху (Беклемишев, 1944). На этом примере мы видим сложные миграции, идущие между поймой и периферическими частями долины и представляющие любопытнейшую закономерность: несмотря на активный характер миграций, пути их в основном определяются системами местных ветров долины — для охотящейся самки *A. maculipennis* вечерний бриз, приносящий запахи добычи, является путеводной нитью.

Периодические миграции животных бесчисленными путями связывают сообщества речных долин с внедолинными и увеличивают симфизиологическую целостность континентальных комплексов.

Значение речной эрозии в жизни климатического комплекса. С сукцессионной точки зрения, размывы, совершаемые линейной эрозией верхушек оврагов и боковой эрозией речных долин, и отложение отмытого материала создают голые площади, возникновение которых представляет начальную причину сукцессии, протекающей в пределах оврагов и речных долин. Таким образом, размывы обеспечивают постоянное возрождение климатической формации, не допуская голодного вырождения водоразделов. И этот механизм работает до тех пор, пока длится эрозия, пока не наступит стадия ветхости и эрозионная равнина превратится в пенеплен. Тогда сообщества регрессивной фазы сукцессии прочно завладевают водоразделами и богато развитая жизнь остается только в речных долинах, но постепенно она должна беднеть и там. Возрождение может принести лишь новый цикл эрозии, возникающий в общем случае вследствие новых процессов горообразования.

Эрозия и хозяйство человека. Здесь необходимо сделать одну чрезвычайно важную оговорку. Процессы эрозии играют колоссальную положительную роль в поддержании нормальной жизнедеятельности живого покрова, но это положение относится полностью только к дикой природе, к условиям неосвоенного ландшафта. Когда человеческое хозяйство развивается в той или иной стране, оно стремится собственными средствами регулировать процессы природы и направлять их в своих интересах. В этих условиях многие звенья жизни дикой природы становятся для нас не только лишними, но и вредными; многие регулятивные процессы, направленные на поддержание природных равновесий, которые мы стремимся преодолеть, воспринимаются нами как враждебные силы природы. Напомню в этой связи крупных хищников, коренящиеся в природе болезни человека и животных, вредителей растений; все они были неизбежны и часто необходимы в жизни дикой природы, и все они оказались лишними и вредными в условиях человеческого хозяйства, все они подлежат устранению при освоении нами ландшафта (Беклемишев, 1945).

В таком же положении оказываются и процессы эрозии. Наше сельское хозяйство само берет на себя решение задачи поддержания и увеличения плодородия почвы, и эрозия становится ненужной и вредной. Борьба с эрозией становится одной из важных народнохозяйственных задач. Кроме того, в условиях полuosвоенного ландшафта и экстенсивного хозяйства эрозия часто резко усиливается, что ведет к чрезмерному росту овражной сети, разрушению продуктивных климатических сообществ и плодородных почв, в условиях аридного климата — к ухудшению водного режима, в крайних случаях — к превращению плодородной равнины в мелкосопочник, «дурные земли» (Bad lands) англо-саксонских авторов; и там, где подобный оборот угрожает, его необходимо во что бы то ни стало предотвратить.

V. РЕЧНЫЕ СИСТЕМЫ И ОКЕАНИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ

Большинство речных систем биоценологически связано не только с континентальными комплексами, в состав которых они входят, но и с океаническими комплексами тех морей, в которые они несут свои воды. С точки зрения симфизиологии, реки можно рассматривать как систему, в основном обеспечивающую катаморфическую фазу обмена между морем и сушей: они несут в море продукты катаморфоза (выветривания и разрушения) горных пород; они несут соли и органические вещества, необходимые для питания морских организмов. При впадении реки в

море возникают осолоненные или периодически осолоняемые участки реки и опресненные участки моря со смешанным, часто специфически солоноватоводным населением. Еще дальше в море простирается трофическое влияние реки — на сотни километров для таких рек, как Нил или Миссисипи (Liebman, 1940).

Большое биоценологическое значение имеют также периодические миграции некоторых животных, главным образом рыб, мигрирующих из моря в реки и обратно. В силу всего этого предустьевые пространства моря также представляют закономерно построенные, архитектурные комплексы биоценозов, симфизиологически в той или иной мере связанные с биоценозами реки и речной долины; однако рассмотрение их выходит за пределы настоящей статьи.

ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. 1944. География растений. Изд-во «Сов. наука».
- Банников А. Г. 1954. Материалы к описанию гнездовых колоний береговой ласточки. Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. XXVIII, вып. 2.
- Баскина В. П. и Фридман Г. М. 1928. Статистическое исследование животного населения двух сообществ Камской поймы. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. I, вып. 2—3.
- Беклемишев В. Н. 1925. Экология личинки *Anopheles maculipennis* и характер распространения этого вида в Пермском Прикамье. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. III, вып. 9.
- Беклемишев В. Н. 1927. К фауне турбеллярий Одесского залива и впадающих в него ключей. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. V, вып. 5.
- Беклемишев В. Н. 1931. Основные понятия биоценологии. Тр. по защите растений, т. I, вып. 2.
- Беклемишев В. Н. 1944. Экология малярийного комара. Медгиз.
- Беклемишев В. Н. 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим. Мед. паразитология и паразитарные болезни, т. XIV, вып. 1.
- Беклемишев В. Н. 1947. Проблема типизации малярийных очагов и некоторые типы маляриогенных ландшафтов СССР. Паразитол. сб. зоол. ин-та АН СССР.
- Беклемишев В. Н. 1950. Водный фактор в малярии. Жизнь пресных вод, т. III. Изд-во АН СССР.
- Беклемишев В. Н. 1954. (ред.). Сб. «Строительство водохранилищ и проблема малярии». Медгиз.
- Беклемишев В. Н., Брюханова А. А. и Шипицина Н. К. 1931. Предпосылки эпидемиологии и профилактики малярии в Магнитогорске. Изд-во «Магнитострой».
- Беклемишев В. Н. и Митрофанова Ю. Г. 1926. К экологии личинки *Anopheles maculipennis*; проблема распределения. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. IV, вып. 7.
- Беклемишев В. Н. и Четыркина И. А. 1935. К биологии половодья. судьба дождевых червей во время весеннего половодья. Вопр. экологии и биоценологии, т. I.
- Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Монографии Волжской биол. станции, т. I.
- Бронзов А. 1927. Типы лугов по р. Мологе. Тр. Ин-та луговодства, т. I.
- Вильямс В. Р. 1919. Почвоведение, вып. 3.
- Вашинская-Бабенко Л. В. 1956. *Ixodes ricinus* как представитель цорных иксодид. Сб. «Эктопаразиты», III, изд-во Моск. об-ва испыт. природы.
- Кадни В. И. 1950. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод. Жизнь пресных вод, т. III. Изд-во АН СССР.
- Засухин Д. Н., Кабанов Н. М. и Неизвестнова-Жадина Е. С. 1927. К изучению населения наносных песков в русле р. Оки. Русск. гидробиол. журн., т. VI, № 5—7.
- Иошина К. Н. 1927. Растительные сообщества на аллювиях Камы и Чусовой. Тр. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. I, вып. 1.
- Иошина К. Н. 1930. Растительность северной части Верхне-Камского округа Урал. области, Тр. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. III, вып. 2.
- Исаков Ю. А. и Сазонова О. Н. 1946. О некоторых закономерностях трансмиссивных вспышек туляремии в Западной Сибири. Мед. паразитологии и паразитарные болезни, т. XV, вып. 1.

- Кац Н. Я. 1948. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. Географиз.
- Кашкаров Д. Н. и Станчинский В. В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. Изд. 2-е, Изд-во АН СССР.
- Ласточкин Д. А. 1943. Геоморфологическое и биологическое районирование равнинной реки на основе ее структурно-биологического единства. Докл. АН СССР т. ХLI, № 8.
- Ласточкин Д. А. 1945. Пути эволюции пойменных водоемов. Докл. АН СССР т. ХLIX, № 3.
- Марков К. К. 1948. Основные проблемы геоморфологии. Географиз.
- Маркович Н. Я. 1936. Типы антропогенных водоемов равнинной части Б. Кабарды. Мед. паразитология и паразитарные болезни, т. V, вып. 1.
- Мионов В. С. 1940. Биотопы таежного клеща *Ixodes persulcatus* в Среднем Прикамье. Мед. паразитология и паразитарные болезни, т. IX, вып. 1—2.
- Неизвестнова-Жакина Е. С. 1937. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.
- Неуструев С. С. 1918. Естественные районы Оренбургской губ. Оренбург.
- Самойлов И. В. 1952. Устья рек. Географиз.
- Станчинский В. В. 1927. Птицы Смоленской губ. Научн. изв. Смоленск. ун-та, т. IV, вып. 1.
- Сукачев В. Н. 1928. Растительные сообщества. Изд. 4-е.
- Фридман Г. М. 1937. Материалы к изучению Иртыша. Тр. Биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. VII, вып. 3.
- Четыркина И. А. 1926. Геоэкологический профиль левобережной поймы Камы. Изв. Биол. научно-иссл. ин-та, Пермск. ун-та, т. VII, вып. 1.
- Шенников А. П. 1938. Луговая растительность СССР. «Растительность СССР», т. I.
- Saunders A. K. 1909. Beiträge zur Kenntnis der Vegetation der Alluvionen des nördlichen Eurasiens. III. Die Alluvionen des Tornio und Kemi-Thäler., Acta Soc. Sci. Fennicae, Bd. XXXVII, N 5.
- Clements F. E. 1916. Plant succession, Carn. Inst. Publ., N 242.
- Clements F. E. and Shelford W. E. 1939. Bio-ecology. New York and London.
- Du Rietz E. 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Abderhaldens Handbuch der biol. Arbeitsmethoden, Bd. XI, 5.
- Liebman E. 1940. River discharges and their effect on the cycles and productivity of the sea. Proc. Sixth Pacific. Sc. Congr. of the Pacific. Sc. Assoc., v. III.

БИОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

М. П. БОРОВИЦКАЯ

БИОЛОГИЯ БОКОПЛАВА *SAMMARUS PULEX* L.
В ВОДОЕМАХ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ
И ЕГО РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

(Ленинградский государственный ордена Ленина университет им. А. А. Жданова)

В водоемах Ленинградской области широко распространен рачок *Gammarus (Riculogammarus) pulex* L. Этот бокоплав как ценный кормовой объект издавна привлекал внимание рыбоводов, и хотя в некоторых странах его успешно применяли в форелевых хозяйствах, тем не менее, проблема разведения его в прудах и создания достаточной кормовой базы для рыб не была разрешена. Поэтому изучение биологии *G. pulex* представляет большой практический интерес, тем более, что этот вопрос почти не освещен в отечественной литературе. Имеющиеся работы большей частью касаются лишь отдельных сторон биологии этого бокоплава. А в работах, принадлежащих иностранным авторам, как правило, недооценивается влияние внешней среды на организм.

Целью настоящей работы являлось обобщение имеющихся в литературе данных по биологии *G. pulex*, изучение условий его обитания в водоемах Ленинградской области, экспериментальное изучение ряда вопросов биологии гаммарусов, оставшихся не освещенными в предыдущих исследованиях, а также обоснование возможности использования *G. pulex* как кормового объекта в прудовом рыбном хозяйстве.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Наблюдения над *G. pulex* мы проводили в течение 1946—1951 гг. в лаборатории и естественных условиях. Основной базой работы являлся рыбхоз, расположенный в Ропше, в 40 км от Ленинграда. В Ропше бокоплавов для работы ловили в лимнокрене¹ Иордани и в ручье, протекающем по оврагу вдоль дер. Михайловки. Кроме того, для работы были использованы форелевые пруды рыбхоза. Это позволило нам выяснить, может ли *G. pulex* жить в прудах, проследить влияние зонального метода удобрения прудов на жизнь и распространение бокоплавов, находящихся в прудах, и на основе этого предпринять некоторые попытки искусственного разведения в них гаммарусов.

С 15 июня 1950 г. по июль 1951 г. мы проводили в Ропше регулярные сборы материала, чтобы выяснить время размножения гаммаруса, его плодовитость, соотношение полов и темп роста. Пробы брали 2 раза в месяц из Иордани и ручья, причем в ручье имелись две постоянные

¹ Лимнокрен — небольшой бассейн, со дна которого бьют ключи

станции: каменистый участок и участок, заросший травой. Всего за время исследования было взято 70 проб.

Попытка произвести количественные сборы материала при помощи дночерпателя для получения представления о численности и биомассе гаммаруса не увенчалась успехом, так как дночерпатель оказалось невозможным использовать из-за недостаточной глубины в местах взятия проб, а также вследствие зарослей растения и каменистого грунта.

Начиная с декабря 1950 г., одновременно с биологическими сборами измеряли и температуру воды. В течение периода наблюдения мы брали пробы воды для определения содержания растворенного кислорода, окисляемости и pH.

При ловле гаммарусов содержимое сачка приносили в лабораторию. На живом материале отмечали число копулирующих пар, затем пробы фиксировали 96° спиртом. Далее производили разбор фиксированного материала.

Измеряли длину всех гаммарусов на стеклянной пластинке с миллиметровыми делениями. Для этого бокоплава осторожно выпрямляли и затем измеряли от переднего края головы до заднего края тельсона. Определяли пол гаммаруса и число яиц у самок. Для подсчета яйца извлекали из выводковой камеры.

В лаборатории живые бокоплавы содержались в кристаллизаторах, больших плоских блюдах и в аквариумах. Кормом для животных служили листья клена, липы, мотыль и сырые овощи (главным образом картофель). Воду меняли не чаще раза в неделю.

Наблюдения над размножением бокоплавов проводились нами в чашках Петри, Коха и в полулитровых банках. В банку или чашку Петри обычно отсаживали одну копулирующую пару или же самку с только что отложенными яйцами. В чашки Коха помещали несколько самок, туда же помещали веточку элодея или опавшие листья. Для молодежи на дно чашки вносили растительный детрит. Воду меняли по возможности реже (1—2 раза в неделю).

Для наблюдений в естественных условиях мы использовали обычные садки в виде деревянного каркаса, обтянутого металлической сеткой, или садки, сделанные из ламповых стекол.

С целью выяснения пищевой ценности *G. pulex* для рыб был произведен биохимический анализ состава этих рачков.

Чтобы выяснить, чем питаются бокоплавы, мы просмотрели 50 кишечников этого рачка. Содержимое кишечника исследовали под микроскопом; для выяснения состава пищи (растительная или животная) в качестве индикатора был использован раствор хлорцинкиода. Растительная пища под действием этого реактива окрашивалась в синий цвет.

ЕСТЕСТВЕННЫЕ УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ *G. PULEX* В ВОДОЕМАХ ОКРЕСТНОСТЕЙ ЛЕНИНГРАДА

Ропша расположена вдоль северного уступа силурийского плато. Данные по геологии и гидрогеологии этого плато имеются в работах Н. Ф. Погребова (1913) и С. А. Пржибытека (1910).

Силурийское плато лежит к юго-западу от Ленинграда, вдоль линии Балтийской железной дороги. Оно представляет собою обширную ровную площадь; в районе Ропши высота плато над уровнем моря равна 79 м. Плато сложено из известковых пород, что определяет своеобразный химизм рассматриваемой ниже водной системы. Подпочвенная и атмосферная вода циркулирует по системе трещин в известняках и внизу

задерживается лежащими ниже водоупорными породами. Таким образом, геологические особенности местности создают условия для возникновения многочисленных источников, выходящих на поверхность в местах обнажения водоупорных слоев в ряде пунктов плато.

Ключевые воды, согласно характеристике С. А. Пржибытека (1910), бесцветны, лишены запаха, имеют слабо щелочную реакцию, отличаются хорошим вкусом; средняя температура их — около $5,5^{\circ}$. Жесткость этих вод довольно высока и в среднем составляет 15 нем. градусов; она увеличивается до 17° в восточной части и уменьшается до $10,8^{\circ}$ в западной части района. Жесткость обуславливается почти исключительно двууглекислыми солями кальция и магния. Солей серной, соляной и азотной кислот в этих водах мало. Изменения температуры и химического состава этих вод в течение года невелики: температура изменялась от 5° до $7,5^{\circ}$, общее количество растворенных в воде солей изменялось в пределах 30 мг, изменения жесткости в течение года равны приблизительно 1,8 нем. градусов. Изменения температуры и химического состава ключевых вод наблюдаются главным образом весной. В это время уменьшается жесткость, увеличивается содержание легко окисляемых органических веществ (в среднем на 1,5 мг/л), а также солей азотной кислоты (на 1,3 мг/л). Бактерии в ключевых водах или отсутствуют или же встречается только небольшое количество непатогенных водных бактерий.

Водоемы Ропши расположены вдоль северного уступа силурийского плато и питаются целиком водами ключей, выступающих на поверхность в различных пунктах Ропши и ее окрестностей.

В Ропше одним из самых крупных лимнокренов является Иордань. Он представляет собою прудообразный водоем, площадью около 400 м², со средней глубиной около 1 м; местами глубина достигает до 1,7 м. На дне водоема бьют многочисленные ключи. Этот лимнокрен снабжает водой целую систему прудов, наиболее крупные из которых — Артемьевский (3,1 га) и Ивановский (9,5 га).

Вода лимнокрена характеризуется чрезвычайной прозрачностью и своеобразным голубовато-синим цветом. Температура воды сравнительно низкая, летом она достигает до $6,8-7^{\circ}$, зимой — не ниже 4° . Зимой этот бассейн не замерзает.

В течение всего периода наблюдений мы брали пробы воды из Иордани для определения в ней растворенного кислорода, pH и окисляемости (табл. 1).

Из данных табл. 1 видно, что в воде лимнокрена Иордань содержание растворенного кислорода близко к полному насыщению (11,33—12,2 мг/л), количество органических веществ, растворенных в воде, незначительно (окисляемость 1,59—2,95 мг O₂/л), реакция воды слабо-щелочная.

Жесткость воды в Иордани 2 июля 1950 г. была равна 15,1 нем. градусов.

Дно лимнокрена образовано синей глиной. В местах выхода ключей грунт дна плотный, песчаный. Большая часть поверхности синей глины покрыта черным илом. В образовании органической части ила значительную роль играют многочисленные остатки хвои и листьев прибрежных деревьев, окружающих водоем. Во время осеннего листопада в пруд попадает масса листьев клена, липы, дуба.

Из растений в Иордани мы обнаружили лютик (*Ranunculus circinnatus*), незабудку (*Myosotis silvestris*) и веронику (*Veronica beccabunga*). Для Иордани характерно отсутствие настоящих гидрофитов.

В Иордани среди донного населения преобладают бокоплавy (*G. pulex*). В большом количестве встречались также турбеллярии (*Polypoelis nigra* и *Dendrocoelum lacteum*), личинки тендипедид, ручейников и веснянок (*Perlidae*). Значительно реже мы находили горошинок (*Pisidium*); несколько раз были встречены водяные клещи и гладыши.

Таблица 1

Результаты некоторых химических определений в воде лимнокрена Иордань

Д а т а	Температура (в °С)	Кислород (в мг/л)	Окисляемость (в мг O ₂ /л)	pH
1949 г.				
14/XI	6,1	10,53	2,03	7,40
2/VII	5,5	12,42	—	7,43
1950 г.				
21/I	5	12,47	2,22	7,43
27/III	5	10,19	2,95	7,43
10/IV	6,2	11,33	2,52	7,43
23/VI	7,6	10,94	1,59	7,59
12/VII	6,1	11,33	1,84	7,43
1951 г.				
19/II	4,5	10,26	2,08	7,43

Возможно, что список организмов, встреченных нами в Иордани, не является исчерпывающим, так как мы не проводили специального исследования фауны водоема.

Из реокренов (под реокреном понимают ручей, образованный ключами) в Ропше наиболее крупным является ручей Михайловка, образованный слиянием многочисленных ключей, которые открываются по склонам неглубокого оврага. Овраг этот тянется вдоль дер. Михайловки; вначале узкий, он постепенно расширяется, достигая ширины 52 м. Ключи выбиваются из обоих берегов оврага, однако правый берег более богат ключами, нежели левый. Этот ручей снабжает водой Верхний и Нижний Мельничные пруды и Арнольдовский пруд. Длина ручья — около 2 км, ширина — 1,3 м при глубине до 0,6 м. Ручей характеризуется быстрым течением. Температура воды в ручье зимой не ниже 4°, причем в зимнее время ручей не замерзает. Летом средняя температура от 7,0 до 7,5°. Однако температура воды в ручье подвержена большим колебаниям, чем в Иордани, так как в ручье глубины незначительны, наряду с быстроводными участками встречаются более спокойные заводи, вода в которых на солнце лучше прогревается.

Некоторые данные наших анализов воды из ручья за исследуемый период сведены в табл. 2.

Из табл. 2 видно, что в воде ручья содержание растворенного кислорода высокое (9,47—11,94 мг/л), причем колебания содержания кислорода в течение года очень незначительны. Окисляемость воды низкая (1,23—3,0 мг O₂/л), а небольшие колебания скорее можно объяснить временным загрязнением воды в районе взятия проб для анализа. Реакция воды слабощелочная. 2 июля 1950 г. жесткость была равна 15,4 нем градусам.

Дно ручья песчаное, с известковыми конкрециями. В нем чередуются каменистые участки с участками, заросшими мхом (*Fontinalis antipyre-*

lica). вероникой (*Veronica beccabunga*), незабудкой (*Myosotis palustris*) и водяным лютиком (*Ranunculus confervoides*). В ручье встречается водоросль *Hydrurus foetidus*.

Бокоплавы (*G. pulex*) в ручье встречались в огромном количестве. Также в большом количестве мы находили личинок поденок из рода *Baetis*. Реже встречались личинки ручейников, веснянок (*Perlidae*) и тендипедид. Представители группы *Tendipedini* были обнаружены в

Таблица 2

Результаты некоторых химических определений в воде ручья

Д а т а	Температура (в °С)	Кислород (в мг/л)	Окисляемость (в мг O ₂ /л)	pH
1949 г.				
3 VIII	6,8	11,51	2,18	7,81
30/VIII	7,5	11,46	1,72	7,59
14/XI	6,2	9,47	2,05	7,60
2/XII	5,0	11,28	1,33	7,60
1950 г.				
21/I	5,0	11,73	1,54	7,60
27/III	4,9	10,95	2,13	7,59
8/V	6,5	11,57	1,23	7,43
13/VI	7,0	11,52	3,00	7,59
12/VII	7,1	11,94	2,67	7,59
1951 г.				
19/II	4,5	11,32	2,15	7,59

основном в тех участках ручья, где наблюдались несколько замедленное течение и наибольшие скопления ила. На участках же с быстрым течением встречались представители группы *Ortocladiinae*.

Сравнивая данные анализов воды из ручья и Нордани, приведенные в табл. 1 и 2, не находим существенных различий в химизме вод этих водоемов.

Помимо изучения условий обитания бокоплавов в Ропше, нами были проведены также некоторые наблюдения и над условиями обитания бокоплавов в водоемах Нового Петергофа (пруды Розового павильона), Дудергофа и ряда водоемов, питающихся водой с силурийского плато (Гостилицы, Гатчинские пруды, р. Ижора и др.)

Условия обитания гаммарусов в этих водоемах почти не отличались от условий в ропшинских водоемах. Все эти водоемы питаются ключевой водой, для большинства из них характерно быстрое течение, относительно низкая температура воды, причем зимой эти водоемы не замерзают. Окисляемость воды незначительная, а содержание кислорода близко к насыщению. Флора и фауна этих водоемов сравнительно бедна и близка по составу к населению водоемов Ропши.

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ФАКТОРОВ ВОДНОЙ СРЕДЫ НА *G. PULEX*

Остановимся на влиянии отдельных факторов среды (температура, pH, содержание растворенного кислорода, окисляемость, содержание

кальция) на рост и развитие бокоплавов, а также выясним, какие факторы ограничивают их распространение в природе.

Термические условия. *G. pulex* живет в холодных ручьях, температура воды которых подвержена лишь незначительным сезонным колебаниям, в связи с чем размножение этих рачков происходит в течение всего года. Однако, хотя колебания температуры и незначительны, они все же сказываются на размножении бокоплавов. Наиболее интенсивное размножение в Ропше наблюдается летом, в период наивысших температур.

Таблица 3

Продолжительность эмбрионального развития G. pulex при разной температуре

Температура (в °C)	Число опытов	Число самок с яйцами в опы- тах	Продолжительность развития (в сутках)	Средняя продолжиа- тельность развития (в сутках)
6—7	4	16	40—50	43
8—12	4	8	21—29	24
14—15	10	18	21—24	22
16—17	3	6	18—21	19
18—19	6	14	13—18	15,5

Нами был поставлен ряд опытов в прудах и лаборатории для выяснения значения температурного фактора в жизни и развитии *G. pulex*. Опыты инкубации яиц в садках, помещенных в ручье и лаборатории, показали, что скорость развития яиц зависит от температуры. Чем выше температура, тем быстрее идет развитие яиц. Верхняя температурная граница — не выше 20°. При температуре 20° и выше бокоплавы живут, но размножение прекращается. Наиболее низкими температурами, при которых происходит размножение *G. pulex*, следует считать температуры +1 — +2°. В опытах, поставленных с целью выяснения нижнего температурного предела развития бокоплавов, мы наблюдали развитие яиц и выход молоди из выводковой камеры самок, находящихся в банках, поверхность воды которых была покрыта льдом. В табл. 3 приводятся данные о длительности развития яиц в зависимости от температуры.

Из табл. 3 видно, что с повышением температуры длительность эмбрионального развития уменьшается.

Температура оказывает влияние и на постэмбриональное развитие *G. pulex*. Мы проследили время наступления первой линьки у гаммарусов, а также сроки между первой и второй, второй и третьей линьками в зависимости от температуры. Для этой цели только что вышедшую из выводковой камеры самки молодь отсаживали в чашки Петри и выдерживали при различной температуре (табл. 4).

Данные табл. 4 показывают, что с повышением температуры период между линьками сокращается. Линька молоди гаммарусов обычно сопровождается значительной их гибелью. При низких температурах гибель молоди при линьках уменьшается.

Таким образом, мы видим, что температурный фактор играет значительную роль в жизни бокоплавов. Температура оказывает влияние на продолжительность эмбрионального развития бокоплава, повышение температуры ускоряет развитие яиц. Кроме того, температура оказывает

влияние и на постэмбриональное развитие яиц, периоды между линьками с повышением температуры укорачиваются.

В работах Эмбоди (Embod, 1911), Кинне (Kinne, 1953), Бекман (1954) также рассматривается влияние температуры на некоторые фазы жизненного цикла бокоплавов. Авторы отмечают, что скорость прохождения фазы созревания можно регулировать воздействием разных температур; с повышением температуры уменьшается период развития яиц; линька животных также зависит от температуры. По данным Гемпеля

Таблица 4

Срок наступления первой и последующих линек в зависимости от температуры

Температура (в °C)	Число опытов	Число рачков в опытах	Число суток		
			до первой линьки	от первой до второй линьки	от второй до третьей линьки
6,6—7,1	2	64	19—20	20	—
13,8—14,5	3	75	7—8	9	9—10
19—21	5	92	5—6	5—7	6—8

(Haemphel, 1908), *G. pulex* в мягком климате Баварии размножается на протяжении всего года, а молодь здесь через 3 месяца становится половозрелой. В холодных же озерах Норвегии, как указывает Даль (Knut Dahl, 1915, цит. по Blegvad, 1922), *G. pulex* размножается только в течение короткого периода летом, а молоди для достижения половозрелости требуется свыше двух лет.

Влияние солей кальция на *G. pulex*. Из солей, растворенных в воде, наибольшее значение для бокоплавов имеют соли кальция. Наблюдения разных авторов — Тинеманна (Thienemann, 1912), Борнхаузера (Bornhauser, 1913), Гемпеля (Haemphel, 1908) и др. — показывают, что заселение водоемов гаммарусами, а также их рост и развитие зависят от наличия в воде определенных концентраций ионов кальция.

В свою очередь, можем также отметить, что под Ленинградом (Ропша, Дудергоф, Мариенбург, Новый Петергоф и др.) мы находили бокоплавов только в водоемах, вода которых содержит значительное количество солей кальция. В основном воды, питающие эти водоемы, являются родниковыми, имеющими сравнительно высокую минерализацию (жесткость — 13—16°, Са⁺⁺ — 80—90 мг/л).

При помещении гаммарусов в мягкую воду (жесткость 1,7—1,9 нем. градусов) гибели их вначале не наблюдалось, так как рачки имели твердый панцирь: на бокоплавов с твердым панцирем измененный химизм воды не оказывает влияния. Но после первой же линьки в мягкой воде наблюдается значительный отход бокоплавов, объясняющийся тем, что в воде не было достаточного количества извести для построения панциря, и рачки становились вследствие этого нежизнеспособными (неокрепшие ротовые части не позволяли им нормально питаться, нарушались осморегуляционные процессы, нередко окружающая среда оказывала токсическое действие на них из-за сдвига рН в кислую сторону).

Недостаточная минерализация воды сказывается и на развитии молоди. В мягкой воде (жесткость 1,7—1,9 нем. градусов) после первой линьки наблюдается значительный отход молоди, достигающий нередко до 50% и более, после второй линьки гибель молоди еще более увеличивается.

после третьей линьки в большинстве случаев вся молодь погибает. Более подробно вопрос о влиянии солей кальция на расселение бокоплавов рассматривается в работе Вундша (Wundsch, 1922). Этот автор, исследуя область ручьев правобережья Рейна, обнаружил, что мозаичное распространение *G. pulex* в водоемах данной области зависит от степени их обогащения солями кальция, а именно, бокоплавы встречаются в воде, где жесткость выше 2 нем. градусов. Если же жесткость воды ниже 2°, то гаммарусы исчезают, хотя остальные представители биоценоза сохраняются в данном водоеме.

Шуман (Schumann, 1928) экспериментальным путем доказал, что *G. pulex* для восстановления своего панцыря после линьки использует кальций непосредственно из воды. При этом для гаммаруса необходимо, чтобы углекислого кальция в воде было не менее 13 мг/л (так как в воде, в которой отсутствует свободная углекислота, может раствориться углекислого кальция только 13 мг/л).

М. Ю. Бекман (1954), изучая биологию *G. lacustris* и, в частности, влияние на него солей кальция, подтверждает выводы Шумана. По данным Бекмана, требования *G. pulex* к содержанию в воде кальция иные, чем у *G. lacustris*. Для благополучного переживания критического момента — линьки — гаммарусу достаточно кратковременного пребывания в благоприятных условиях среды. На рачка с окрепшим панцырем вода с уклоняющимся от оптимума химическим составом уже не действует. Тем не менее, химический режим прибайкальских озер в определенные моменты жизни гаммаруса является одним из регуляторов численности его популяции.

Однако Штейслофф (Steusloff, 1943) придерживается иного мнения. Изучая распространение гаммарусов в северо-западной части Германии, этот автор пришел к выводу, что содержание извести в воде не играет решающей роли. Он указывает также, что бокоплавы встречаются в ручьях, где жесткость воды в течение большей части года опускается ниже 2 нем. градусов.

Влияние активной реакции среды на *G. pulex*. Существенную роль в жизни бокоплавов играет активная реакция среды. Кислая среда действует на них губительно. Мы поставили опыты для выяснения влияния pH на *G. pulex*. Воду для опытов брали из водоемов, имеющих кислую реакцию среды. Опыты показали, что при pH = 6,02—6,18 через 1½—2 суток погибает молодь размером 2—3 мм и свежешлинявшие особи; бокоплавы длиной 5—7 мм погибают приблизительно через 5 суток; взрослые бокоплавы с твердым панцырем живут в такой среде длительное время, обычно до следующей линьки, хотя гибель единичных экземпляров наблюдается и до линьки. Это объясняется тем, что в воде, имеющей кислую реакцию, в недостаточном количестве содержатся соединения кальция, необходимые для обизвестывания панцыря бокоплавов. Вундш (Wundsch, 1922) и Шуман (Schumann, 1928) отмечали, что оптимальная реакция среды должна быть слабощелочной (pH = 7,2—7,8). Кислая реакция среды (pH = 5,6—6,5) оказывает губительное действие в первую очередь на свежешлинявших особей и молодь, а также и на гаммарусов всех возрастов.

Влияние окисляемости воды на *G. pulex*. Как мы уже отмечали выше, *G. pulex* живет в водоемах с незначительным содержанием в воде органических веществ. Целью нашей работы было выяснение возможностей разведения бокоплавов в прудах. Для воды прудов характерно более высокое содержание органических веществ по сравнению с водой ручьев и лимнокренов, населенных бокоплавами. При при-

менении удобрений окисляемость в прудах еще более увеличивается. Поэтому было необходимо изучить влияние окисляемости на бокоплавов. Опыты проводились нами в лаборатории и в природной обстановке — на прудах. Опыты в лаборатории показали, что при достаточном содержании в воде кислорода бокоплавов могут жить в воде со значительной окисляемостью, достигающей до 62—73 мг O_2 /л. При окисляемости 11—28 мг O_2 /л бокоплавов длительное время (до года и более) жили в банках и размножались. Однако при окисляемости выше 42 мг O_2 /л бокоплавов не размножались. Это объясняется тем, что с повышением окисляемости ухудшается газовый режим.

Помимо лабораторных наблюдений, было изучено влияние окисляемости на бокоплавов, помещенных в пруды. Для этой цели нами было выбрано несколько проточных прудов, естественная окисляемость воды в которых очень низка и обычно не превышает 3—3,5 мг O_2 /л. Гидрохимический режим этих прудов был очень близок к режиму водоемов, в которых живут бокоплавов. Повышения окисляемости мы достигали при помощи зонального метода удобрения прудов (Исакова-Кео, 1947), причем в качестве удобрения были использованы ветки ольхи и трава. Окисляемость в удобренных прудах поднялась до 13—16 мг O_2 /л и в течение опыта держалась на этом уровне. Опыты переселения бокоплавов в пруды с окисляемостью, равной 13—16 мг O_2 /л, показали, что они хорошо выживают и размножаются в таких прудах. При спуске прудов было обнаружено, что количество бокоплавов заметно увеличилось по сравнению с количеством бокоплавов, посаженных в пруды в начале опыта.

Кроме того, нами был использован также небольшой непроточный пруд, площадью всего около 1 м², и туда было посажено 500 бокоплавов. Пруд мы удобрили Иван-чаем в целях повышения окисляемости воды в нем, а для того, чтобы не ухудшить газовый режим, внесли в пруд зеленые водоросли (нитчатки и протококковые). Анализы показали, что в пруду окисляемость держалась на уровне 30—37 мг O_2 /л, содержание кислорода составляло около 100% насыщения, рН = 7,79—8,38. Бокоплавов размножались и в этом пруду и погибли лишь в конце ноября, когда пруд промерз до дна. Этот опыт показывает, что бокоплавов могут жить и в непроточных прудах при условии, что в воде содержится достаточное для них количество кислорода.

На основании проведенных опытов можно утверждать, что окисляемость воды не является решающим фактором в жизни бокоплавов: при достаточном содержании кислорода в воде они живут при значительной окисляемости. Тем не менее, высокая окисляемость нередко является косвенной причиной гибели бокоплавов, вызывая резкое нарушение газового режима.

Газовый режим. В числе факторов, которые приходится учитывать при разведении бокоплавов, при интродукции их, а также при содержании бокоплавов в лабораторных условиях, одно из первых мест занимает кислородный режим.

В некоторых работах (Haempel, 1908, Wundsch, 1922; Ueno, 1934) имеются общие указания на то, что *G. pulex* нуждается в высоком содержании кислорода в воде; однако работ, в которых бы более подробно изучалось отношение *G. pulex* к кислороду, нет.

В естественных условиях в водоемах Ропши *G. pulex* обитает при высоком содержании кислорода в воде (8,07—11,93 мг/л). Необходимо было выяснить, как переносят бокоплавов более низкие концентрации кислорода, и установить, при каком минимальном содержании кислоро-

да возможно выживание их (т. е. установить пороговые концентрации).

Лабораторные наблюдения показали, что выживание бокоплавов (и особенно длительное выживание *G. pulex* при низких концентрациях кислорода в воде) в значительной степени зависит от условий содержания их. Так, в аквариумах, до верха наполненных водой, при содержании кислорода в воде 2,83—3,23 мг/л погибает значительная часть бокоплавов, причем смертность животных доходит до 70—90%. В то же время в банках, где слой воды не превышает 1,0—1,5 см, при более низкой концентрации кислорода в воде (от 1,22—1,88 до 2,49—2,79 мг/л) бокоплавы живут длительное время — в течение месяца и больше. Правда, при таком низком содержании кислорода в воде бокоплавы держатся у самой поверхности воды, на листьях и других предметах, нередко даже наполовину вылезая из воды. Вследствие такого перемещения гаммарусы из условий недостатка кислорода попадают в условия с более благоприятным газовым режимом.

Однако при столь низком содержании кислорода в воде аквариумов бокоплавы живут, но не размножаются. По нашим наблюдениям, оптимальными концентрациями кислорода в аквариумах следует считать 8—12 мг/л.

Чтобы установить пороговые концентрации кислорода для *G. pulex*, последних помещали в банки с притертыми пробками. Опыты ставили при разных температурах, причем для сохранения относительно постоянной температуры банки помещали в ведро с водой, температура которой благодаря большому объему сохранялась более или менее постоянной. Поэтому и температура в опытных банках в течение опыта, если и изменялась, то очень незначительно. Содержание кислорода в воде опытных банок определяли в начале и конце опыта.

Результаты опытов показали, что при температуре 5,5° гибель бокоплавов наступает при содержании кислорода, равном 0,54 мг/л; при температуре 12° и содержании кислорода 0,44 мг/л выживает только 2% бокоплавов; при температуре 17—18° они гибнут при более высоком содержании кислорода — 0,93—0,92 мг/л, и т. д.

Однако уже при содержании кислорода 2,44 мг/л и температуре 18,5—20° погибает 25% бокоплавов, при 1,46 мг/л и температуре 17—19° погибает 55%. В аквариумах же при концентрации кислорода ниже 4 мг/л начинается массовая гибель животных.

Из всего изложенного видно, что содержание растворенного кислорода и наличие в воде достаточной концентрации солей кальция являются факторами, наиболее ограничивающими распространение гаммарусов. Большое влияние на рост и развитие оказывает и температура.

ПИТАНИЕ ГАММАРУСОВ

До сих пор в литературе мы находим самые противоречивые данные о питании бокоплавов. Одни авторы считают, что бокоплавы питаются животной пищей, другие рассматривают их как типично растительноядных, третьи относят их к всеядным, и наконец, имеются исследователи, указывающие, что гаммарусы питаются трупами животных.

По наблюдениям Л. П. Сабанеева (1874), пищей для гаммарусов в зауральских озерах служат водоросли, инфузории, коловратки, циклопы, дафнии, а также животные и растительные остатки. Ламперт (1900) и Секстон (Sexton, 1928) считают, что гаммарусы питаются преимущественно животной пищей. Шуберт (Schubert, 1905), Вальтер (Walter, 1906), Тинемани (Thienemann, 1912), Вундш (Wundsch, 1922) придерживаются

противоположного мнения, считая гаммарусов растительноядными организмами. Кинне (Kinne, 1954a) считает, что *G. duebeni* предпочитает животную пищу, однако для нормального развития он нуждается в свежей растительной пище. Я. А. Бирштейн (1940) и С. Г. Лепнева (1948) указывают, что пищей бокоплавам служат растительные и животные остатки. Бокоплавы предпочитают мягкую пищу. Излюбленным их кормом являются начавшие разлагаться растения. Не менее охотно поедают они и трупы водных животных, способствуя очистке водоемов; массами собираются на мертвой рыбе, в аквариуме едят мясо.

Более подробно следует остановиться на работах Гемпеля и Виллера, которые провели тщательное изучение питания бокоплавов. Гемпель (Haemphel, 1908) считает, что питание гаммарусов является основным вопросом при искусственном разведении их. Он исследовал содержимое кишечника 100 бокоплавов. Состав пищи был почти всегда одинаков: большей частью в кишечнике находился растительный детрит, всегда можно было различить и зеленые водоросли. В некоторых случаях удавалось обнаружить в составе пищи животные остатки.

Данные лабораторных опытов показали, что гаммарусы являются всеядными организмами, но в природных условиях они питаются преимущественно растительной пищей, так как обитают в ручьях, бедных животной пищей. В отдельных случаях они переходят на животную пищу, но, тем не менее, их можно назвать лишь случайными потребителями животной пищи.

Виллер (Willer, 1922a) также предпринял тщательное изучение питания бокоплавов. На основании своих наблюдений он приходит к выводу, что гаммарусы являются растительноядными организмами, так как главную роль в их питании играют ткани высших растений, причем поедаются те растения, среди которых гаммарусы живут (ряска, элодея, перистолистник, болотник, роголистник). Выбора пищи у гаммарусов не наблюдалось. В основном поедаются жирные растения, однако рачки не пренебрегают и гниющими растительными остатками. В случае отсутствия высших растений или недостаточного количества их, пищей для гаммарусов могут служить нитчатые водоросли или же животная пища.

Таким образом, мы видим, что, несмотря на различные мнения о характере питания гаммарусов, все же большинство авторов склонно считать их растительноядными организмами. Наличие в литературе противоречивых данных по питанию гаммарусов мы объясняем тем, что исследователи работали с разными видами.

По нашим наблюдениям, *G. pulex* поедает сырые овощи, скелетирует опавшие листья, набрасывается на мотылей. Прибайкальский же *G. lacustris* питается детритом. Нам никогда не приходилось наблюдать этих рачков, поедающими овощи, листья или животную пищу (правда, наши наблюдения над питанием *G. lacustris* проводились в аквариуме и на ограниченном материале). По данным М. Ю. Бекман (1954), *G. lacustris* является преимущественно детритоядным животным.

Большинство авторов основывало свои выводы о питании гаммарусов лишь на своих наблюдениях в естественных условиях или аквариуме. Для окончательного решения вопроса о питании гаммарусов необходимо микроскопическое исследование содержимого их кишечника, как это в свое время было сделано Гемпелем и Виллером.

На основании своих наблюдений над питанием гаммарусов (*G. pulex*) мы считаем их всеядными организмами, которые в природе питаются большей частью растительной пищей. В качестве растительной пищи бокоплавы используют ткани живых растений, однако они не пренебрегают и гниющими растительными остатками.

Нужно сказать, что гаммарусам не свойственен ограниченный выбор пищи, они поедают все органические вещества, находящиеся в водоеме. Массами собираются рачки и на овощных и кухонных отбросах, попавших в ручей, который протекает вдоль деревни. Мы специально бросали в ручей различные сырые овощи с тем, чтобы проверить, поедают ли гаммарусы их и не оказывают ли они предпочтения каким-либо овощам. Мы брали картофель, морковь, брюкву, свеклу, капусту, турнепс. Особого выбора овощей мы не заметили, однако менее охотно поедали гаммарусы брюкву и капусту.

Бокоплавые поедают молодые побеги растений, скелетируют падающие в воду листья. Они выедают ткань листа, жилки же, даже самые тонкие, остаются нетронутыми (рис. 1). В первую очередь они поедают листья клена и липы, в меньшей степени — березы и ольхи, грызут крылатки клена. В Иордань попадает много листьев дуба, однако мы никогда не наблюдали, чтобы в зимнее время гаммарусы употребляли их в пищу.

В весеннее же время, когда из листьев в водоеме остаются лишь листья дуба, гаммарусы пытаются их использовать в качестве пищи, но тем не менее, нам ни разу не удалось наблюдать, чтобы листья дуба были полностью или хотя бы наполовину съедены. Повидимому, ввиду значительного содержания дубильных веществ, дубовые листья мало пригодны в качестве пищи для бокоплавов.

В. Я. Леванидов (1949) отмечает, что по химическому составу опавшие листья, несмотря на бедность их минеральными и азотсодержащими веществами, могут служить ценным кормом для многих водных беспозвоночных.

Летом 1950 г. нами был поставлен следующий опыт. В проточный пруд, который удобрялся Иван-чаем, а также ветками ольхи, были посажены бокоплавые. Сюда же изредка бросали картофель и картофельные очистки. Рачки в этом пруду успешно размножались, причем в подавляющем большинстве держались в зоне удобрения. Этот опыт показывает, что бокоплавые могут жить в прудах; в зоне удобрения они находят обильный корм.

Далее мы провели следующий опыт. Бокоплавов, привезенных из Ропши, разделили на несколько групп и посадили в банки. Часть бокоплавов получала животный корм в виде личинок мотыля, другая часть — опавшие листья ивы, клена, липы, третья группа бокоплавов жила на зеленом корме (элодея, валлиснерия), четвертая группа в качестве пищи получала сырой картофель, а последняя, пятая группа — смешанный корм. Грунта не было ни в одной из банок. Наблюдения вели в течение месяца. Опыт показал, что наиболее пригодной пищей для гаммарусов является смешанная пища или опавшие листья. Среди бокоплавов, получавших только мотыль, или только элодею, или только сырые овощи, наблюдалась значительная смертность, они перестали размножаться. Наибольшую смертность бокоплавов мы отмечали при кормлении их одной животной пищей. В банках же с опавшими листьями или смешанным кормом появлялись пары, самки с яйцами.

Эти опыты еще раз подчеркивают большую роль опавших листьев в питании гаммарусов, а также и то, что и в аквариумах гаммарусы растительную пищу предпочитали животной. Вместе с тем они никогда не отказываются от животной пищи (говядина, вареный куриный белок, мясо моллюсков и лягушек). Нам часто приходилось наблюдать гаммарусов, поедающих личинок мотыля и поденок. Набрасываются они на живых личинок, причем довольно часто размеры личинок превышают величину бокоплавов.

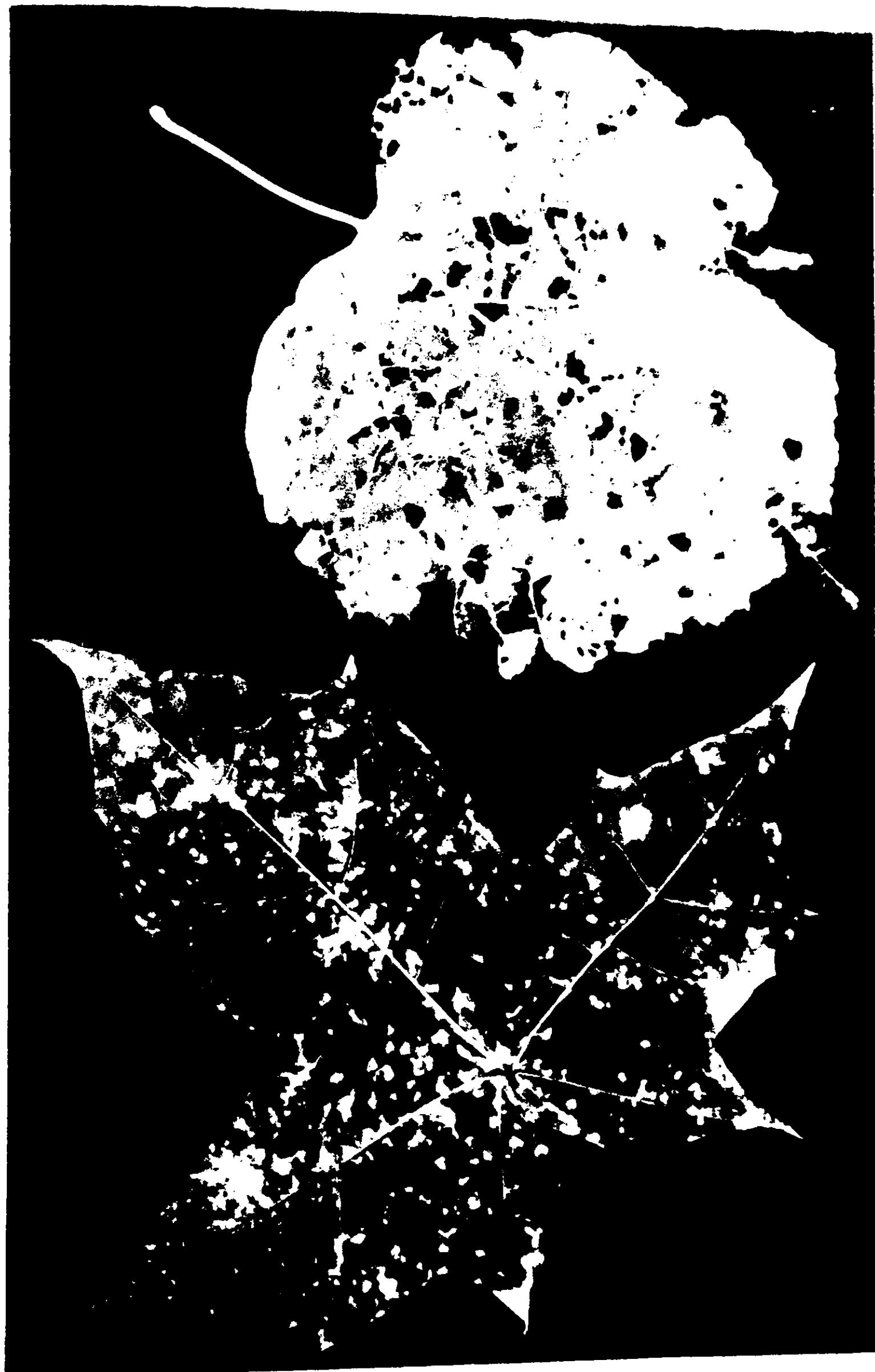


Рис. 1. Листья, пораженные галлами *Peridermium* (сверху) и *Peridermium* (снизу).

Гаммарусы поедают не только живой животный корм, но не отказываются и от трупов животных. Нередко мы видели гаммарусов, поедающих погибших гаммарусов. При погружении в ручей различных приманок (трупы лягушек, мертвая рыба, ободранные тушки кротов) уже через четверть часа отдельные гаммарусы подплывали к приманкам, а через несколько часов гаммарусы собирались на приманку в таких количествах, что подчас виден был лишь темный шевелящийся комок рачков.

В лаборатории мы часто наблюдали исчезновение самок из банок, куда были отсажены пары. После линьки они нередко становились жертвой самцов. Неоднократно мы наблюдали, что взрослые бокоплавы уничтожают свою молодежь. Повидимому, в аквариумах, при недостатке другой пищи, рачки поедают себе подобных.

Часто в аквариумах наблюдалось странное явление — у самок вдруг начинали исчезать яйца; иногда исчезновение их шло постепенно, большей же частью они исчезали довольно быстро. В природной обстановке у самок, повидимому, яйца не исчезают, так как нам не приходилось замечать, чтобы у только что выловленных самок выводковая камера была не полностью наполнена яйцами. Аналогичное явление М. Ю. Бекман (1954) наблюдала у *G. lacustris*. По мнению этого автора, в неволе, особенно при низких температурах, самки часто поедают яйца из своей выводковой сумки.

Один раз вместе с выловленными бокоплавами попала икра форели. Бокоплавы были посажены в банку вместе с икрой, которая очень быстро погибла. Через несколько дней вся икра была съедена, остались лишь оболочки яиц. На основании этого можно уверенно говорить, что бокоплавы уничтожают погибшую икру. К сожалению, мы были лишены возможности проверить отношение гаммарусов к живой икре форели. Этот вопрос заслуживает специального исследования.

Нами было просмотрено содержимое кишечника 50 бокоплавов (20 бокоплавов были исследованы 18 февраля 1951 г., а 30 бокоплавов — 24 августа 1951 г.). Микроскопическое исследование содержимого кишечника показало, что в питании бокоплавов преобладает растительная пища. Животные остатки были встречены лишь у 8 рачков; повидимому, это были остатки личинок поденок. В кишечниках гаммарусов были также встречены цисты простейших, зеленые водоросли и в большом количестве диатомовые водоросли, а также, кроме растительного детрита, ткани высших растений. Различий в питании бокоплавов, пойманных зимой и летом, мы не обнаружили.

Таким образом, на основании собственных наблюдений и литературных данных мы считаем, что *G. pulex* принадлежит к всеядным организмам, однако в зависимости от условий существования в его рационе может преобладать либо растительная, либо животная пища.

РАЗМНОЖЕНИЕ ГАММАРУСОВ

В литературе имеется немного работ о размножении бокоплавов. Биологии размножения *G. pulex* посвящена работа Гейнце (Heinze, 1932). Гемпель (Haemperl, 1908) в работе о разведении гаммарусов останавливается довольно подробно на размножении *G. pulex*. Отдельные данные об их размножении мы находим в работах по биологии как морских, так и пресноводных гаммарусов. В работах Кинне (Kinne, 1953, 1954a, b) имеются интересные данные об оплодотворении, линьке *G. duebeni*, рассматривается влияние ряда факторов (в частности, температуры и солености) на линьку бокоплавов.

Данные о сроках размножения *G. pulex* в Ропше мы получили на основании наблюдений за размножением бокоплавов в естественных условиях (1949—1951 гг.) и анализа состава популяции в течение года (1950/51 г.).

В ручье в эти годы в конце октября наблюдалось прекращение размножения, пары почти не встречались, все меньше самок попадалось с яйцами. В ноябре мы уже не встречали ни пар, ни самок, вынашивающих яйца. И только в начале января в ручье вновь появились пары и самки с яйцами.

В Иордани мы наблюдали несколько иную картину. Здесь бокоплавы размножались на протяжении всего года; правда, в ноябре — декабре отмечалось некоторое снижение интенсивности размножения. На рис. 2 показано изменение процента яйценосных самок в течение года в ручье и Иордани. Существенных различий в гидрохимическом режиме ручья и Иордани мы не наблюдали. Как Иордань, так и ручей в зимнее время не замерзают. Некоторое различие в ходе размножения бокоплавов в этих водоемах, по нашему мнению, можно объяснить все же некоторыми различиями в температуре: температура воды в Иордани менее подвержена колебаниям, чем температура воды в ручье, так как для ручья характерна незначительная глубина и большая проточность, благодаря чему вода быстрее нагревается и столь же быстро охлаждается. В Иордани, вследствие большей глубины, более значительным температурным колебаниям подвергается поверхностный слой воды. В придонном же слое воды колебания температуры в течение года менее значительны, и следовательно, здесь создаются более благоприятные условия для размножения гаммарусов, так как по мере увеличения постоянства условий среды, в частности температуры и газового режима, появляется тенденция к увеличению числа пометов и продолжительности периода размножения.

Анализ состава популяций показал, что на протяжении всего года в каждом сборе были представлены все размерные группы бокоплавов. Это также является доказательством того, что *G. pulex* размножается в условиях Ропши круглый год, если же перерыв в размножении и есть, то он очень короткий.

В литературе имеется немного указаний о времени размножения *G. pulex*. Гемпель (1908) отмечает, что в Баварии *G. pulex* размножается в течение всего года. Замтер и Вельтнер (Samter и Weltner, 1904) просмотрели в течение зимы 180 экз. *G. pulex* из озер Северной Германии и не обнаружили самок с яйцами. По их мнению, *G. pulex* размножается лишь на протяжении марта — августа. Следует отметить, что эти авторы имели в своем распоряжении недостаточно материала. Блегвад (Blegvad, 1922) ссылается на Далья, который исследовал *G. pulex* из норвежских озер. Исходя из наблюдений за развитием половых желез, Далья пришел к выводу, что этот вид размножается в течение относительно короткого периода: с июня до середины августа, причем одна самка, возможно, в течение этого периода дает лишь один помет, а молодки для достижения половой зрелости требуются не менее двух лет.

Эти данные указывают на то, что размножение одного и того же вида различно в зависимости от окружающих условий среды. Блегвад считает, что *G. pulex* в течение зимы не размножается, так как ему ни разу не удалось видеть зимой самок с яйцами. Гейнце (Heinze, 1932) для наблюдений за размножением *G. pulex* добывал их в окрестностях Берлина; этот автор отмечает, что в данном районе бокоплавы в течение октября — декабря не размножаются. В начале января уже появляются первые пары, и размножение без перерыва тянется до осени.

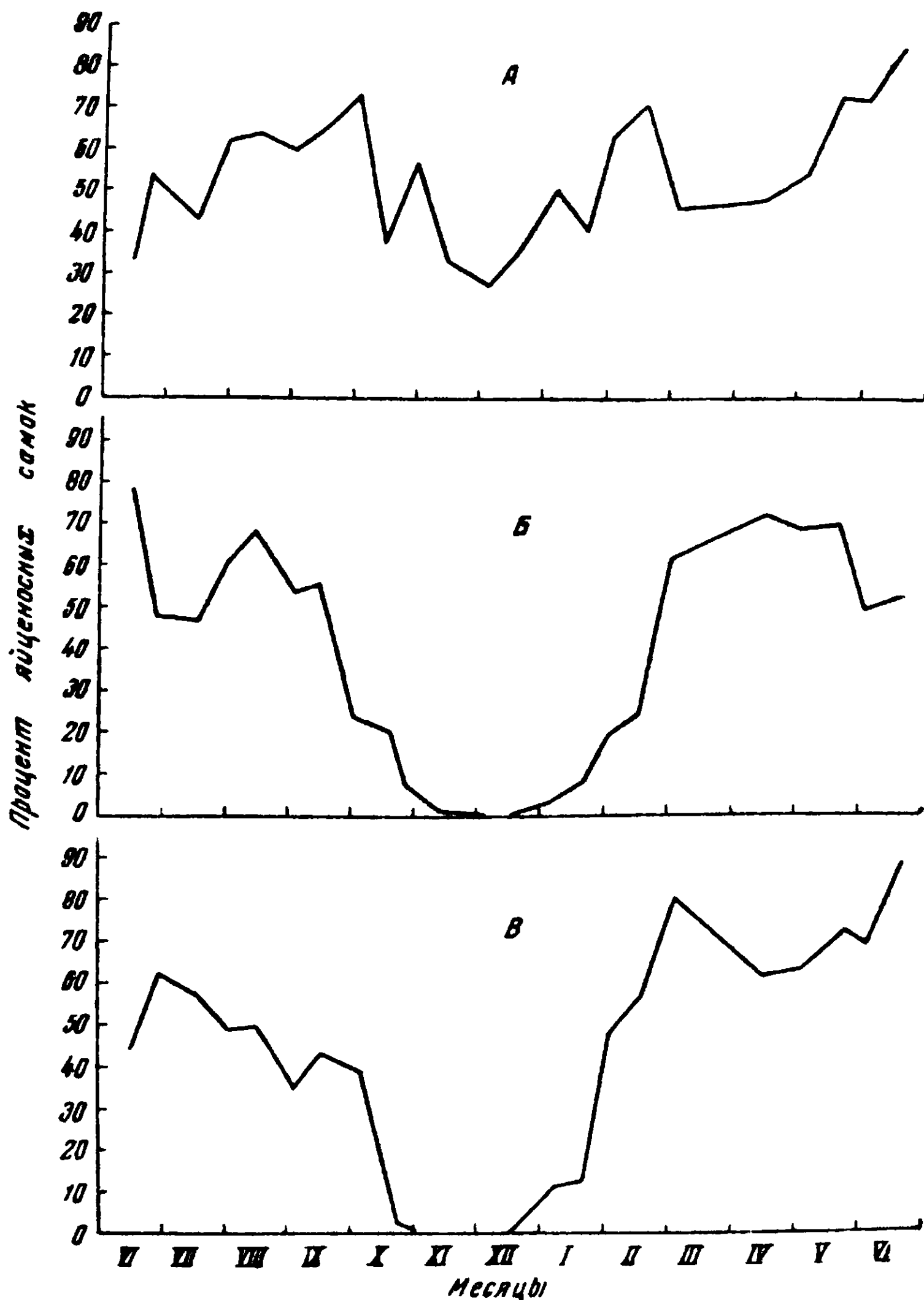


Рис. 2. Колебания процента яйценосных самок *Gammarus pulex* в популяции в течение года в ручье и Иордани

А — в Иордани Б — в ручье (камни). В — в ручье (травы)

Наши наблюдения над копуляцией гаммарусов показали, что длительность ее зависит от температуры (см. табл. 5), и это согласуется с литературными данными.

После копуляции и откладки яиц самец обычно сразу же покидает самку. Однако в летнее время мы часто вылавливали пары, у которых самки в выводковой камере имели или развивающиеся яйца, или (что случалось гораздо чаще) почти сформировавшиеся эмбрионы. Наши наблюдения показали, что в летнее время, в период наиболее интенсивного размножения, самцы часто соединяются в пары с самками, у которых

выводковой камере уже имеются эмбрионы или яйца, отложенные после копуляции с другим самцом. Самец находится в паре с самкой до выхода молоди из камеры. Спустя некоторое время самка, не разъединяясь с самцом, линяет и уже на следующий день вновь откладывает яйца в выводковую камеру. Благодаря этому период нахождения самца в паре с самкой затягивается, однако период самого процесса оплодотворения и откладки яиц самкой укорачивается до 1—2 дней (обычно же копуляция длится 5—7 дней). Только после копуляции и откладки яиц самец, длительное время находившийся в паре с самкой, разъединяется с ней. Это подтверждает то, что самец после оплодотворения всегда разъединяется с самкой.

Таблица 5
Длительность копуляции *G. pulex* при разных температурах

Температура (в °C)	Число опытов	Длительность копуляции (в сутках)	Средняя длительность (в сутках)
6—7	4	15—22	18
12—14	20	7—14	9
15—16	25	3—6	4
18—20	18	2—3	3

Согласно нашим наблюдениям, процесс оплодотворения и откладка яиц связаны непосредственно с линькой, благодаря которой временно открываются отверстия яйцеводов. Если же в ближайшее время после линьки не происходит оплодотворения яиц и откладки их, то оплодотворения уже не будет до следующей линьки самки.

Для проверки этого положения нами были проведены опыты, которые сводились к следующему. Самцов подсаживали к самкам, только что отлिनявшим, и к самкам, которые сляняли день или два назад. В первом случае оплодотворение происходило и самки отложили яйца; во втором случае копуляции не наблюдалось. Этим подтверждается, что отверстия яйцеводов, обычно закрытые, открываются лишь на короткий период, в момент линьки, и остаются открытыми очень недолго.

Как мы уже отмечали, процесс линьки у самок тесно связан с размножением. Линька самок происходит перед копуляцией. Эти линьки являются единственными, которые самка проделывает в течение всего периода размножения. Параллельно с линькой идет образование выводковой камеры у самок. Выводковая камера образуется четырьмя парами оостегитов. Оостегиты появляются у самок во время 7-й линьки, однако в это время они еще не могут образовать выводковую камеру, и только после линьки, предшествующей копуляции, по краям оостегитов появляются длинные щетинки (рис. 3, А), которые, перекрещиваясь, образуют выводковую камеру. При прекращении размножения щетинки на грудных пластинках после очередной линьки исчезают (рис. 3, Б).

После линьки и оплодотворения в выводковую камеру самки поступают яйца. По нашим наблюдениям, у самок, пойманных в Иордани, среднее число яиц достигало 15, наибольшее — 41. В ручье же мы находили у самок в среднем не более 14 яиц, максимальное число яиц не превышало 34. На основании измерений длины тела рачков и подсчета яиц на протяжении года мы установили зависимость числа яиц от размеров самок.

Табл. 6 показывает, что с увеличением размеров самок число яиц в выводковой камере у них возрастает. Однако, помимо зависимости числа яиц от размеров, существует зависимость числа яиц от времени года (таб. 7).

Таблица 6
Зависимость числа яиц от размеров самок

Длина самок (в мм)	Среднее число яиц у одной самки	
	из Иордании	из ручья
8,0	7--8	8—9
9,0	11	12
10,0	15	16—17
11,0	17—18	19
12,0	24	29

Правда, эта зависимость выражена не очень четко, причем более отчетливо она проявляется при просмотре самок из ручья. Что же касается самок из Иордании, то, видимо, благодаря большому постоянству условий в этом водоеме в течение года плодовитость самок на протяжении года остается более или менее постоянной.

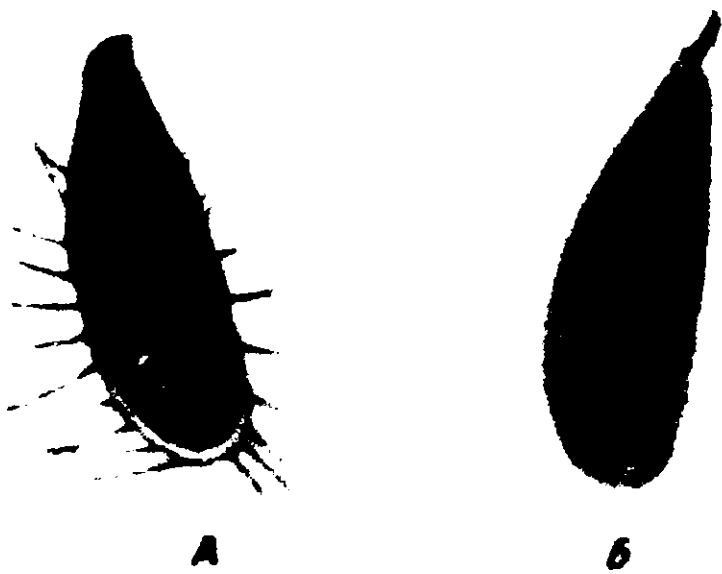


Рис. 3. Третья пара оостегитов *Gammarus pulex*
А — в период размножения, Б — по окончании размножения

Яйца для своего развития нуждаются в высоком содержании кислорода в воде. Постоянный ток воды в выводковой камере обеспечивается движением плеоподов. В выводковой камере время от времени происходит и встряхивание яиц, что способствует освобождению их от частиц грязи, попадающей в выводковую камеру вместе с водой, и препятствует обрастанию яиц грибами. Встряхивание яиц достигается ударами плеоподов.

По мере развития яиц выводковая камера начинает расширяться, и незадолго перед выходом эмбрионов из яйцевой оболочки между оостегитами появляются значительные отверстия. Молодь, вышедшая из яйцевой оболочки, занимает больше места, чем эмбрионы; вследствие возрастающего изнутри давления оостегиты все более и более расходятся, "

Данные табл. 8 показывают, что в ручье наибольшее число яиц наблюдается в летнее время, в мае — августе (от 15 до 19 яиц), что связано с наиболее благоприятными в это время условиями существования бокоплавов в ручье. В Иордании же, как мы отмечали выше, число яиц у самок в течение года держится примерно на одном уровне; правда, некоторое снижение плодовитости у самок мы наблюдали в марте — апреле.

Яйца для своего развития

наконец молодь выталкивается из камеры. Молодые животные не все сразу покидают выводковую камеру, а постепенно, в течение нескольких часов. Молодь *G. pulex* после выхода из выводковой камеры в нее не возвращается.

Нами была сделана попытка установить число пометов, которое может дать одна самка в течение периода размножения. Для этой цели были поставлены опыты в лаборатории и садках. В лаборатории от одной самки мы получали не более трех пометов, причем они были получены

Таблица 7

Колебания числа яиц у самок *G. pulex* в течение года

Водоем	Месяцы												
	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI
Иордань	18	15	17	17	16	17	12	15	12	7	10	13	15
Ручей	16	19	15	10	8	—	—	9	11	10	12	15	16

в сравнительно короткий срок ($1\frac{1}{2}$ —2 мес.). В садках также больше трех пометов мы не наблюдали. В большинстве случаев после появления третьего помета самка не копулирует, или же, хотя копуляция и происходит, тем не менее, самка не откладывает яиц. Однако три помета мы не считаем пределом для одной самки. В лаборатории трудно создать условия, соответствующие естественным. Часто самец съедал самку, или же самка погибала, или у самки в процессе развития исчезали яйца, нередко самец и самка некоторое время были спарены, а затем разошлись, причем самка не откладывала яиц.

Попытка установить число пометов у одной самки на основании анализа состава популяций не дала положительных результатов, так как для бокоплавов характерно непрерывное размножение; в каждом сборе одновременно присутствуют разнообразные возрастные группы.

Наши данные о числе пометов *G. pulex* совпадают с данными Гемпеля (Haemphel, 1908) и М. М. Брискиной (1950), которые также наблюдали у *G. pulex* не более трех пометов. Гейнце (Heinze, 1932) указывает, что одна самка в течение периода размножения дает 6—9 пометов, однако он отмечает, что длительность развития яиц в значительной степени зависит от температуры, а следовательно, число пометов у одной самки может колебаться в широких пределах. Следует отметить, что данные Гейнце получены на основе теоретических рассуждений и не подтверждены опытом.

Молодь, вышедшая из выводковой камеры самки, имеет длину около 2 мм. По нашим наблюдениям, молодь достигала половой зрелости в лаборатории через 3—4 месяца, в зависимости от температуры и других условий. Летом при средней температуре 14 — 18° молодь достигала размеров 8 мм в течение $2\frac{1}{2}$ месяцев. Следует отметить, что молодь интенсивнее растет в сосудах, имеющих значительную площадь дна. Сравнивая темп роста молодежи в больших сосудах и чашках Петри, мы отмечали, что в чашках Петри рост молодежи был всегда несколько медленнее, чем в больших банках.

К ВОПРОСУ О РАЗВЕДЕНИИ ГАММАРУСОВ В РЫБОВОДНЫХ ХОЗЯЙСТВАХ

Гаммарусы являются высококалорийным кормом для рыб.

Произведенный нами химический анализ 200 бокоплавов показал, что в теле *G. pulex* содержится относительно большое количество белков и жиров (белков — 56,24 %, жиров — 7,77 %, углеводов — 8,05 %, золы — 27,94 %).

Так как гаммарусы являются ценным кормовым объектом и способны размножаться в течение всего года, то они издавна привлекали к себе внимание рыбоводов. Равере-Ваттель (Raveret-Wattel, 1887) во Франции, Мунтадас (Muntadas, 1887) в Испании и Шуберт (Schubert, 1905) в Германии успешно разводили бокоплавов. Методы разведения их были довольно простыми и в основном сводились к следующему. Гаммарусов выращивали в проточных канавах или прудах, густо засаженных водными растениями. Изредка их подкармливали боевскими отбросами или овощами. Из этих канав бокоплавов вылавливали и скармливали рыбам, или же рыбу на определенный срок пускали в пруды, где размножались бокоплавы. Указанные исследователи для разведения бокоплавов старались создать условия, наиболее близкие к естественной среде их обитания. Положительные результаты были получены лишь в тех случаях, когда в рыбоводные пруды поступала та же вода, которая питает и естественные водоемы, а также когда по соседству с рыбоводным хозяйством в естественных водоемах имелись большие количества бокоплавов, являющиеся исходным материалом для их разведения.

В 1908 г. появилась работа Гемпеля (Haempele, 1908) о размножении и искусственном разведении бокоплавов. Гемпель гораздо глубже и несколько иначе, чем другие авторы, подошел к вопросу. Он старался путем изменения внешних условий среды (температура, кормление, проточность и т. д.) ускорить размножение бокоплавов. Однако Гемпелю не удалось получить заметные изменения в размножении бокоплавов. На основании своей работы он приходит к выводу, что разведение бокоплавов для форелевых хозяйств нерентабельно.

Бушкиль (Buschkiel, 1931) дает обзор опытов выращивания живых кормов для рыб. Сам он занимался разведением лишь веслоногих и ветвистоусых рачков. Его попытка разведения бокоплавов не увенчалась успехом, так как он работал в местности, которая сложена кристаллическими породами; для водоемов этой местности характерна мягкая вода. Бушкиль считает, что для нормального роста и развития бокоплавов необходима достаточно жесткая вода.

Таким образом, несмотря на отдельные успешные опыты разведения бокоплавов и кормления ими выращиваемой молоди рыб, разведение этих рачков не получило широкого распространения в форелевых хозяйствах и от него впоследствии отказались в связи с переходом на выращивание преимущественно радужной форели и кормление ее искусственными кормами.

В нашей стране издавна практиковалось выращивание живых кормов для рыб. Однако, несмотря на отдельные опыты, проблема разведения кормов в целом осталась неразрешенной.

Только в последние годы, в связи с развитием рыбоводства, в частности форелеводства, вызванным созданием новых водоемов при постройке большого количества гидроэлектростанций и оросительных систем вновь была выдвинута задача искусственного выращивания живого корма. Поэтому снова ставится важный вопрос о разведении бокоплавов и использовании их в прудовом хозяйстве.

За последнее время появилось значительное количество работ (Маркосян, 1948; Брискина, 1950; Протасов, 1951; Бекман, 1954, и др.), посвященных биологии гаммарусов. В этих работах, наряду с изучением их биологии, дается оценка продукции каждого вида и обсуждаются возможности использования их в различных рыбохозяйственных целях.

Мы также пытались выяснить возможность разведения *G. pulex* в условиях прудового хозяйства. Прежде всего необходимо было установить, может ли *G. pulex* жить в прудах. Для этого в несколько небольших проточных прудов, площадью по 25—30 м², были посажены бокоплавы. В этих прудах они жили с июня по октябрь. Условия в прудах для жизни бокоплавов были благоприятные, в течение всего лета они размножались и к осени заметно увеличились в числе. Точного подсчета бокоплавов мы не смогли произвести, так как пруды до конца лета не спускали, и они сильно заросли.

Этот опыт показывает, что хотя естественным местом обитания гаммарусов являются быстрые холодные ручьи, эти рачки могут жить и в форелевых прудах. Для форелевых прудов характерна значительная проточность, относительно низкие температуры в летнее время, не превышающие 17—18°, и обилие водных растений.

Летом 1951 г. нами был проведен следующий опыт. В пруд площадью около 9 м² в начале июня было выпущено 15 тыс. бокоплавов. В этом же пруду находились мальки палии (*Salmo salvelinus*). Целью работы было проследить за размножением бокоплавов, а также за ростом палии при использовании зонального метода удобрения. Этот пруд являлся головным в целой системе водоемов. Из распределительного пруда вода поступает в него и далее проходит через все пруды. Поэтому опытный пруд имел наибольшую проточность, более низкую температуру и небольшую окисляемость по сравнению с другими. В начале работы окисляемость воды пруда не превышала 2,5—2,9 мг О₂/л, содержание кислорода в воде доходило до 11,03—11,71 мг/л. После удобрения береговой зоны Иван-чаем и ветками ольхи окисляемость начала повышаться и дошла до 15,8 мг О₂/л. Содержание кислорода в воде несколько снизилось (9,44—10,66 мг/л), однако кислородный режим оставался благоприятным для бокоплавов. Выпущенные в пруд бокоплавы держались в зоне удобрения, где находили себе корм. Таким образом, было выяснено, что зональный метод удобрения прудов не влияет отрицательно на выживание бокоплавов, а наоборот, даже желателен, так как зеленое удобрение является для них обильной кормовой базой.

Через несколько недель после выпуска в пруд бокоплавов была снята решетка, разделявшая наш опытный пруд от первого промежуточного. Бокоплавы и мальки получили возможность свободно передвигаться по прудам, из-за чего мы не смогли в конце лета учесть результаты работы. Бокоплавы постепенно расселились по всем прудам на протяжении 600 м: в последних прудах (шестой и седьмой) они появились в августе в большом количестве. Таким образом, бокоплавы в удобренных прудах живут и размножаются. Причем следует отметить, что первый промежуточный пруд был удобрен сильнее остальных. В него было внесено за период с 7 мая по 28 августа 1560 кг травы на площадь 0,087 га. Окисляемость воды в пруде колебалась от 8 до 56 мг О₂/л в зоне удобрения. Содержание кислорода в воде колебалось от 35 до 140% насыщения, температура воды — от 8 до 13°. Первый пруд имел большую проточность, так как через него снабжались водой все остальные пруды. В него было выпущено 6500 мальков форели, а выловлено 4832 экз. Рыбопродукция данного пруда равнялась 31,9 кг, что составляет 366,5 кг/га. При спуске этого

пруда были обнаружены бокоплавыв в значительном количестве. Это указывает на то, что бокоплавыв в течение лета усиленно размножались: ими питались форели и, тем не менее, при спуске пруда бокоплавов оказалось много (табл. 8).

Таблица 8

Рыбопродуктивность первого промежуточного пруда по годам

Год	Рыбопродукция (в кг/га)	Год	Рыбопродукция (в кг/га)
1934	43	1938	57
1935	100	1939	115,2**
1936	143*	1949	222***
1937	65	1950	366,5****

* Удобен суперфосфатом.

** Внесена фосфорная мука.

*** Зональный метод удобрения.

**** Зональный метод удобрения и бокоплавыв.

Приведенные в табл. 8 данные по рыбопродукции первого пруда показывают, что при применении зонального метода удобрения прудов и разведения в них бокоплавов получена наиболее высокая рыбопродукция пруда, превысившая продукцию предыдущего года на 65%.

Прделанная работа позволила нам сделать некоторые практические рекомендации.

Бокоплавов можно выращивать в прудах при применении зонального метода удобрения, когда удобряется не вся площадь пруда, а только прибрежная зона, благодаря чему в пруде создаются участки с разными гидрохимическими условиями.

Одним из наиболее удобных способов разведения гаммарусов можно считать создание системы прудов, соединяющихся с головным прудом, в котором бокоплавов разводят в течение всего года. Необходимость этого вызывается тем, что все пруды рыбхозов являются обычно спускными и лишь часть года находятся под водой, большей частью с апреля — мая по октябрь. В зимнее время пруды остаются без воды, а бокоплавыв не имеют никаких приспособлений для перенесения неблагоприятных условий и со спуском прудов погибают.

В связи с этим встает вопрос о создании специальных водоемов для разведения бокоплавов. На основании наблюдений мы пришли к выводу, что наиболее удобной для этой цели является система соединяющихся прудов. Головной пруд заселяют бокоплавами, и в нем они размножаются. Этот пруд на протяжении всего года не спускают. Весной, при наполнении прудов водой, решетку, отделяющую головной пруд от остальных, вынимают, и бокоплавыв получают возможность расселиться по всем прудам. Затем в пруды выпускают мальков форели. Пруды в течение лета удобряют по зональному методу, в зоне удобрения и около нее развивается планктон. В то же время трава и древесные листья служат кормом для бокоплавов. Сперва мальки форели питаются планктонными организмами, в это же время растут и размножаются в прудах бокоплавыв. Во второй половине лета они уже будут в прудах в значительном количестве и представят хорошую кормовую базу для форели. Мальки выедают прену

ественно молодь бокоплавов, оставшиеся не съеденными взрослые бокоплавов при спуске прудов погибают. Осенью в головной пруд желательно дополнительно вселить гаммарусов.

Для успешного роста и размножения бокоплавов в зимнее время рекомендуется производить подкормку их, так как большая часть растительности в прудах отмирает и пищевые ресурсы пруда значительно сокращаются. В пруд можно регулярно вносить овощные отбросы. Однако можно рекомендовать и более удобный способ подкормки. Осенью в пруд вносят опавшие листья клена, липы, березы, ольхи, которые являются хорошим кормом для бокоплавов. В этом случае отпадает необходимость подкармливать их овощными отбросами.

Такой метод разведения бокоплавов имеет то преимущество, что весной они благодаря системе соединяющихся прудов сами расселяются по всем прудам, и нет необходимости вылавливать бокоплавов и переносить их из одного бассейна в другой.

Прежде чем приступить к разведению бокоплавов и созданию для этого специальных бассейнов, необходимо исследовать местные водоемы. Там, где по соседству с рыбхозом в естественных водоемах имеются бокоплавов в достаточном количестве, вопрос об их разведении отпадает, так как их можно получать из естественных водоемов в любое время, и ловля их сачком не составляет большого труда.

Большое значение приобретают бокоплавов в зимнее время, когда никакой другой живой корм невозможно получить. Поэтому необходимо поставить вопрос об использовании бокоплавов в зимовальных прудах, — тем более, что условия существования в этих прудах вполне пригодны для бокоплавов. Зимовальные пруды можно заселять бокоплавами в момент заполнения их водой, однако наиболее целесообразно, по нашему мнению, заселять бокоплавами те водоемы, которые служат источниками водоснабжения зимовальных прудов. Вместе с водой, наполняющей пруды, бокоплавов попадают в них и расселяются; в летнее же время эти источники водоснабжения являются питомниками, в которых растут и размножаются бокоплавов.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов И. В. 1948. Исследование фотосинтеза в водоемах Силурийского плато Ленинградской области. Вестн. Ленингр. ун-та, 7.
- Бекман М. Ю. 1954. Биология *Gammarus lacustris* Say в прибайкальских водоемах. Тр. Байк. лимнолог. станции, т. XIV.
- Бирштейн Я. А. 1940. Отряд Amphipoda. Жизнь пресных вод, т. I.
- Брискина М. М. 1950. Материалы по биологии развития и размножения некоторых морских и солоноватоводных амфипод. Тр. Карад. биол. станции, вып. 10.
- Исакова-Керо М. М. 1947. Опыты выращивания живых кормов в выростных прудах для рыб. Диссертация.
- Ламперт К. 1900. Жизнь пресных вод. Изд. Девриена. М.
- Леванидов В. Я. 1949. Значение аэлохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.). Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. I.
- Лепнева С. Г. 1948. Бокоплавов (Amphipoda). В кн. Г. Н. Павловский и С. Г. Лепнева. Очерки из жизни пресноводных животных.
- Маркосян А. К. 1948. Биология гаммарусов озера Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. X.
- Погребов Н. Ф. 1913. О результатах гидрогеологических исследований, произведенных с целью выяснения вопроса о возможности снабжения С.-Петербурга так называемой ключевой водой. Тр. II Всес. съезда деятелей по практической геологии и разведочному делу, вып. I.
- Пржибытек С. А. 1910. Отчет о химическом исследовании ключевых вод для водоснабжения С.-Петербурга. В кн. «Воды Силурийского плато Петербургской губернии как источник водоснабжения С.-Петербурга». Части гидрометеорологическая и химическая.

- Протасов А. А. 1951. Применение понтогаммаруса в рыбоводстве. «Рыбное хоз-во» № 10.
- Сабанеев Л. П. 1874. Зауральские озера. Ест.-истор. сб. «Природа», кн. I.
- Blegvad K. 1922. On the biology of some danish gammarids and mysids. Rep. Danish Biol. Station, v. 28.
- Bornhauser K. 1913. Tierwelt der Quellen. Intern. Rev. d. gesamten Hydrobiol. u. Hydrograph. Biol. Suppl., IV — V ser.
- Buschkiel A. 1931. Salmonidenzucht in Mitteleuropa. Handb. Binnenfisch. Mitteleuropas, Bd. IV, Lief. 2.
- Embry G. 1911. A preliminary study of the distribution, food and reproductive capacity of some freshwater Amphipods. Intern. Rev. d. gesamten Hydrobiol. und Hydrograph., Bd. IV, Biol. Suppl., III Ser.
- Gerstäcker A. 1886. Malacostraca Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs Bd. V, II Abt., zweite Hälfte.
- Haempel O. 1908. Über die Fortpflanzung und künstliche Zucht des gemeinen Flohkrebse (*G. pulex* und *G. fluviatilis*). Allg. Fisch.-Ztg., 33 Jahrgang, N. F., Bd. 23.
- Heinze K. 1932. Fortpflanzung und Brutpflege bei *Gammarus pulex* und *Carinogammarus roeselii*. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. und Physiol., Bd. 51, H. 3—4.
- Kinne O. 1953. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. II. Über die Häutungsfrequenz, ihre Abhängigkeit von Temperatur und Salzgehalt, sowie über ihr Verhalten bei isoliert gehaltenen und amputierten Versuchstieren. Zool. Jahrb., Abt. f. Allg. Zool., Bd. 64, H. 2.
- Kinne O. 1954a. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 157, H. 3—4.
- Kinne O. 1954b. Zur Biologie und Physiologie von *Gammarus duebeni* Lillj. VII. Die Bedeutung der Kopulation für Eiablage und Häutungsfrequenz. Biol. Zbl., Bd. 73, № 3.
- Muntadas F. 1887. Report on the piscicultural establishment of Piedra, Aragon, Spain. Bull. U. S. Fish. Comm., v. VII.
- Raveret-Wattel C. 1887. The piscicultural establishment at Gremaz (Ain) France. Bull. U. S. Fish. Comm., v. VII.
- Samter M. u. Weltner W. 1904. Biologische Eigentümlichkeiten der *Mysis relicta* *Pallasiella quadrispinosa* und *Pontoporeia affinis*. Zool. Anz., Bd. 27.
- Schubert. 1905. Die Aufzucht der Salmoniden mit Naturfutter. Österr. Fisch.-Ztg., № 13.
- Schumann F. 1928. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung einiger Salze, insbesondere des kohlensauren Kalkes, für Gammariden und ihren Einfluß auf deren Häutungsphysiologie und Lebensmöglichkeit. Zool. Jahrb., v. 44, Physiol., H. 3—4.
- Sexton E. 1923—1925. The moulting and growthstages of *Gammarus*, with description of the normals and intersexes of *G. chevreuxi*. Journ. Mar. Biol. Assoc. N. S., v. XIII.
- Sexton E. 1928. On the rearing and breeding of *Gammarus* in laboratory conditions. Journ. Mar. Biol. Assoc. N. S., v. XV.
- Steußloff U. 1943. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensräume von *Gammarus*-Arten in Nordwest-Deutschland. Arch. f. Hydrobiol., Bd. 40, H. 2.
- Thienemann A. 1912. Der Bergbach des Sauerlandes. Intern. Rev. d. gesamten Hydrobiol. u. Hydrograph., Biol. Suppl., IV—V ser.
- Ueno M. 1934. Report on Amphipod Crustacea of the genus *Gammarus*. Mem. of the Connect. Acad. of Arts and Sci., v. X.
- Walter E. 1906. Zur Kultur der Flohkrebse. Fisch.-Ztg., Bd. 9.
- Willer A. 1922a. Nahrungsuntersuchungen bei niederen Wassertieren. III. Nahrungsuntersuchungen bei dem Flohkrebs (*G. pulex* L.). Ztschr. f. Fischerei, v. 21.
- Willer A. 1922b. Untersuchungen zur Kenntnis der Ernährungsphysiologie von *Gammarus pulex*. Schrift. d. physikal.-ökonom. Gesellschaft, Jahrg. 63.
- Wundsch H. 1922. Beiträge zur Biologie von *Gammarus pulex*. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XIII, H. 3.

Н. Д. БОРОДИЧ

О ПИТАНИИ ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS F. L. PLUMOSUS*
И О ЗИМОВКЕ ИХ В ГРУНТАХ СПУЩЕННЫХ РЫБОВОДНЫХ
ПРУДОВ(Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства
им. А. И. Микояна)I. ПИТАНИЕ ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS F. L. PLUMOSUS*

Введение

Личинки *Chironomus f. l. plumosus* населяют пресные и солоноватые водоемы разных категорий. Являясь основными, а иногда и единственными обитателями сублиторали и профундали эвтрофных водоемов, эти личинки часто в значительной мере определяют рыбопродуктивность водоемов. Однако, несмотря на общепризнанное значение личинок *Ch. f. l. plumosus* в питании большинства бентосоядных рыб и большой интерес, проявляемый к ним отечественными и зарубежными исследователями, одна из важнейших сторон биологии личинок — питание — осталась до настоящего времени недостаточно изученной.

В монографических работах Н. Н. Липиной (1929), Лундбека (Lundbeck, 1926), Е. Н. Павловского и С. Г. Лепневой (1948) и А. А. Черновского (1949), а также в работах Тинеманна (Thienemann, 1922) и Ленца (Lenz, 1931) находим лишь общие указания на то, что обитающие в илу личинки хирономид питаются илом, непрерывно пропуская его через свой кишечник.

Единственной известной нам работой, в которой приводятся данные анализа содержимого кишечника, и то всего лишь одного экземпляра личинки *Ch. f. l. plumosus*, является исследование Н. К. Дексбаха (1925). В кишечнике исследованного экземпляра автором было обнаружено несколько видов зеленых и диатомовых водорослей.

Потонье (Potonie, 1926), занимаясь выяснением разных вопросов, относящихся к биологии личинок *Ch. f. l. plumosus*, провел наблюдения за развитием этих личинок при кормлении их различным пищевым материалом растительного и животного происхождения. Автор применял высушенные и растертые в порошок фито- и зоопланктон, высшие водные растения и отмерших животных из прибрежной зоны. На основании опытов Потонье пришел к выводу, что лучшим видом пищи для личинок является детрит, образующийся из мягкой высшей водной растительности.

В последние годы появлялись работы, которыми с полной очевидностью было доказано большое значение бактерий в питании личинок хирономид. Мы имеем в виду работы К. В. Горбунова (1946) и А. Г. Родиной (1949). В первой из них автор в экспериментальных условиях установил, что личинки хирономид (автор не указывает видовой принадлежности) очень быстро растут на пище из целлюлозных бактерий *Mucosoccus*. Во второй — налагаются результаты опытов, проводившихся с личинками *Ch. f. l. plumosus*. Этими опытами было показано, что большая часть заглатываемых с

¹ Изученные нами личинки принадлежали к виду *plumosus*. Определение имаго было сделано Г. А. Черновой, за что выражаем ей искреннюю благодарность.

илом бактерий переваривается в кишечниках личинок и что в экспериментальных условиях при кормлении взвесью *Azotobacter chroococcum* и палочковидных бактерий, выделенных из грунта, а также взвесью клеток дрожжевого гриба *Torulopsis*, личинки нормально заканчивают свой цикл развития.

Таким образом, из краткого обзора литературы по питанию личинок *Ch. f. l. plumosus* с очевидностью следует, что этот вопрос, за исключением значения бактерий в питании личинок, до настоящего времени остается недостаточно изученным. Исходя из этого, мы сосредоточили свое внимание на выяснении той роли, которую играют в питании личинок *Ch. f. l. plumosus* водоросли, в изобилии встречающиеся в илах, и на установлении количеств, в которых потребляют личинки эти водоросли.

1. Состав пищи личинок

Материал и методика

Для исследования питания в естественных условиях мы располагали личинками, собранными в Большом парковом пруду и прудах Учебно-опытного хозяйства Мосрыбвтуза, расположенных на территории Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, а также небольшим количеством личинок, собранных в водоемах Ростовской и Орловской областей.

В Большом парковом пруду личинок ловили драгой, в остальных водоемах — сачком. Пойманных личинок в зависимости от целей исследования или сейчас же фиксировали 4%-ным формалином, или оставляли живыми. Из каждой пробы выбирали по три личинки среднего размера, их обсушивали на фильтровальной бумаге до исчезновения мокрых пятен и взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,5 мг. После измерения длины их тела личинок вскрывали. Вскрытие производили следующим образом. Прежде всего отрезали голову по линии сочленения ее с первым грудным сегментом, затем остро отточенными препаровальными иглами хитиновую оболочку тела разрывали с боковой стороны и осторожно вынимали кишечник, который расправляли на стекле и ополаскивали водой, чтобы удалить прилипшие к нему ткани, а также полостную жидкость, обычно содержащую большое количество жировых капель и сильно затрудняющую подсчет пищевых организмов. После этого производили выделение пищи из кишечника осторожным надавливанием иглой на его стенки. Содержимое кишечника выделялось довольно легко, особенно у нефиксированных личинок, благодаря тому, что оно заключено, как в футляр, в эластичную перитрофическую оболочку и свободно может быть вынуто без ее нарушения.

У фиксированных личинок приходилось разделять кишечник на части и выделять содержимое из каждой части в отдельности. Выделенное содержимое раздробляли в капле воды и просматривали под микроскопом при большом увеличении.

Результаты наблюдений

Состав пищи личинок *Ch. f. l. plumosus* был определен на основании анализа содержимого кишечника 177 особей. Результаты анализов представлены в табл. 1.

Отметим, что, наряду с клетками водорослей, в кишечниках личинок всегда в небольшом количестве присутствовали неоформленные частички. Однако, поскольку при наших исследованиях они всегда составляли незначительную часть пищевого комка, а методика оценки количественного

содержания их в пище личинок в настоящее время еще не разработана, мы сочли возможным ограничиться учетом только водорослевой части содержимого кишечника, которая, несомненно, имеет наибольшую пищевую ценность.

Желая выяснить, в какой мере состав пищи личинок отражает состав водорослей населяемого личинками ила, мы, наряду с анализом содержимого кишечника, определяли состав водорослей в илу тех участков,

Таблица 1

Состав водорослей в пище личинок Chironomus f. plumosus из разных водоемов *

Группа	Род	Большой парковый пруд		Пруды учебно-опытного хозяйства		Водоемы Ростовской обл.	Водоемы Орловской обл.
		1949 г.	1950 г.	1949 г.	1950 г.	1950 г.	1950 г.
Эвгленовые	Phacus	—	+	+	—	—	—
Вольвоксовые	Pandorina	—	+	—	—	—	—
	Не определен	+	—	—	—	—	—
Протококковые	Scenedesmus	—	—	+	+	+	—
	Oocystis	—	—	—	—	—	+
	Pediastrum	+	—	+	+	—	—
	Coelastrum	—	—	—	—	—	—
	Ankistrodesmus	—	+	—	—	—	+
	Chlorella	—	—	—	—	—	—
Диатомовые	Tetraedron	—	—	+	—	—	—
	Navicula	—	—	—	+	—	+
	Nitzschia	—	—	—	+	—	+
	Pinnularia	+	—	+	+	+	—
	Amphora	—	+	—	+	+	—
	Gomphonema	+	+	—	+	—	—
	Synedra	—	+	—	—	+	—
	Cyclotella	—	+	—	+	—	—
	Surirella	—	—	—	—	+	+
	Cocconeis	—	—	—	—	—	—
	Cymatopleura	+	+	+	—	—	—
	Cymbella	—	—	—	+	—	—
Синезеленые	Microcystis	+	+	—	+	—	—
	Oscillatoria	—	—	—	—	+	—
	Merismopedia	+	+	+	—	—	—
Всего родов:		12	22	14	17	10	7

* Знак плюс означает, что данная форма была встречена в содержимом кишечника личинок, знак минус — не встречена.

из которых брали личинок. Всего было сделано 12 параллельных наблюдений, из которых мы приводим в табл. 2 шесть наиболее типичных.

Из приведенного в табл. 1 и 2 материала следует, что в пище личинок, несмотря на то, что они были взяты из разных водоемов, представлены одни и те же группы водорослей: диатомовые, протококковые и синезеленые. Из диатомовых водорослей особенно часто в пище личинок встречаются Navicula, Nitzschia, Pinnularia, Amphora и Gomphonema, из протококковых — Scenedesmus; из синезеленых — Microcystis и Merismopedia.

Вольвоксовые и эвгленовые были обнаружены только в пище личинок из водоемов, расположенных на территории Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, причем во многих случаях они полностью отсутствовали.

Сопоставление состава водорослей в пище личинок в 1949 и 1950 гг. показывает, что он меняется по годам (табл. 1). Так, в состав пищи личинок из Большого паркового пруда в 1949 г. входило 12 родов водорослей,

Таблица 2

Сопоставление состава водорослей в кишечнике личинок *Chironomus f. l. plumosus* и в илу водоема

Группа	Род	Большой парковый пруд						Пруды учебно-опытного хозяйства					
		29 VI		20 VII		16 VIII		30 VI		6/VII		18 VIII	
		ил	содержимое кишечника	ил	содержимое кишечника	ил	содержимое кишечника	ил	содержимое кишечника	ил	содержимое кишечника	ил	содержимое кишечника
Вольвоксовые	Pandorina	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
	Формы, точнее не определенные	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	+
Протококковые	Scenedesmus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Pediastrum	+	+	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—
	Oocystis	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
	Coelastrum	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
	Tetraedron	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Диатомовые	Navicula	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Nitzschia	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
	Pinnularia	+	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Amphora	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
	Gomphonema	+	+	+	+	—	—	+	+	—	+	+	+
	Cyclotella	+	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+	+
	Synedra	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	+	—
	Cocconeis	—	—	+	+	+	+	—	—	—	—	+	+
	Cymatopleura	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
Синезеленые	Microcystis	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—
	Merismopedia	—	—	—	—	—	—	+	+	+	+	—	—
	Oscillatoria	—	—	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—

а в 1950 г. — 22 рода, состав же пищи личинок из прудов учебно-опытного хозяйства в те же годы был представлен соответственно 14 и 17 родами.

Далее, сопоставление данных, представленных в табл. 2, показало, что состав водорослей, найденных в кишечниках личинок, за исключением единичных случаев, довольно точно совпадает с составом водорослей в илу.

Отсутствие в кишечниках тех или иных форм, найденных в илу, свидетельствует, повидимому, лишь о том, что число вскрытых личинок было недостаточным. Если бы исследовали содержимое большего числа кишечников и брали для подсчета не 2–3 капли ила, а значительно больше, то, вероятно, можно было бы ожидать полного совпадения.

Совпадение состава водорослей в кишечниках личинок и илу является вполне понятным, поскольку все обнаруженные нами в илу формы, как

уже было установлено разными исследователями (Гаевская, 1945; Липеровская, 1948; Иванова, 1951, и др.), водные беспозвоночные весьма охотно употребляют в пищу.

2. Количество пищи, потребляемое личинками

Материал и методика

Методика вскрытия личинок и выделения пищи из кишечника была такой же, как и при определении видового состава пищи. Для количественных исследований выделенное и раздробленное в капле воды содержимое кишечника сливали в мерный сосудик. В него же сливали воду, в которой отмывали стенки кишечника от пищевых частиц. Затем прибавлением воды общий объем доводили до 1,0 мл. После тщательного взбалтывания из сосудика микропипеткой брали каплю объемом 0,02--0,04 мл, переносили ее на счетное стекло и покрывали покровным стеклом. Покровные стекла подбирали такого размера, чтобы капля полностью помещалась под стеклом и не выходила за его края.

Под микроскопом (при увеличении 400) подсчитывали организмы, содержащиеся в 10 квадратах счетного стекла. Площадь каждого квадрата составляла 0,25 мм². Из каждого разведения обычно подсчитывали по 3 капли (30 квадратов счетного стекла) и путем соответствующих пересчетов определяли содержание пищевых организмов в каждом кишечнике.

При параллельном изучении состава и количества водорослей в илу и кишечниках личинок пробы брали в одном и том же участке пруда с глубины 2,5 м.

На такой глубине, по данным Е. А. Яблонской (1946), основная масса личинок сосредоточена в слое ила 0—5 см.

Прибором для взятия проб ила нам служил чашечный лот Наумана, чашки которого закрепляли на штативе с таким расчетом, чтобы прибор захватывал верхний слой ила (0—5 см). Пробу ила осторожно, чтобы не сместить слой, переносили в стеклянный сосуд и затем обрабатывали в лаборатории. С момента взятия пробы ила до его обработки проходило не более часа.

Для определения состава и количества водорослей в илу, с поверхности пробы микропипеткой отбирали 3 капли определенного объема, каждую из которых переносили на счетное стекло, разбавляли водой, покрывали покровным стеклом, после чего подсчитывали организмы в 10 квадратах счетного стекла. Из трех определений брали среднее и производили пересчет на 1 мл ила.

Отбирая капли ила, не перемешивали пробу, а брали ил из верхнего, имеющего коричневый оттенок слоя. При этом мы считали, что если общепринятое мнение об илоядном характере личинок *Ch. l. l. plumosus* правильно, то содержимое кишечника личинок должно соответствовать видовому составу и среднему содержанию водорослей в слое ила, из которого взяты личинки, т. е. в данном случае среднему количеству клеток в слое 0—5 см. Однако, поскольку распределение личинок внутри 0—5 см слоя неизвестно, могло оказаться, что они распределяются в нем неравномерно.

В случае, если бы личинки сконцентрировались у поверхности, в содержимом их кишечника находилось бы больше клеток водорослей, чем в осредненной пробе ила. Это могло бы дать повод для неправильного заключения о характере питания личинок. Чтобы избежать этого, мы сочли

более правильным брать для анализа наиболее богатый водорослями поверхностный слой ила.

Личинок, кишечники которых подлежали изучению, ловили драгой в тех же участках водоема, из которых брали пробы ила, и сейчас же фиксировали 4%-ным формалином.

Поскольку наполнение кишечника зависит от возраста личинки и ее физиологического состояния и бывает весьма различным, нам представлялось наиболее правильным сравнивать количество пищевых организмов в 1 мл ила с приведенным к 1 мл содержимым кишечника. Для этого вынутый из кишечника пищевой тяж измеряли: длину — штангенциркулем, ширину в начале, середине и конце тяжа — окуляр-микрометром. Объем пищевого тяжа приравнивался к объему цилиндра, высота которого равна длине пищевого тяжа, а диаметр — средней ширине его. Определение ширины пищевого тяжа не представляло особой трудности, поскольку он хорошо просвечивает сквозь стенки.

Изменение количества потребляемых водорослей в связи с ростом личинок. Пищевая избирательность у личинок

В табл. 3 представлены данные о количественном содержании водорослей в илу и кишечниках личинок. Как видно из правой части этой таблицы, в пище личинок в течение всего сезона диатомовые и протококковые

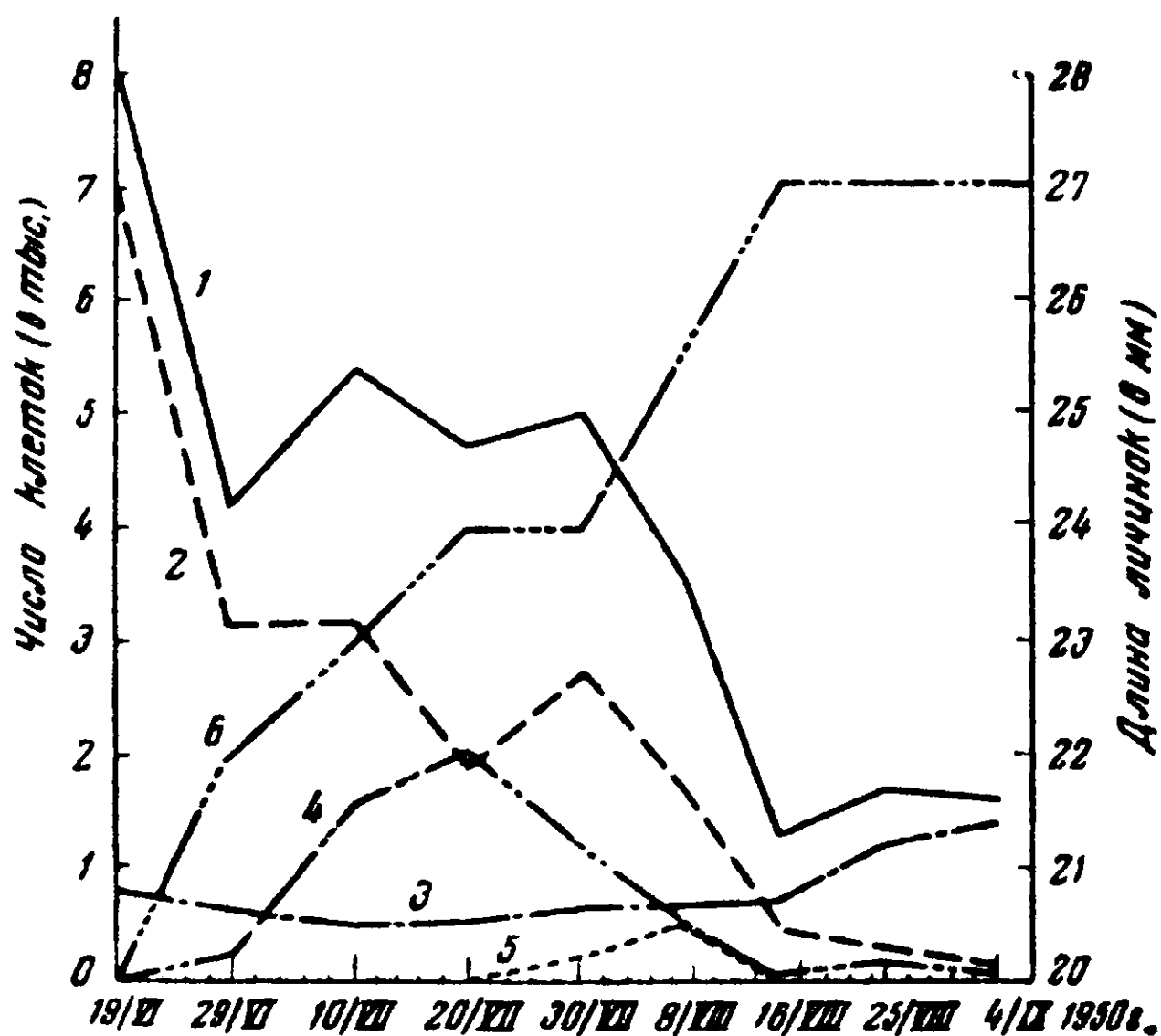


Рис. 1. Количество клеток водорослей в содержимом кишечника на 1 мг веса личинок *Chironomus l. l. plutosus* и длина личинок

1 — все водоросли, 2 — протококковые, 3 — диатомовые, 4 — вольвоксовые, 5 — синезеленые, 6 — длина личинок

водоросли значительно преобладали над синезелеными и вольвоксовыми. По отношению к общему количеству клеток, обнаруженных в кишечниках, диатомовые и протококковые водоросли составляли соответственно 43,7 и 40,2%.

Количество водорослей в илу и кишечниках личинок *Chironomus l. l. plumosus*

Дата	Место взятия пробы	Среднее количество клеток в 1 мл ила (в тыс.)					Среднее количество клеток в 1 мл содержимого кишечника (в тыс.)					Б. А.
		вольво- ксонные	протокок- ковые	диатомо- вые	синезе- левые	сумма клеток (А)	вольво- ксонные	протокок- ковые	диатомо- вые	синезе- левые	сумма клеток (Б)	
19/VI	Б. п. пруд	—	3300	800	—	4100	—	116400	11400	—	127800	31
22/VI	Пруд № 8	—	350	1486	—	1836	—	4500	4100	—	45900	25
23/VI	Б. п. пруд	80	680	604	—	1364	2585	30597	6345	—	39527	29
30/VI	Пруд № 8	—	400	1527	—	1927	—	11550	30000	—	41550	22
4/VII	Пруд № 15	—	200	1450	130	1780	—	11340	49680	10340	71380	40
6/VII	Пруд № 8	—	250	1365	135	1750	—	2800	37900	1400	42600	24
10/VII	Б. п. пруд (залив)	273	91	702	—	1066	8000	12400	14400	—	34800	33
10/VII	Б. п. пруд	350	400	380	—	1140	14000	27700	4800	—	46500	40
12/VII	Пруд № 15	52	325	429	468	1274	530	8050	23000	14950	46530	36
17/VII	Бассейн № 4	—	120	544	170	834	—	800	20000	8600	29400	35
20/VII	Б. п. пруд	343	600	323	—	1266	20000	18400	6400	—	44800	35
30/VII	Б. п. пруд	185	500	401	150	1236	11920	27920	6720	2140	48480	39
8/VIII	Б. п. пруд	115	220	370	180	885	4860	5120	12630	4880	27410	31
10/VIII	Б. п. пруд	40	200	400	20	660	1000	5040	7280	160	13880	21
18/VIII	Пруд № 8	200	80	800	—	1080	6192	1560	13656	—	21408	20
4/IX	Б. п. пруд	70	73	550	—	699	2420	946	24112	—	27478	39
Среднее количество клеток на 1 мл		107	487	759	78	1431	4455	17820	19358	2710	44344	
Процент к общему числу клеток		7,5	34,0	53,0	5,5	100	10,0	40,2	43,7	6,1	100	

* Бюльшой паркский пруд.

Для характеристики количественной стороны потребления личинками водорослей в течение летнего сезона 1950 г. на рис. 1 показано изменение числа клеток всех водорослей в содержимом кишечника личинок, а также суммы клеток для каждой из групп в отдельности, пересчитанные на 1 мг веса личинок.

Как видно из рис. 1 (стр. 128), количество потребляемых личинками на единицу веса клеток водорослей все время снижалось от начала лета к осени. Это уменьшение можно поставить в связь с увеличением размера личинок. Так, в июне у личинок размером 19—22 мм и весом 26—40 мг

на единицу веса приходилось в среднем до 6 тыс. клеток, в августе — сентябре у личинок, выросших до 27 мм и имевших вес 80 мг, наблюдалось снижение числа клеток, приходящихся на единицу веса, до 1,3 тыс.

На рис. 1 характер кривой изменений общей суммы клеток в содержимом кишечника в июне и июле почти полностью совпадает с характером кривой изменений количества протококковых, что объясняется количественным преобладанием этой группы водорослей над другими группами, обнаруженными в пище личинок на Большого паркового пруда. В августе наблюдается резкое снижение числа протококковых в пище личинок и увеличение числа диатомовых, которые со второй половины августа

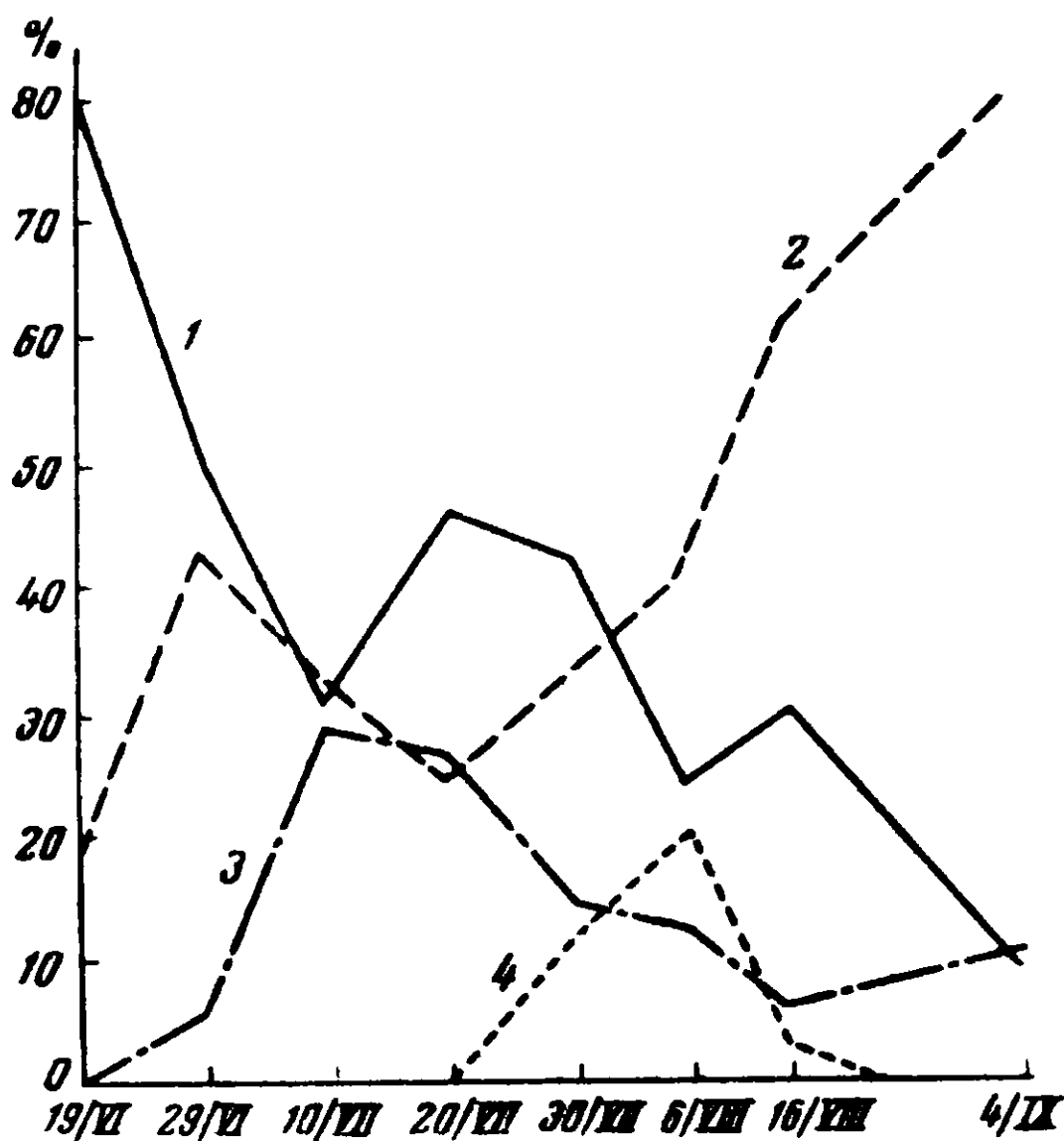


рис. 2. Процентный состав водорослей в илу Большого паркового пруда летом 1950 г.

1 — протококковые, 2 — диатомовые; 3 — вольвоксовые; 4 — синезеленые

остаются почти единственным компонентом пищи личинок и определяют характер кривой изменения общего содержания водорослей в кишечнике.

Сопоставление процентного состава водорослей в илу и кишечника личинок показывает, что в общем увеличение или уменьшение числа клеток той или иной группы водорослей в илу приводит к соответствующим изменениям их числа в кишечниках личинок (рис. 2 и 3).

Совпадение характера кривых свидетельствует о том, что в отношении представленных на рис. 2 и 3 группы водорослей личинки *Ch. l. plumosus* не обнаруживают сколько-либо ясно выраженной избирательности. Видимо, в этом случае в их пище преобладали те водоросли, которые встречались в данный момент в верхних слоях ила в наибольшем количестве.

Иная картина наблюдается в отношении количественной стороны питания. Табл. 3 показывает, что между относительным количеством клеток водорослей, обнаруженных в кишечниках личинок, и количеством их в иле существует известная зависимость: в илу исследованных нами водоемов

летом 1950 г. диатомовые и протококковые водоросли количественно значительно преобладали над вольвоксовыми и синезелеными. Эти же две группы преобладали и в пище личинок. Однако в кишечниках всегда содержалось в 20—30 раз больше клеток водорослей, чем в илу, при пересчете на единицу объема. Хотя плотность пищевых тяжей мало отличалась от плотности илов, масса первых состояла в основном из водорослей, тогда как в массе ила преобладали частички грунта.

Такое различие в содержании водорослей можно было бы, как нам кажется, объяснить тем, что личинки обладают способностью активно

выбирать водоросли из ила. Однако надо отметить, что при определении содержания водорослей в илу мы не учитывали водорослей, находившихся в слое воды, непосредственно прилегающем к илу. Весьма вероятно, что если бы учитывалось содержание водорослей и в этом слое, то такой большой разницы в содержании водорослей в кишечниках личинок и в окружающей их среде не получилось бы.

Это кажется тем более вероятным, что в работе Вальш (Walshe, 1950), вышедшей после того как наши исследования были окончены, имеется указание на то, что личинки *Ch. f. l. plumosus*, прогоняя через свои домики токи воды, улавливают посредством ловчих сетей влекомые этими токами организмы и неорганические частицы. Во всяком случае, общепринятое мнение об отсутствии избирательности в питании личинок *Ch. f. l. plumosus*, часто называемых иловыми, кажется нам в свете этих фактов подлежащим пересмотру.

Сезонные и годовые изменения в количестве потребляемых личинками водорослей находятся в прямой зависимости от сезонных изменений состава растительных форм, находящихся в верхних слоях ила. Одни из этих форм являются подлинными обитателями дна, другие — представителями фитопланктона, которые или спустились на дно, как, например, протококковые, или осели в результате отмирания, как синезеленые.

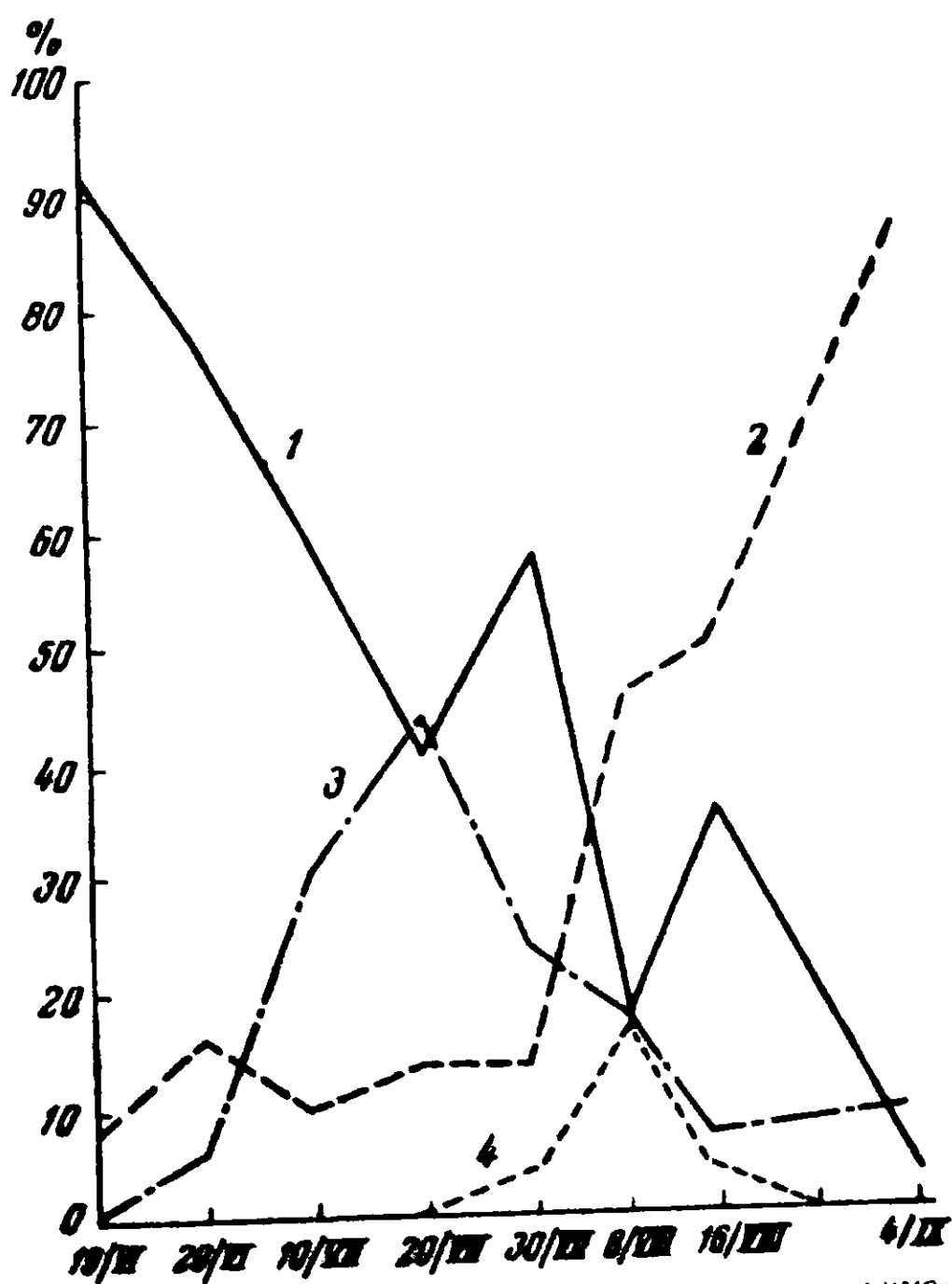


Рис. 3. Процентный состав водорослей в содержимом кишечника личинок из Большого паркового пруда летом 1950 г.

1 — протококковые, 2 — диатомовые, 3 — вольвоксовые, 4 — синезеленые

Суточное потребление водорослей личинками

Чтобы иметь возможность определить величину суточного потребления пищевых организмов личинками, необходимо, кроме количества содержащихся в кишечниках клеток водорослей, знать еще скорость прохождения пищи или скорость наполнения кишечника. Скорость наполнения кишечника была нами определена у 66 личинок в различные сезоны 1950 г.

Методика проведения опытов заключалась в следующем. 10—15 личинок, размером 24—25 мм, взятых из водоема, помещали в кристаллизатор с дехлорированной водопроводной водой и оставляли в нем на 15—20 часов. Личинок, у которых за это время кишечника полностью освобождались от пищи, переносили в чашки Петри. В каждую чашку, на дне которой находился предварительно пропущенный через металлическое сито ил, помещали по одной личинке. Через час после начала опыта осторожно вынимали из ила 2—3 личинок и быстро просматривали их на свет. Благодаря прозрачности личинок не представляло труда определить, какая часть кишечника уже наполнилась пищей. В зависимости от этого следующее наблюдение проводили через больший или меньший промежуток времени, причем просматривали кишечника у личинок из других чашек.

Всего было проведено 11 определений скорости наполнения кишечника. Из них два — весной (в апреле), пять — летом (в июне — августе) и четыре — осенью (в сентябре). Температура воды в сосудах в апреле была 17°, в июне — августе — 18,5—21,0° и в сентябре 16,0—18,0°.

Скорость наполнения кишечника оказалась весьма различной: в апреле она составляла 13—14 час., в июне — августе — в среднем 3 часа, в сентябре — 6 часов. Эти различия в скорости наполнения кишечника можно объяснить тем, что в апреле личинки только начали питаться после зимнего периода и все жизненные процессы у них протекали еще медленно. Июнь — август характеризуются наиболее интенсивным ростом личинок, в результате чего потребность их в пищевом материале сильно возрастает и время наполнения кишечника снижается до 3 час.

В сентябре наблюдается замедление роста личинок, снижение потребности в пищевом материале, что выражается уменьшением общего числа клеток водорослей в кишечниках личинок и увеличением времени наполнения кишечника в среднем до 6 час.

Определив скорость наполнения кишечника и содержание в кишечниках пищевых организмов, мы получили возможность вычислить среднее число клеток водорослей, потребленных личинками в отдельные месяцы летнего сезона 1950 г. на примере личинок из Большого паркового пруда и прудов учебно-опытного хозяйства (табл. 4).

Каждая из приведенных в табл. 4 цифр представляет собой среднее из всех имеющихся для данного месяца цифр. Данные табл. 4 показывают, что в среднем каждая личинка в течение всего сезона поглощала и пропускала через свой кишечник до 1,5 млн. клеток водорослей ежедневно в Большом парковом пруду и около 0,5 млн. клеток в прудах учебно-опытного хозяйства.

Разница в количестве водорослей, потребленных личинками в этих водоемах, отражает различие, которое наблюдалось между этими водоемами в отношении количественного развития в них водорослей. Высокие числовые показатели общей суммы клеток в кишечниках личинок из Большого паркового пруда объясняются исключительно интенсивным цветением этого водоема летом 1950 г. протококковыми водорослями.

Таблица 4
Среднесуточное число клеток водорослей, потребленных личинками летом 1950 г.

Водоем	Предельные размеры личинки (в мм)	Средний вес (в мг)	Среднее число клеток водорослей в кишечнике (в тыс.)	Среднесуточное потребление клеток водорослей (в тыс.)	
				по месяцам	за сезон
Большой парковый пруд					
июнь	16—22	29,0	190	1520	1504
июль	23—24	47,3	233	1864	
август	25—27	68,3	141	1128	
Пруды учебно-опытного хозяйства					
июнь	19—21	30,5	87,5	700	540
июль	20—22	33,0	53,0	424	
август	20—23	38,0	62,0	496,6	

В прудах же учебно-опытного хозяйства такого бурного развития указанных водорослей не наблюдалось, в связи с чем и общая сумма клеток водорослей в кишечниках личинок была меньше, чем у личинок из Большого паркового пруда.

Если принять во внимание, что в эвтрофных водоемах наших широт число личинок часто превышает 1000 экз/м², то станет ясна огромная роль, которую могут играть личинки *Ch. l. l. plumosus* в трофических и продукционных процессах водоемов.

3. Экспериментальное изучение качественной и количественной сторон питания личинок

При экспериментальном изучении питания личинок нас прежде всего интересовал вопрос, какие пищевые организмы могут служить объектом питания личинок *Ch. l. l. plumosus* и какие организмы наиболее подходят в качестве корма при искусственном разведении личинок. С этой целью исследовалось поедание личинками *Scenedesmus acuminatus* и *Scenedesmus acuminatus* с *Azotobacter chroococcum*, а также высушенных и растертых в порошок элодеи, роголистника, урути, спирогиры и эдогонииум.

Перейдем к изложению результатов опытов по каждому из видов кормов в отдельности.

Опыты по кормлению личинок сценедесмусом и сценедесмусом с азотобактером

В связи с тем, что Н. С. Гаевская разработала метод массового культивирования *Scenedesmus acuminatus* под открытым небом, вопрос обеспечения питанием ветвистоусых рачков, одного из наиболее ценных видов корма для молоди рыб, можно считать в значительной мере разрешенным.

Представлялось интересным также установить, может ли эта водоросль применяться в качестве корма при искусственном разведении другого, не менее важного для молоди рыб кормового организма — личинок хирономид и, в частности, личинок *Ch. l. l. plumosus*.

С этой целью летом 1949 г. был проведен следующий опыт. В кристаллизатор диаметром 25 см, на дне которого находился прокаленный песок, было помещено 25 личинок размером 15 мм и весом 15—17 мг. Каждый день воду в кристаллизаторе меняли и добавляли свежую культуру сценедесмуса до светлозеленого окрашивания воды.

Поскольку личинки обитают в грунте и наблюдение за их развитием всегда затруднено, параллельно описанному опыту был поставлен второй, целью которого было установить, как влияет отсутствие грунта на развитие личинок. Условия в этом опыте были такие же, как и в предыдущем, с той только разницей, что песка на дне сосуда не было.

Оба опыта продолжались 100 дней. В течение этого времени 5 раз проводили измерение длины тела и определение веса личинок и 4 раза подсчитывали число клеток водорослей в кишечниках (табл. 5).

Таблица 5

Развитие личинок Ch. f. l. plumosus при кормлении их сценедесмусом

Дата	Число личинок в опыте	Длина личинок (в мм)	Вес личинок (в мг)	Число клеток в кишечниках (в тыс.)	Примечание
Кристаллизатор с песком					
10/VI	25	15	15—17	1500	Вскрыты 2 личинки.
20/VI	23	15	17	600	То же
20/VII	15	17	23	384	" "
10/VIII	14	19	28	200	" "
16/IX	12	20	32	200	За время опыта погибло 5 личинок
Кристаллизатор без песка					
10/VI	25	15	15—17	500	Вскрыто 2 личинки
20/VI	12	16	18	200	То же
20/VII	7	18	25	120	" "
10/VIII	5	20	30	80	" "
16/IX	2	20	36	—	За время опыта погибло 15 личинок

Выживание личинок в кристаллизаторах было не одинаково. В кристаллизаторе без песка в первые же 8 дней погибло 50% личинок, тогда как в первом (кристаллизатор с песком) отхода за это время совсем не наблюдалось. Различна была и скорость развития личинок. Во втором опыте, несмотря на большую смертность, личинки приобретали красную окраску и развивались быстрее, чем в первом. Так, 20 июля личинки в кристаллизаторе без песка достигли размера 18 мм и приобрели розовый оттенок, 10 августа, т. е. через 2 месяца после начала опыта, они имели почти нормальную окраску и у одной личинки начали утолщаться грубые сегменты; однако дальнейшего развития не последовало и личинка погибла. 16 сентября, при окончании опыта, оставшиеся живыми личинки имели нормальную красную окраску, размер — 20 мм и вес 36 мг.

В кристаллизаторе с песком в те же сроки наблюдений личинки имели несколько иные показатели: 20 июля они были еще бесцветны, 10 августа только еще начали приобретать розовый оттенок, 16 сентября личинки имели розовый цвет.

Более медленное развитие личинок в кристаллизаторе с песком, видимо, можно объяснить тем, что в песке, который не промывали, могли скапливаться продукты обмена личинок, тормозящие их развитие.

Анализ содержимого кишечника у личинок из обоих кристаллизаторов показали, что количество клеток в кишечниках в течение всего времени неизменно снижалось, причем в опыте без песка — значительно быстрее, чем при наличии песка.

Снижение числа клеток водорослей в кишечниках личинок и чрезвычайно замедленное развитие личинок (свыше 100 дней против 30—54 дней в условиях водоемов) является показателем того, что питание одним сценедесмусом не может обеспечить нормальное развитие личинок.

Поэтому в следующих опытах к сценедесмусу прибавляли азотобактер. Опыты проводились в двух кристаллизаторах, диаметром 20 см, в объеме воды около 950 мл. Через день в кристаллизаторы приливали свежую культуру сценедесмуса, так же как и в предыдущих опытах, до сизозеленой окраски воды, что соответствовало содержанию около 2 млн. клеток в 1 мл воды. Одновременно с водорослями прибавляли по 1—2 мл культуры азотобактера на жидкой среде Эшби. В 1 мл культуры содержалось около 6 млн. клеток азотобактера.

Опыты были начаты 30 мая 1951 г. В каждый кристаллизатор было посажено по 15 личинок размером 1,5—2,0 мм. Так как водоросли давали в избыточном количестве, то они после оседания на дно кристаллизатора использовались личинками не только для питания, но и для постройки домиков. Развитие личинок в этих условиях протекало вполне нормально. К 10 июня личинки достигли уже размера 10—12 мм и приобрели бледнорозовую окраску. К 22 июня они имели размеры 20—22 мм, нормальную толщину и светлокрасную окраску. Через 33 дня после начала опыта личинки имели красный цвет, размер — 23 мм, вес — 50 мг, у отдельных личинок начали утолщаться грудные сегменты. 5 июля появились куколки, 7 июля вылетело 5 комаров, к 11 июля все личинки закончили свой цикл развития, окуклились и превратились в жизнеспособных комаров. Температура воды в сосудах была 22—26°.

То обстоятельство, что в течение опыта отхода личинок не наблюдалось и все они закончили свой цикл развития за 40 дней, свидетельствует о том, что в опыте были созданы нормальные условия питания. В естественных условиях развитие личинок *Ch. f. l. plumosus* продолжается, по данным М. Л. Шеиной (1948), от 34 до 54 дней, по данным Е. А. Яблонской (1946), — от 35 до 45 дней. Согласно Е. В. Боруцкому (1939), через месяц после вылупления личинки достигают веса 46,4 мг и готовы к окукливанию.

Опыты по кормлению личинок высушенными и растертыми в порошок высшими водными растениями и водорослями

При выборе в качестве пищи высушенных и растертых в порошок высших водных растений и водорослей мы исходили из указания Е. А. Яблонской (1946) о том, что прибавление порошка высушенной элдеи к озерному илу повышает темпы роста личинок и вызывает у них более интенсивную окраску.

Для исследования были выбраны следующие широко распространенные в наших водоемах высшие растения и водоросли: элдея, роголистник, уруть, спирогира и эдогоннум. Перечисленные растения тщательно промывали в водопроводной воде и высушивали при температуре 40—45°. Затем их растирали в ступке в порошок до размера частиц 15—20 μ и навесками от 100 до 2000 мг вносили в кристаллизаторы с илом.

Поскольку при внесении порошка на поверхность воды он очень долго не опускается на дно, мы предварительно смешивали его со всей массой ила и только после этого осторожно приливали воду. Через 1—2 часа в кристаллизаторы помещали по 10—20 личинок размером 20—21 мм. Всего было проведено 7 опытов: три — с элодеей, два — со спирогирой и элогониумом, один — с роголистником и один — с урутью. Опыты продолжались от 4 до 7 дней. На второй день после начала каждого опыта и в конце его производили вскрытие 2—3 личинок и просматривали содержимое их кишечника.

В первом опыте 100 мг порошка элодеи было внесено в кристаллизатор площадью 78,5 см² (диаметр 10 см). Через 2 суток после начала опыта было отмечено небольшое помутнение воды. Вскрытие личинок показало, что их кишечника наполнены довольно хорошо и содержат большое количество частичек грунта, бактерий и клеток водорослей, находившихся в илу (диатомовых, синезеленых и в небольшом количестве протококковых). Фрагменты растертой элодеи обнаружены не были. Не изменился состав содержимого кишечника личинок и через 4 суток.

Убедившись, что при такой концентрации порошка он не потребляется личинками, мы решили увеличить навески и в следующих двух опытах в кристаллизаторы с такой же площадью внесли 744 и 1000 мг порошка сухой элодеи. Таким образом, количество внесенного порошка на единицу площади кристаллизатора было увеличено почти в 7,5 и 10 раз.

Через 2 суток в первом из этих кристаллизаторов было отмечено сильное помутнение воды. Анализы содержимого кишечника личинок показали, что, наряду с довольно большим количеством ила, бактерий и клеток водорослей, в кишечниках встречались единичные фрагменты тертой элодеи. При контрольном же просмотре капли ила под микроскопом в ней обнаружено большое количество фрагментов элодеи.

Через 4 суток вода в этом кристаллизаторе приобрела резкий запах сероводорода. Две личинки погибли. Состояние живых личинок резко ухудшилось, они стали вялыми и слегка матовыми. Пищей были заполнены только передние отделы кишечника. Просмотр содержимого кишечника показал, что, как и в предыдущем случае, среди клеток водорослей, ила и бактерий встречались только единичные кусочки тертой элодеи.

Во втором кристаллизаторе ухудшение газового режима началось еще раньше. Через 2 суток после начала опыта вода сильно помутнела, появился сильный запах сероводорода. Одна личинка погибла, остальные имели светлокрасную окраску. Пищей были заполнены только передние отделы кишечника. Просмотр содержимого кишечника личинок показал ту же картину, что и в предыдущем опыте: наряду с частичками грунта, клетками водорослей и бактериями, опять-таки очень редко встречались фрагменты тертой элодеи.

Опыты с растертыми в порошок спирогирой и элогониумом проводились в тех же кристаллизаторах. В первом случае к илу было прибавлено 300 мг порошка, во втором — 1400 мг.

Опыты с роголистником и урутью проводились в больших кристаллизаторах диаметром 23 см. В каждый кристаллизатор вносили по 2000 мг порошка и помещали по 20 личинок.

Во всех этих опытах наблюдались явления, подобные описанным при опытах с элодеей. В случае прибавления к илу малых количеств порошка из сухих макрофитов и нитчатых водорослей в кишечниках личинок их фрагменты не были обнаружены, при внесении же очень больших количеств порошка в кишечниках появлялись отдельные частички растительных тканей. Однако бурно развивающиеся в этих случаях процессы гни

ения каждый раз вызывали резкое ухудшение газового режима, что неблагоприятно отражалось на состоянии личинок.

Таким образом, можно считать, что порошок из сухих водных макрофитов и нитчатых водорослей оказывается непригодным кормом для личинок *Ch. f. l. plumosus*. Вместе с тем эти опыты еще раз показывают, что личинки в известной мере обнаруживают избирательность в отношении пищи.

Улучшение в состоянии личинок *Ch. f. l. plumosus*, наблюдавшееся Е. А. Яблонской (1946) при прибавлении к илу порошка высушенной элодеи, видимо, происходило благодаря питанию бактериями, в массе развивавшимися при загнивании порошка. К такому заключению мы приходим на основании следующих соображений: хотя в работе Е. А. Яблонской не отмечается, в каком количестве к илу прибавляли порошок элодеи, однако, принимая во внимание отсутствие указаний на ухудшение газового режима, можно полагать, что порошок прибавляли в небольшом количестве. При таких же условиях, как показали результаты наших опытов, фрагменты сухой тертой элодеи в содержимом кишечника не встречаются. Следовательно, дополнительным источником пищи, вызвавшим улучшение в состоянии личинок, могли быть только бактерии и простейшие, которые несомненно, должны были развиваться при разложении тканей элодеи.

II. ЗИМОВКА ЛИЧИНОК *CHIRONOMUS F. L. PLUMOSUS* В ГРУНТАХ СПУЩЕННЫХ РЫБОВОДНЫХ ПРУДОВ

Вопрос о поведении водных организмов, остающихся в грунте спущенных рыбоводных прудов или после сработки уровня воды в водоемах, с одной стороны, представляет большой интерес в отношении более глубокого изучения биологии данного вида, а с другой — имеет большое практическое значение для оценки кормовой базы временно осушаемых водоемов или отдельных участков их дна.

В настоящее время этот вопрос приобретает особенное значение в связи с созданием большого количества водоемов с непостоянным уровнем при гидротехнической реконструкции рек и строительстве оросительных систем. В результате сработки уровня воды обнажающиеся площади водоемов с их населением в летнее и зимнее время будут подвергаться воздействию соответственно как высоких, так и низких температур. Подбор наиболее стойких к высыханию и промерзанию грунта организмов позволит бы в значительной мере повысить биологическую продуктивность указанных водоемов.

Обзор литературы

Ввиду большого значения вопроса о перезимовке водных организмов, служащих пищей для рыб, в грунте, остающемся в зимнее время без воды, мы считаем полезным привести довольно подробную сводку литературы по этому вопросу.

В 1927/28 г по поручению С. А. Зернова изучением водных организмов, которые замерзали в лед и грунт мелких водоемов и спущенных рыбоводных прудов, расположенных на территории Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, занимались Н. В. Болдырева (1930), П. П. Шармина (1929) и Ю. Д. Шмелева, работа которой осталась неопубликованной.

Подводя предварительные итоги работам этих трех авторов, С. А. Зернов (1928) указывал, что способность водных организмов перезимовывать во льду, видимо, свойственна многим из них, поскольку среди 117 видов, обнаруженных в двух водоемах, общими оказались только 20 видов. По отдельным группам найденные ими во льду виды распределились следующим образом: водорослей — 7 видов, простейших — 34.

червей — 4, коловраток — 30, моллюсков — 5, ракообразных — 7, насекомых — 26; паукообразных — 4 вида.

Наряду с перечнем организмов, способных переносить зимние условия в анабиотическом состоянии, С. А. Зернов отмечает большое значение температурных условий окружающей среды на успешность перезимовки водных организмов. Особенно губительно действуют резкие колебания температуры. Верхний слой льда, подверженный резкому воздействию отрицательных температур, как правило, оказывается безжизненным, и основная масса водных организмов находится в среднем и нижнем слоях льда в очень постоянных условиях температуры, с колебаниями не более одного градуса, в пределах от $-0,9^{\circ}$ до $+0,1^{\circ}$.

Заинтересовавшись судьбой личинок хирономид, остающихся в илу спущенных прудов Люберецких полей орошения, В. А. Мейен (1933) зимой 1930/31 г. взял несколько проб ила, после оттаивания которых нашел в илу живых личинок *Glyptotendipes*. Один из кусков замерзшего ила он вынес в досчатый сарай и оставил там до весны. Температура воздуха в сарае снижалась до $-30,8^{\circ}$. Несмотря на это, в марте, когда весь ил растаял, в нем было обнаружено 14 живых и 56 мертвых личинок. Исходя из того, что в естественных условиях личинки не могут подвергаться воздействию столь низких температур, этот автор пришел к заключению, что в природных условиях гибель личинок будет еще меньше. Наблюдения, проведенные зимой 1931/32 г., подтвердили, как отмечает указанный автор, данные предыдущего года. В весенних пробах ила он обнаруживал до 70% живых личинок.

Изучая влияние зимнего осушения рыбоводных прудов в Польше на их кормность, Гостковский (Gostkowski, 1935) проводил учет донного населения прудов в летнее и зимнее время. Он установил, что в верхних 10 см грунта за зимний период погибает до 90% организмов. Личинки *Ch. f. l. plumosus* зимующие, в отличие от других организмов, на больших глубинах, переносят зимние условия в грунтах значительно лучше, чем мелкие формы. Так, весной, после февральского промерзания грунта на глубину 35 см, этот автор еще находил в пробах живых личинок хирономуса.

Вундш (Wundsch, 1919), изучавший влияние низких температур на личинок хирономид, также отмечает, что личинки *Ch. f. l. plumosus*, оставшиеся в спущенном рыбоводном пруду, не испытывают вредного действия низких температур.

Совершенно иные данные были получены Нордквистом (Nordquist, 1925). По его наблюдениям, все личинки хирономид, особенно личинки *Ch. f. l. plumosus*, очень плохо переносят низкие температуры. Несоответствие полученных разными авторами данных объясняется, по мнению Гостковского, различными в каждом случае условиями, при которых проходила зимовка водных организмов (толщина снегового покрова, характер грунта, температура воздуха и др.).

Относительно способности личинок рода *Glyptotendipes* и рода *Chironomus* (*Cl. f. l. semireductus*) перезимовывать в замерзшем грунте периодически осушаемых зон Верхневолжского водохранилища имеются указания в работе В. Я. Панкратовой (1940). Она установила, что в занленном песке личинки дают более высокий процент выживаемости, чем в илистом и торфяном грунтах. Так, в занленном песке выживают 85–100% личинок *Glyptotendipes* и 30% личинок *Ch. f. l. semireductus*, а в илистом и торфяном грунтах — соответственно — 50–70% и 0%.

Интересные данные были получены В. И. Грезе (1947). Изучая влияние зимнего промерзания грунтов литорали озера Таймырского на бентос, этот автор установил, что снижение температуры грунта до -17 — -20° (в декабре) не оказывает губительного действия на донное население. В этих условиях после постепенного оттаивания остаются живыми 92% личинок хирономид (к сожалению, В. И. Грезе не уточняет видового состава) и 75% *Oligochaeta*. Этот автор считает, что «в естественных условиях при постепенном таянии льда процент смертности среди оживающего бентоса мелководных зон очень невелик и равен смертности, наблюдающейся среди популяции в летнее время».

И. Ф. Овчинников (1949) в экспериментальных условиях установил большую выносливость личинок *Ch. f. l. plumosus* к низким температурам. Определяя влияние разных грунтов на степень гибели донного населения в периоды нахождения его вне воды, он помещал личинок *Ch. f. l. plumosus* в цветочные горшки с сильно увлажненным песчаным и суглинисто-песчано-подзолистым грунтом. После постепенного охлаждения горшки выносили в досчатый сарай, где оставляли в течение 23 суток. Температура воздуха в сарае, а следовательно и грунта в цветочных горшках, изменялась от $0,0$ до -17 . В этих условиях в песчаном грунте выжило 40% личинок, а в суглинисто-песчано-подзолистом — 30% личинок.

Как следует из приведенного обзора имеющихся в литературе данных относительно перезимовки водных организмов в грунте осушенных на зимнее время водоемов, выводы, к которым пришли отдельные авторы, весьма противоречивы.

Результаты наблюдений

С целью более детального изучения отношения личинок *Ch. f. l. plumosus* к отрицательным температурам в зимы в 1949/50 г. и 1950/51 г. мы проводили наблюдения в выростном пруду учебно-опытного хозяйства Мосрыбвтуза с момента спуска пруда (в первых числах октября) до его залигания (в конце апреля). Пруд этот имеет площадь 1000 м². В северо-западной части пруда слой ила типа гиттии достигает толщины 40—50 см, в юго-восточной — 10—12 см; под илом расположен слой глины. Более мелкая юго-восточная часть зарастает манником — *Glyceria spectabilis*, *G. fluitans* и камышом — *Scirpus palustris*; ил местами содержит значительное количество остатков высшей водной растительности.

До замерзания ила разборку проб производили сейчас же после их взятия, а после замерзания ила из него вырубали монолиты площадью около 400 см² и высотой 20—22 см. Вырубать монолиты большей высоты не имело смысла, поскольку глубже 18 см личинки ни разу не были нами обнаружены. В лаборатории монолиты помещали в аквариумы или кристаллизаторы, заливали небольшим количеством водопроводной воды и оставляли до полного их оттаивания. При температуре 18—20° оттаивание продолжалось 18—20 час., а к концу зимы, когда лед сильно уплотнился, — 24—28 час. Температура воды и оттаявшего ила держалась в это время в пределах 2—4° и начинала медленно подниматься после того, как весь ил оттаивал. Оттаявший ил промывали на плоском сите с диаметром ячеек 1 мм, после чего производили подсчет количества мертвых и живых личинок.

Пробы брали в юго-западной части пруда в течение всего периода пребывания его без воды на двух площадках, размером 25 м² каждая. Кроме того, пробы брали в спускной канаве около дамбы осенью (до замерзания ила) и весной (после его оттаивания).

Результаты наблюдений за перезимовкой личинок в 1949/50 г. и 1950/51 г. представлены в табл. 6—8. Рассмотрим эти данные.

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что процент живых личинок в пробах до определенного момента уменьшается, а затем начинает возрастать, процент же погибших личинок, наоборот, сначала возрастает, а потом снижается. Это явление наблюдается во всех случаях, когда хотя бы незначительное количество личинок остается к весне живым. Такое кажущееся несоответствие может быть объяснено неодинаковой скоростью разложения погибших личинок в разные сроки наблюдений.

В начале зимы, когда процессы разложения погибших личинок протекают очень медленно, процент мертвых личинок все время возрастает. Это продолжается до тех пор, пока количество разложившихся к данному сроку личинок остается меньше количества погибших. С повышением температуры и ускорением процессов разложения это соотношение нарушается в сторону кажущегося уменьшения процента погибших личинок, и с определенного момента начинается кажущееся увеличение процента живых и уменьшение процента мертвых личинок в пробах. Одновременно с этим происходит снижение общей суммы личинок в пробах вследствие разложения погибших.

Весной, после оттаивания грунта, в пробах обычно встречаются только живые личинки; это свидетельствует о том, что все личинки, погибшие к этому времени, успели разложиться. Поэтому приведенные в таблицах показатели процентного содержания живых и мертвых личинок для каждого срока наблюдения отражают соотношение между живыми и мертвыми особями только на данный момент. Истинным же показателем процента

Таблица 6

Число личинок *Chironomus l. l. plumosus* в грунтах спущенного рыбоводного пруда зимой 1949/50 г.

Дата	Глубина промерзания грунта (в см)	Общее число личинок на 1 м²	Число живых личинок на 1 м²	Живые личинки (в %)	Число мертвых личинок на 1 м²	Мертвые личинки (в %)	Примечания
Первая площадка							
1949 г.							
20/X	—	1900	1900	100,0	—	—	
14/XI	10	2415	1932	80,0	483	20,0	Морозы начались с 1/XI, температура воздуха снижалась до—10°
16/XI	—	2208	1966	89,0	242	11,0	Ил оттаял на всю глубину
8/XII	10—11	2179	1518	78,8	661	21,2	После 20/XI температура снижалась до—10°
26/XII	10—11	1089	561	51,5	528	48,5	4/XII шел дождь Температура снижалась до—12°
1950 г.							
16/I	>22	1386	198	4,3	1188	95,7	С 29/XII температура понизилась до—25°; 10/I—температура была —40°, снеговой покров—12 см
14/XII	>22	952	—	0,0	952	100,0	
8/IV	12	50	—	0,0	50	100,0	
Вторая площадка							
1949 г.							
27/X	—	1400	1400	100,0	—	—	
16/XI	—	1865	1465	78,5	400	21,5	
29/XI	10	1172	586	50,0	586	50,0	Температура снизилась до—10°
8/XII	12	1716	1023	60,0	693	40,0	После 20/XI температура снижалась до—10°; 4/XII—шел дождь
26/XII	12	1000	627	53,7	373	46,3	
1950 г.							
26/I	>22	594	140	23,6	454	76,4	10/I температура снижалась до—40°; снеговой покров—14 см
8/IV	—	325	100	30,8	225	69,2	
18/IV	—	46	23	50,0	23	50,0	Ил оттаял на 10 см
Спускная канава							
1949 г.							
20/X	—	1650	1650	100,0	—	—	
1950 г.							
17/IV	—	1070	920	86,0	150	14,0	

Таблица 7

Число личинок *Chironomus f. l. plumosus* в грунтах спущенного рыбоводного пруда зимой 1950—51 г.

Дата	Глубина промерзания грунта (в см)	Общее число личинок на 1 м²	Живые личинки		Мертвые личинки		Примечания
			экз м²	%	экз м²	%	
Первая площадка (со снеговым покровом)							
1950 г.							
25/X	—	5300	5300	100,0	—	—	Сверху ила находится 3 см льда и 9 см снега. 12/XII шел дождь; снег—3 см, плотный
21/XI	—	2100	2000	95,0	100	5,0	
30/XI	3	1900	1600	84,2	300	15,8	
19/XII	4	3700	3100	83,8	600	16,2	
Вторая площадка (без снегового покрова)							
1950 г.							Местами ил оттаял, на поверхности грунта много мертвых личинок
24/X	—	1300	1300	100,0	—	—	
25/X	—	1900	1700	89,5	200	10,5	
30/XI	3	1700	1500	88,2	200	11,8	
4/XII	—	900	600	66,7	300	33,3	
19/XII	5,5	1800	900	50,0	900	50,0	
1951 г.							С 20/XII началось похолодание, температура снижалась до—20°
9/I	>22	575	—	0,0	575	100,0	
Спускная канава							
1950 г.							Сверху грунта — 3 см льда, под ним вода
24/X	—	4300	4100	95,4	200	4,6	
1/XII	—	2700	2200	81,1	500	18,9	
4/XII	—	2600	2100	80,8	500	19,2	
1951 г.							
20/IV	—	500	500	100,0	—	—	

перезимовавших личинок будет отношение количества личинок, приходящихся на 1 м² площади водоема весной, к количеству их на 1 м² площади осенью предшествующего года. Для 1949/50 г. эти показатели выразятся следующими цифрами (табл. 9).

Большое различие между числом личинок, перезимовавших в спускной канаве и на опытных площадках, можно было объяснить только меньшим снижением температуры грунта, покрытого толстым слоем снега.

Исходя из этого, зимой 1950/51 г. наблюдения за перезимовкой личинок также проводили на двух площадках, но с одной из них снег все время счищали, на другой же сохранялся естественный снеговой покров.

Таблица 8

Число личинок *Chironomus I* 1. *plumosus* в грунтах спущенного рыбного пруда зимой 1951 г.

Дата	Личинки про- верены (глубина 10 см)	температура (в °C)			Общее число личинок на 1 м²	Живые личинки		Мертвые личинки		Примечания
		воздуха	грунта			экз/м²	%	экз/м²	%	
			на глубине 10 см	на глубине 20 см						

Первая площадка (со снеговым покровом)

9/1	20	-10	-	-	750	269	35,9	481	64,1	Толщина снегового покрова—18 см; температура воздуха снижалась до -20°
10/11	18	-6	-0,8	+0,2	775	300	58,7	475	41,3	Температура воздуха снижалась до -27°; толщина снегового покрова—16 см
16/III	20	-4	-0,2	+0,1	725	350	48,3	375	51,7	Толщина снегового покрова—7 см; 17/II 1951 г. температура снижалась до -25°
30/III	17	+10	0,0	+0,4	250	125	50,0	125	50,0	Снег растаял; верхний слой ила оттаял на 2 см
4/IV	8	+12	+1,0	-	198	198	100,0	-	-	Ил оттаял на 8 см
20/IV	-	+15	+4,0	-	200	200	100,0	-	-	

Вторая площадка (без снегового покрова)

9/1	20	-10	-	-	1850	625	35,0	1225	65,0	Температура снижалась до -27° Ил оттаял сверху на 2 см
20/1	>20	-8	-3,4	-2,6	1300	-	0,0	1300	100,0	
5/II	>20	-10	-5,2	-4,6	1900	-	0,0	1800	100,0	
10/III	>20	-3	-1,8	-1,0	1550	-	0,0	1550	100,0	
30/III	>20	+10	-0,2	0,0	775	-	0,0	775	100,0	
20/IV	-	+15	+4,0	-	-	-	0,0	-	-	

Спускная канава

20/IV	-	-15	-	-	1000	1000	-	-	-	
-------	---	-----	---	---	------	------	---	---	---	--

Таблица 9

Зависимость выживания личинок *Ch. l. l. plumosus*
от толщины снегового покрова

Пункт	Число личинок на 1 м²		Перезимовавшие личинки (в %)	Толщина снегового покрова (в см)
	весной 1950 г.	осенью 1949 г.		
Первая площадка	0	1900	0	12
Вторая " "	23	1400	1,6	14
Спускная канава	920	1650	58,2	>50

Результаты наблюдений показали, что первые 1½ месяца после спуска пруда смертность личинок на обеих площадках была примерно одинакова и невелика, составляя 5—15% (табл. 7). В декабре начинает нарастать разница между числом погибших личинок на площадках, и 19 декабря 1950 г. процент погибших личинок на площадке, лишенной снегового покрова, превышал этот процент на площадке со снежным покровом более чем в 3 раза. К сожалению, из-за порчи водоподающей системы часть пруда, в которой находились опытные площадки, начала заливаться водой и дальнейшие наблюдения пришлось проводить в северо-восточной части пруда.

К моменту начала наблюдений на новых площадках (9 января 1951 г.) живые личинки составляли 35% (табл. 8). После того как с одной из них снег был счищен и через 2 недели (26 января 1951 г.) снова взята проба, в ней не было уже обнаружено ни одной живой личинки. Температура воздуха в дни, предшествовавшие взятию пробы, опускалась до -27° , в день взятия пробы на глубине 10 см она равнялась $-3,4$, а на глубине 20 см $-2,6^{\circ}$.

Быстрая гибель личинок на этой площадке, последовавшая вслед за удалением с нее снега, несомненно, может быть объяснена снижением температуры грунта ниже того предела, который могут переносить личинки.

Сопоставление данных, полученных на первой и второй площадках, показывает, что летальная для личинок температура находится между $-0,8^{\circ}$ и $-2,6^{\circ}$. Об этом свидетельствует тот факт, что при температуре грунта $-0,8^{\circ}$ (первая площадка 10 февраля 1951 г.) живые личинки составляли еще около 60% общего числа личинок, обнаруженных в пробе, тогда как при температуре $-2,6^{\circ}$ (вторая площадка 26 января 1951 г.) все личинки оказались мертвыми. Следует отметить, что температура грунта $-0,8^{\circ}$, отмеченная нами на первой площадке, повидимому, не была наименьшей. Температура грунта, несомненно, опускалась ниже $-0,8^{\circ}$, но эти моменты не были нами уловлены ввиду больших интервалов между сроками наблюдений.

На первой площадке к началу наблюдений (9 января 1951 г.) общее число личинок составляло 750 экз/м². Если по аналогии с 1949/50 г. принять, что к январю — февралю погибает и уже успевает разложиться 50% личинок, бывших осенью в грунте, то первоначальное число личинок к моменту спуска пруда площадки должно было быть около 1500 экз/м². Весной на этой площадке было обнаружено живых личинок 200 экз/м². Следовательно, на ней перезимовало 13,4% личинок. В спускной канаве, где

снеговой покров превышал 50 см, как и в 1949/50 г., сохранилось довольно большое число личинок — 1000 экз/м².

В итоге двухлетних наблюдений было установлено, что процент выживших личинок тем выше, чем больше толщина снегового покрова над грунтом. Так, на участке со снеговым покровом толщиной 14 см перезимовало 1,6% личинок, на участке со снеговым покровом толщиной 18 см — 13,4% личинок, а в спускной канаве, где толщина снега превышала 50 см, перезимовало 58,2% личинок.

Принимая во внимание незначительную толщину снегового покрова и позднее его выпадение в зимы 1949/50 г. и 1950/51 г., а также резкие колебания температуры, которые, по данным некоторых авторов, особенно губительно отражаются на перезимовке водных организмов, можно ожидать, что зимы с нормальным для наших широт снеговым покровом (40—50 см) будут более благоприятны для перезимовки личинок *Ch. f. l. plumosus* в грунтах спущенных рыбоводных прудов, чем это наблюдалось нами. Судя по данным, полученным на участках со снеговым покровом толщиной свыше 50 см, можно ожидать, что количество перезимовавших личинок составит 30—50%.

В случае образования над грунтом слоя льда условия зимовки организмов ухудшаются и процент смертности сильно возрастает. Так, на площадках, которые зимой 1950/51 г. вследствие порчи водопадающей системы заливала вода и покрывал довольно толстый слой льда, весной не было обнаружено ни одной живой личинки. Даже в спускной канаве около дамбы, где, как и предшествующей зимой, толщина снегового покрова превышала 50 см, перезимовало всего 11% личинок, тогда как в 1949/50 г. на этом участке перезимовало 58,2%.

Подобную картину массовой гибели личинок *Ch. f. l. plumosus*, находящихся в грунте участков, покрытых льдом, наблюдали Б. М. Себенцов и Е. В. Мейснер (1947) в Угличском водохранилище.

Следовательно, при спуске воды из водоемов необходимо следить за тем, чтобы сколько-нибудь значительные площади дна не оставались покрытыми водой.

Вопрос о скорости оживания и влиянии пребывания личинок в замерзшем грунте на их последующее развитие представляет большой интерес и мы провели наблюдения для выяснения этого.

Только что оттаявших и начавших активно двигаться личинок помещали в кристаллизаторы, на дно которых вносили пропущенный через металлическое сито прудовой ил и наливали воду. Обычно личинки сейчас же закапывались в ил и через сутки при температуре воды 18—20° начинали активно питаться; через 12—15 суток они заканчивали свое развитие, окукливались и давали нормальных комаров.

Данные о скорости оживания личинок, находившихся в замерзшем грунте, имеются в работах С. А. Зернова, Н. В. Болдыревой и И. Ф. Овчинникова.

Так, С. А. Зернов (1928) указывает, что личинки хирономид начинают двигаться после освобождения ото льда через 15—20 мин., а по И. Ф. Овчинникову (1949), — через 5—10 мин. Н. В. Болдырева (1930) наблюдала оживление личинок в интервале времени от 5 мин. до 2 час. Кроме того, Н. В. Болдырева наблюдала движение одного конца тела у личинок *Ghiromotus f. l. thummi* в то время, как другой конец был крепко скован льдом.

Нам также часто приходилось наблюдать подобные явления и при оттаивании монолитов льда в лаборатории и в природных условиях, в начале зимы, пока лед не очень уплотнен. При выкалывании монолитов иногда наблюдалось отделение личинок вместе с кусками ила от общей массы за

мерзшего грунта. Такие личинки внешне мало отличались от личинок из незамерзшего слоя, но казались безжизненными. Однако, как только мы их помещали в воду или немного согревали в руке, они сейчас же начинали двигаться. Личинки с бледной окраской и несколько утолщенным телом даже после помещения их в воду подолгу оставались без движения. Часть из них так и не возвращалась к жизни, некоторые же начинали активно передвигаться, но в ил не закапывались, пищи не принимали и через 1—2 суток погибали.

Таким образом, при определении скорости оживания личинок необходимо учитывать их состояние. Весьма вероятно, что очень широкий интервал времени оживания личинок (от нескольких минут до 2 час.), установленный Н. В. Болдыревой, и объясняется тем, что у части личинок в ее опытах был нарушен обмен. Это предположение кажется нам тем более вероятным, что в работе Н. В. Болдыревой (1930) имеется указание на то, что личинка *Ch. f. l. plumosus* через 10 мин. после оттаивания имела переднюю часть тела неокрашенной. Если принять во внимание этот факт, то данные Н. В. Болдыревой не будут противоречить данным других авторов.

Следовательно, на основании имеющихся по этому вопросу указаний, можно считать, что личинки *Ch. f. l. plumosus* оживают и начинают активно двигаться через 5—30 мин. после оттаивания. Такое быстрое оживание личинок и, особенно, восстановление у них нормальных функций после оттаивания грунта, в котором они находились, возможно только в том случае, если, согласно Э. Я. Граевскому (1940), принять, что личинки хиромид, как и большинство водных беспозвоночных, находятся в замерзшем грунте в незамерзшем состоянии.

ВЫВОДЫ

1. Изучение состава пищи личинок *Chironomus f. l. plumosus*, взятых из разных водоемов, показало, что в питании личинок весьма значительную роль играют водоросли.

2. Основными компонентами пищи личинок были диатомовые, протоккокковые и синезеленые водоросли. Каждая из этих групп была представлена большим числом родов, особенно диатомовые водоросли, что свидетельствует о широте пищевого спектра личинок.

3. Состав водорослей и количество их в пище личинок изменяется в связи с сезонными и годовыми изменениями состава и количества водорослей в верхних слоях ила.

4. Сопоставление видового состава и количества клеток водорослей в илу и кишечниках личинок показало, что состав водорослей, найденных в кишечниках, совпадает с составом водорослей ила. Качественно же в пище личинок преобладали водоросли, встречавшиеся в момент исследования в верхнем слое ила в наибольшем количестве.

5. Скорость наполнения кишечника личинок пищей в апреле составляла 13—14 час., в июле — августе — в среднем 3 часа, в сентябре — 6 час.

6. Кормление личинок *Ch. f. l. plumosus* исключительно сценедезмусом приводит к значительному удлинению сроков их развития (свыше 100 суток против 30—54 суток при благоприятных условиях в водоемах).

7. Водорослево-бактериальные корма (сценедезмус и азотобактер) обеспечивают нормальное развитие личинок *Ch. f. l. plumosus*.

8. Высушенные и растертые в порошок элодея, роголистник, уруть, спирогира и эдогоним личинки в пищу непосредственно не употребляли. Пищей личинкам в случае прибавления к илу порошка указанных

высушенных растений, наряду с клетками водорослей, находившихся в илу, служили бактерии, развивающиеся в колоссальных количествах при разложении растертых высушенных растений.

9. В малоснежные зимы со снеговым покровом толщиной 18 см в замерзшем грунте перезимовывает до 13,4% личинок. Можно полагать, что процент перезимовавших личинок повысится до 30—50% в зимы с нормальным для наших широт снеговым покровом (40—50 см).

10. Смертность личинок в первые месяцы после спуска пруда незначительна и составляет всего 5—16%. С понижением температуры воздуха и грунта (в январе — феврале) число погибших личинок начинает возрастать и на участках с незначительным снеговым покровом к весне достигает 100%. Только на участках, покрытых слоем снега толщиной 40—50 см, сохраняется до 50% личинок.

11. У личинок *Ch. f. l. plumosus*, как у большинства водных беспозвоночных, после оттаивания грунта очень быстро (через 5—30 мин.) восстанавливается нормальная жизнедеятельность. Это, повидимому, объясняется тем, что, находясь в замерзшем грунте, сами личинки не промерзают.

12. Пребывание в замерзшем грунте в течение всей зимы не нарушает последующего нормального развития личинок. При температуре 18—20° у них через 12—15 суток заканчивается развитие, и они превращаются в имаго.

13. Обладая высокой холодостойкостью, личинки *Ch. f. l. plumosus*, судя по литературным данным, уступают в этом отношении личинкам *Glyptotendipes*, которые, повидимому, являются наиболее выносливыми к низким температурам среди представителей сем. *Chironomidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Болдырева Н. В. 1930. Перезимовка водных организмов во льду. Русск. гидробиол. журн., т. IX, № 1—3.
- Боруцкий Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 22.
- Гаевская Н. С. 1945. Опыт установления кормового коэффициента водорослевого корма для *Daphnia magna* в полевых условиях. Зоол. журн., т. XXIV, вып. 1.
- Горбунов К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, вып. 2.
- Граевский Э. Я. 1940. К вопросу о холодостойкости пресноводных животных. Зоол. журн., т. XIX, вып. 3.
- Грезе В. И. 1947. Анабиоз зообентоса Таймырского озера и его продуктивность. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 1.
- Дексбах Н. К. 1925. Дно Косинских озер как среда и его обитатели. Тр. Косинск. биол. станции, вып. 3.
- Зернов С. А. 1928. О зимовке водных организмов во льду и мерзлой земле. Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 1—2.
- Иванова С. С. 1951. Питание личинок поденок и некоторые другие данные по их биологии. Диссертация. Мосрыбвуз.
- Липеровская Е. С. 1948. О питании пресноводных *Ostracoda*. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 2.
- Литвинов Н. Н. 1929. Личинки и куколки хирономид. М.
- [Мейер В. А. 1933] Meyen W. A. Zur Frage der Überwinterung von Chironomidenlarven im Boden abgelassener Fischteiche. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XXV, H. 3—4.
- Овчинников И. Ф. 1949. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. Автореферат диссертации.
- Павловский Г. Н. и Ленива С. Г. 1948. Очерки из жизни пресноводных животных. Изд-во «Сов. наука».
- Павлюкова В. Я. 1940. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня. Зоол. журн., т. XIX, вып. 5.
- Родина А. Г. 1949. Роль бактерий в питании личинок *Tendipedidae*. Докл. АН СССР, т. LXVII, № 6.

- Бенцев Б. М. и Мейснер Е. В. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища Тр. Всеросс. научно-исслед. ин-та прудового рыбного хоз-ва, т. IV.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров сем. Tendipedidae. Изд. во АН СССР.
- Шармина П. П. 1929. Зимовка водных организмов в грунте промерзших бассейнов под льдом, без воды и в грунте высыхающих бассейнов, под снегом, безо льда и воды. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 8—9.
- Шенина М. П. 1948. Сезонная динамика биомассы и количества хирономид в рыбо-водных прудах. Диссертация. Мосрыбвуз.
- Яблонская Е. А. 1946. Определение продукции личинок *Chironomus (Tendipes) plumosus* Медвежьих озер. Диссертация. Мосрыбвуз.
- Gostkowski 1935. Die Bodenfauna und das Trockenlegen der Teiche. Verh. Int. Ver. theor. u. angew. Limnol., Bd. VII.
- Lenz Fr. 1931. Untersuchungen über die Verticalverteilungen der Bodenfauna im Tief-sediment von Seen. Verh. Int. Ver. theor. u. angew. Limnol., Bd. V.
- Lundbeck J. 1926. Die Bodentierwelt der norddeutschen Seen. Arch. f. Hydrobiol., Suppl. VII.
- Nordquist H. 1925. Studien über die Vegetation und Bodenfauna ablassbarer Teiche. Lunds Univ. Arsskr., N. F., Avd. 2, Bd. XXI, N. 8.
- Protonie H. 1926. Weitere Beiträge zur Biologie von *Chironomus plumosus*. Ztschr. f. Fisch., Bd. XXXIV, H. 1.
- Thienemann A. 1922. Die beiden *Chironomus*-arten der Tiefenfauna der norddeutschen Seen. Arch. f. Hydrobiol., Bd. XII, H. 4.
- Wandsch H. 1919. Studien über die Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna. Ztschr. f. Fisch., N. F., Bd. IV.
- Walsh B. 1950. The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions. Journ. Exp. Biol., v. XXVII, N. 1.

В. В. МУРИНА

ПИТАНИЕ УГРЯ В КУРСКОМ И ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВАХ
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

(Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова)

Питание рыб Курского и Вислинского заливов Балтийского моря изучено еще сравнительно слабо. В частности, нет данных о характере питания в этих заливах такой ценной промысловой рыбы, как угорь — *Anguilla anguilla* (L.).

Целью нашей работы было выяснить характер питания угря из указанных выше заливов, возрастных и сезонных особенностей использования им кормовой базы, а также пищевых взаимоотношений угря с другими рыбами. В нашу задачу входило не только выяснение качественного состава пищи угря в исследованных заливах, но и получение количественных показателей.

Сбор материала производили летом 1951 года в июне — августе в Вислинском заливе и в мае — сентябре — в Курском, на судах Калининградского филиала Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), а также на промысловых судах. В Вислинском заливе для лова угрей использовали угревые тралы, в Курском заливе — частичковый трал. Анализ состава пищи был произведен у 106 экз. угрей из Вислинского залива и у 146 экз. из Курского.

Литературные данные о питании угря весьма скудны. Л. С. Берд (1949) приводит общий перечень организмов, составляющих пищу взрослых угрей. В работе В. С. Михина (1939) имеются указания на качественный состав пищи угря в Финском заливе. Питание угря в реках Англии было исследовано Фростом (Frost, 1946). Некоторые указания на характер питания угря имеются в работе Эренбаума (Ehrenbaum, 1926). Насколько нам известно, других данных о питании угря получено не было.

Для сопоставления состава пищи угря с составом бентоса были произведены сборы бентоса. В Вислинском заливе дночерпателем Экмана Берджа площадью $\frac{1}{40}$ м², в течение июля было собрано 38 проб. В Курском заливе в мае была собрана 31 проба дночерпателем Петерсена площадью 0,1 м².

Для обработки материала по питанию угря была применена методика разработанная В. А. Броцкой и Л. А. Зенкевичем (1939) при исследовании питания рыб Баренцева моря. К сожалению, нам не удалось применить метод восстановленных весов, так как материал по бентосу, которым мы располагали, был недостаточен для определения соотношения размера и веса у кормовых для угря беспозвоночных.

I. БЕНТОС КУРСКОГО И ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВОВ

Данные о составе и биомассе бентоса Курского залива в мае представлены в табл. 1¹.

Основную часть биомассы бентоса (93%) составляет моллюск *Dreissena polymorpha*. Второе место (4,25%) занимают личинки *Chironomus plumosus*. Кроме этих двух форм, в бентосе встречаются разные другие хирономиды (13 видов), несколько видов пресноводных моллюсков, 4 вида пиявок, олигохеты, водяной ослик, солоноватоводная полихета *Nereis*

Таблица 1

Состав и биомасса бентоса Курского залива
в мае 1951 г.

Организм	Встречае- мость	Биомасса	
		г/м ²	%
<i>Nereis diversicolor</i> Müll.	9,7	1,46	0,43
<i>Herpobdella testacea</i> var. <i>mu-</i> <i>r. collis</i> Brandes	9,7	0,91	0,26
<i>H. octoculata</i> (L.)	7,4		
<i>Hellobdella stagnalis</i> Braun	6,45		
<i>Glossiplonta complanata</i> (L.)	9,7		
<i>Oligochaeta</i>	93,5	2,13	0,63
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	29	310,00	93,00
<i>Valvata</i> sp.	32,3	3,67	1,10
<i>Pisidium</i> sp.	51,6		
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	9,7		
<i>Limnaea stagnalis</i> (L.)	3,23		
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	6,45	0,27	0,08
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	58	14,18	4,25
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieff.	71	0,83	0,25
<i>Cr. fuscimanus</i> Kieff.	16,1		
<i>Cr. rolli</i> Klepitschenko	3,2		
<i>Cr. veneratus</i> Zett	3,2		
<i>Procladius</i> sp.	58		
<i>Polypeditum nubeculosum</i> Mg	29		
<i>Glyptotendipes griepkovi</i> Kieff.	16,1		
<i>G. polytomus</i> Kieff.	3,2		
<i>Stictochironomus psammophilus</i> Tshernovskij.	25,7		
<i>Tanytarsus manicus</i> Wulp	9,7		
<i>Endochironomus tendens</i> F.	3,2		
<i>Paratendipes albimanus</i> Mg	3,2		
<i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg.	3,2		
Итого		333,46	100

¹ Сбор переданных нам для обработки проб бентоса за май в Курском заливе производил сотрудник Академии наук Литовской ССР И. Гасюнас; в сборе бентоса за июнь — сентябрь принимали участие мы. Пробы бентоса за май были переданы для обработки нам, остальной бентос был обработан И. Гасюнасом, и нам любезно были пересланы полученные результаты, за что выражаем большую благодарность. За исключением табл. 1, мы везде пользуемся средними данными о бентосе за май — октябрь, полученными в результате суммирования наших данных и данных И. Гасюнаса (свыше 200 дночерпательных проб).

diversicolor. Однако все эти организмы в сумме составляют лишь 2,75% биомассы бентоса в среднем для всего залива за май.

Такое соотношение биомассы компонентов бентоса характерно для залива в целом, но особенно для центрального и южного районов (рис. 1 и 4). В этих районах вследствие исключительного развития моллюска

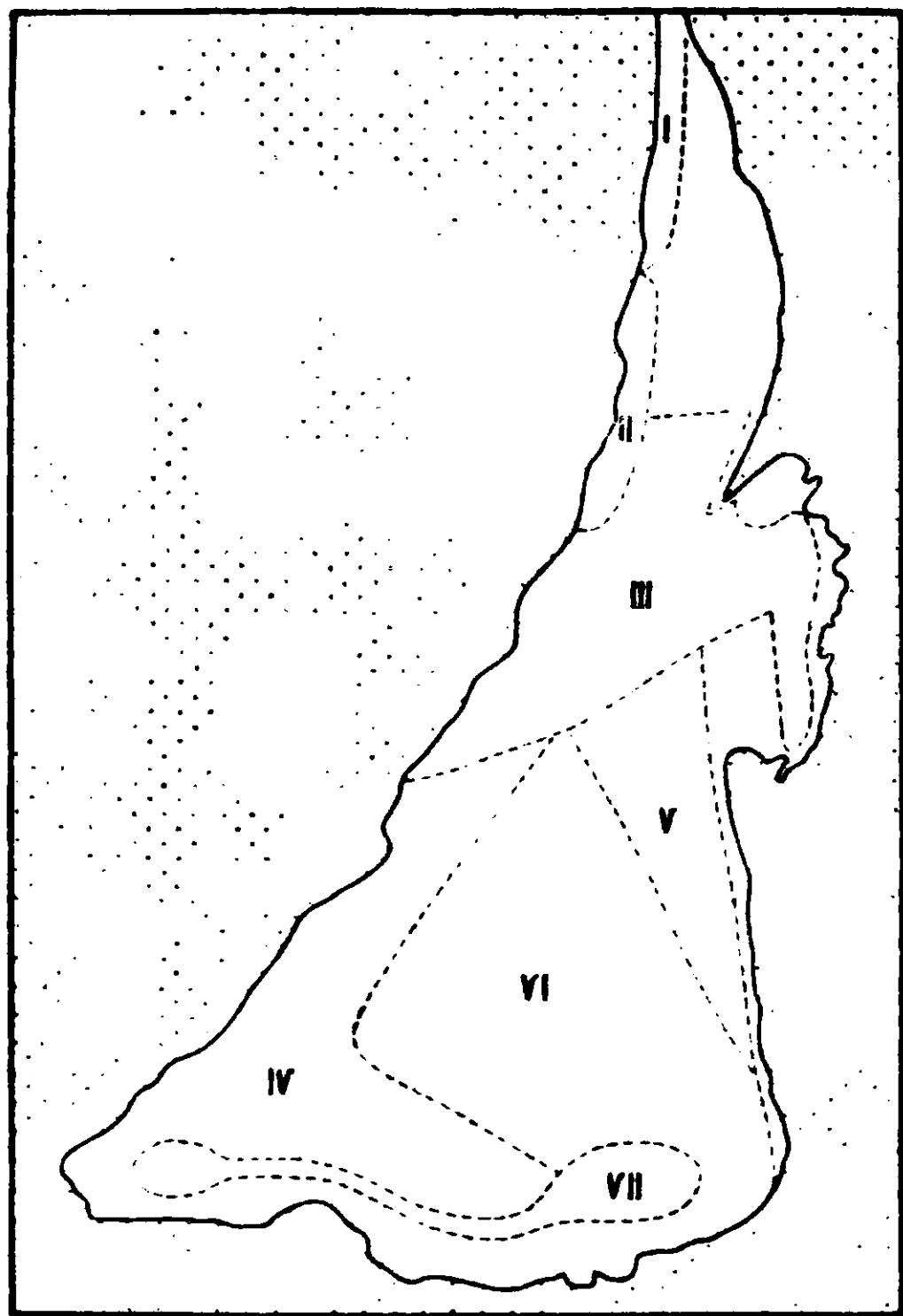


Рис. 1. Схема районирования Курского залива по характеру бентоса

Районы: I — северный; II — северо-западный; III — центральный; IV — юго-западный; V — восточный; VI — юго-восточный; VII — южный

Dreissena polymorpha общая биомасса бентоса наиболее велика и достигает в отдельных случаях почти 7 кг/м².

В других районах залива, характеризующихся значительно меньшими величинами общей биомассы бентоса, существенно изменяется и количественное соотношение разных компонентов бентоса. В северном районе залива при общей биомассе до 222 г/м² преобладающей формой бентоса является *Nereis diversicolor*, составляющий здесь в среднем 80% биомассы. В северо-западном, юго-западном, юго-восточном районах в бентосе преобладают хирономиды, биомасса которых в этих районах составляет 60—80% общей биомассы бентоса. Наконец, в восточном районе залива более 50% общей биомассы бентоса составляют олигохеты, соответственно чему общая биомасса бентоса очень низка — в среднем лишь 5—8 г/м².

Бентос Вислинского залива характеризуется зна-

чительно более низкими показателями биомассы, чем бентос Курского залива, в среднем лишь 15 г/м² (табл. 2).

Свыше 93% биомассы составляют здесь солоноватоводные моллюски, главным образом *Cardium edule* и *Mya arenaria*. На втором месте после моллюсков стоит *Nereis diversicolor* (3,19% по биомассе).

В сентябре 1923 г. бентос Вислинского залива обследовал Виллер (Willer, 1925). За время, прошедшее после работы Виллера, состав бентоса Вислинского залива несколько изменился. Так, Виллер совершенно не указывает для Вислинского залива *Cardium edule*, который в наших сборах занимает по биомассе первое место. Не указаны Виллером также *Macoma baltica*, *Spionidae*, *Gammaridae*. Количество *Hydrobia baltica* в 1923 г. было больше, а *Nereis diversicolor* — меньше. Максимальное количество *Nereis diversicolor*, по Виллеру, 48 экз/м², по нашим данным.

Таблица 2
 Состав и биомасса бентоса Вислинского залива
 в июле 1951 г.

Организм	Встречае- мость	Биомасса	
		г/м²	%
<i>Oligochaeta</i>	28,6	0,01	0,06
<i>Sponidae</i>	35,7	0,11	0,73
<i>Nereis diversicolor</i> Mull.	47,1	0,48	3,19
Все черви	—	0,60	3,98
<i>Macoma baltica</i> (L.)	39,2	0,49	3,26
<i>Mya arenaria</i> L.	28,6	5,98	39,71
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	7,1	0,45	2,98
<i>Cardium edule</i> L.	21,4	6,39	42,43
<i>Hydrobia baltica</i> Nilss	75	0,75	4,98
Все моллюски	—	14,06	93,36
<i>Gammarus locusta</i> L.	3,57	0,16	1,06
<i>Neomysis vulgaris</i>	3,57	0,04	0,27
Все ракообразные	—	0,20	1,33
<i>Chironomus plumosus</i> (L.)	3,57	0,20	1,33
Общая биомасса	—	15,06	100

106 экз/м². Следует отметить, что количество и биомасса *Nereis diversicolor* в обоих случаях, видимо, преуменьшены вследствие того, что дночерпатель захватывает лишь червей из самых поверхностных слоев грунта.

Наиболее высокие показатели биомассы бентоса в Вислинском заливе (до 40,4 г/м²) приурочены к району, прилегающему к проливу, который соединяет залив с морем. Здесь наиболее высокая соленость и илистые грунты. Особенно тесную зависимость от величины солености и характера грунта обнаруживает *Nereis diversicolor*, наивысшие показатели биомассы которого приурочены к этому району.

II ПИТАНИЕ УГРЯ КУРСКОГО ЗАЛИВА

Общий характер питания

По литературным данным (Frost, 1946; Михин, 1939), угорь является главным образом бентофагом и лишь в особых случаях переходит на питание рыбой.

На основе анализа 124 желудков угря Лужской и Нарвской губы В. С. Михин делает вывод, что пища угря Финского залива состоит из икры рыб, растений, *Mesidothea* sp., Gammaridae и других ракообразных. Реже встречаются личинки насекомых и рыба.

Питание угря, по мнению Фроста, тесно связано с типом водоема и составом населяющей его фауны; так, в реке Уиндермер угорь питался моллюсками, а в ручьях — личинками водных насекомых. В одном из водоемов в период массового появления мизид угорь целиком перешел на

питание планктоном. Однако, как правило, угорь планктоном не питается. По нашим данным, в Курском заливе угорь совершенно не питался планктоном, хотя зоопланктон был достаточно обилен. В Вислинском заливе из планктонных организмов в желудках угря изредка встречается *Neomysis vulgaris*.

В имеющемся у нас материале оказались только самки угря. Длина исследованных рыб колебалась от 38 до 79 см, вес — от 250 до 950 г, возраст — от 5 до 11 лет¹.

Из рис. 2 и табл. 3, где представлено соотношение различных пищевых компонентов, найденных в желудках угрей, видно, что наибольшее значение в питании угрей имеют хирономиды, в частности *Chironomus plumosus* (37,02%). Возможно, это объясняется тем, что калорийность личинок хирономид, равная 12,34 кал/г (Желтенкова, 1939), в несколько раз превышает калорийность моллюсков.

Кроме *Chironomus plumosus*, в желудках угрей обнаружены *Procladius* sp. и *Stictchironomus psammophilus*.

Второе место после хирономид по своему значению занимает рыба (29,65%). Следует отметить, что,

по мнению В. С. Михина (1939) и Фроста (Frost, 1946), угорь питается рыбой очень редко. Так, например, Фрост объясняет наличие в желудках

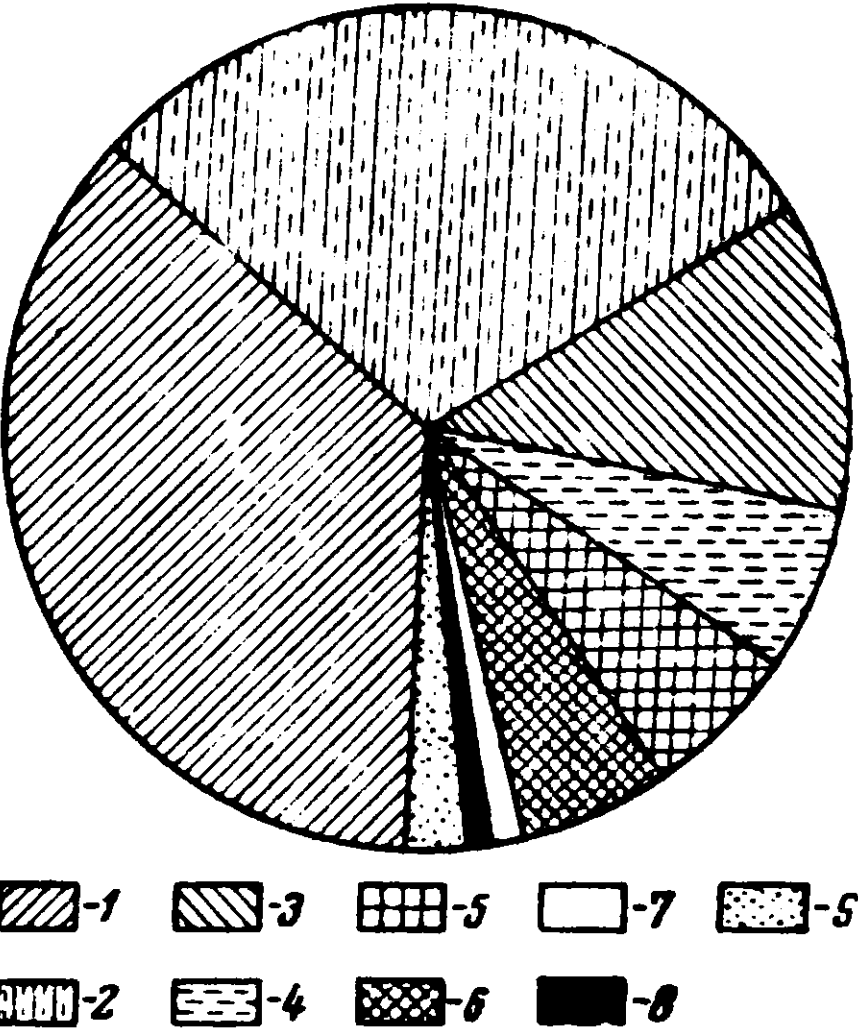


Рис. 2. Состав пищи угря в Курском заливе
1 — хирономиды; 2 — рыбы; 3 — грунт;
4 — моллюски; 5 — перенос; 6 — пиявки;
7 — икра рыб; 8 — ракообразные; 9 — прочие организмы

Таблица 3

Состав пищи угря в Курском заливе

Пищевой компонент	Встречаемость	Частные индексы наполнения (в %)
Перенос	8,2	5,63
Пиявки	19,5	5,30
Моллюски	14,7	6,94
Ракообразные	17,1	0,92
Хирономиды	49,5	37,02
Рыба	30,3	29,65
Икра рыб	3,6	0,98
Прочие организмы	7,2	2,04
Грунт	17,6	11,52

¹ Возраст угря мы определяли по чешуйкам. Принимая во внимание указания И. Шмидта (1936) о том, что метаморфоз лептоцефала (личинка угря) продолжается год, а период превращения в стеклянного угорька — еще 2 года, мы увеличиваем возраст, определенный по числу годовых колец на чешуйках, на 3 года, учитывая тот период, когда угорь не имеет чешуек на теле.

угря мальков окуня и других рыб тем, что угри были взяты из угревой ловушки, где, будучи голодными, они питались попавшими в ловушку окунами. Однако, по нашим данным, в Курском заливе рыба является одним из основных объектов питания угря. Угорь питается здесь мальками окуня, мелким ершом, а также снетком. Длина заглоченных угрем окуней в наших пробах колебалась от 2 до 8 см при среднем весе 25 г; по данным Фроста, длина заглоченных угрем окуней достигала 10 см.

Нужно отметить, что в период с июня по август, когда угорь интенсивно питается, мальки окуня резко преобладают среди поедаемой молодежи рыб (свыше 70%).

В больших количествах угорь поедает снетка в осеннее время, когда его особенно много.

Ерш размером до 5 см встречался в желудках сравнительно редко (всего в 3 рыбах). Интересно отметить, что в желудках угря отсутствовали мальки леща — основной промысловой рыбы залива. Это объясняется тем, что мальки леща держатся в прибрежных мелководных, хорошо прогреваемых местах, куда угорь обычно не заходит, так как предпочитает держаться на глубине.

Икра рыб составляет в пище угря 0,98%. В июне было поймано 5 угрей, желудки которых оказались наполненными икрой. Определение икры не производилось, однако это, по видимому, была придонная икра, так как в желудке вместе с икрой содержался в большом проценте грунт (песок).

Третье место в пищевом рационе угря занимают моллюски (6,94%). В желудках были найдены следующие моллюски: *Dreissena polymorpha*, *Viviparus viviparus*, *Limnaea stagnalis*, *Pisidium* sp., *Valvata* sp. Большинство моллюсков, найденных в желудках, было без раковины; очевидно, угорь разгрызает раковину, поедая только мягкое тело моллюсков. Рассматривая бентос Курского залива, мы отмечали, что он исключительно богат моллюсками, главным образом *Dreissena polymorpha*, биомасса которой в отдельных местах превышает 1 кг/м². Однако, несмотря на такое исключительное обилие моллюсков, угорь потребляет их довольно редко.

Значительное место в питании угря занимает *Nereis diversicolor*, особенно в северной части, где этот червь составляет 70—90% всего содержимого желудков и 80—90% биомассы бентоса.

Пиявки также играют определенную роль в питании угря (5,3%). Из четырех видов пиявок, найденных нами в бентосе, в желудках отмечены *Herpobdella testacea nigricollis*, *Glossiphonia* sp. и, кроме того, не обнаруженная в бентосе *Protocleipsis* sp.

Asellus aquaticus встречается в желудках рыб, питающихся в северной части залива, где он в сравнительно больших количествах присутствует в бентосе.

Прочие организмы (Trichoptera, Ephemeroptera, Oligochaeta) составляют в питании угря 2,04%.

Грунт, попавший в желудок угря, составляет 11,5%, особенно много грунта угорь захватывает при питании пиявками, нерес и икрой рыб.

Сезонные и возрастные изменения в питании угря

В литературе существует очень мало указаний на сезонные изменения в питании угря. Фросту не удалось отметить особенного различия в составе пищи угря в разное время года. Эренбаум (Ehrenbaum, 1929) указы-

вает, что в одном из водоемов Германии (Саалер-Бодден) угри до конца августа питались исключительно хирономидами, несмотря на то, что в бентосе было много моллюсков и ракообразных.

Рассматривая питание угрей Курского залива, можно отметить некоторое различие в составе пищи весной, летом и осенью. Угорь интенсивнее всего питается в июне, в июле же и августе общий индекс наполнения понижается и вновь поднимается в сентябре (табл. 4).

Таблица 4

Сезонные изменения в питании угря в Курском заливе

(частные индексы наполнения — в %)

Пищевой компонент	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Нереис	—	—	1,29	20,00	6,66
Пиявки	23,64	2,86	0,60	—	—
Моллюски	19,30	1,18	10,80	—	1,66
Ракообразные	0,41	1,49	0,01	0,55	2,22
Хирономиды	50,85	36,31	43,60	31,20	23,20
Рыба	—	4,22	33,00	41,40	66,10
Икра рыб	—	1,91	33,00	—	—
Прочие организмы	—	—	10,20	—	—
Грунт	5,80	19,03	0,50	6,85	0,16
Общий индекс наполнения	68,15	103,88	49,52	21,72	69,49
Число исследованных рыб	16	31	30	32	37

Второе, что бросается в глаза, это постепенное повышение процентного содержания рыбы в желудках угря от 4,22% в июне до 66,10% в сентябре; в июне в желудках угря отмечена также икра рыб. Процент хирономид особенно велик в весенне-летний период и снижается к осени. Возможно, это объясняется вылетом хирономид, а также выеданием их рыбами.

В отношении изменения потребления других беспозвоночных какой-либо закономерности не наблюдается.

Хотя питание угрей Курского залива в разное время года несколько различается, но какого-либо заметного различия в составе пищи угрей разных возрастных групп установить не удалось (табл. 5).

На рис. 3 представлены средние данные по общему индексу наполнения желудков и весу угрей разного возраста (от 5 до 11 лет). Общий индекс наполнения постепенно снижается, начиная с 7-летнего возраста. Высокий индекс наполнения желудков угрей более молодых возрастов — обычное явление, известное и в отношении других рыб. Труднее объяснить, чем вызвано некоторое повышение общего индекса наполнения у угрей 7-летнего возраста по сравнению с угрями 5- и 4-летнего возраста.

Поскольку в наших материалах отсутствовали угри самых младших возрастов, приведем некоторые литературные данные. Фрост (Frost, 1946)

Таблица 5
Возрастные изменения состава пищи угря в Курском заливе
(частные индексы наполнения — в %)

Пищевой компонент	Возраст угря после превращения (в годах)					
	5	6	7	8	9	10
Нереис	0,92	6,35	4,74	16,70	44,43	13,30
Пиявки	—	—	1,96	—	—	—
Моллюски	—	0,75	1,75	—	—	—
Ракообразные	—	0,39	1,68	1,20	—	2,48
Хиროномиды	29,58	54,00	31,85	35,70	53,00	28,60
Все беспозвоночные	30,50	61,49	41,98	53,60	97,43	44,38
Окунь	19,85	17,80	13,41	13,50	—	—
Снеток	—	—	15,65	28,10	—	—
Ерш	49,65	20,71	3,23	—	—	—
Все рыбы	69,50	38,51	32,29	41,60	2,57	54,00
Икра рыб	—	—	2,41	—	—	—
Грунт	—	—	23,32	4,80	—	1,62
Общий индекс наполнения желудков	49,6	55,0	77,5	27,8	23,5	17,5
Число исследованных рыб	13	26	39	16	5	5

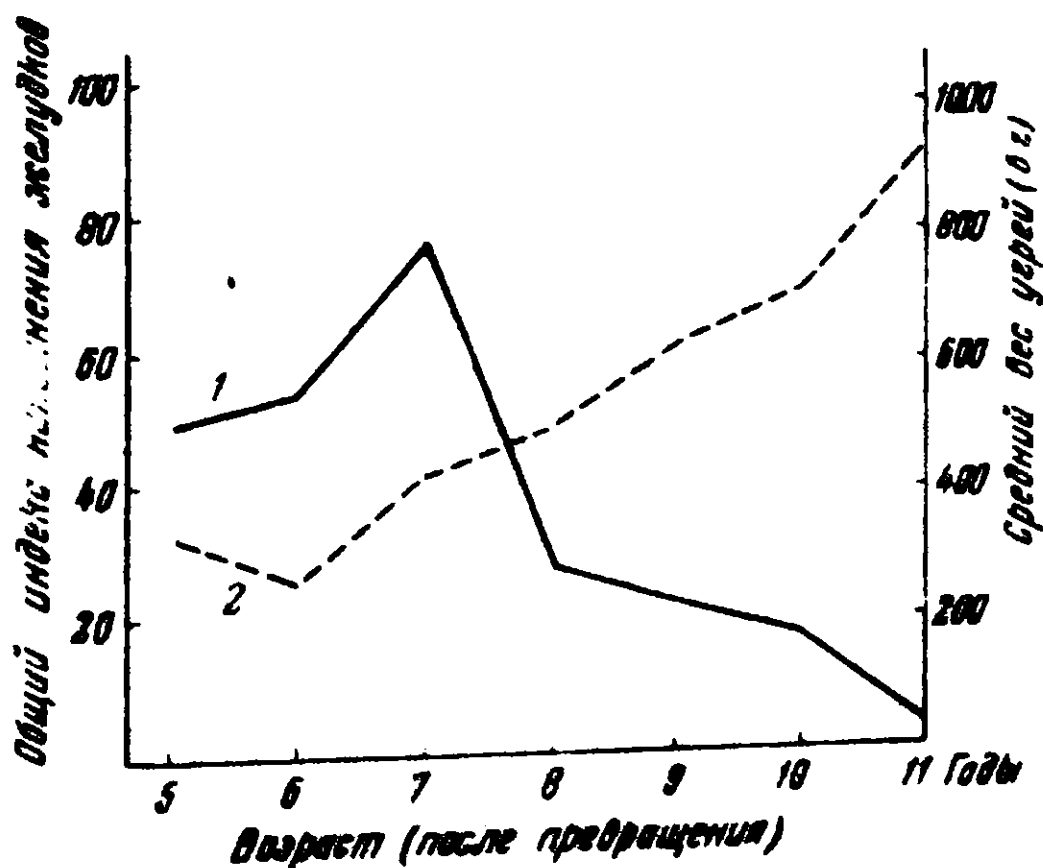


Рис. 3. Общий индекс наполнения желудков (1) и вес (2) угрей разного возраста из Курского залива

исследовал питание 32 угрей из ручья Рейвер (Англия), размером 8—25 см, т. е. 3—5-летнего возраста. Основную пищу этих угрей составляли личинки хируомид, а также личинки других насекомых (Еphemera Trichoptera). Лишь один угорь длиной в 23 см имел в желудке пескаря.

Фрост считает, что хируомиды являются пищей более мелких рыб, не выше 50 см длины. Наши данные не подтверждают этого, поскольку размеры угрей, питающихся хируомидами, колеблются от 40 до 77 см.

Питание угря в разных кормовых районах

Северный район (рис. 1), прилегающий к выходу из Курского залива в море, характеризуется относительно высокой соленостью (0,05—6‰), малой глубиной (до 3 м), хорошей прогреваемостью, песчаным грунтом. В бентосе этого района преобладает *Nereis diversicolor* (92—94%), имеется небольшое количество *Asellus aquaticus* (2—3%), а также встречаются Chironomidae, Oligochaeta (рис. 4). Весь бентос этого района является кормовым для угря. Из этого района за весь сезон нами было проанализировано 13 угрей, что составило 9% всего количества бывших в нашем распоряжении угрей.

Угорь питается здесь перенс. Средний индекс наполнения желудков — 31,6. Такой невысокий показатель наполнения желудков объясняется тем

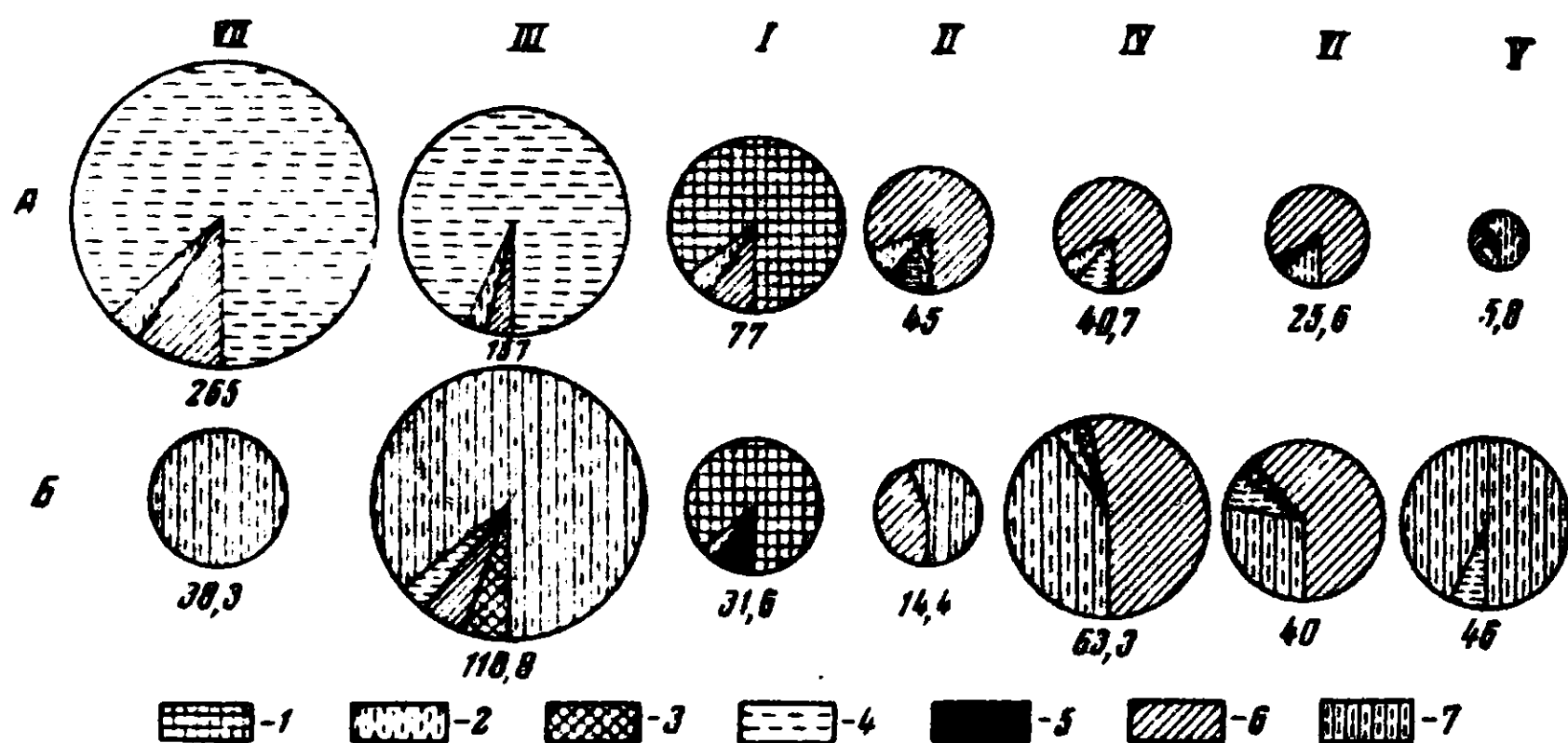


Рис. 4. Состав бентоса и пищевые спектры угря в разных районах Курского залива

А — состав бентоса, числа под кругами показывают среднюю биомассу (в г/м²); Б — пищевые спектры, числа показывают общие индексы наполнения желудков. Районы: I — северный; II — северо-западный; III — центральный; IV — юго-западный; V — восточный; VI — юго-восточный; VII — южный. Пищевые организмы: 1 — перенс; 2 — олигохеты; 3 — пиявки; 4 — моллюски; 5 — ракообразные; 6 — хирономиды; 7 — рыбы

что пища в желудках была очень сильно переварена, количество же перенс в желудке (подсчитано по челюстям) достигало 31 экз., причем черви были крупные, что видно по размерам челюстей (длина челюстей 1200—1700 м). Индекс избирательной способности по отношению к перенс летом равен 1,4, осенью снижается до 0,83 в связи с переходом на питание ракообразными. Рыба в пище угрей из этого района составляет только 4% (рис. 4).

Северо-западный район характеризуется малыми глубинами (меньше 3 м), песчаными грунтами, сравнительно высокими придонными температурами (в июне 18,4°, в августе 19,4°), несколько повышенной соленостью (0,05—6‰). В отношении бентоса этот район можно охарактеризовать как хирономидный (свыше 75% по биомассе). Остальной бентос почти в равных частях состоит из моллюсков и олигохет. Из этого района проанализировано 5 угрей. Средний индекс наполнения желудков невелик — 14,4. Угорь питается здесь хирономидами, индекс избирательной способности по отношению к ним равен 1,14.

Центральный район залива характеризуется высокой прозрачностью и малыми глубинами (2—4 м). Здесь имеется мель, перегораживающая за-

тив на две части. Грунт — песок или песок с ракушей, местами ил. Этот район почти полностью опреснен ($S = 0,04-0,05\text{‰}$). Благодаря небольшим глубинам эта часть залива хорошо прогревается (придонная температура в августе $19,5^{\circ}$).

По величине биомассы бентоса этот район стоит на втором месте после южного. Однако на долю кормового бентоса приходится здесь всего 18,9%, так как 80—90% составляют моллюски, в том числе *Dreissena polymorpha*, которую рыбы, в частности угорь, почти не потребляют. Этот район характеризуется разнообразием качественного состава кормового бентоса (Oligochaeta, Hirudinea, Crustacea, Chironomidae, Trichoptera).

В центральном районе мы выловили и проанализировали 17 угрей. Индекс наполнения желудков в среднем равен 118,8. Такой высокий показатель наполнения желудков по сравнению с низкой кормовой биомассой бентоса ($29,6 \text{ г/м}^2$) объясняется тем, что весной здесь угорь питается икрой рыб, а летом и осенью переходит на питание рыбой.

Юго-западный район Курского залива отличается большей глубиной (4—5 м), илистым грунтом, значительной опресненностью, малой прозрачностью, прекрасно прогревается, особенно в юго-западном углу. Это богатый хирономидный район, весь бентос которого является кормовым.

Из этого района проанализировано 70 угрей, т. е. половина всех имевшихся в нашем распоряжении угрей. Средний индекс наполнения желудков высокий (63,3). В мае и июне *Chironomus plumosus* составляет 84% в пище угря, в июле и августе повышается процент рыбной пищи и осенью (в сентябре) достигает 76%, хотя хирономиды и осенью составляют 72% бентоса, а общая биомасса их особенно высока (53 г/м^2).

Восточный район — мелководный, с песчаным грунтом, высокой прозрачностью, слабой соленостью, хорошей прогреваемостью. По бентосу это самый бедный район; средняя биомасса — $5,8 \text{ г/м}^2$. Главное место в бентосе занимают олигохеты (от 47 до 70% в разные месяцы). Угорь сюда заходит редко, и здесь выловлено всего 3 экз. Средний индекс наполнения желудков равен 46. Угорь питается в этом районе рыбой.

Юго-восточный район занимает самую середину залива (глубина до 5,5 м); характеризуется илисто-песчаным грунтом, невысокой прозрачностью, хорошей прогреваемостью, сильным опреснением. В отношении бентоса это хирономидный район. Средняя биомасса бентоса здесь невелика ($25,6 \text{ г/м}^2$).

Из этого района проанализировано 32 угря. Средний индекс наполнения желудков — 40. В мае и июне угорь интенсивно питается хирономидами, летом и осенью переходит на питание рыбой.

Последний район, который мы рассмотрим, — южный район, гниущий узкой полосой вдоль южной части залива. Глубина его — 3—4 м, грунты песчаные; отличается слабой прозрачностью и сильным опреснением вследствие впадения рек.

Биомасса всего бентоса достигает здесь 265 г/м^2 , но биомасса кормового бентоса составляет только 17%, поскольку моллюски составляют 87%. Средний индекс наполнения желудков — 38,3.

В этом районе выловлено всего 3 угря, в желудках которых была только рыба.

Таким образом, можно сказать, что районами, наиболее богатыми кормовым бентосом, являются северный (неренский), где угорь в течение всего сезона питается неренсом, почти не переходя на питание рыбой, и юго-западный и юго-восточный районы (хирономидные), где угорь весной и частично летом интенсивно питается хирономидами, но осенью в значительной степени (на 60%) переходит на питание рыбой.

III ПИТАНИЕ УГРЕЙ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА

Общий характер питания

Использованная для анализа рыба включала только самок угрей¹, длиной от 29 до 70 см, весом от 25 до 690 г, от 3 до 10 лет.

Таблица 6

Состав пищи угря в Вислинском заливе

Пищевой компонент	Встречаемость	Частные индексы наполнения (в %)
<i>Nereis diversicolor</i> Müll.	91	93,58
<i>Hydrobia baltica</i> Nilss	11	0,02
<i>Neomysis vulgaris</i>	3	0,01
<i>Rhithropanopeus harrisi</i>	5	0,67
Chironomidae	10	3,40
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.)	2	0,76
Грунт	15	1,56

Данные по питанию угря в Вислинском заливе, представленные в таб. 6 и на рис. 5, показывают, что основной его пищей здесь является *Nereis diversicolor* (частный индекс 93,6%). Значение других кормовых организмов крайне ограничено. Интересно отметить находку в 5 из 107 вскрытых желудков угрей непереваренных остатков крабика *Rhithropanopeus harrisi* var. *tridentata* (Maitland)².

Как указывает Я. А. Бирштейн (1952а), краб этот американского происхождения и, подобно китайскому волосатому крабу, лишь недавно завезен в Зюдерзее (Голландия), а оттуда к настоящему времени проник в бассейн Балтийского моря³.

В отношении питания рыб нереис в литературе имеются указания на существенное значение в питании различных бентосоядных рыб другого вида этого рода — *Nereis succinea*.

Так, К. А. Дюнина (1949), исследовавшая питание молоди рыб залива им. С. М. Кирова в Каспийском море, указывает, что *Nereis succinea* вошел в пищевой рацион почти всех видов рыб этого залива. Среди молоди основных промысловых рыб — воблы и кутума — особи, питающиеся нереис, составляют больше половины. Обнаруженные в кишечниках рыб экземпляры *Nereis succinea* в основном были крупные, длиной 4—6 см. Указание на питание нереисом леща, бычков, воблы имеется также в работе Я. А. Бирштейна (1952б). И. Ю. Соколова (1952), исследовавшая питание осетровых рыб Северного Каспия, указывает на большое значение *Nereis succinea* в питании осетра и севрюги.

Переход рыб на питание нереисом вполне понятен, так как при наличии разных организмов в бентосе рыба предпочитает более калорийную пищу, а нереис по своей калорийности превосходит моллюсков, рыб, хирономид

¹ В Вислинском заливе мы промерили свыше 1500 угрей, вскрыли около 150 экз., которые оказались исключительно самками. По литературным данным (Walter, 1910) самцы предпочитают держаться в соленой воде и присоединяются к самкам, когда те выходят из устьев рек или заливов.

² Краб был определен Я. А. Бирштейном, за что приносим ему благодарность.

³ Кроме желудков угрей, краб попадался нам в траловых уловах; к сожалению, в диочерпательных пробах краба обнаружить не удалось.

и даже ракообразных (Желтенкова, 1939). В Вислинском заливе максимальная биомасса *Nereis diversicolor* достигает $2,8 \text{ г/м}^2$ при наибольшем количестве в 106 экз/м^2 .

На первый взгляд кажется не вполне понятным несоответствие большой роли нереис в питании угрей Вислинского залива и малых показателей биомассы нереис в этом заливе. Как мы уже указывали выше, в северном районе Курского залива, где нереис также является основным компонентом пищи угря, максимальная биомасса нереис достигает 222 г/м^2 , а средняя составляет $37,45 \text{ г/м}^2$ при численности 1690 экз/м^2 , т. е. в 13—15 раз больше, чем в Вислинском заливе.

Сопоставление этих данных при учете того, что в наших пробах из Вислинского залива содержались только молодые особи нереис до 3—4 см длины, а в пробах из Курского залива были и более крупные черви, приводит к заключению, что фактически биомасса и количество нереис в Вислинском заливе значительно выше полученных нами показателей. Объясняется это тем, что в Курском заливе мы работали с более массивным и глубже врезающимся в грунт дночерпателем Петерсена площадью $0,1 \text{ м}^2$, который дает более эффективные результаты в смысле полного облова нереис, чем малая модель дночерпателя Экмана-Берджа ($1/40 \text{ м}^2$), использованная нами при работе в Вислинском заливе. Подтверждается это сравнением размеров челюстей нереис, встречающихся в желудках угрей из Курского и Вислинского заливов (рис 6).

Мы произвели измерения 1593 челюстей нереис из желудков угрей Вислинского залива и 260 челюстей из Курского.

Для сравнения были измерены челюсти наиболее крупных червей из про-

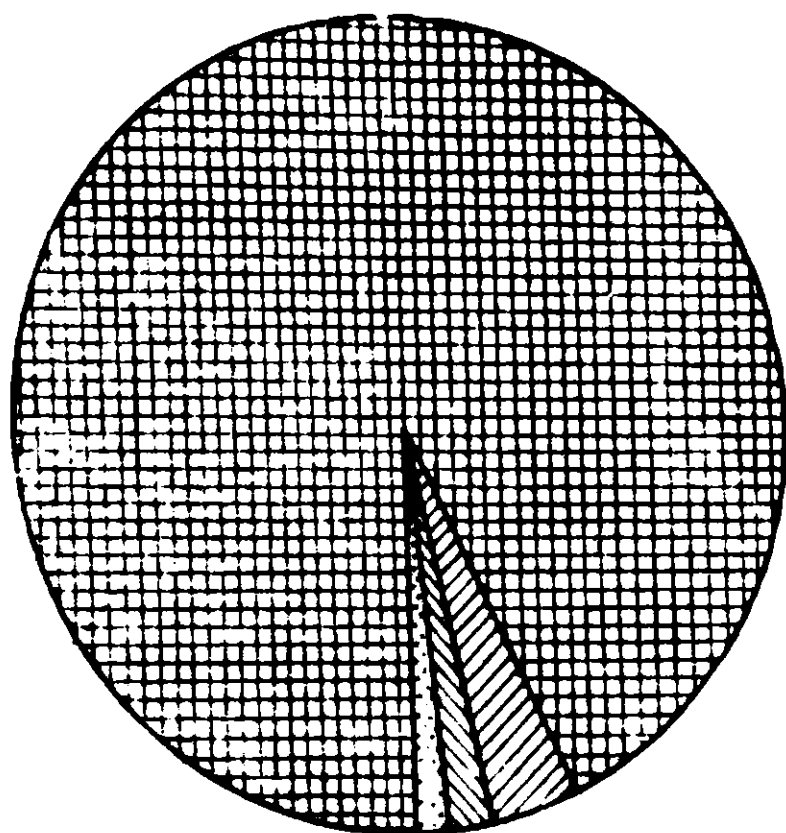


Рис 5. Состав пищи угря в Вислинском заливе

1 — нереис, 2 — аннелиды, 3 — ракообразные, 4 — прочее

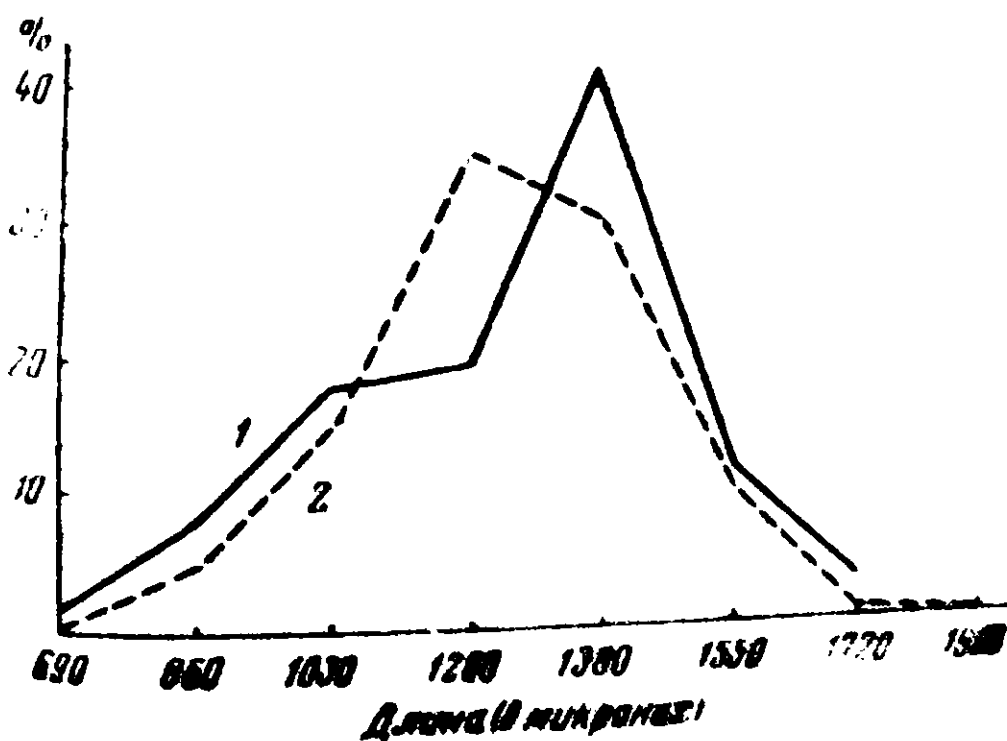


Рис. 6. Процентное соотношение челюстей нереис различной длины из желудков угрей Курского (1) и Вислинского (2) заливов

Для сравнения были измерены челюсти наиболее крупных червей из про-

¹ При измерении челюстей мы руководствовались методикой, изложенной в работе Г. М. Беляева (1952), и его личными указаниями, за которые приносим ему глубокую благодарность.

бентоса Курского залива. Максимальные размеры челюстей у червей из проб бентоса оказались 620—650 μ . В то же время, как видно из рис. 6, в желудках угрей встречаются в основном челюсти гораздо более крупных червей.

Полученные данные указывают на то, что угри в обоих заливах питаются главным образом крупными червями, которые зарываются глубоко в грунт (на глубину до 20 см) и не захватываются при взятии проб использованными нами дночерпателями. Повидимому, угри способны доставать таких червей из грунта, на что указывает и постоянное наличие в желудках некоторого количества грунта.

Сезонных изменений в составе пищи угря Вислинского залива мы не обнаружили. В течение июня, июля и августа угри питались почти исключительно нерис, лишь случайно заглатывая другие организмы. Сравнение общих индексов наполнения желудков угрей в июне, июле, августе показывает, что наиболее интенсивно угорь питается в Вислинском заливе, как и в Курском, в июне (индекс — 122); в июле же и августе интенсивность питания несколько, хотя и незначительно, снижается (индексы — 115,6 и 115,7).

Возрастных изменений в питании угря Вислинского залива обнаружить не удалось.

Пищевые взаимоотношения угря с другими рыбами

Важнейшей промысловой рыбой Вислинского залива является салака (*Clupea harengus membras* L.). По данным Т. Ф. Дементьевой (1947), в водах Советской Прибалтики салака составляет 60% всех уловов.

Основной промысел салаки происходит при подходе ее к берегам для нереста. Такие подходы бывают весной и осенью. В 1951 г. нерест салаки в Вислинском заливе закончился к 10 июня. 19 июня при вскрытии желудков угрей средним весом 300—400 г была обнаружена икра салаки¹. В данном случае мы считаем, что угорь питался неоплодотворенной икрой салаки, так как, обладая текучими половыми продуктами и не имея возможности достигнуть мест нереста, салака выметывает икру, натываясь на ставные сети. Очевидно, угорь и питался этой икрой². В литературе имеются указания (Ehregbaum, 1929; Михин, 1939) на то, что угорь предпочитает рыбку икру любой другой пище.

В отношении пищевых взаимоотношений угря с салакой отметим, что салака, зайдя в залив, почти совершенно не питается.

Коротко остановимся на пищевых взаимоотношениях угря с лещом, камбалой и ершом. Мы просматривали кишечники этих рыб на судне параллельно со сбором желудков угря.

В желудках леща обычно обнаруживали моллюсков *Hydrobia baltica*, иногда попадались остатки *Nereis diversicolor*. При вскрытии ерша почти во всех случаях находили в желудках остатки нерис.

Более точные данные имеются о питании камбалы (*Pleuronectes flesus trachurus* Duponck. — балтийская раса). Камбала попадалась в большом количестве только в конце июня. Как правило, в трале содержалось от 100 до 200 экз. мелкой камбалы размером от 5 до 25 см. Камбала длиной

¹ Икра была определена научным сотрудником Калининградского филиала Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) А. В. Селецкой, за что приносим ей благодарность.

² Желудки, содержащие икру салаки, не были зафиксированы и обработаны, поэтому в табл. 6, показывающей состав пищи угря в Вислинском заливе отсутствует указание на питание икрой салаки.

5—10 см составляла почти половину всей попадавшейся в трал. Нами было вскрыто 150 камбал.

Как видно из табл. 7, камбала также в основном питается *Nereis diversicolor*, поскольку это наиболее калорийная и массовая форма в бентосе залива.

Таблица 7
Встречаемость разных пищевых организмов
в желудках камбалы Вислинского залива

Организм	Встречаемость
<i>Nereis diversicolor</i> Müll. . . .	80,60
<i>Hydrobia baltica</i> Nilss. . . .	5,33
<i>Neomysis vulgaris</i>	12,68
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) . . .	2,00

Анализируемая нами камбала принадлежит к береговой мелкой, слабо растущей форме, которая размножается в пресной воде. По мере роста камбала уходит в море, где и проводит основную часть своей жизни (Дементьева, 1947). Учитывая такое кратковременное пребывание камбалы в заливе, можно предположить, что она не является серьезным конкурентом угря, несмотря на значительное сходство в питании.

ВЫВОДЫ

1. В Курском заливе угорь питается в основном хирономидами (*Chironomus plumosus* L.) и рыбой (мальками окуня, снетком, ершом). Остальные организмы — нереис, олигохеты, пиявки, ракообразные и др. — имеют второстепенное значение.

2. В Вислинском заливе угорь на 93,6% питается червем *Nereis diversicolor* Müll.

3. В бентосе и в желудках угря Вислинского залива обнаружен краб *Rhithropanopeus harrisi* var. *tridentata* (Maitland), впервые встреченный в бассейне Балтийского моря.

4. Угорь выбирает из бентоса наиболее крупные экземпляры *N. diversicolor*.

5. В Курском заливе наиболее ценными в отношении кормового для угря бентоса являются следующие районы: юго-восточный и юго-западный (хирономидные) и северный район — нереисный.

6. В северном районе Курского залива угорь питается на 80—90% червем *N. diversicolor* и, в отличие от других районов, не переходит осенью на питание рыбой.

7. Основным кормовым источником для угрей Вислинского залива является район, прилегающий к выходу из залива в море, где в бентосе содержится наибольшее количество червя *N. diversicolor*.

8. В Курском заливе с мая по сентябрь повышается процентное содержание рыбы в питании угря с 4,22 до 66,10%.

9. Угри Курского залива в возрасте от 5 до 11 лет питаются разнообразной пищей — как беспозвоночными, так и рыбой.

10. Сезонных и возрастных изменений в пище угрей Вислинского залива не обнаружено.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляев Г. М. 1952. Биология *Nereis succinea* в Северном Каспии. Сборник работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 3. Изд-во АН СССР.
- Бирштейн Я. А. 1952а. История одного краба. Природа, № 9.
- Бирштейн Я. А. 1952б. Питание бентосоядных рыб Каспия. Сборник работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
- Броцкая В. А. и Зенкевич Л. А. 1939. Количественный учет донной фауны Баренцева моря. Тр. Всес. научно-иссл. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии, № 4.
- Дементьева Т. Ф. 1947. Материалы по биологии основных промысловых рыб Балтийского моря. Рыбное хоз-во, № 8.
- Дюнина К. А. 1949. Некоторые данные о *Nereis succinea* из Малого и Большого залива имени Кирова (Кзыл-Агач). Рыбное хоз-во, № 8.
- Желтенкова М. В. 1939. Питание воблы в северной части Каспийского моря. Тр. Всес. научно-иссл. ин-та морского рыбного хоз-ва и океанографии, т. X.
- Зенкевич Л. А. 1931. Материалы по питанию рыб Баренцева моря. Доклады I сессии Гос. океанограф. ин-та. М.
- Михин В. С. 1939. Материалы по биологии и промыслу угря в восточной части Финского залива. Сборник в честь Н. М. Книповича.
- Соколова Н. Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*. Сборник работ об акклиматизации *Nereis succinea* в Каспийском море. Изд. Моск. об-ва испыт. природы.
- Шмидт И. 1936. Датские исследования угрей за 25 лет (1906—1930). Успехи совр. биологии, т. V, вып. 6.
- Ehrenbaum E. 1929. Die Fische der Nord- und Ostsee. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig.
- Frost W. F. 1946. Observations on the food of the eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere Catchment area. Journ. anim. Ecol., v. 15, No. 1.
- Walter E. 1910. Der Flusssaal. Neudamm.
- Willer A. 1925. Studien über das Frische Haff. Zeitsch. f. Fischerei, Bd. 28, H. 3.
-

Г. Я. ЯНОВСКАЯ

ПИТАНИЕ ВЕСЛОНОГИХ РАКООБРАЗНЫХ И ИХ ЛИЧИНОК В ЧЕРНОМ МОРЕ

1. ПИТАНИЕ *CENTROPAGES KRÖYERI* GIESBR.

Введение

Питание рыб наших морей изучено в настоящее время довольно подробно, о питании же мелких зоопланктеров, как, например, веслоногих, составляющих основную кормовую базу планктоноядных рыб, данных весьма немного, причем все они касаются веслоногих северных морей. В отношении Черного моря нам известна лишь статья Г. Н. Миронова (1941), где даны результаты предварительных исследований питания нескольких видов веслоногих, в основном *Calanus helgolandicus* и *Acartia clausi*.

Наиболее многочисленная промысловая рыба Черного моря — хамса, или анчоус. Она составляет 28—43% всего годового улова рыбы у берегов Крыма и 50—70% — у берегов Кавказа (Аверкиев, 1941). Хамса — планктоноядная рыба, причем веслоногие составляют значительную часть ее пищи. По данным Л. А. Чаяновой (1949), максимальная интенсивность питания наблюдается в течение весны и лета в прибрежных районах моря, где биомасса зоопланктона, как указывает В. Н. Никитин (1945), гораздо выше, чем в открытой его части. Поскольку в период откорма хамсы *Centropages kröyeri* является самым важным компонентом зоопланктона, то вполне понятно, что именно эта форма и была выбрана нами в качестве объекта исследования.

C. kröyeri в Черном море появляется только в летний период (с мая по сентябрь), в основном в прибрежных и мелководных районах, сосредоточиваясь на глубине до 10—15 м (Никитин, 1926; Галаджиев, 1948). Максимальная встречаемость наблюдается в августе (Долгопольская, 1940; Чаянова, 1950). По данным Л. М. Баркаловой (1940), *C. kröyeri* в летний период составляет 11% биомассы всего прибрежного зоопланктона и 23% биомассы веслоногих. Это значительная величина, если учитывать, что вообще наибольшая биомасса зоопланктона сосредоточена в прибрежье.

Вопрос об основной естественной пище зоопланктеров давно интересовал ученых, по этому поводу высказывались самые разнообразные точки зрения. Большинство исследователей особое значение как пищевому объекту веслоногих придает фитопланктону. Первые сведения о питании веслоногих встречаются в работе Гензена (Hensen, 1893), в которой он отмечает наличие в их кишечниках «зеленой массы». Работы последующих лет освещают этот вопрос на примере питания веслоногих из северных морей, где основную массу пищи веслоногих составляют диатомовые водоросли (приблизительно 60%, в то время как жгутиковых — 36% всего видового состава фитопланктона).

При оценке пищевого значения различных компонентов пищи некоторые авторы отдают предпочтение диатомеям. Маршалл и др., а также Уимпенни (Marshall, Nicholls a. Orr, 1934; Wimpenny, 1936; Marshall, 1949) отмечают, что размножение веслоногих совпадает с пиками в развитии диатомей, а не жгутиковых. Кроме того, экспериментальным путем (Marshall a. Orr, 1952; Raymont a. Gross, 1942) установлено, что отсутствие диатомовой пищи задерживает нерест самок *Calanus*. Адаптация к диатомовой пище отразилась и на строении ротовых частей копепод. На мандибулах ряда веслоногих дальневосточных морей обнаружены кремневые «коронки», которые, по всей вероятности, предназначены для разгрызания створок диатомей (Беклемишев, 1954). Не менее существенным приспособлением является наличие у веслоногих ферментов, способствующих перевариванию диатомовых водорослей (Bond, 1933).

Черное море по соотношению диатомовых и жгутиковых весьма близко к Северному морю (диатомей — 56%, жгутиковых — 36%), однако, как отмечает Г. Н. Миронов (1941), в кишечнике наиболее массовых черноморских веслоногих преобладают не диатомей, а жгутиковые, хотя качественный состав пищи не отличается от такового веслоногих из морей умеренной и холодной зоны. Причина такой разницы заключается, вероятно, в относительно мелких размерах рачков из Черного моря, которым поедание крупных диатомей оказывается часто не под силу.

Материал и методика

Изученный нами материал собирали в течение июня — сентября 1953 г. в Севастопольской бухте. Пробы зоо- и фитопланктона брали одновременно, каждую декаду. Кроме того, 23—24 июля была взята одна суточная станция с сериями через 4 часа. Для сбора зоопланктона использовали сеть Джеди, диаметром 36 см, из сита № 49. Для изучения фитопланктона отбирали воду батометром объемом 1 л. Пробы брали из поверхностного слоя воды (горизонт 0—5 м). Из каждой пробы зоопланктона было отобрано и вскрыто по 10—15 экз. взрослых *C. kröyeri*. Всего просмотрено 145 кишечников.

Результаты исследования

Просмотр подекадного материала дал возможность установить качественный состав пищи *C. kröyeri* за летний период. В пище этого рачка обнаружено 16 видов водорослей, из них 11 видов жгутиковых и 5 видов диатомовых. Для мелких веслоногих у берегов Канады Лове (Lowe, 1936) указывает 21 вид диатомей.

Процент встречаемости отдельных компонентов пищи даст возможность судить о зависимости между составом фитопланктона и содержанием кишечника. Из табл. 1 видно, что основную пищу *C. kröyeri*, если судить по проценту встречаемости, составляли жгутиковые — *Prorocentrum micans* и *Exuviaella cordata* — при относительно высокой их концентрации в планктоне. В значительном проценте встречается в кишечниках также паннопланктонная *Thalassiosira pana*, хотя в планктоне ее сравнительно немного.

Предположение о том, что тут четко проявляется избирательность в питании *C. kröyeri*, по всей вероятности, неосновательно, тем более, что улавливаемость мелких клеток, как указывает К. В. Беклемишев (1954), гораздо меньше, чем крупных. Скорее всего *Thalassiosira pana* концентрируется небольшими, но густыми скоплениями и таким образом оказы

Численность в планктоне и встречаемость отдельных компонентов пищи в кишечниках *Centropages kröyeri* в июле — августе 1953 г.

(горизонт — 0—5 м)

Организм	Июль		Август	
	встречаемость в кишечниках (в %)	число клеток в 1 л воды	встречаемость в кишечниках (в %)	число клеток в 1 л воды
<i>Prorocentrum micans</i>	100	30 000	70	4 000
<i>Exuviaella cordata</i>	17	9 000	12	7 000
<i>Exuviaella compressa</i>	8,5	4 300	5	250
<i>Peridinium Steinii</i>	3	—	—	—
<i>Peridinium pallidum</i>	3	—	—	—
<i>Peridinium</i> sp.	6	—	—	—
<i>Gonyaulax</i> sp.	8,5	200	2	60
<i>Amphidinium</i> sp.	3	—	—	—
<i>Glenodinium</i> sp.	—	—	2	250
<i>Gymnodinium</i> sp.	—	—	2	2 185
<i>Dinophysis</i> sp.	6	—	—	—
<i>Chaetoceros</i> sp.	—	40 000	2	143 000
<i>Thalassiosira nana</i>	17	1 800	41	19 000
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	—	—	20	286 000
<i>Coscinodiscus</i> sp.	3	600	10	—
<i>Cocconeis</i> sp.	—	—	5	125

ваются подчас недоступной для литрового батометра, но доступной для веслоногих. Предположение о неравномерном распределении фитопланктона допустимо и по отношению к видам с более крупными клетками; поэтому отдельные виды водорослей, которые встречаются в кишечниках *C. kröyeri*, отсутствуют в пробах, взятых батометром, например *Peridinium* и *Coscinodiscus*. Из этого, однако, не следует, что содержимое кишечника рачка точнее отражает качественный состав фитопланктона, чем проба, взятая батометром, так как многие формы, особенно относительно крупные диатомеи, встречаясь в пробах, отсутствуют в кишечниках, например *Chaetoceros*, *Skeletonema*, *Leptocylindrus* и др. Необходимо также отметить, что формы, состоящие из округлых, одиночных клеток, постоянно составляют основную часть пищи рачка, поскольку даже в августе, в период «цветения» *Thalassionema nitzschioides* и явного преобладания ее в планктоне, она все же уступала по встречаемости в кишечнике формам с округлыми клетками.

Поскольку для выяснения роли данного вида пищи недостаточно одних сведений о ее встречаемости, так как частая встречаемость не всегда означает большую биомассу, то мы вычисляли и индексы наполнения кишечника (табл. 2).

При сопоставлении индексов, указанных в табл. 2, оказалось, что в качестве корма *C. kröyeri* жгутиковые, а из них *Prorocentrum micans* (самая массовая и относительно крупная водоросль размером 40 м) имеют основное значение в питании в течение июля — августа. Диатомеи же начинают составлять существенную часть пищи при значительной концентрации их в планктоне, однако и в этом случае преобладают жгутиковые. По данным Г. Н. Миронова (1941), преобладание перидиний в кишечниках ряда веслоногих наблюдается и зимой, когда основную массу фитопланктона составляют диатомовые водоросли. В июле — августе 1953 г., как правило, в кишечниках *C. kröyeri* не встречались такие относительно крупные колоннальные диатомеи, как *Leptocylindrus*, *Skeletonema*.

Таблица 2

Средний состав содержимого кишечника одного экземпляра *Centropages kröyeri* в июле—августе 1953 г.
(горизонт — 0 — 5 м)

Организм	Число клеток				Биомасса клеток в 1 л (в мг)		Частные индексы наполнения	
	в кишечнике		в 1 л воды					
	Июль	Ав- густ	Июль	Август	Июль	Ав- густ	Июль	Ав- густ
<i>Prorocentrum micans</i>	7,8	3,1	30 000	2 000	388	22,8	17	7
<i>Exuviaella cordata</i>	0,13	0,35	9 000	12 500	18	19	0,4	0,1
<i>E. compressa</i>	0,06	0,1	4 300	375	56	4,9	0,13	0,2
<i>Gonyaulax</i> sp.	0,1	—	200	—	3	—	0,3	—
<i>Glenodinium</i> sp.	—	0,15	—	375	—	1,5	—	0,01
<i>Gymnodinium</i> sp.	—	0,03	—	3 000	—	3,8	—	0,006
<i>Peridinium</i> sp.	0,06	—	—	—	—	—	0,1	—
<i>P. pallidum</i>	0,03	—	—	—	—	—	0,06	—
<i>Dinophysis</i> sp.	0,06	—	—	—	—	—	0,3	—
<i>Thalassiosira nana</i>	0,25	0,52	1 300	19 000	0,8	11,2	0,03	0,05
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	—	7,8	—	395 000	—	513,2	—	1,7
<i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cocconeis</i> sp.	0,03	0,09	600	—	4,5	—	0,03	0,1
Всего	8,52	12,065	45 400	450 250	419,9	576,4	17,99	9,48

Chaetoceros, *Rhizosolenia*, составляющие основу биомассы фитопланктона. Поскольку же *C. kröyeri* является сравнительно крупной и многочисленной формой летнего зоопланктона, то основная масса диатомей, по крайней мере летом, повидимому, не используется растительноядными веслоногими в Черном море, хотя процент диатомей в фитопланктоне этого моря лишь незначительно меньше, чем в Северном море, где веслоногие используют их максимально.

Суточный ритм в питании веслоногих, в частности *Centropages kröyeri*

Фуллер Кларк (Fuller a. Clarke, 1936), изучая в условиях опыта процесс фильтрации у *Calanus finmarchicus*, установили, что коэффициент фильтрации, т. е. объем воды, профильтрованной рачком в единицу времени, зависит прежде всего от физических факторов (температура, свет и т. п.). Разная степень воздействия этих факторов обуславливает, по их мнению, наличие суточного ритма в питании веслоногих. На существование этого ритма указывали Гульд (Gauld, 1951), Фуллер (Fuller, 1937), Уимпенни (Wimpeny, 1938). Последний автор объясняет ритм не столько физическими факторами, сколько увеличением ночью количества делящихся диатомей, потребляемых рачками. Истинные причины ритма пока еще не выяснены. В опытных условиях Гульд (Gauld, 1953) суточного ритма не наблюдал, иногда он отсутствует и в природе (Lebour, 1922). При рассмотрении материалов суточной станции, собранных 23—24 июля 1953 г. в Севастопольской бухте, было обнаружено заметное увеличение интенсивности питания в ночные часы, т. е. установлено наличие ритма (табл. 3). Как видно из табл. 3, количество фитопланктона в единице объема воды в течение суток меняется мало, в то время как число клеток в кишеч-

Таблица 3
Суточные изменения количества клеток в кишечниках взрослых *Centropages kröyeri* и количества клеток фитопланктона в 1 м³ воды
(горизонт — 0—5 м)

Число клеток	Время суток (в час.)					
	8	12	16	20	24	4
В кишечнике	3,2	2	1,8	10,5	19,7	25,8
В 1 м³ воды (в млн.)	25,1	43,5	3,1	61	47,5	79

нике в ночные и вечерние часы увеличивается примерно в 10 раз по сравнению с дневными. Таким образом, даже по данным одной суточной станции можно уловить наличие ритмики питания.

Данные суточной станции представляют интерес для выяснения величины суточной потребности в пище одного рачка. Табл. 4 дает представление об изменении содержимого кишечника *C. kröyeri* в течение суток. Качественный состав пищи несколько обогащается ночью. Максимальное наполнение кишечника также соответствует ночному и вечернему времени. Это, вероятно, связано с большей активностью рачков в эти часы.

Таблица 4
Изменение состава и количества пищи у *Centropages kröyeri* в течение суток
(среднее количество клеток в кишечнике)

Организм	Время суток (в час.)					
	8	12	16	20	24	4
<i>Prorocentrum micans</i>	2,7	1,4	0,7	8	16	22
<i>Exuviaella cordata</i>	—	0,2	0,4	0,6	0,36	0,5
<i>Exuviaella compressa</i>	—	—	0,3	0,1	0,27	0,1
<i>Gonyaulax</i> sp.	—	—	—	0,4	—	—
<i>Gymnodinium</i> sp.	—	—	—	0,3	—	—
<i>Dinophysis</i> sp.	—	—	—	—	0,27	0,25
<i>Peridinium Steinli</i>	—	—	—	—	—	0,1
<i>Peridinium</i> sp.	0,4	0,2	—	0,1	0,18	—
<i>Thalassiosira nana</i>	0,1	—	0,3	0,7	2,6	2,6
<i>Cocconeis</i> sp.	—	0,2	0,1	0,3	—	0,1
<i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	—	—	—	—

Суточная пищевая потребность одного экземпляра может быть определена как сумма средних величин наполнения кишечника в течение суток. Для *C. kröyeri* минимальная величина потребляемой им пищи составляет 4,8% его веса (индекс наполнения — 480), или 63 клетки фитопланктона¹. Зная число рачков и их суточную потребность в пище, а также число клеток фитопланктона в единице объема воды, можно определить процент выедания фитопланктона веслоногими. Произведя соответствующие расчеты, получаем, что в июле *C. kröyeri* поедает за сутки 0,04% общего

¹ Веса клеток фитопланктона взяты из работы Н. В. Морозовой-Водяницкой (1948). Вес рачка определен по таблице весов из работы М. М. Камшилова (1951).

наличного числа клеток потребляемых им видов фитопланктона, в августе — 0,02%. Полученные цифры указывают на полную обеспеченность пищей *C. kröyeri*.

2. ПИТАНИЕ НАУПЛИУСОВ

Введение

В литературе почти отсутствуют данные по питанию науплиусов веслоногих ракообразных. Все, что известно о питании науплиусов, в основном получено при экспериментах, целью которых было выращивание веслоногих на определенных культурах водорослей (Чаянова, 1950; Allen а. Nelson, 1910; Raymont а. Gross, 1942). Однако эти экспериментальные данные не дают представления о естественной пище науплиев. О ритме их питания, продолжительности пищеварения, о самом процессе переваривания пищи данных в литературе также не имеется.

На материале, взятом в июле — августе 1953 г. в Севастопольской бухте сетью Джеди из сита № 49 с горизонта 0—5 м, оказалось возможным осветить вопрос о питании науплиусов *C. kröyeri* и отчасти *Acartia* и *Paracalanus*. За июль и август просмотрено 240 науплиусов. Просмотр кишечника производили под микроскопом с иммерсионной системой.

Питание науплиусов *Centropages kröyeri*

Просматривались особи размером 120—270 μ . Пища в виде оформленных клеток встречалась у науплиусов с третьей стадии, т. е. у особей, достигших размера 160 μ и более. Однако у всех особей, независимо от размера, в кишечниках постоянно встречалась зеленая неопределимая масса (детрит). Абсолютно пустые кишечники были редки. Среди оформленных элементов пищи встречались исключительно клетки округлой формы следующего видового состава: из перидиней — *Prorocentrum micans* (40 μ), *Exuviaella cordata* (24 μ), *Exuviaella compressa* (46 μ), *Gymnodinium* sp. (15—20 μ); из диатомей — *Thalassiosira nana* (10 μ).

Пища в виде оформленных клеток встречалась только в кишечниках метанауплиусов; потому приводимые ниже данные относятся только к ним.

При анализе соотношения между концентрацией потребляемых клеток в фитопланктоне и их встречаемостью в кишечниках оказалось, что между этими величинами существует прямая зависимость (табл. 5)

Таблица 5

Встречаемость оформленных клеток в кишечнике метанауплиусов *Centropages kröyeri* и концентрация их в фитопланктоне

(горизонт 0—5 м)

Состав пищи	Июль		Август	
	встречаемость клеток в кишечниках (в %)	число клеток в 1 л воды	встречаемость клеток в кишечнике (в %)	число клеток в 1 л воды
<i>Prorocentrum micans</i>	79	39 000	32	1 750
<i>Exuviaella cordata</i>	5	10 000	4	10 000
<i>Exuviaella compressa</i>	2	5 500	0	375
<i>Gymnodinium</i> sp.	2	1 250	2	3 000
<i>Thalassiosira nana</i>	2	1 750	0	10 000
Детрит	21	—	51	—

Поскольку содержимое кишечника метанауплиусов определялось не только качественно, но и количественно, то удалось проследить в течение июля и августа изменение не только состава пищи, но и индексов наполнения кишечника, которые приведены в табл. 6.

Сравнение этих индексов с данными о биомассе отдельных компонентов фитопланктона показывает, что когда в июле в планктоне преобладали жгутиковые, эта же группа преобладала и в кишечниках (табл. 7). В августе в планктоне резко уменьшилась биомасса жгутиковых и преобладание получили диатомовые вследствие вспышки развития *Thalassionema nitzschioides*. Но так как эта диатомея оказывается непригодной в пищу метанауплиусам, то в августе наблюдалось уменьшение среднего индекса наполнения кишечника метанауплиусов *C. krøyeri*.

Таким образом, в течение июля — августа основную массу пищи метанауплиусов *C. krøyeri* составляли жгутиковые, диатомеи были представлены в июле лишь отдельными клетками наннопланктонной формы *Thalassiosira nana*, в августе же их и вовсе не было, несмотря на резкое увеличение количества диатомей в планктоне. Согласно гипотезе Мунка и Рейли (Munk a. Riley, 1952), образование колоний у мелких планктонных водорослей служит защитным приспособлением против выедания их мелкими зоопланктерами. Эта гипотеза вполне оправдывает себя в отношении науплиусов, которые неспособны поедать колониальную *Thalassionema nitzschioides* и в очень малой степени поедают *Thalassiosira nana*, образующую цепочки.

Таблица 6

Средняя величина индекса наполнения кишечника метанауплиусов *Centropages krøyeri* (в промилле)

Группа	Июль	Август
Dinoflagellata	175,9	48,4
Diatomeae	0,1	0,4
Сумма	176	48,8

Таблица 7

Биомасса компонентов фитопланктона (в мг м³)

Группа	Июль	Август
Dinoflagellata	598	57
Diatomeae	255	1180
Сумма	853	1237

Изложенное показывает, что метанауплиусы *C. krøyeri* используют в пищу в основном неколоннальных жгутиковых, а из них — более крупных. Таковым является *Prorocentrum micans* (40 μ), который остается излюбленной пищей даже при резком падении его концентрации в планктоне. Предпочтительное поедание этого вида, вероятно, вызвано его миндалевидной формой, удобной для заглатывания. Иными словами, тут очевидно наличие у метанауплиусов избирательной способности, что вполне соответствует способу захвата пищи у метанауплиусов.

Питание науплиусов *Acartia* и *Paracalanus*

Как уже указывалось, кроме науплиусов *C. krøyeri*, просматриваясь кишечники науплиусов *Acartia* и *Paracalanus*. Из 66 науплиусов *Acartia*

размером 180—290 μ лишь у четырех в кишечниках были встречены клетки *Prorocentrum micans*, а у остальных кишечники оказались наполнены только детритом. У науплиусов *Paracalanus* размером 230—410 μ в кишечниках всех 12 просмотренных экземпляров оказался только детрит. Предположение, что у науплиусов *Acartia* и *Paracalanus* захват оформленных частиц затруднен недостаточным размером ротового отверстия, оказывается необоснованным, поскольку заглоченные клетки *Prorocentrum micans* были обнаружены у более мелких науплиусов *Acartia*. Вероятно, это объясняется избирательностью, с предпочтением детрита, либо с иным, чем у *C. kröyeri*, способом захвата пищи. Во всяком случае, совершенно очевидно, что оформленные клетки не являются основной пищей науплиусов *Acartia* и *Paracalanus*. Скорее всего такой пищей является детрит с населяющими его бактериями.

Суточный ритм питания науплиусов

Изучение питания науплиусов представляет интерес для выяснения их роли в качестве потребителей фитопланктона, поскольку науплии веслоногих иногда составляют значительную часть планктона. Для этого необходимо знание ритма питания, его интенсивности и скорости пищеварения. Сведения в литературе по этому вопросу отсутствуют. Мы обработали материалы одной суточной станции и получили данные о количестве пищи, потребляемой одним метанауплиусом в сутки при условии опорожнения кишечника не чаще, чем раз в 4 часа. Суточная станция была сделана в Севастопольской бухте 23—24 июля 1953 г.; пробы брали сериями через 4 часа.

Из каждой пробы просматривали по 10—15 экз. метанауплиусов *C. kröyeri* размером 180—870 μ . Наиболее интенсивное питание наблюдалось в вечерние и ночные часы.

Имеющийся материал позволяет определить минимальные количества пищи, поедаемые одним метанауплиусом за сутки. Для этого может быть использована сумма средних величин наполнения кишечника во всех сериях проб суточной станции, составляющая 6,2 клетки. В весовом выражении это соответствует 0,000074 мг (веса взяты из таблицы в работе Н. В. Морозовой-Водяницкой, 1948). Вес метанауплиуса можно рассчитать, приравнявая его тело к какой-нибудь геометрической фигуре и вычисляя объем этой фигуры, а удельный вес принимая за единицу. Для метанауплиев *C. kröyeri* вес вычисляли, приравнявая объем тела к сумме объемов конуса и цилиндра. Вычисленный этим способом вес оказался равен 0,0015 мг. Таким образом, съедаемая метанауплиусом *C. kröyeri* за сутки пища составляет в среднем 5% его веса, а индекс наполнения равен 500. У взрослых особей того же вида полное опорожнение кишечника в чистой воде происходит через 1—2 часа, а у науплиусов надо полагать, оно происходит чаще, так как процессы обмена у молодых протекают интенсивнее. Следовательно, указанный выше вес дает лишь минимальное количество съедаемой метанауплиусом *C. kröyeri* за сутки пищи в виде оформленных клеток.

ВЫВОДЫ

1. В пище *Centropages kröyeri* как по проценту встречаемости, так и по весу в течение июля — августа 1953 г. преобладали перидиней. в первую очередь *Prorocentrum micans*.

2. Предпочтение перидиней, а не диатомовым водорослям у *C. kröyeri* вызвано, по всей вероятности, не наличием избирательной

способности к пище, а недоступностью диатомей по размерам для данного вида веслоногих.

3. Анализ материалов суточной станции из Севастопольской бухты подтверждает наличие суточной ритмики в питании *C. kröyeri*.

4. В июле — августе содержащиеся в единице объема воды *C. kröyeri* поедают за сутки из этого же объема сотые доли процента пригодного им в пищу фитопланктона, содержащегося в том же объеме.

5. Отсутствие крупных колониальных диатомей в кишечниках у такой массовой и относительно крупной летней формы, как *C. kröyeri*, а также малый процент потребления основной пищи указывают на недоиспользование веслоногими фитопланктона в прибрежной части Черного моря.

6. Среди метанауплиусов *Acartia*, *Centropages* и *Paracalanus* лишь метанауплиусы *C. kröyeri* и частично *Acartia* активно заглатывают оформленные клетки фитопланктона; заглатываются клетки только округлой формы.

7. В пище метанауплиусов *C. kröyeri* преобладают клетки жгутиковых относительно крупных размеров (до 40 μ), что указывает на избирательное отношение их к пище.

8. Факт преимущественного заглатывания метанауплиусами одиночных клеток согласуется с гипотезой Мунка и Рейли о колоннальности мелких водорослей как защитном приспособлении против поедания мелкими потребителями.

9. Кроме перидиней, в кишечниках науплиусов часто встречается детрит, который является, по всей вероятности, важным пищевым компонентом (у *Acartia* и *Paracalanus* — 94—100% встречаемости).

10. За сутки один метанауплиус *C. kröyeri* потребляет оформленных клеток фитопланктона в количестве не менее 5% своего веса.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверкиев Ф. 1941. Современное состояние рыбной промышленности Азовско-Черноморского бассейна. Работы Доно-Кубанск. научной рыбохоз. станции, вып. 8.
- Баркалова Л. М. 1940. Зоопланктон Черного моря у берегов Крыма. Зоол. журн., т. XIX, вып. 1.
- Беклемишев К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.
- Галаджиев М. А. 1948. Сравнительный состав, распределение и количественное соотношение зоопланктона Каркинитского залива и открытого моря в районе Южного берега Крыма. Тр. Севастоп. биол. станции, т. VI.
- Долгопольская М. А. 1940. Зоопланктон Черного моря в районе Карадага. Тр. Карадагск. биол. станции, вып. 6.
- Камшилов М. М. 1951. Определение веса *Calanus finmarchicus* Gunner на основании измерения длины тела. Докл. АН СССР, т. LXXVI, № 6.
- Мионов Г. Н. 1941. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. 1948. Фитопланктон Черного моря. Тр. Севастоп. биол. станции, т. VI.
- Никитин В. Н. 1926. Вертикальное распределение планктона в Черном море. Тр. Особой зоол. лабор. и Севастоп. биол. станции АН СССР, сер. II, № 9.
- Никитин В. Н. 1945. Распределение биомассы планктона в Черном море. Докл. АН СССР, т. XLVII, № 7.
- Чаянова Л. А. 1949. Питание черноморской хамсы и шпрота по материалам 1949 г. (рукопись ВНИРО).
- Чаянова Л. А. 1950. Размножение и развитие пелагических Copepoda Черного моря. Тр. Карадагск. биол. станции, вып. 10.
- Allen E. J., Nelson E. W. 1910. On the artificial culture of marine plankton organisms. J. Mar. Biol. Ass., v. 8.

- Bond R. M. 1933. A contribution to the study of the natural foodcycle in aquatic environments with particular consideration of microorganisms and dissolved organic matter. Bull. Bingh. Oceanogr. Coll., v. 4 (Art. 4).
- Fuller J. 1937. Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. Biol. Bull., v. 72.
- Fuller J. H., Clarke G. L., 1936. Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus*. Biol. Bull., v. 70, No. 2.
- Gauld D. T. 1951. The grazing rate of planktonic Copepods. J. Mar. Biol. Ass., v. 29 No. 3.
- Gauld D. T. 1953. Diurnal variation in the grazing of planktonic Copepods. J. Mar. Biol. Ass., v. 31, No. 3.
- Hensen V. 1893. Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meer treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. 6-ter Ber. Komm. wiss. Unters. Deutsch. Meere in Kiel f. d. Jahr. 1887--1891.
- Lebour M. 1922. The food of plankton organisms. J. Mar. Biol. Ass., v. 12, No. 4.
- Lowe C. W. 1936. Observations on some Pacific Diatoms as the food of Copepods and fishes. J. Biol. Board Canada, v. 3, No. 1.
- Marshall S. M. 1924. The food of *Calanus finmarchicus* during 1923. J. Mar. Biol. Ass., v. 13, No. 2.
- Marshall S. M. 1949. On the biology of the small Copepods in Loch Striven. J. Mar. Biol. Ass., v. 28, No. 1.
- Marshall S. M., Nicholls A. G., Orr A. P. 1934. On the biology of *Calanus finmarchicus*. V. Seasonal distribution, size, weight and chemical composition in Loch Striven in 1933 and their relation to phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass., v. 19, No. 2.
- Marshall S. M., Orr A. P. 1952. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII Factors affecting egg production. J. Mar. Biol. Ass., v. 30, No. 3.
- Munk W. H., Riley G. A. 1952. Absorption of nutriment by aquatic plants. J. Mar. Res., v. 11, No. 2.
- Raymont E., Gross F., 1942. On the feeding and breeding of *Calanus finmarchicus* under laboratory conditions. Proc. Roy Soc. Edinburgh, Section B., v. 61, part. 3.
- Wimpenny R. S., 1936. The distribution, breeding and feeding of some important planktonic organisms of the south-west North Sea in 1934. Part I. Fish. Invest., ser. II, v. 15, No. 3.
- Wimpenny R. S. 1938. Diurnal variation in the feeding and breeding of zooplankton related to the numerical balance of the zoo-phytoplankton community. J. d. Conseil, v. 13, No. 3.
-

ФАУНА ВОДОЕМОВ

М. Е. В И Н О Г Р А Д О В

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ЗАПАДНЫХ РАЙОНАХ БЕРИНГОВА МОРЯ

(Институт океанологии Академии наук СССР)

ВВЕДЕНИЕ

Берингово море, широко соединяющееся с Тихим океаном через глубокие проливы между Командорскими островами, Камчаткой и Алеутскими островами, по своей гидрологической характеристике мало отличается от вод северо-западной части Тихого океана и может быть названо умереннохолодным, особенно в своей глубоководной юго-западной части, куда океанические течения приносят огромное количество прогретых вод. Северное же мелководье занято несколько опресненными и охлажденными водами.

Наиболее сильное охлаждение наблюдается в районах моря, глубоко вдающихся в Азиатский материк. Опреснение происходит главным образом в результате стока таких крупных рек, как Анадырь, Юкон и Кузнецким; оно заметно усиливается летом и уменьшается зимой. Фауна Берингова моря непосредственно связана как с западно-тихоокеанской и японо-охотноморской, так и с фауной восточной части Тихого океана и Арктики. Это определяет ее большое качественное разнообразие и пестрый зоогеографический состав.

Южная часть моря, находящаяся под наиболее сильным влиянием Тихого океана, относится большинством авторов к бореальной области. Ее граница с арктической областью довольно неопределенна, так как в северных районах моря одновременно в большом количестве присутствуют и бореальные, и арктические формы. Этим можно объяснить то, что положение этой границы, согласно разным авторам, колеблется от Алеутской гряды (Ludwig, 1886; Ekman, 1935) до Чукотского моря (Дерюгин и Иванов, 1937; Гурьянова, 1939; Дьяконов, 1945; Johnson, 1953). Попытки выяснения границы между арктической и бореальной областями на основании распределения планктона сделаны в работах Штейера (Steier, 1933), Севелла (Sewell, 1948) и В. С. Степановой (1937) и К. А. Бродского (1954, 1955).

До последнего времени планктон Берингова моря оставался мало изученным. В 1913—1918 гг. прибрежный район о-ва Ванкувер в заливе Коронации обследовала Канадская арктическая экспедиция, издавшая серию отчетов, посвященных различным группам животных. В 1934 г. в северо-восточной и восточной частях моря работала американская экспедиция на куттере «Челан». К сожалению, планктон эта экспедиция собирала только до глубины 25 м. Результаты обработки ее сборов приводятся

в работе Джонсона (Johnson, 1934). В 1947 г. судном «Нереис» было сделано два десятка планктонных станций в центральном районе моря. Результаты их обработки опубликованы в статьях Джонсона (Johnson, 1951, 1953). Американская экспедиция на экспедиционном судне «Альбатрос», работавшая в разных районах Берингова моря в течение ряда лет, не опубликовала своих работ в области планктона. Все иностранные экспедиции, чьи сборы планктона были обработаны и опубликованы, работали в ограниченных районах и, как правило, производили ловы планктона только в поверхностных слоях.

В 1932—1933 гг. в западных и северных районах Берингова моря работала Тихоокеанская экспедиция Государственного гидрологического института и Тихоокеанского института рыбного хозяйства на траулерах «Дальневосточник» (1932 г.) и «Красноармеец» (1933 г.). В этой экспедиции планктон собирали до глубины 200—500 м и было сделано 2 лова на глубине более 1000 м. Результаты обработки части сборов, сделанных в 1932 г., опубликованы в работе В. С. Степановой (1937), а из остальных сборов обработаны лишь веслоногие. Сборы планктона проводились также в 1910—1914 гг. гидрографической экспедицией на судах «Таймыр» и «Вайгач» и в 1929 г. экспедицией «АКО» на ледорезе «Ф. Литке», однако материалы этих экспедиций не обработаны.

В настоящее время вопрос о количественном распределении планктона, его изменении в разные сезоны, местах концентрации и т. п. приобретает особенно большой интерес с точки зрения промысла пелагических рыб, интенсивно развивающегося в последние годы в наших дальневосточных морях. Не менее важно также детальное изучение качественного состава планктона и распределения отдельных видов в тех или иных районах в различные сезоны. Изменение распределения фаунистических группировок, характерных для того или иного типа вод, дает указания на особенности распределения и взаимоотношения различных водных масс.

Наконец, сведения о вертикальном распределении планктона необходимы для выяснения биологии отдельных видов и, следовательно, прогнозирования их скоплений на тех или иных глубинах, что важно как для рыбного промысла, так и для гидроакустической характеристики вод в разных районах моря.

Для освещения этих и многих других вопросов экспедиция Института океанологии Академии наук СССР на экспедиционном судне «Витязь» в разные сезоны проводила сборы планктона в западных районах Берингова моря.

В настоящей статье излагаются данные камеральной обработки сборов зоопланктона, производившихся в августе — сентябре 1950 г., сентябре — октябре 1951 г., июне — июле и декабре 1952 г., январе 1953 г. Во всех рейсах сборы проводились в районе, лежащем западнее линии: середина пролива между о-вом Медным и о-вом Атту — мыс Чукотский.

1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сборы планктона во всех рейсах проводили сетью Джеди из мельничного сита № 9/38 с диаметром входного отверстия 37 см. Брели вертикальные ловы по горизонтам 0—10, 10—25, 25—50, 50—100, 100—200, 200—500, 500—1000 м и далее до дна через каждые тысячу метров. При сильном ветре и дрейфе судна брали тотальные ловы 0—100 или 0—200 м.

По рейсам материал распределялся следующим образом (табл. 1)

Таблица 1
Распределение материалов по рейсам

Время рейса	Число станций, включенных в работу	Число обработан- ных проб
Лето 1950 г.	87	406
Осень 1951 г.	74	308
Весна 1952 г.	102	353
Зима 1952/53 г.	22	58
Всего	285	1125

Для характеристики суточного изменения вертикального распределения планктона в разные сезоны было сделано 6 суточных станций: одна — в проливе между мысом Африка и о-вом Беринга (осенью 1951 г.), одна — в центральной части моря (летом 1950 г.), три — в Анадырском заливе (летом 1950 г. и осенью 1951 г.) и одна — при входе в него (весной 1952 г.). Обработку материала проводили по принятой в лаборатории планктона Института океанологии методике, описанной ранее (Виноградов, 1954).

Для получения более точных данных о количестве и весе планктона подсчет вели возможно детальнее. У веслоногих отдельно подсчитывали все копеподитные стадии. Крупных животных типа сагитт, амфипод, эуфаузиид и т. п. измеряли. Пересчет на вес производили по таблицам индивидуальных весов планктеров Берингова моря, составленным в лаборатории планктона Института океанологии Е. А. Лубны-Герцык (1953).

Большая часть материала была обработана Т. И. Меллер, за что мы приносим ей глубокую благодарность.

2. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ

В результате работы экспедиционного судна «Витязь» достаточно подробно и в различные сезоны были обследованы районы западнее линии, соединяющей середину пролива между о-вами Медным и Атту с мысом Чукотским. Данные о распределении планктона в восточных и северных районах моря опубликованы в работах Джонсона (Johnson, 1934, 1951, 1953), а в северном и северо-западном — в работе В. С. Степановой (1937). На основании всех этих данных можно составить представление об общем характере распределения планктона по всей акватории моря и выделить районы, занимаемые различными фаунистическими группировками.

К. А. Бродский (1954) на основании анализа фауны *Calanoida* в Беринговом море выделяет 5 основных фаунистических группировок (беринговоморская океаническая, северо-беринговоморская, западная и восточная неритические и глубоководная), каждая из которых имеет свои руководящие и свои второстепенные виды, создающие ее фаунистический облик. Распределение и места массовых скоплений этих видов связаны с совершенно определенными гидрологическими и сезонными условиями и, меняясь вместе с их изменением, являются индикаторами этих условий.

Существование выделенных К. А. Бродским группировок подтверждается и для других групп животных. В общем мы принимаем предложенное им районирование Берингова моря, хотя вынуждены несколько

изменить границы группировок, используя наш материал, собранный в разные сезоны.

1. Поверхностные воды (до глубины 200 м) всей глубоководной части моря входят в область, занимаемую южно берингово-океанической группировкой, или, короче, группировкой открытого моря. Ее фаунистический состав почти не отличается от населения поверхностных слоев северо-западной части Тихого океана. Для этой группировки характерно присутствие больших количеств массовых батипелагических видов дальневосточных морей — *Calanus cristatus*, *Eucalanus bungii* и *Calanus tonsus*, а также менее многочисленных батипелагических видов, таких, как *Racovitzanus antarcticus*, *Scolecithricella minor*, *Parathemisto japonica*, *Oncaea borealis*, *Primno macropa*, *Tomopteris* sp и т. д. Три первые вида, как правило, составляют основную массу планктона и служат основной пищей сельди в Беринговом море.

Эта группировка проникает вдоль Алеутских островов к Аляскинскому заливу, а вместе с теплой струей центрально-берингоморских вод — в устьевую часть Анадырского залива, пересекает его широкой полосой и идущим на север течением проносится, смешиваясь с северо-берингоморской и неритической группировками, вплоть до Берингова пролива и даже проникает в Чукотское море (рис. 1). Кроме того, судя по данным экспедиции на «Челане», виды, характеризующие эту группировку, были встречены западнее о-ва Нунивак и между мысом Румянцева и о-вом Св. Лаврентия, куда эти виды проникают, вероятно, вместе с восточным потоком, идущим на север.

Наиболее полно группировка открытого моря выражена в юго-западном районе. Этот район, прилегающий к широким проливам Алеутской гряды и Командорских островов и непосредственно сообщаящийся с водами океана, естественно, сильнее всего подвержен его влиянию. В указанном районе холодный промежуточный слой наиболее сильно «размыт», а поверхностные воды прогреты. Вместе с этими теплыми поверхностными водами довольно далеко на север (до 60° с. ш.) проникают такие тепловодные виды, как *Calanus pacificus*. И в более глубоких слоях вторгающиеся через проливы океанские воды приносят животных, обычных для северо-западной части Тихого океана, но не встречающихся, как правило, в планктоне Берингова моря. Так, на нескольких южных станциях, на глубине порядка 100—500 м, в ловах ринг-тралом были обнаружены *Sagitta lyra* (достигавшие 57 мм длины), *Phronima sedentaria*, *Paraphronima crassipes* и т. п.

2. В северной части моря по шельфу располагается северо-берингоморская океаническая, или северная, группировка. Ее фаунистический состав характеризуется в первую очередь негативными чертами: полным или почти полным отсутствием основных форм группировки открытого моря, и в первую очередь *Calanus cristatus*, *C. tonsus*, *Primno macropa* и других тепловодных видов, а также видов, характерных для прибрежных районов. Позитивными чертами, характеризующими эту группировку, следует считать наличие скоплений *Calanus finmarchicus* и присутствие холодноводной гиперииды — *Parathemisto libellula*, проникающей в Полярном бассейне до 85° с. ш.

В районе работ «Витязя» данная группировка в наиболее чистом виде выражена лишь на небольшом участке в предустьевом пространстве Анадырского залива; однако, судя по данным экспедиций «Челан» и «Нерис» (Johnson, 1953), область, занимаемая этой группировкой, охватывает обширный район между о-вами Св. Лаврентия и Св. Матвея, т. е. зону холодных вод, имеющих круглогодично отрицательную или близкую

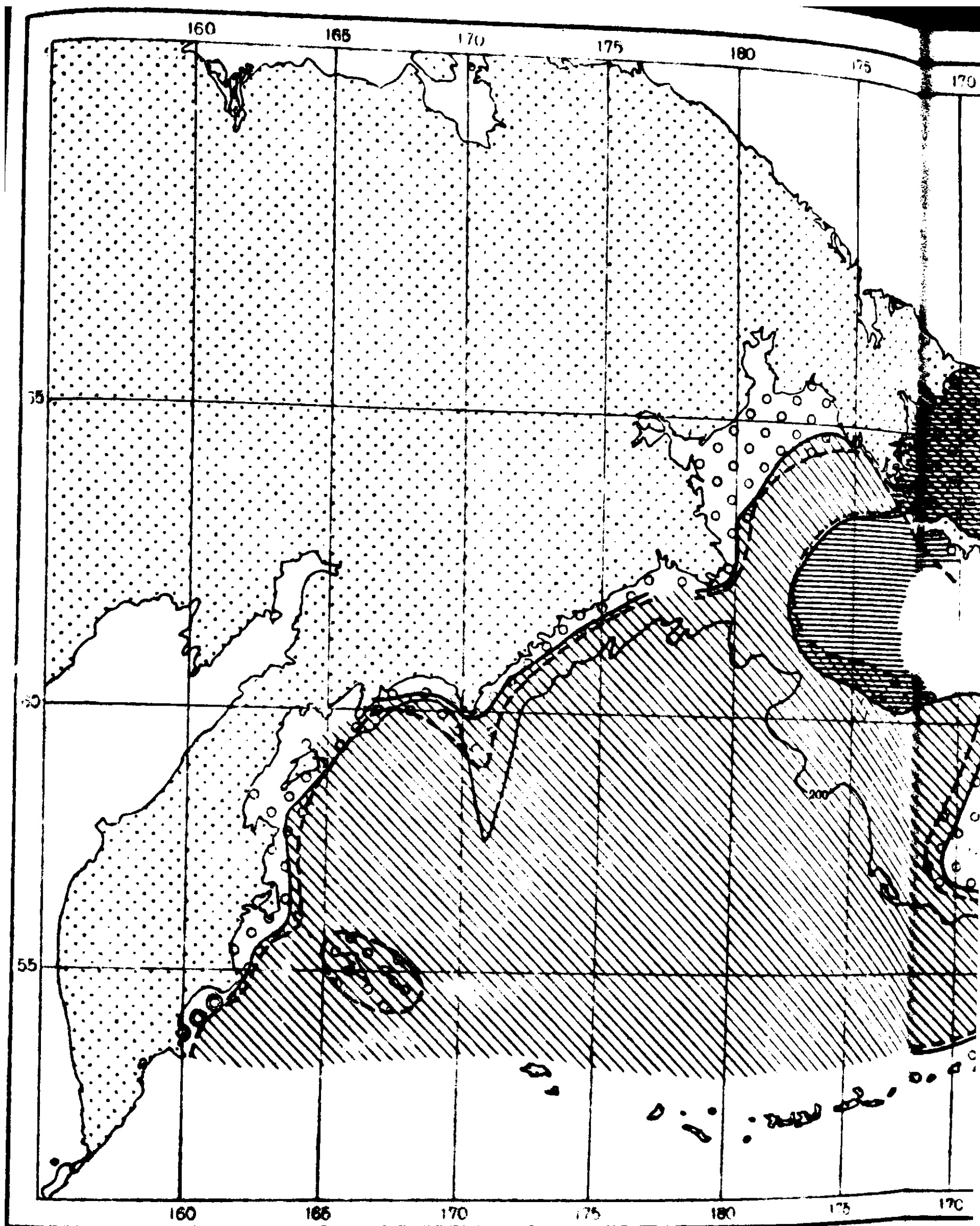


Рис. 1 Фаунистические группировки зоопланктона Беринго

1 — южно-беринговоморская океаническая группировка. 2 — северо-беринговоморская океаническая гр
3 — восточная веритическая группировка

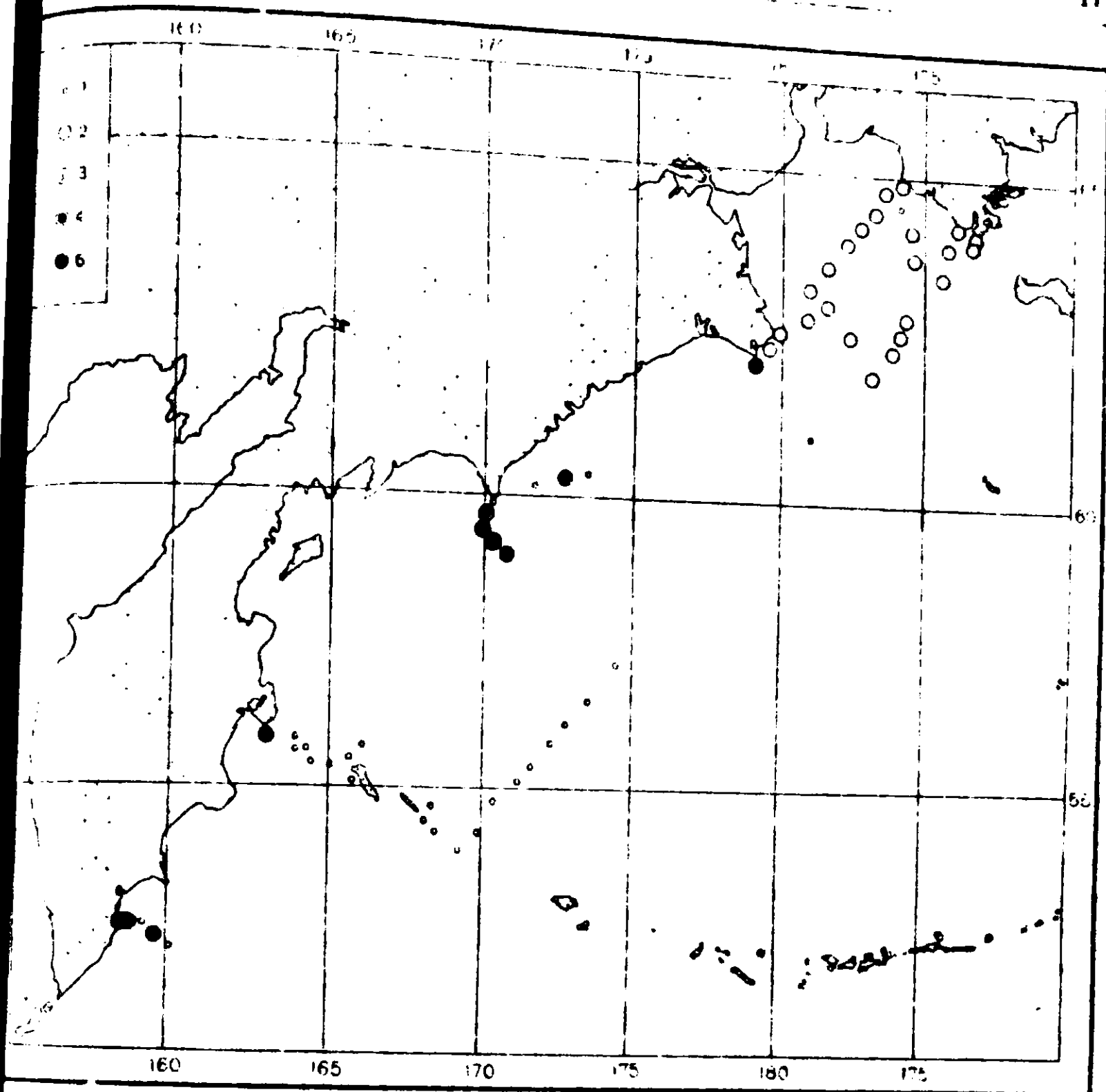


Рис. 2. Распределение *Calanus finmarchicus* осенью 1951 г.

1 — станции, на которых *C. finmarchicus* отсутствовал; 2 — станции, на которых *C. finmarchicus* обнаружен на глубине 50 м; 3 — станции, на которых верхняя граница распространения *C. finmarchicus* лежит между 50 и 100 м; 4 — станции, на которых верхняя граница распространения *C. finmarchicus* лежит между 100 и 200 м; 5 — станции, на которых *C. finmarchicus* был обнаружен только на глубже 200 м.

по температуре и несколько пониженную соленость. Севернее о-ва В. Лаврентия эта группировка смешивается с группировкой открытого моря и неритическими группировками. Некоторые характерные для нее формы, как, например, *C. finmarchicus*, с холодными придонными водами в небольших количествах проникают в Анадырский и Чукотский заливы, вместе с холодным сточным течением спускаются вдоль Азиатского берега вплоть до мыса Лопатки (рис. 2).

3—4. Летом и осенью прибрежные воды, а также обширные мелководья восточной и северной частей моря и Анадырского залива заняты неритической группировкой, придерживающейся сильно опресненных и более или менее теплых вод. Довольно условно она может быть поделена на западную неритическую группировку и восточную неритическую группировку.

Область, занимаемая неритической группировкой, очень сильно изменяется в разные сезоны года, расширяясь летом и почти сходя на нет зимой. Ниже мы остановимся на этом подробнее.

Обе группировки состоят из сходных форм. Для наиболее мелководных и сильно опресняемых районов (но не для солоноватых вод) характерны большие скопления *Podon leuckarti*, *Centropages mcmurricchi* и в некоторых районах *Acartia clausi*, которая встречается иногда в больших количествах в солоноватых и даже почти пресных водах эстуариев рек. В тех же водах, но заходя и в более открытые и осолоненные участки, обитают науплиусы *Balanus*, личинки *Bivalvia*, *Acartia longiremis* и в небольших количествах — *Eurytemora herdmani*. Наконец, в прибрежных, но не сильно опресняемых водах, а иногда и в водах открытого моря держатся личинки илокожих. Личинки полихет в зависимости от того к каким видам они принадлежат, в своем массовом развитии иногда (осенью) приурочены только к прибрежным водам и прекрасно характеризуют неритическую зону, а иногда (весной) встречаются буквально по всей акватории моря.

Обширные мелководья восточной части моря, сильно опресненные, находящиеся под воздействием теплого океанского течения, позволяя особенно богато развиваться неритической тепловодной фауне, проникающей вместе с теплым течением вплоть до Берингова пролива и заходящей в Чукотское море. Севернее о-ва Лаврентия, вследствие более суровых температурных условий, область, занимаемая тепловодными видами резко суживается, а состав их обедняется (выпадает, например, *Paralabidocera amphitrites*).

Весь же остальной район севернее о-ва Лаврентия занят более холодноводными неритическими видами, характерными для обоих побережий. Они смешаны здесь с видами группировки открытого моря и северной группировки. Эта общая для обоих побережий фауна, лишенная наиболее тепловодных видов, которая занимает вдоль азиатского побережья южнее о-ва Лаврентия относительно узкую полосу, расширяющуюся лишь в Анадырском и Олюторском заливах, и является западно-берингово-океанской неритической группировкой. В. С. Степанова (1937) указывает мало форм, характерных для восточной группировки и отсутствующих в западной. Однако впоследствии почти все они были найдены и у азиатского побережья: *Podon leuckarti*, *Acartia longiremis*, *Acartia clausi*, *Centropages mcmurricchi* и *Eurytemora herdmani* в больших количествах (несколько тысяч экземпляров в кубическом метре) встречены нами в разных районах Анадырского залива, *Eurytemora herdmani* — в южных районах моря у мыса Африки. *Tortanus discaudatus* позднее был обнаружен самой же В. С. Степановой в Авачинской бухте (Ушаков, 1947), А. К. Гейрих — у бухты Вилючинской, и наконец несколько экземпляров *Paralabidocera amphitrites* найдены А. К. Гейрих в районе мыса Лопатка.

Таким образом, видовой состав планктона обоих побережий надо признать идентичным. Различия между западной и восточной группировками сводятся к различному количественному соотношению тепловодных и холодноводных видов и исчезновению некоторых тепловодных видов у азиатского побережья в более южных широтах, чем у американского.

Однако тепловодная восточная неритическая группировка выражена особенно полно лишь в хорошо прогретых, наиболее мелководных районах американского побережья. При удалении от берега из нее выпадают наиболее тепловодные неритические формы, и она по своему составу фактически перестает отличаться от западной неритической группировки.

В наиболее опресненных районах обитает солоноватоводный комплекс, состоящий из *Limnocalanus grimaldii*, *Heteroscopa* sp., *Bosmina* sp., *Acartia clausi* и т. п. Этот комплекс был встречен нами в лимане р. Анадырь, и

вероятно, обитает и в эстуариях других рек. Выносимые течением в море, эти виды быстро гибнут. Так, в поверхностных, но уже осолоненных водах при входе в Анадырский лиман мы обнаружили большое количество мертвых самок и самцов *Limnocalanus grimaldii*.

5. Ниже холодного промежуточного слоя, на глубине более 200 м, фауна южно-берингоморской океанической группировки начинает сменяться фауной глубоководной берингоморской группировки, которую К. А. Бродский относит к северо-западной глубинной провинции северо-тропической глубинной области.

Появление глубоководных форм именно ниже 200—300 м связано с относительным постоянством и малыми сезонными колебаниями условий в этих слоях. Слой 200—500 м, а тем более глубже лежащие слои по своим гидрологическим характеристикам мало отличаются от соответствующих вод Тихого океана, что позволяет глубоководной тихоокеанской фауне беспрепятственно проникать в Берингово море. Резкое обогащение фауны слоя 200—500 м видно хотя бы из того, что в нем, как указывает К. А. Бродский (1952а), по сравнению с лежащим выше слоем, появляется 18 новых видов веслоногих. Это обогащение тем более значительно, что выше теплого слоя 200—500 м лежит холодный слой с постоянно низкими температурами, непригодными для обитания более тепловодной океанической фауны.

Однако далеко не все виды, обитающие на глубинах северо-западной части Тихого океана, проникают и в Берингово море. Обеднение глубоководной берингоморской фауны по сравнению с тихоокеанской прослеживается на многих группах планктонных животных. Особенности этого обеднения мы разберем на примере Calanoida. Сравнивая списки веслоногих, составленные К. А. Бродским (1952б) для Берингова моря и северо-западной части Тихого океана (район южной Камчатки) и исключив из них типично поверхностные, тепловодные виды, можно отметить 31 вид, встреченный только в океане. При рассмотрении глубин их обитания оказывается, что это все типично абиссальные виды, встречающиеся на глубинах более 1000 м. Среди них имеется только один батипелагический вид — *Chiridius polaris*. Не считая этого вида, батипелагическая фауна северо-западной части океана целиком проникает в Берингово море, а в абиссальном планктоне намечаются группы видов, по-разному относящихся к внешним условиям. Для одних небольшие изменения этих условий приемлемы, а для других нет. Наиболее чувствительными, без сомнения, оказываются виды, обитающие только в абиссали с ее совершенно постоянными в сезонном отношении условиями. Фауна более лабильных слоев, лежащих выше глубины 1000 м, легче приспосабливается к неслоев, легкому изменению внешних условий и целиком переходит из океана в Берингово море.

Такая же картина наблюдается и среди других животных. Например, у пелагических амфипод можно также назвать ряд абиссальных видов и даже родов, таких, как *Stenosoma breviscaudata*, *Cyphocaris richardi*, *Halice* и др., не проникающих из океана в море, несмотря на то, что глубина проливов позволяет это.

В районах, переходных от одной группировки к другой, можно заметить переходные области со смешанным фаунистическим составом. Часто на одной и той же станции к разным глубинам приурочены различные группировки. Так, на станциях юго-западнее мыса Чукотского на глубине 10—25 м были встречены *Calanus cristatus* и большие скопления *S. longus*, указывающие на наличие струй центрально-берингоморских вод, выходящих из залива. На тех же станциях в придонном горизонте

сосредоточены скопления *C. firmarchicus*, характеризующие холодные северо-беринговоморские воды, а в слое 0—10 м встречены неритические виды, что указывает на наличие опресненных прогретых вод. Точно так же в восточной части Берингова пролива, как указывает В. С. Степанова (1937), в придонной части залегают холодные воды, характеризующиеся скоплениями *C. firmarchicus*, а поверх них идут, прижимаясь к берегу, теплые опресненные воды с типичной восточно-беринговоморской неритической фауной. При этом часть видов из лежащих ниже вод проникает в лежащие выше и наоборот, и группировки в большей или меньшей мере смешиваются.

Наиболее регулярно и закономерно такое смешение происходит между группировкой открытого моря и ниже лежащей глубоководной беринговоморской группировкой. Достаточно указать хотя бы на то, что биомасса слоя 200—500 м и даже 500—1000 м складывается в основном как из настоящих глубоководных животных, не поднимающихся в поверхностные слои, так и из значительных количеств *Calanus cristatus*, *Eucalanus bungii* и *C. tonsus*, держащихся в этих слоях. Подробнее это будет разобрано в следующей главе.

3. ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

Океанические группировки

Одним из основных факторов, влияющих на вертикальное распределение планктона, является гидрологический режим моря. Его изменения в поверхностных водах Берингова моря в разные сезоны сводятся в основном к следующему.

Зимой (декабрь 1952 г.— январь 1953 г.) от поверхности до глубины 120—180 м, а при приближении к берегу и до 500 м, идут однородные гомотермные воды с температурой порядка $2,5^{\circ}$ и ниже, вплоть до отрицательных в северных районах моря. К весне температура еще более понижается. Под этим гомотермным слоем, охваченным зимней конвекцией, лежит теплый промежуточный слой с температурой $+3,4$ — $+3,7^{\circ}$.

Весной начинается прогрев и некоторое опреснение поверхностного слоя, причем образуется слой скачка, опускающийся летом до глубины 25—30 м. Одновременно с этим образовавшийся зимой холодный слой размывается снизу теплыми и более солеными тихоокеанскими водами, но все же в течение всего лета он сохраняется на глубине 50—150 м. Осенью (в сентябре—октябре) начинается постепенное охлаждение поверхностного слоя, приводящее к исчезновению слоя скачка и наступлению зимней гомотермии.

Все сезонные изменения захватывают лишь поверхностный двухсотметровый слой и почти не сказываются на лежащем глубже теплом промежуточном слое, а тем более на глубинных водах.

Зимой в зоне обитания группировки открытого моря гомотермия и гомогенность верхнего 200-метрового слоя, наряду с низкими температурами и почти полным отсутствием фитопланктона, приводит к тому, что большинство видов группировки открытого моря покидает верхние слои воды и держится ниже границы зимней конвекции. *Eucalanus bungii* и *Calanus cristatus*, как правило, совершенно отсутствуют в водах выше 200 м, а если и появляются на некоторых станциях, то в столь небольших количествах, что биомасса их не превышает нескольких миллиграммов или даже долей миллиграмма на кубический метр.

В то же время в лове с горизонта 200—500 м, сделанном в Камчатском проливе, биомасса указанных видов составила соответственно 83,4 и 52 мг/м³. Относительно высокая биомасса этих форм была обнаружена и в двух других ловах, сделанных зимой с глубины более 200 м. У *Calanus tonsus* выше границы зимней конвекции регулярно поднимаются только личинки ранних (I—IV) копеподитных стадий, очень равномерно распределенные во всей толще гомотермного слоя вплоть до поверхностных горизонтов. Биомасса их не превышает 5—10 мг/м³.

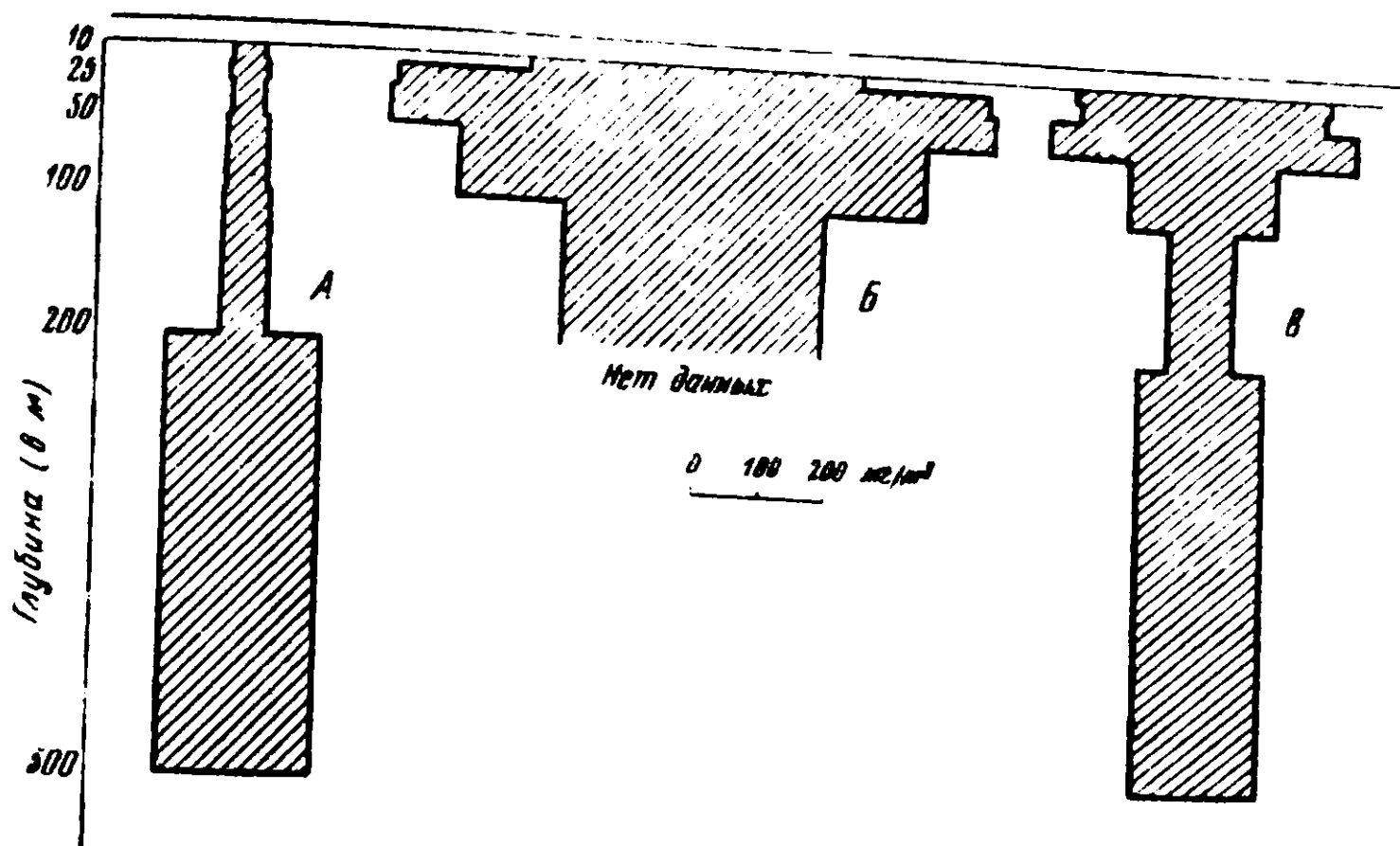


Рис. 3. Вертикальное распределение биомассы зоопланктона в Беринговом море (осредненные величины)

А — зимой; Б — весной; В — летом

Несколько иначе ведут себя *Metridia pacifica* и *Microcalanus pigmaeus*, которые регулярно встречались на всех станциях и на всех глубинах, начиная с самого поверхностного слоя, но так же как особи ранних копеподитных стадий *C. tonsus*, в очень небольшом количестве (1—5 мг/м³). Таков же характер распределения и у *Oncaea borealis*, *Sagitta elegans* и некоторых других форм.

Эпипланктонные виды *Pseudocalanus elongatus* и *Oithona similis*, концентрирующиеся весной и летом в самых верхних слоях воды, более или менее равномерно распределены до глубины 50—100 м, но, как и у других форм, биомасса их очень мала (у *O. similis* не превышает 20—25 мг/м³).

Все сказанное выше делает понятной картину общего распределения биомассы планктона в зимний сезон (рис. 3). В 200-метровом слое она низка и распределена необычайно равномерно, а ниже границы зимней конвекции резко возрастает. Такой же характер имеет зимнее распределение планктона и в Охотском море и в прилежащих районах Тихого океана, т. е. там, где температура поверхностных вод оказывается ниже температуры теплого промежуточного слоя.

В Японском же море при ином, присущем только этому морю распределении температуры наблюдается и иное распределение планктона.

В конце декабря — феврале в центральных районах этого моря (южнее 44° с ш.) поверхностная температура соответствует 2—5

В верхнем слое биомасса зоопланктона складывается в основном из яци, науплиусов и молоди различных, в основном мелких, веслоногих и эуфаузиид, личинок донных беспозвоночных, икры палтусовидной и четырехбугорчатой камбалы, минтая. С глубиной количество науплиусов и ранних копеподитных стадий несколько уменьшается, но на некоторых станциях имеется их второй максимум в слое 50—100 м, возникающий, очевидно, за счет науплиусов *Metridia pacifica*. У последней не только

Таблица 2

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (в мг/м³) в зоне, занимаемой группировкой открытого моря в Анадырском заливе

Горизонт (в м)	Весной	Летом
0—10	200	362
10—25	257	372
25—50	279	252
50—100	282	
0—100 (0—50)	259	290

науплиусы, но и вся популяция держится в слое 25—100 м. В нижних горизонтах увеличивается также количество *E. bungii* (V и VI стадий), *C. tonsus* и *C. cristatus* (V стадии). Особенно велики их придонные скопления у мыса Наварина при переходе от глубин центральной части моря к мелководью Анадырского залива в относительно теплых придонных водах, идущих из глубоководной части моря (рис. 10—11). За их счет биомасса в нижних слоях оказывается несколько выше, чем в верхнем 25-метровом слое (табл. 2).

В зоне холодного Анадырского пятна, занятой северной группировкой, количество планктона было невелико. Ведущая форма планктона

Таблица 3

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона в зоне, занимаемой северной группировкой (в мг/м³)

Горизонт (в м)	Весной	Летом
0—10	99,7	89
10—25	78,2	130
25—50	83,9	250
50—100	98	
0—100 (0—50)	91,7	181,8

этого района — *C. finmarchicus* — не образует в это время больших скоплений. Другие массовые формы (*Parathemisto libellula*, *Sagitta elegans*) также не образовывали зон значительных концентраций. Это вызвало равномерное распределение по вертикали и общей биомассы зоопланктона (табл. 3).

Что касается суточных изменений вертикального распределения планктона, то весной (16 июня 1953 г.) была сделана одна суточная станция в приустьевом пространстве Анадырского залива, в зоне перехода от группировки открытого моря к северной группировке. Закономерных миграций планктонных животных не наблюдалось, что и следовало ожидать, так как в это время в указанном районе стоял полярный день и ночью было сумеречное освещение.

Незначительные перемещения наблюдались лишь у *Metridia pacifica* (VI стадия), которая днем держалась в слое 50—100 м, а вечером и ночью

(21—01 час) небольшая часть популяции поднималась в слой 25—50 м. Максимум же плотности в течение всех суток оставался в слое 50—100 м. Интенсивность миграций *M. pacifica* (VI ♀) на этой станции не превышала $K_{100\%} = 20\%$, а то время как осенью $K_{85} = 78\%$ ¹. У ранних копеподитных стадий и VI♂ миграции не обнаруживались; эти животные не покидали слоев, лежащих ниже 25 м; V и IV стадии отсутствовали.

В южной глубоководной части района суточные станции не проводили. Сравнение же распределения планктона на рядом лежащих дневных и ночных станциях указывает на отсутствие или же очень слабую интенсивность вертикальных миграций наиболее массовых форм планктона *Eucalanus bungii*, *Calanus tonsus* и *C. cristatus*. У *Metridia pacifica*, *Parathemisto japonica*, *Pleuromamma scutulata* и других рачков наблюдаются четкие миграции.

В июне и июле происходит постепенное опускание основной массы *E. bungii* и — в меньшей мере — *C. cristatus*, *C. tonsus* в более глубокие слои, причем популяция *C. cristatus* (так же и *C. tonsus*) оказывается разбитой на две части, одна из которых держится выше холодного промежуточного слоя, а другая ниже его. Во всяком случае, для *C. tonsus* связь между этими частями, вероятно, должна быть очень невелика, так как поверхностная часть популяции в некоторых районах представлена в основном *f. plumchrus*, никогда не встречающейся в глубинных слоях. *E. bungii* на многих станциях также имеет два максимума — выше холодного промежуточного слоя и ниже его, но они выражены не столь резко, как у первых двух форм. На многих станциях верхний максимум вовсе отсутствует, а в слое, занятом холодными промежуточными водами, *E. bungii* встречается в довольно больших количествах.

К августу или несколько раньше характер вертикального распределения зоопланктона приобретает типично летний облик. В это время в центральных частях моря верхний слой до глубины 20—30 м довольно сильно прогрет и имеет температуру 8—10°. Ниже лежит слой скачка температуры, выраженный, за исключением отдельных районов, сравнительно слабо. Минимальные температуры холодного промежуточного слоя наблюдаются на глубине 75—100 м.

Наибольшая масса планктона сосредоточена близ поверхности и образуется главным образом эпипланктонными рачками и скоплениями *C. tonsus*. Ночью планктон поверхностных слоев обогащается также многими батипелагическими видами и прежде всего *M. pacifica*, количество которой в планктоне по сравнению с таковым в весенний сезон заметно увеличивается. Максимум биомассы обычно находится в слое 10—25 или 25—50 м и составляет в среднем 470 мг/м³. Глубже, в холодном промежуточном слое зимних вод, биомасса планктона резко уменьшается до 100 мг/м³ вследствие почти полного выпадения *C. tonsus*, *C. cristatus* и уменьшения численности эпипланктонных форм. Ниже 200 м, в теплых промежуточных водах, биомасса планктона вновь увеличивается благодаря большим количествам *E. bungii*, *C. cristatus* и *C. tonsus*, а также многих глубоководных видов (рис. 3, В).

На большинстве станций в продолжение всего года в слое 200—500 м биомасса превышает 200 мг/м³, а на отдельных станциях, особенно

¹ $K\%$ — величина, численно равная тому количеству планктона (в % от общего количества в обловленном столбе воды), которое при той же интенсивности миграции переместилось бы на всю глубину облова, от самого нижнего горизонта до самого верхнего (Виноградов, 1954).

весной, достигает 400—500 мг/м³; вероятно, наиболее высокая биомасса планктона сосредоточена в верхней части этого слоя. На больших глубинах количество планктона резко уменьшается и летом на глубине 500—1000 м составляет всего лишь 70 мг/м³, на глубине 1000—2000 м — 40 мг/м³, на глубине 3000—4000 м — 20 мг/м³, причем три последние величины биомассы завышены, так как представляют собой сырой вес сестона.

Таким образом, летом, когда в вертикальном распределении планктона достаточно ясно выражена стратификация, биомасса его в холодном промежуточном слое — остатке зимних охлажденных вод — примерно соответствует той, которая наблюдалась зимой во всей зоне, охваченной зимней конвекцией.

Подобные же резкие изменения биомассы планктона, связанные с необычной стратификацией водных масс, создает в центральной части полярного бассейна теплое атлантическое течение, идущее на глубине свыше 200 м (Богоров, 1948). В тропиках резкое изменение биомассы планктона наблюдается на глубине 400—500 м, где проходит граница теплых поверхностных и глубинных холодных вод (Seiwell and Fage, 1948).

Влияние холодного слоя на биомассу отдельных видов, а также роль этих видов в образовании общей биомассы планктона показаны на рис. 5¹. *C. tonsus* и *C. cristatus* образуют резкий минимум в холодном промежуточном слое. В результате в общей биомассе планктона холодного слоя возрастает роль такой эвритермной формы, как *Oithona similis*, а также *E. bungii*.

То же самое можно видеть на продольном разрезе через Берингово море (рис. 6). Распределение биомассы планктона и распределение *C. tonsus* указывает на наличие двух зон повышенной биомассы, разделенных обедненными водами холодного промежуточного слоя. На самых южных станциях разреза, где этот слой размыт поступающими из океана теплыми водами, такого обеднения не наблюдается. Наоборот, в северной части разреза, где холодный слой выражен особенно четко, и обеднение его планктоном оказывается наибольшим. Для мигрирующих организмов этот промежуточный слой служит как бы своеобразным демпфером, уменьшающим интенсивность миграций (Виноградов, 1954).

По отношению к холодному промежуточному слою можно наметить по крайней мере три типа вертикальных миграций. Одни животные, как, например, *C. tonsus*, *C. cristatus*, мигрируют над ним, другие проходят сквозь него (*Metridia pacifica*, *Pleuromamma scutulata*, *Candacia columbiae* и др.). Наконец, вероятно, некоторые формы мигрируют только под холодным промежуточным слоем, как это мы наблюдали у *Cyphocaris challengerii* в водах Курило-Камчатской впадины.

На севере мелководье холодный промежуточный слой переходит в холодные придонные воды, мощность которых увеличивается в районе холодного Анадырского пятна и почти что сходит на нет в устьевой части залива, где проходит струя центрально-берингоморских вод. Эти холодные воды оказываются занятыми некоторыми видами северной группировки, и в первую очередь *Calanus finmarchicus*. Его большие скопления в придонных слоях повышают их биомассу по сравнению с лежащими выше слоями (см. табл. 3).

¹ Для исключения влияния суточного перемещения планктона на этом графике приводится осредненный результат 6 серий, взятых на одной станции в разное время суток. Полученная картина типична для большинства станций, взятых в августе — сентябре в центральных районах моря.

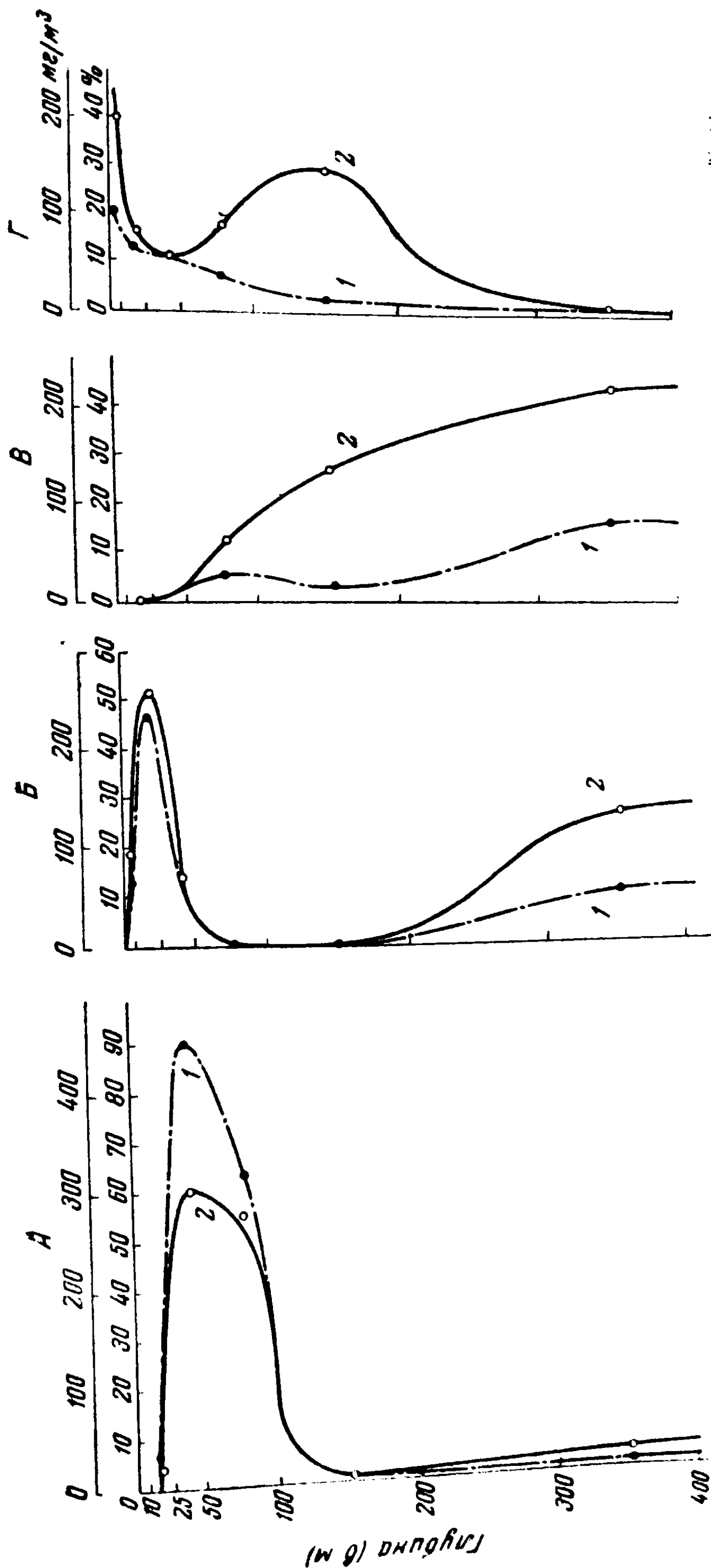


Рис. 5. Вертикальное распределение общей биомассы зоопланктона в м.м.³ (1) и относительная биомасса отдельных видов — в % (2)
 А — *Calanus cristatus*, Б — *C. tonsus*, В — *Eucalanus hungii*, Г — *Oithona similis*

В районах Анадырского залива, занятых группировкой открытого моря, биомасса довольно равномерно распределяется по вертикали. Только в придонных слоях, подверженных действию холодных вод, намечается некоторое понижение биомассы. Общая биомасса планктона летом в этом районе выше, чем весной, вследствие скоплений *C. tonsus* и *C. cristatus*, которые весной встречались здесь лишь единичными экземплярами (см. табл. 2).

Суточные вертикальные миграции в летний сезон совершает большинство видов зоопланктона. Эти миграции подробно разбираются в работе

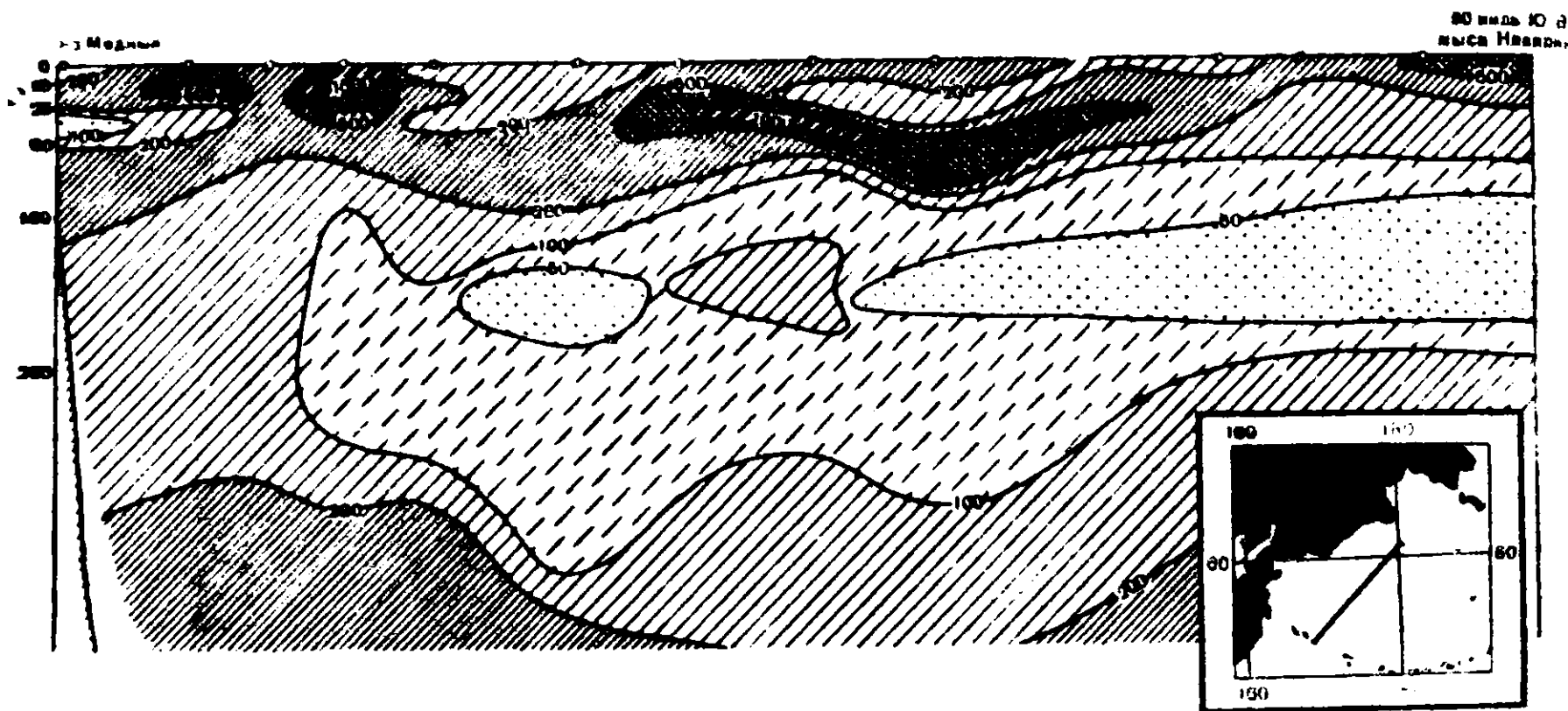


Рис. 6. Распределение биомассы зоопланктона (в мг/м^3) на разрезе от пролива между о-вом Медным и о-вом Атту до мыса Наварина летом 1950 г.

М. Е. Виноградова (1954). Здесь же мы приведем лишь несколько кратких характеристик миграций основных видов.

Из массовых форм наиболее интенсивные миграции совершает *M. pacifica*, у которой мигрируют и взрослые формы, и все копепоидитные стадии. Амплитуда миграций у старших копепоидитов и VI ♀ превышает 300 м. Интенсивность $K_{500}\%$ у VI ♀ достигает 94,9%. *C. cristatus* мигрирует только на старших (IV и V) копепоидитных стадиях. Интенсивность миграций $K_{500}\% = 10-15\%$. У *C. tonsus* на I—III стадиях миграций не обнаружено; у V копепоидитной стадии максимум в течение всех суток находится в слое 10—25 м (реже в 0—10 м или 25—50 м), хотя вся масса популяции слегка перемещается вверх и вниз, причем подъем и спуск иногда наблюдаются 2 раза в сутки. Причиной этого, возможно, служат внутренние волны, как это наблюдал Эдмонсон (Edmondson, 1934) у Оахау, а не активное движение самих веслоногих.

У *E. bungii* на ранних копепоидитных стадиях миграций не обнаружено. Миграции старших копепоидитных стадий и взрослых особей этого вида довольно различны в разных районах моря. В глубоководной части моря эти рачки обычно придерживаются глубинных слоев и лишь небольшое число особей иногда поднимается ночью в слой 25—50 и 10—25 м, так что верхней границей их распространения является слой скачка. В мелководных районах Анадырского и Олюторского заливов наблюдаются четкие миграции. И здесь резко выраженный слой скачка оказывает влияние на мигрирующих животных, но часто служит уже нижней границей перемещений мигрирующей части популяции. Это хорошо видно на примере нескольких станций, взятых в районе Олюторского залива, где

E. bungii мигрирует в основном над слоем скачка, поднимаясь ночью к самой поверхности, а днем прижимаясь к термоклину (рис. 7).

C. finmarchicus (V копепоидная стадия) в Анадырском заливе совершает правильные суточные миграции небольшой интенсивности. Ночью часть популяции поднимается из придонных горизонтов (50—75 м) в слой 10—25 м. Однако максимум концентрации в течение всех суток остается в придонном слое. В центральных частях залива, занятых южно-беринговоморской группировкой, даже ночью *C. finmarchicus* не поднимается в

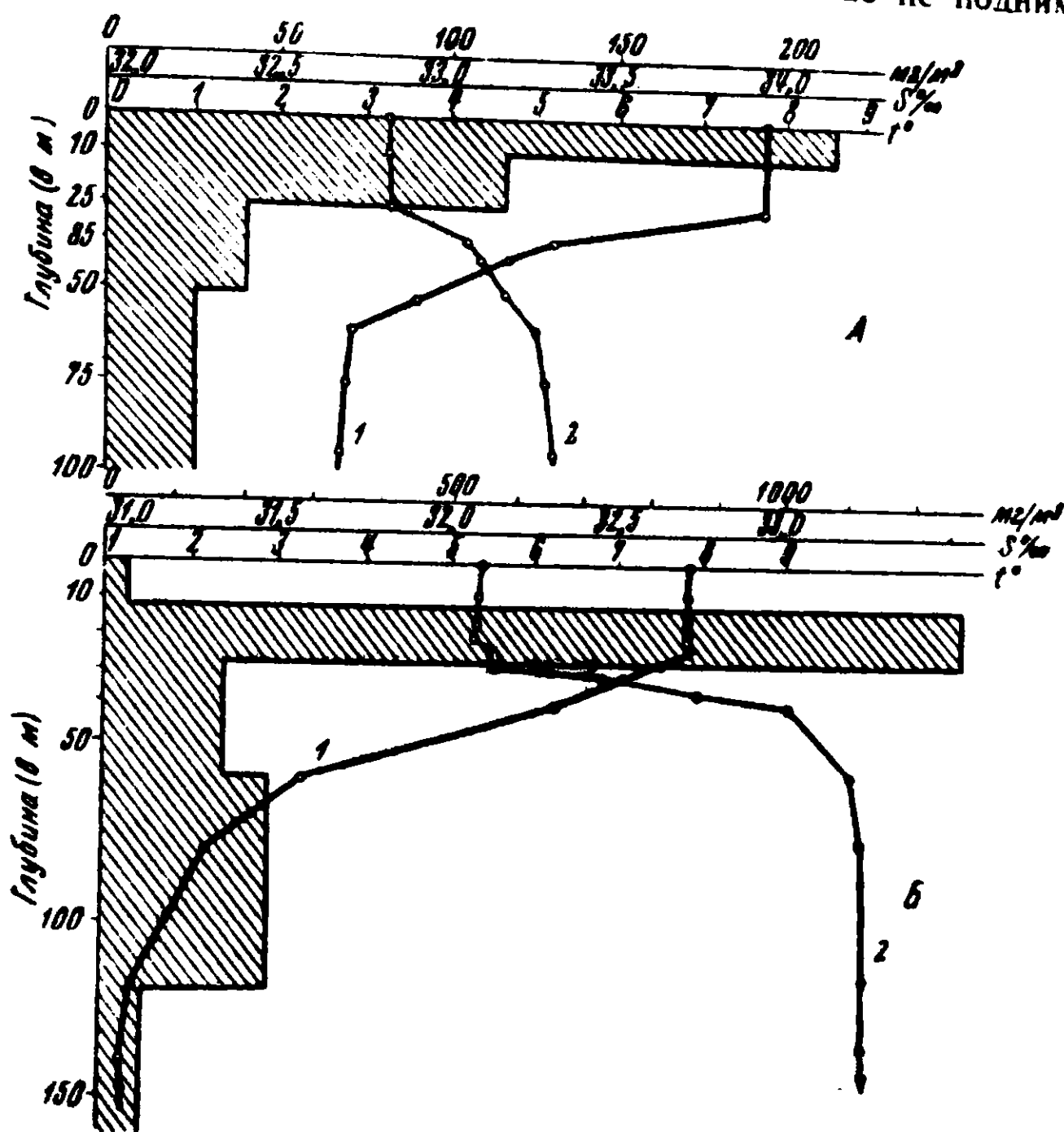


Рис. 7. Вертикальное распределение *Eucalanus bungii* (в мг/м³) на ночной (А) и дневной (Б) станциях
1 — температура; 2 — соленость

самый поверхностный слой. Севернее и в более позднее время года при более низкой температуре поверхностных слоев *C. finmarchicus* встречался по всей толще до самой поверхности, но основная его масса продолжала концентрироваться у самого дна.

Таким образом, у большинства видов миграции ограничиваются верхними 50—100 м. Интенсивность миграций у всех массовых форм, кроме *M. pacifica*, низка.

Осенью (в октябре) начинается довольно быстрое охлаждение поверхностных слоев. Несмотря на это, общее распределение планктона в этот период остается примерно тем же, что и летом: наиболее богатым оказывается слой 25—50 м с средней биомассой порядка 300 мг/м³; в поверхностном слое также иногда наблюдаются резкие повышения биомассы (до 600 мг/м³), создаваемые, как правило, локальными скоплениями какой-либо одной формы (обычно *C. tonsus* или *E. bungii*).

Однако распределение некоторых видов осенью сильно отличается от летнего¹. Вместе с охлаждением поверхностных слоев начинается интенсивное опускание на большие глубины популяций *C. cristatus* и *C. tonsus*. В планктоне возрастает роль более холодноводного *E. bungii*, популяция которого состоит в основном из старших копеподитных стадий. Опускание его в глубинные слои, вероятно, должно начаться позже. Наибольшие количества *C. cristatus* сосредоточены в слое 50—100 м, но абсолютные количества в верхних 200 м очень невелики (наибольшая биомасса достигала всего лишь 90 мг/м³). Особенно резко это обеднение заметно в холодных районах близ побережья. Так, на разрезе у мыса Олюторского *C. cristatus* был встречен лишь на нескольких станциях, и то в очень небольших количествах на глубине более 100 м, между тем как на аналогичном разрезе, сделанном в августе 1950 г., его биомасса в слое 0—100 м превышала 100 мг/м³. Примерно ту же картину дает и *C. tonsus*. Его биомасса осенью в поверхностных слоях не превышает 50 мг/м³, в то время как в августе на отдельных станциях она достигала 1,2 г/м³. Интенсивность миграций *C. tonsus* осенью по сравнению с летом несколько возрастает. Численность *E. bungii* в планктоне верхних 200 м, как уже отмечалось, выше, чем в августе, но все же значительно ниже, чем весной. В центральных районах моря его биомасса колеблется от 50 до 500 мг/м³, а на самых северных станциях разреза у мыса Чукотского достигает 1,5 г/м³. Распределение *E. bungii* крайне неравномерно и сильно меняется от станции к станции и в течение суток. На суточной станции в Камчатском проливе днем он совершенно отсутствовал выше 25 м, а ночью в слое 0—10 м его биомасса составляла 171,2 мг/м³. Однако и у *C. tonsus*, и у *C. cristatus*, и у *E. bungii* амплитуда и интенсивность миграций остаются гораздо ниже, чем у *Metridia pacifica*, роль которой в планктоне к этому времени заметно увеличивается вследствие подрастания молодежи. Днем ее старшие копеподитные стадии и взрослые особи не встречаются выше 100 м, в то время как ночью они обитают во всех слоях, особенно в подповерхностных (10—25 м), где их биомасса может достигать 1450 мг/м³, превосходя биомассу всех других видов веслоногих вместе взятых. Обычно биомасса *M. pacifica* не превышает 200 мг/м³.

Концентрация в поверхностных слоях мелких веслоногих *Oithona similis* и *Pseudocalanus elongatus* выражена осенью не так резко, как летом. В особенности это относится к северным районам и, в частности, к Анадырскому заливу. Здесь нет резкого увеличения биомассы в самых поверхностных слоях. Однако на станциях с богатым развитием фитопланктона мелкие веслоногие, так же как и в другие сезоны, концентрируются в зоне «цветения». Если наиболее интенсивное «цветение» наблюдается на глубине 25—50 м, на этих же глубинах концентрируются и наибольшие количества *O. similis* и *Ps. elongatus*, а выше и ниже их численность уменьшается. На одной из таких станций (суточной) в сериях, богатых фитопланктоном (до 500 мг/м³), биомасса *Ps. elongatus* достигала 258 мг/м³; на той же глубине в следующей серии проб при уменьшении количества фитопланктона до 15 мг/м³ его биомасса снизилась до 24 мг/м³. Различные возрастные группы *Ps. elongatus* по-разному относятся к скоплениям фитопланктона. На этой станции в слоях 25—50 м, где было наибольшее количество фитопланктона, сконцентрировалась масса I—IV, V ♀ и VI ♀ *Ps. elongatus*. Их биомасса достигала 235 мг/м³. В слое 50—85 м фитопланктон отсутствовал (< 10 мг/м³) и биомасса

¹ К сожалению, в 1951 г. работы проводились только до глубины 200 м, поэтому об опускании или подъеме отдельных видов мы можем судить только по изменению их численности в верхних 200 м.

перечисленных стадий снижалась до $0,7 \text{ мг/м}^3$. Однако в этом слое появляется большое количество (до 150 экз/м^3) крупных самцов V стадии, которые в лежащих выше богатых фитопланктоном слоях попадались лишь единичными экземплярами.

Для общей характеристики сезонного изменения вертикального распределения зоопланктона группировки открытого моря мы пытались выяснить изменение роли руководящих видов на различных глубинах и в разные сезоны. Как показали наши сборы, в верхних 500 м в подавляющем числе проб планктона, взятых в центральных глубоководных районах моря весной, летом и осенью, на первом месте по биомассе стоит один из следующих пяти видов: *Calanus tonsus*, *C. cristatus*, *Eucalanus bungii*, *Pseudocalanus elongatus* и *Oithona similis*. В сумме эти виды обычно дают более половины, а часто и более 90% всей биомассы планктона. Изменение их значимости и количества в планктоне на разных глубинах фактически и определяет характер его вертикального распределения в тот или иной сезон.

В противоположность донным сообществам, где наиболее массовые виды принадлежат, как правило, к различным пищевым группировкам (Шорыгин, 1955), в планктонных сообществах поверхностной зоны первые 5 мест заняты видами одной пищевой группировки — фотофагами. Правда, и среди них намечаются две группы, различающиеся по объектам питания. Это *C. tonsus*, *C. cristatus* и *E. bungii*, с одной стороны, и *O. similis* и *Ps. elongatus* — с другой. Хотя питание последних двух видов исследовалось очень мало, но уже априори очевидно, что вследствие их маленьких размеров они не могут использовать крупные диатомеи, служащие основной пищей для трех первых видов. Неясно, насколько пища мелких веслоногих доступна и используется крупными.

Однако три первые вида, занимающие на большинстве станций три первых места по биомассе, являются прямыми пищевыми конкурентами. Из 31 вида диатомовых, служащих им основной пищей в Беринговом и Охотском морях, 15 видов диатомовых были встречены в кишечниках у всех трех видов, 10 видов диатомовых — у двух, и лишь 6 видов диатомовых — у какого-либо одного вида (Беклемишев, 1954). В кишечнике *Ps. elongatus* было найдено только 2 вида диатомовых, обнаруженных и в кишечниках крупных веслоногих. При сравнении вертикального распределения этих трех видов на многих станциях оказывается, что в среднем каждый из них доминирует в каком-либо одном слое, где оба другие находятся в подчиненном положении.

Для каждого сезона были составлены таблицы, на которых представлено изменение с глубиной роли массовых видов в общей биомассе планктона.

Для каждого вида в графе I указан процент станций, на которых в данном слое его биомасса была наибольшей по сравнению с другими видами; а во II графе — процент станций, на которых он находился в составе первой пятерки видов, имеющих наибольшую биомассу. Мы считаем условно вид преобладающим в планктоне (на данной глубине), если он дает не менее 30% в графе I и одновременно не менее 75% — в графе II. В таблицах это преобладание отмечено полужирным шрифтом.

Весной в слое 0–10 м преобладают *Calanus tonsus* и *Oithona similis* (табл. 4). В слое 10–25 преобладает уже только *C. tonsus*, а еще глубже его заменяет *E. bungii*, биомасса которого в слое 25–50 достигает на некоторых станциях $2,8 \text{ г/м}^3$. Доминирующая роль *E. bungii* наиболее четко проявляется в слое 100–200 м. Обращает на себя внимание концентрация эпипланктонных форм *O. similis* и *Ps. elongatus* в самом верхнем горизонте.

Таблица 4

Роль массовых видов в общей биомассе планктона весной 1952 г.

(среднее по 20 станциям)

Горизонт (м)	<i>C. tonsus</i>		<i>C. cristatus</i>		<i>E. bungii</i>		<i>O. similis</i>		<i>Ps. elongatus</i>	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
0 — 10	60	85	—	5	—	35	30	95	5	95
10 — 25	75	100	—	15	20	60	5	85	—	90
25 — 50	40	95	20	70	40	80	—	40	—	85
50 — 100	5	75	35	95	60	95	—	50	—	5
100 — 200	—	42	16	100	84	100	—	10	—	—

зоне, что связано с пышным развитием в нем диатомовых (Виноградов, 1954; Беклемишев, 1953).

В августе — сентябре, как уже указывалось, происходит опускание популяций *C. tonsus* и *E. bungii*. Первый преобладает в это время лишь в слое 10—25 (табл. 5).

Таблица 5

Роль массовых видов в общей биомассе планктона летом 1950 г.

(среднее по 19 станциям)

Горизонт (в м)	<i>C. tonsus</i>		<i>C. cristatus</i>		<i>E. bungii</i>		<i>O. similis</i>		<i>Ps. elongatus</i>	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
0 — 10	16	63	5	5	5	21	63	100	—	84
10 — 25	47	95	10	31	10	21	32	100	—	63
25 — 50	—	75	69	75	12	44	19	100	—	19
50 — 100	—	41	77	94	12	74	12	94	—	6
100 — 200	—	16	21	58	32	84	42	95	—	21
200 — 500	7	92	7	100	85	100	—	30	—	—

Ниже, в слое 25—100 м, преобладает *C. cristatus*, а в слое 100—500 м — *E. bungii*. В самом поверхностном слое 0—10 м и (в меньшей степени) в слое 10—25 преобладает *O. similis*. Преобладание *O. similis* в слое 100—200 м объясняется исключительно малым количеством в этом слое других массовых видов, о чем уже говорилось выше.

Таким образом, летом отчетливо проявляется намечавшаяся уже и весной ступенчатость в распределении зон преобладания наиболее массовых форм зоопланктона. То, что эти зоны занимают вполне определенные, но разные горизонты, ослабляет межвидовые конкурентные отношения. С этой точки зрения интересно, что весной, когда количество пищи с избытком покрывает потребности зоопланктона, пищевая конкуренция снижается и постоянное чередование зон доминирования в распределении ведущих форм выдерживается менее строго. Летом же при меньшем количестве пищи зоны преобладания резко разграничены.

Осенью уменьшение количества *C. tonsus* и *C. cristatus* в верхних 200 м приводит к тому, что обычно мало значащие по биомассе формы, такие, как *Parathemisto japonica*, *Oicopleura*, *Sagitta elegans*, *Euphausiidae* и т. п., во многих ловах выходят по биомассе на первое место. Эти

второстепенные виды стоят по биомассе на первом месте в 16% всех проб, в то время как летом — в 3%, а весной только в 1% проб.

Заметно возрастает в планктоне значение *Metridia pacifica* и *Pseudocalanus elongatus*, который преобладает в слое 10—25 м (табл. 6).

Таблица 6
Роль массовых видов в общей биомассе планктона осенью 1951 г.
(среднее по 13 станциям)

Горизонт (в м)	<i>C. tonsus</i>		<i>C. cristatus</i>		<i>E. bungii</i>		<i>O. similis</i>		<i>Ps. elongatus</i>	
	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II
0—10	8	33	—	25	8	42	58	100	16	92
10—25	8	39	—	8	8	39	23	100	46	100
25—50	15	39	—	23	15	69	38	92	15	93
50—100	8	32	23	54	31	76	15	77	8	46
100—200	—	27	9	55	55	82	9	64	—	—

Численность же *C. tonsus* и *C. cristatus* столь мала, что зоны их преобладания выделить не удастся. И у поверхности, и в слоях их наибольших скоплений преобладают *O. similis* и *Ps. elongatus*. Зато, как уже указывалось, в планктоне заметно повышается роль *E. bungii*, и вся его популяция поднимается несколько выше, чем летом.

У большинства батипелагических видов, совершающих в Беринговом море сезонные миграции большой амплитуды (*C. tonsus*, *C. cristatus*, *E. bungii*), суточные миграции ослаблены (Виноградов, 1954). У видов же, совершающих интенсивные суточные миграции (*Metridia pacifica*, *Parathemisto japonica*, *Pleuromamma scutulata*, *Condacia columbie* и др.), очень ослаблены или даже отсутствуют сезонные. Аналогичные отношения наблюдаются и в других районах океана. Например, в Антарктике совершают интенсивные суточные миграции, но не совершают сезонных *Pleuromamma robusta*, *Euphausia triacantha*, *E. valentini* и *E. frigida*; имеют обширные сезонные миграции, но очень маленькие суточные — *Rhincalanus gigas*, *Calanus acutus* и *Eukrohnia hamata* (Mackintosh, 1937). Оба вида миграций как бы взаимозамещаются, что, вероятно, объясняется тем, что благодаря любому типу миграций животные имеют возможность использовать преимущества различных слоев воды в разные моменты времени или, наоборот, покидать их, когда условия делаются неблагоприятными. И тот, и другой тип миграций обеспечивает прохождение животных через разные слои воды, течения в которых могут иметь различное направление. Таким образом, и в том и в другом случае облегчается горизонтальное распространение животных.

Неритические группировки

Неритические виды приурочены в своем массовом развитии главным образом к опресненным и прогретым прибрежным поверхностным водам, лежащим над слоем скачка. В более глубокие слои, занятые, как правило, видами других группировок, проникают лишь единичные особи.

Поэтому совершенно очевидно, что в районах, занятых неритической группировкой, наиболее богатыми зоопланктоном оказываются поверхностные слои воды. Так, например, летом в Анадырском заливе средняя

биомасса планктона в зоне, занятой неритической группировкой, в слое 0—10 м составляла 317 мг/м³, а в слое 10—25 м — всего лишь 126 мг/м³.

Вертикальные миграции у неритических форм или отсутствуют, или же амплитуда их невелика и не превышает 5—15 м. Во всяком случае, протяженность стандартных горизонтов, по которым нами производится сбор планктона, оказывается слишком большой для того, чтобы уловить эти миграции.

4. ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА

Океанические группировки

Как мы видели, вместе с сезонными изменениями гидрологических условий изменяется и вертикальное распределение зоопланктона. Его массовые скопления то сосредоточиваются в самых поверхностных слоях, становясь доступными для поверхностных пелагических рыб, то выходят из зоны их обитания, опускаясь на глубины более 100—200 м. При этом кардинальным образом меняется картина распределения планктона в верхнем 100-метровом слое, средняя биомасса в котором принимается нами за стандартный показатель обилия планктона в том или ином районе. Вместе с тем, следуя за изменениями температуры и солености, изменяются границы распространения отдельных видов.

Зимой тяжелые метеорологические условия работы позволили взять только несколько разобщенных станций, сделанных в разных районах моря, что не дает возможности составить карту распределения биомассы планктона в этот период года.

Поверхностные воды всего юго-западного района моря, кроме прибрежной полосы, где сборы планктона были невозможны из-за льдов, заняты зимой обедненной количественно и качественно группировкой открытого моря. Почти полное отсутствие крупных веслоногих в слоях выше 100 м приводит к тому, что на большинстве станций на первом месте по биомассе стоят эвритермные *Oithona similis* (до 25 мг/м³) и *Sagitta elegans* (от 10 до 50 мг/м³). Наибольшие количества *S. elegans* (не считая района северного мелководья) были встречены в западной части Камчатского пролива, на станциях с особенно низкой температурой. Биомасса в слое 0—100 м очень мало изменяется от станции к станции и, как уже говорилось, крайне низка. В центральном районе моря она не превышает 50 мг/м³, а к берегам несколько повышается и у о-ва Карагинского достигает 100 мг/м³. На северном мелководье, северо-восточнее мыса Наварина, она резко возрастает (до 470 мг/м³) благодаря скоплениям *Metridia pacifica* и молоди *S. elegans*.

В северных мелководных районах охлаждение вод дает возможность северо-беринговоморским видам распространиться зимой шире, чем в другие сезоны, и проникнуть в области, занятые группировкой открытого моря. В это время *Parathemisto libellula* была встречена почти на всех станциях, сделанных севернее свала, а *Calanus finmarchicus* регулярно встречался на станциях, взятых у Коряцкого берега, в Олюторском заливе и у о-ва Карагинского. Правда, в этих районах он встречался и летом, но в гораздо меньших количествах и только на глубинах более 50 м. Зимой количество его увеличивается, и он поднимается до глубины 10 м.

В мае — июне, когда поверхностные воды еще не успели достаточно прогреться, а береговой сток невелик и соленость прибрежных вод мало отличается от солености вод открытого моря, группировка открытого моря подходит почти вплотную к берегам и даже захватывает бухты (напри-

мер, бухту Глубокую). Так, например, в Анадырском заливе, где проводившиеся с 10 по 18 июня работы охватили часть залива, только что освободившуюся от льда, виды группировки открытого моря распространяются по всему свободному от льда участку и вплотную подходят к берегам, в районы, имеющие летом пониженную соленость и занятые неритической группировкой (рис. 8). Так, *Calanus cristatus* был встречен на

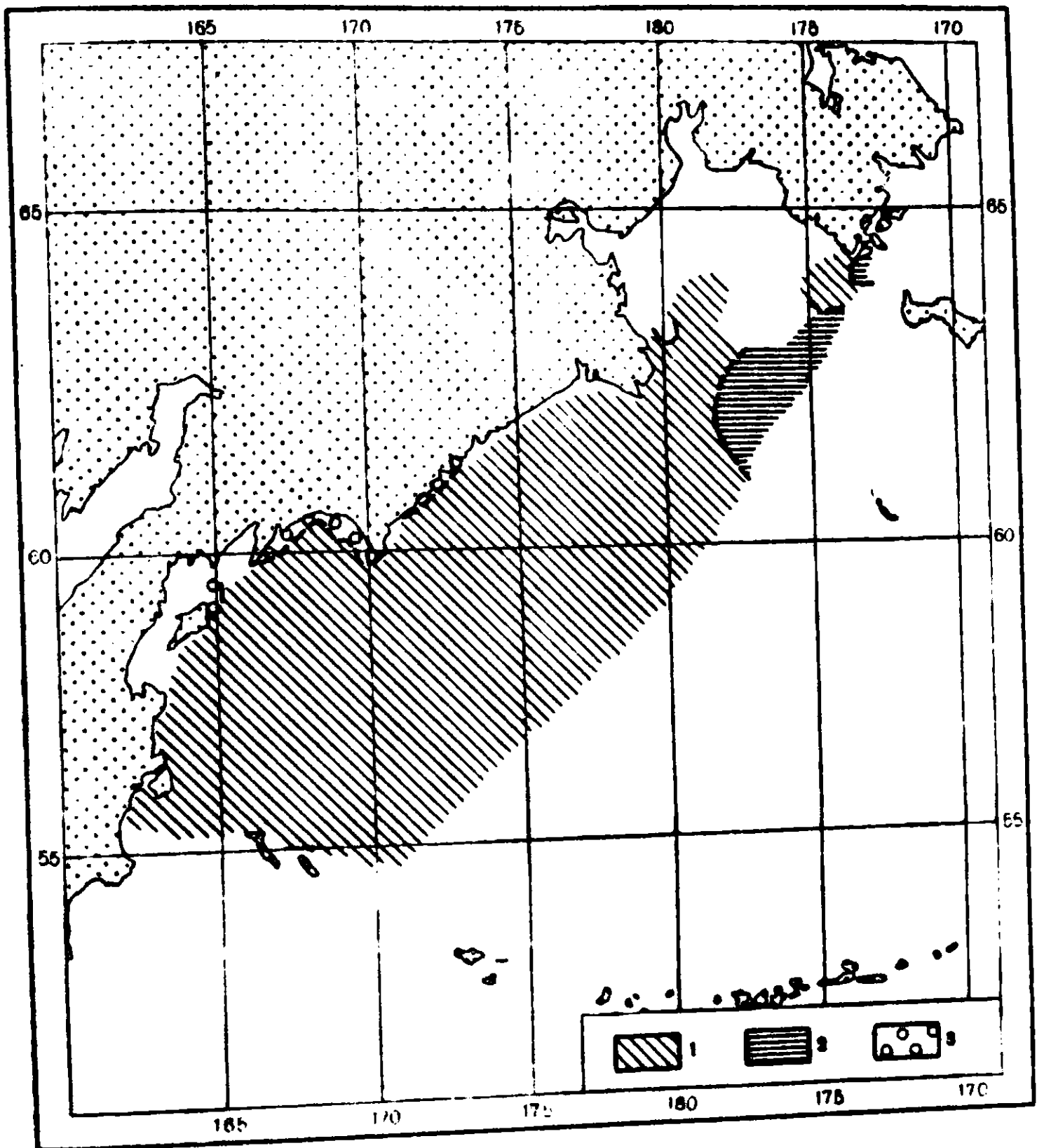


Рис. 8. Распределение фаунистических группировок в западных районах Берингова моря весной

1 — южно-беринговоморская океаническая группировка; 2 — северо-беринговоморская океаническая группировка; 3 — западная неритическая группировка

прибрежных станциях (глубина 40 м) у мыса Наварина, бухты Угольной и бухты Провидения. На этих же станциях была встречена *Scolecithella minor*. В это время сток р. Анадырь, сильно опресняющий западную часть залива летом, еще очень невелик и только начинает выходить из зимнего режима, когда Анадырь, вследствие почти повсеместного распространения вечной мерзлоты в его бассейне и отсутствия поверхностного стока, весьма маловоден. Сток еще не успел сказаться на водах залива, осолоненных зимним вымораживанием. Опреснение поверхностных вод вследствие таяния льда также еще невелико, а температура их много ниже, чем летом, и не превышает 0,5—1,0°.

Однако биомасса океанических видов в Анадырском заливе очень низка и не превышает в общем 50 мг/м^3 . Причиной этого служит, вероятно, то, что южно-беринговоморские виды, почти исчезающие зимой из планктона залива и зимующие на больших глубинах, только еще начинают проникать на мелководья северной половины моря. Наибольшие их скопления (до 1 г/м^3) держатся у мыса Наварина, в области подхода более теплых центрально-беринговоморских вод, и по свалу в придонных слоях поднимаются на мелководье (рис. 10—11). Отдельные экземпляры *Calanus*

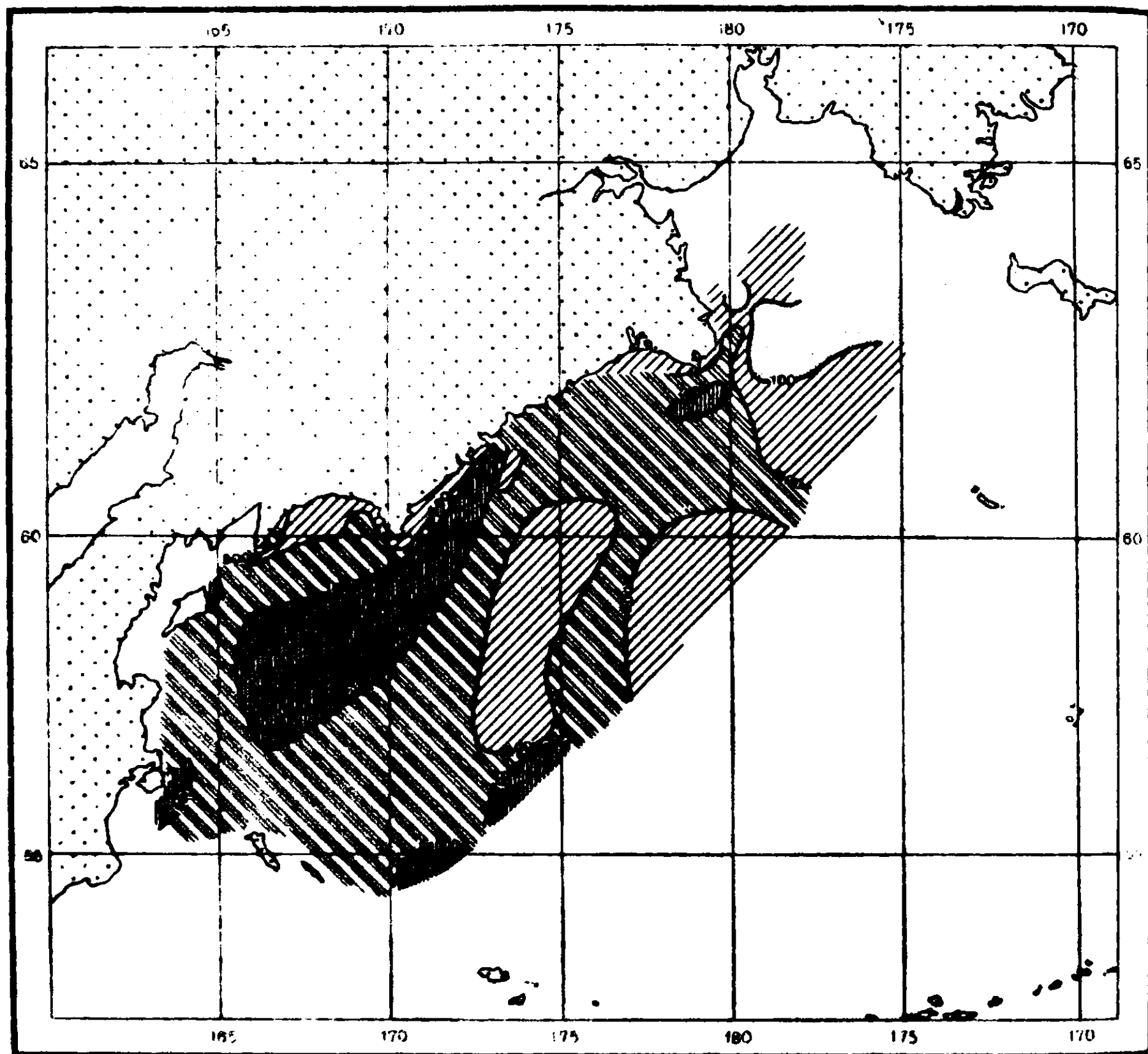


Рис. 9. Распределение биомассы зоопланктона (в мг/м^3) в слое 0—100 м в июне 1952 г.

tonsus и *Eucalanus bungii* проникают в зону, занимаемую северо-берингово-морской группировкой, хорошо выделяющуюся осенью по пониженным температуре и солености, а весной — только по несколько пониженной солености придонных слоев. Но *C. cristatus* и в это время здесь совершенно отсутствует.

Примерно та же картина наблюдается и в Олюторском заливе, и у Коряцкого берега, где *C. cristatus* подходит вплотную к берегам. Несколько дальше от берегов исчезают *Racovitzanus antarcticus* и *Primo* *tasgora*, придерживающиеся более глубоких вод (рис. 8).

Во всех открытых районах моря благодаря подъему к поверхности массы крупных копепоид и интенсивно идущему размножению биомасса

планктона оказывается очень высокой. Для большей части района средняя биомасса в слое 0—100 м колеблется от 500 до 1000 мг/м³ (рис. 9), а обширные площади юго-восточнее о-ва Карагинского и отдельные станции генерального разреза имеют биомассу более 1000 и даже 2000 мг/м³. Лишь в халистатической области, южнее мыса Наварина, биомасса опускается ниже 500 мг/м³, но все же остается высокой (300 мг/м³). Средняя биомасса планктона в слое 0—100 м для центральных районов моря составляет 747 мг/м³.

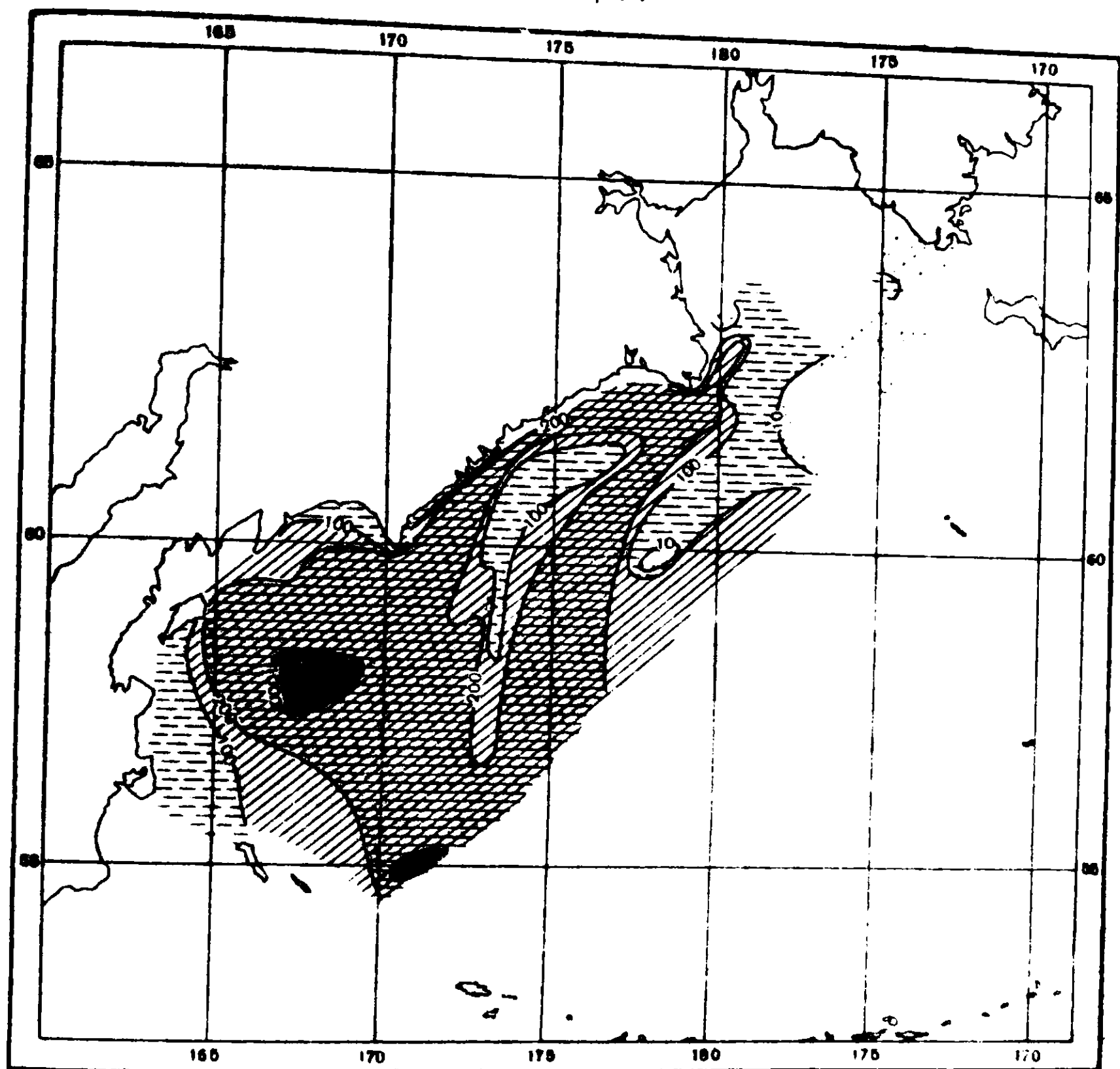


Рис. 10. Распределение биомассы *Eucalanus bungii* (в мг/м³) в слое 0—100 м в июне 1952 г.

На большинстве станций более половины общей биомассы планктона (до 1500 г/м³) составляет *E. bungii*. Наибольшая биомасса *E. bungii* оказывается юго-восточнее о-ва Карагинского (рис. 10). В северо-западной части глубоководного района первое место по биомассе переходит к *C. tonsus* (рис. 11). Кроме северного мелководья, областью с наиболее низкими биомассами *C. tonsus* и *E. bungii* является район Олюторского залива, а также халистатические зоны южнее мыса Наварина и юго-восточнее мыса Олюторского, где биомасса каждого вида не превышает 100 мг/м³. Биомасса *C. cristatus* не превышает обычно 200—300 мг/м³ и не оказывает в этот сезон сильного влияния на картину распределения общей биомассы зоопланктона.

Обращает на себя внимание очень незначительная биомасса *Metridia pacifica* (в среднем 1 мг/м³), большие скопления которой встречаются в этих районах осенью. Лишь у берегов Камчатки и на нескольких станциях в Анадырском заливе *M. pacifica* была встречена в довольно больших количествах. Это были в основном VI ♀ и VI ♂, науплиусы и I и II копеподитные стадии.

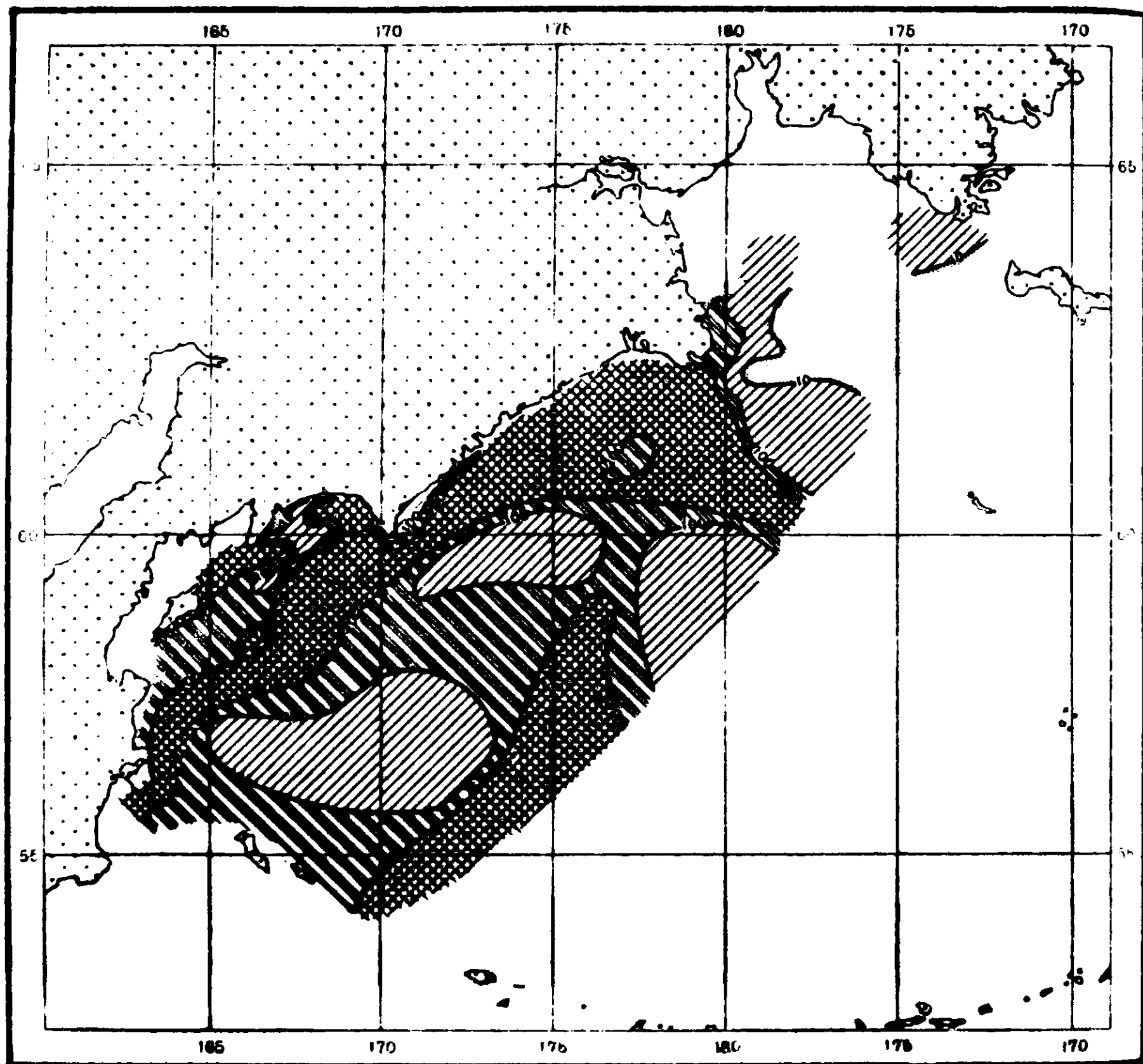


Рис. 11. Распределение биомассы *Calanus tonsus* (в мг/м³) в слое 0—100 м в июне 1952 г.

Остальные виды группировки открытого моря встречались в небольшом количестве и существенного влияния на общую биомассу планктона не оказывали.

Биомасса зоопланктона в зоне северо-беринговоморской группировки в это время года остается низкой. *C. finmarchicus* был встречен в зоне холодного Анадырского пятна лишь в небольших количествах, а на станциях вдоль Коряцкого берега не встречался вовсе.

В августе — сентябре общее распределение планктона остается примерно таким же, как и весной, хотя количество его в верхних 100 м уменьшается примерно вдвое (рис. 12). Обеднение происходит как вследствие опускания в более глубокие слои, так и в результате выедания хищниками. Наиболее богатыми оказываются западная часть Камчатского

пролива и район Олюторского залива, а самыми бедными — халистатическая область южнее мыса Наварина, северная и северо-западная часть Анадырского залива и область, занятая северо-берингоморской группировкой. Средняя биомасса планктона в слое 0—100 м в центральных районах моря составляет 326,6 мг/м³.

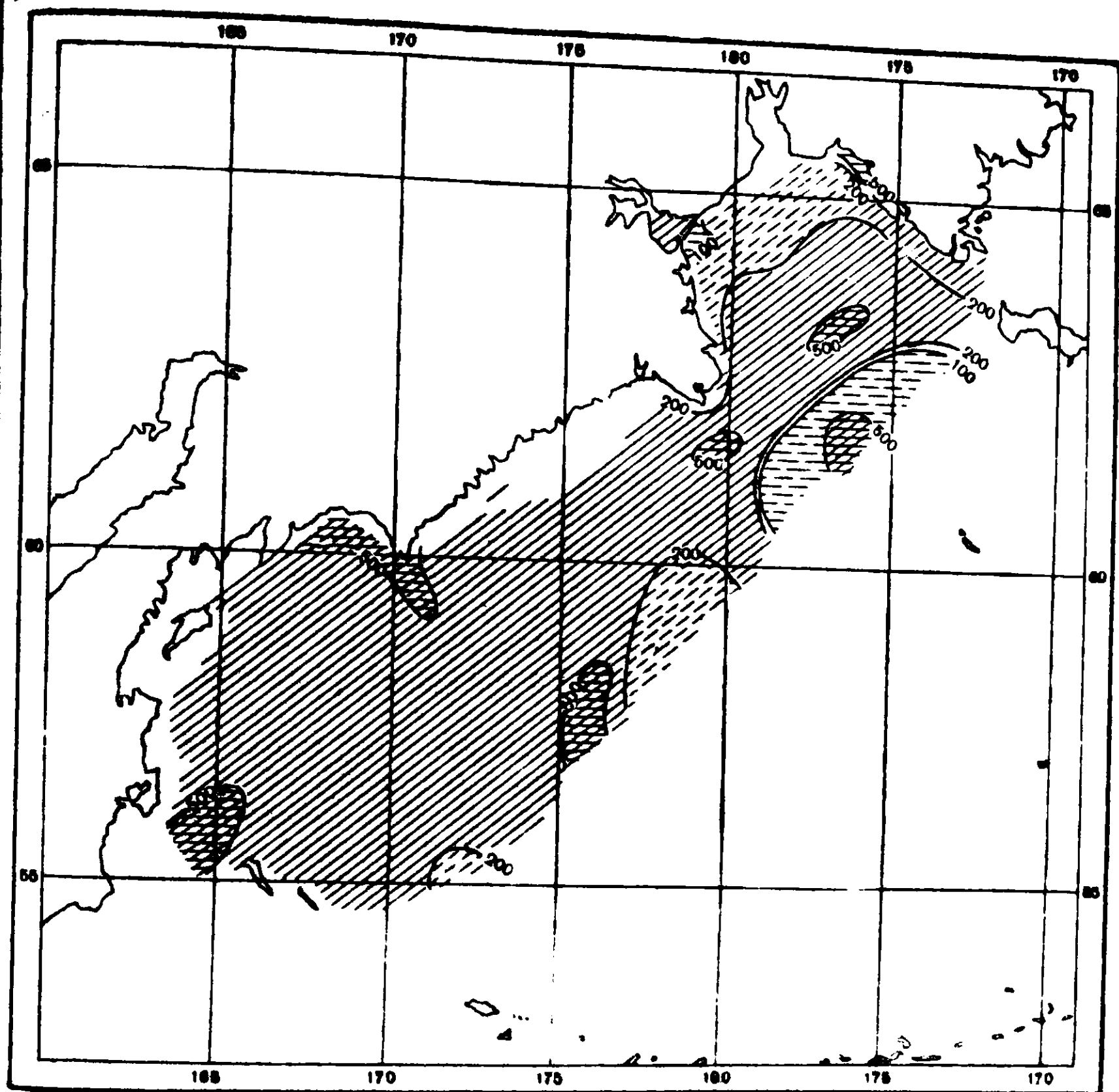


Рис. 12. Распределение биомассы зоопланктона в слое 0—100 м (в мг/м³) в августе — сентябре 1950 г.

К этому времени в результате берегового стока значительно опресняются прибрежные участки моря, а температура поверхностных слоев сильно повышается. Особенно большие пространства опресняются вдоль северного и западного побережий Анадырского залива. В опресненных районах развивается богатая перитическая фауна, и океаническая группировка отодвигается от берегов. В то время как весной она занимала все обследованное пространство Анадырского залива, теперь участок, занятый этой группировкой, образует в заливе широкую полосу, южная граница которой имеет вид дуги, обращенной своей выпуклостью внутрь залива (рис. 1), а северная граница проникает вглубь залива до донной бухта Угольная — мыс Столетия.

Вдоль всех побережий и, особенно, в Анадырском и Олюторском заливах имеются более или менее широкие переходные области, где в

опресненных поверхностных слоях преобладают неритические формы, а в более соленых подстилающих их водах — формы открытого моря.

Осенью работы проводились с 23 сентября по 23 октября 1951 г. в тяжелых метеорологических условиях, которые не позволили взять достаточное число станций для составления карты распределения биомассы планктона, однако можно сказать, что общее ее распределение оказывается примерно таким же, как и летом. Наиболее богатыми районами оставались западная часть Камчатского пролива, где биомасса планктона в слое 0—100 м достигала 770 и 530 мг/м³ и район мыса Олюторского — 550 мг/м³. Наиболее бедным был район халистатической области в центральной части моря, где на некоторых станциях биомасса понижалась до 60—90 мг/м³. Но в общем во всей южной глубоководной части моря биомасса зоопланктона несколько ниже, чем летом, что целиком следует объяснить уменьшением в верхнем 100-метровом слое численности *C. tonsus* и *C. cristatus*. Например, на наиболее богатой станции разреза мыса Африка — о-в Беринга летом максимальная биомасса планктона достигала в слое 25—50 м 2600 мг/м³, из которых 2500 мг/м³ составляли *C. tonsus*. В том же месте и на той же глубине осенью максимальное количество *C. tonsus* не превышало 100 мг/м³.

В мелководных же районах Анадырского залива биомасса планктона осенью была выше, чем летом, главным образом вследствие увеличения количества *E. bungii*, биомасса которого в слое 0—50 м достигала 500—1000 мг/м³. Районы наиболее высоких общих биомасс зоопланктона (1000—1500 мг/м³) совпадают с районами массовых скоплений *E. bungii* в северо-восточной части залива у мыса Аччен и у бухты Угольной. В центральных районах залива биомасса зоопланктона колеблется от 200 до 500 мг/м³.

Район, занимаемый северо-берингоморской группировкой, как летом, так и осенью имеет наиболее низкие биомассы, не превышающие в среднем 100 мг/м³, хотя на отдельных станциях *C. finmarchicus* образует большие скопления со средней плотностью 400 экз/м³.

Неритические группировки

Зимой (в декабре — январе) неритические формы совершенно отсутствовали в наших сборах; лишь на северном шельфе было встречено несколько экземпляров *Acartia longiremis*. Правда, из-за льдов в непосредственной близости от берегов и в бухтах, где, возможно, сохраняются в зимнее время неритические формы, планктон не собирали.

Весной работы в прибрежных районах вели во второй половине июня, а раньше делали лишь отдельные подходы к берегам. В первых числах июня у мыса Африка, мыса Озерного и о-ва Карагинского были встречены науплиусы, циприсовидные личинки *Balanus* и личинки *Bivalvia*. В районе Олюторского залива зона распространения этих личинок значительно расширяется, захватывая открытые районы моря. На станциях у Коряцкого берега и в бухте Глубокой, кроме этих форм, встречены холодноводная *Acartia tumida* (VI ♀ и ♂). Довольно показательно, что в это время даже в бухте фауна носит не неритический, а скорее даже океанический характер. В ней, наряду с такими прибрежными формами, как *A. tumida* и коловратка *Synchaeta*, встречаются *Calanus tonsus* и *Eucalanus bungii*.

В Анадырском заливе весной также отсутствовали массовые формы прибрежных вод — *Centropages mcmurrici* и *Podon leuckarti*; а *A. longiremis* и *A. tumida* были встречены лишь на нескольких станциях. Что касается личинок донных животных, то личинки *Bivalvia* и науплиусы *Bala-*

pus встречались в прибрежных водах в количествах, редко превышающих несколько десятков экземпляров на кубический метр. В то же время личинки полихет и иглокожих, хотя и в небольших количествах, встречались не только у берегов, но и в открытом море.

Полный комплекс неритической фауны был встречен на прибрежных станциях в Олюторском заливе при вторичном заходе в него в двадцатых числах июня. В это время у берегов п-ва Говена и в бухте Лаврово появилось довольно большое количество *P. leuckarti* (100 мг/м^3), *C. mcsturri* (95 мг/м^3) и *Eurytemora herdmani* (37 мг/м^3). Основная масса двух последних форм приходилась на ранние копеподитные стадии. Так, в бухте Лаврово биомасса I—IV копеподитных стадий *C. mcsturri* составляла 89,7% веса всей популяции, а число их — 96,6% общего числа. Станции, на которых в большом количестве встретились *P. leuckarti* и *C. mcsturri*, расположены в области наиболее прогретых вод залива, где температура на поверхности в это время уже достигала $9-10^\circ$, в то время как на рядом лежащих станциях она не превышала $4-5^\circ$. Таким образом, массовое появление неритических форм наблюдается в конце июня в районах с наиболее высокой температурой поверхностных вод, а затем эти формы вместе с прогревом верхних слоев воды распространяются на более широкую область.

В конце августа — в сентябре область распространения неритической группировки захватывает воды Олюторского залива, прибрежные воды Корякского берега и всю северо-западную часть Анадырского залива (рис. 1). *P. leuckarti* встречается в Анадырском заливе в довольно больших количествах ($200-300 \text{ экз/м}^3$) севернее линии мыс Аччен — лагуна Тымна и вдоль западного побережья залива. На отдельных станциях в слое 0—10 м он дает скопление до 6000 экз/м^3 . *C. mcsturri* встречался севернее линии мыс Столетия — бухта Угольная и в районе мысов Чукотского и Наварина. Наибольшие количества его оказывались на наиболее мелководных станциях и в бухтах, где он давал биомассу до 50 мг/м^3 . Примерно те же районы занимала и *A. longiremis*, которая, как и другие неритические формы, тяготеет к поверхностным горизонтам; однако отдельные экземпляры ее встречаются до глубины 75—100 м. Особенно большие ее скопления, как и у других неритических форм, были встречены в бухтах и близ берегов. В Анадырском лимане ее биомасса достигала $122,5 \text{ мг/м}^3$ (3000 экз/м^3), а в бухте Руддера — $221,5 \text{ мг/м}^3$.

Область распространения личинок донных животных в августе — сентябре по сравнению с весной заметно сократилась, особенно личинок иглокожих и полихет, занимающих в это время года лишь относительно узкую полосу вдоль побережий, Анадырский и Олюторский заливы. Сузились, особенно у мыса Олюторского, области распространения личинок *Bivalvia* и *Balanus*, хотя количество их на прибрежных станциях очень велико. У мыса Наварина плотность личинок *Bivalvia* достигала 30 тыс. экз/м³, а личинок усоногих — 5—7 тыс. экз/м³.

Осенью (в октябре) зона обитания личинок в северных районах еще больше сокращается. Личинки полихет почти полностью исчезают из планктона и были встречены в небольших количествах лишь у мыса Аччен и бухты Угольной. Науплиусы и циприсовидные личинки *Balanus* встречались в количестве 10—100 экз/м³ не далее 40—50 миль от берега, а личинки иглокожих и *Bivalvia* — лишь на отдельных станциях и в очень небольших количествах. В то же время в южных частях моря, в Олюторском заливе и у мыса Африка в планктоне присутствовала масса науплиусов *Balanus*, личинок иглокожих и пластинчатожаберных.

Начавшееся в это время в северных районах моря похолодание

угнетало теплолюбивый комплекс неритической группировки. В Анадырском заливе из планктона исчез *P. leuckarti*, а количество *C. mcmurricchi* заметно уменьшилось и не превышало, как правило, 50—60 экз/м³. Его распределение не ограничивалось уже верхним 10-метровым слоем, и он регулярно встречался до глубины 25—50 м. В то же время в южных районах моря в прибрежном планктоне продолжали встречаться как *P. leuckarti*, так еще более теплолюбивая *Evadne nordmanni*, а *Centropages mcmurricchi* встречался не только у самых побережий, как весной, но и сравнительно далеко от берегов.

Таким образом, в то время как в более холодных северных районах неритическая фауна осенью начинает отступать к берегам и обедняется количественно и качественно, в южных районах она еще находится в периоде полного расцвета.

ВЫВОДЫ

1. Фаунистические группировки, выделенные в Беринговом море К. А. Бродским (1954, 1955) на основании анализа фауны веслоногих рачков, применимы и для других групп зоопланктона.

2. Вертикальное распределение зоопланктона различно в районах, занятых разными фаунистическими группировками.

3. В районах, занятых южно-берингоморской океанической группировкой, в декабре — январе основная масса зоопланктона сосредоточена ниже границы зимней конвекции. Выше этой границы биомасса зоопланктона не превышает 50 мг/м³, а ниже ее увеличивается до 200 мг/м³ и более. В июне наиболее богатым оказывается слой 10—50 м со средней биомассой зоопланктона 882 мг/м³. В августе — октябре наиболее богатым оказывается верхний 0—50-метровый слой (433 мг/м³), а бедным — холодный промежуточный и подстилающие его слои (остаток зимних охлажденных вод) с биомассой менее 100 мг/м³.

4. В районах, занятых неритической группировкой, наиболее богатыми оказываются верхние слои воды.

5. Границы между группировками меняют свое положение в разные сезоны года вместе с изменением температуры и солености воды. Зимой в глубоководной части моря южно-берингоморская океаническая группировка подходит вплотную к берегам, а виды неритической группировки или вовсе исчезают из планктона, или сохраняются в небольшом количестве в бухтах. Северо-берингоморская группировка распространяется по всему исследованному району северного мелководья. Весной вместе с прогревом и опреснением прибрежных вод в них обильно развиваются виды неритической группировки, а виды южно-берингоморской океанической группировки отступают от берегов. В северных районах они проникают на мелководье Анадырского залива. Летнее распределение группировок представлено на рис. 1. В октябре виды, входящие в состав неритической группировки, в северных районах убывают численно, а некоторые из них совсем исчезают из планктона.

6. Средняя биомасса зоопланктона в верхнем 100-метровом слое наиболее высока в мае — июне. В это время она примерно в 2 раза выше, чем летом, и почти в 20 раз выше, чем зимой. Весной, летом и осенью наиболее богатым планктоном являются район Камчатского пролива и район южнее Олюторского залива. Наиболее бедным оказывается район южнее мыса Наварин перед подъемом к мелководью северной части моря. Кроме того, отдельные скопления планктона наблюдаются в разные сезоны в различных местах моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев К. В. 1953. Взаимоотношения морского зоо- и фитопланктона. Авто реферат диссертации. М.
- Беклемишев К. В. 1954. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. Зоол. журн., т. XXXIII, вып. 6.
- Богоров В. Г. 1948. Вертикальное распределение зоопланктона и вертикальное рас-
членение вод океана. Тр. Ин-та океанологии, т. II.
- Бродский К. А. 1938. К биологии и систематике веслоногого рака *Calanus cristatus*. Вестн. Дальневост. филиала АН СССР, № 29.
- Бродский К. А. 1941. Обзор количественного распределения и состава зоопланктона северо-западной части Японского моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2.
- Бродский К. А. 1952а. О вертикальном распределении веслоногих рачков в северо-западной части Тихого океана. Исслед. дальневосточных морей, т. 3.
- Бродский К. А. 1952б. Глубоководные веслоногие рачки (Calanoida) северо-запад-
ной части Тихого океана. Там же.
- Бродский К. А. 1954. Фауна веслоногих рачков (каляниды) и зоогеографическое районирование Северной части Тихого океана. Автореферат диссертации. М.
- Бродский К. А. 1955. Зоогеографическое районирование пелагиали дальневосточных морей северной части Тихого океана (по Calanoida). ДАН СССР, т. 102, № 3.
- Виноградов М. Е. 1954. Суточные вертикальные миграции зоопланктона дальне-
восточных морей. Тр. Ин-та океанологии, т. VIII.
- Гурьянова Е. Ф. 1939. К вопросу о происхождении и истории развития фауны По-
лярного бассейна. Изв. АН СССР, сер. биол., № 5.
- Дерюгин К. М. и Иванов А. 1937. Предварительный обзор работ по изучению
бентоса Берингова и Чукотского морей. Исследование морей СССР, вып. 25.
- Дьяконов А. 1945. Взаимоотношение арктической и тихоокеанской морских фаун на
примере географического анализа иглокожих. Журн. общей биологии, т. VI, вып. 2.
- Кусморская А. П. 1950. Состав и распределение планктона северо-западной части
Японского моря в первую половину лета 1941 г. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. II.
- Лубны-Герцык Е. А. 1953. Весовая характеристика основных представителей
зоопланктона Охотского и Берингова морей. ДАН СССР, т. XCI, № 4.
- Мантейфель Б. П. 1941. Планктон и сельдь Баренцова моря. Тр. Полярного ин-та
рыбного хоз-ва и океанографии, вып. 7.
- Мещерякова И. М. 1954. Зимний зоопланктон центральной части Японского моря.
Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, т. 39.
- Пономарева Л. А. 1955. Зимний зоопланктон северной части Японского моря.
Тр. Ин-та океанологии, т. IX.
- Степанова В. С. 1937. Биологические показатели течений в северной части Берин-
гова и южной части Чукотского морей. Исследование морей СССР, вып. 25.
- Ушаков П. В. 1947. Работы Камчатской морской станции государственного гидро-
логического института. Тр. Гос. океанограф. ин-та, вып. I (13).
- Шорыгин А. А. 1955. О биоценозах. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, сер. биол.
- Edmondson C. H. 1934. Quantitative studies of Copepods about the shores of Oahu.
Proc. Fifth. Pac. Sc. Congr. V U, A 5,2.
- Ekman S. 1935. Tiergeographie des Meeres. Leipzig.
- Johnson M. 1934. The production and distribution of zooplankton in the surface waters
of Bering Sea and Bering Strait. Rep. Oceanogr. cruise U. S. coast guard cutter
«Chelan», 1934, p. II (B).
- Johnson M. 1951. Studies on plankton of the Bering and Chukchi Seas and adjacent
areas. Bull. of the Nat. Res. council, No. 122.
- Johnson M. 1953. Studies on plankton of the Bering and Chukchi Seas and adjacent
areas. Proc. Seventh Pacific Science Congress, v. IV.
- Ludwig H. 1886. Echinodermen des Beringsmeers. Zool. Jahrb., Abt. System, Bd. I.
- Mackintosh N. A. 1937. The seasonal circulation of the antarctic macroplankton.
Discovery Reports, v. XIV.
- Sewell R. B. S. 1948. The free-swimming planctonic Copepoda. Geographical distri-
bution. The John Murray Exped. 1933—1934. Scientific Rep., 8 (3).
- Sewell R. B. S. and Fage L. 1948. Minimum oxygen layer in the Ocean. Nature, v. 162,
No 4129.
- Sømme I. D. 1934. Animal plankton of the Norwegian coast water and open sea
I. Production of *Calanus finmarchicus* and *C. hyperboreus* in the Lofoten area. Rep.
on Norwegian Fish. a. Mar. Invest., v. IV, No 9.
- Steuer A. 1933. Zur planmässigen Erforschung der geographischen Verbreitung des
Haloplanktons besonders der Copepoden. Zoogeographica, v. I, pt. 3.
- Wiborg K. F. 1954. Investigations on Zooplankton in Coastal and Offshore Waters of
Western and Northwestern Norway. Rep. on Norwegian Fish. a. Mar. Invest., v. XI, N 1.

П. А. ЖУРАВЕЛЬ

ОПЫТ ВСЕЛЕНИЯ В НЕПОЙМЕННЫЙ ПРУД
ДНЕПРОПЕТРОВСКОЙ ОБЛАСТИ КОРМОВОГО ДЛЯ РЫБ РАЧКА
МИЗИДЫ — *LIMNOMYSIS BENEDENI* Cz.

(Институт гидробиологии Днепропетровского государственного университета)

Институтом гидробиологии Днепропетровского университета проводятся исследования для выяснения возможности увеличения кормности водоемов путем вселения в них новых кормовых для рыб организмов из числа обычных представителей пресноводной фауны, а также и представителей фауны лиманного комплекса (каспийского типа).

Одним из подопытных водоемов является Эрастовский пруд, находящийся вблизи железнодорожной станции Эрастовки (Пятихатский район Днепропетровской области). В этот пруд в свое время нами было произведено опытное вселение живородки речной — *Viviparus viviparus* (Журавель, 1953), а позже (в 1948—1949 гг.) — опытное вселение мизиды — *Limnomysis benedeni*. Вселяли мизид в пруд дважды (осенью). Всего было выпущено около 1000 мизид, отловленных в лиманообразной части р. Ингульца, в районе Снегиревки. В работах по вселению этой мизиды принимала участие Г. К. Гутарева. Среди вселяемых мизид были половозрелые особи (в выводковых сумках самок были личинки) и молодь.

Проверкой в 1953 г. мы установили наличие в пруду *L. benedeni*, встречающихся в заметных количествах, особенно среди водной растительности. В глубоководных участках пруда мизиды были преимущественно в прибрежной зоне, а в верхней, мелководной части они находились и вдали от берега. Все это указывает на то, что *L. benedeni* хорошо прижилась в пруду.

В гидробиологическом и химическом отношении Эрастовский пруд всесторонне изучался Институтом гидробиологии Днепропетровского университета в 1937 г. под руководством А. И. Берестова. Исследования проводились весной, летом и осенью.

Пруд является непойменным водоемом; его акватория при среднем уровне воды составляет около 40 га. Расположен он на балке левобережья верхнего участка р. Лозоватки (истока р. Саксагани, впадающей в р. Ингулец). Пруд используют для водопоя скота, полива огородов, для водоплавающих птиц, с рыбохозяйственной целью, из него берут также воду для технических целей. Питается пруд атмосферными и грунтовыми водами.

Верхний участок пруда сильно зарос надводной и погруженной растительностью. В среднем участке надводная растительность (главным образом тростник) встречается в прибрежной зоне, преимущественно на правобережье. Из погруженной растительности в пруду много роголистника

и рдестов. Грунты в пруду илистые; глубина пруда в приплотинном участке достигает 4 м.

Гидрохимические исследования (данные Л. С. Калитаевой), проведенные в пруду в 1937 г., показывают, что реакция воды на протяжении весны, лета и осени была слабо щелочной и щелочной: $\text{pH} = 7,5 - 8,5$ (Журавель, 1953). Кислородный режим в этот же период был благоприятный: вода в поверхностных слоях весной (в мае) насыщена кислородом полностью, а летом даже перенасыщена; только в придонных слоях содержание кислорода летом (в августе) заметно снижается (49,2%); в осенний период (в октябре) количество кислорода в воде достигало 79%.

Окисляемость воды весной и осенью невысокая (до 9,6 мг $\text{O}_2/\text{л}$), и только летом заметно повышается (до 17,0 мг $\text{O}_2/\text{л}$). Вода пруда сравнительно слабо минерализована. 12 октября 1937 г. были найдены следующие концентрации основных ионов (в мг/л):

Cl^- — 17,6	Ca^{++} — 48,0
SO_4^{--} — 33,0	Mg^{++} — 14,0
HCO_3^- — 212,8	Na^+ — 26,0

Флора водорослей пруда в 1937 г., согласно данным З. С. Гаухман, была представлена: в мае — 22 формами, в августе — 14 и в октябре — 49 формами. Массовое развитие в мае имели синезеленые водоросли: *Anabaena flos-aquae* f. *intermedia*, *Aphanizomenon flos-aquae*, вызывавшие «цветение воды». Наблюдалось также значительное развитие протококковых. В августе их сменяли синезеленые: *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* и оставался *Aphanizomenon flos-aquae*, а из диатомовых — *Melosira granulata* var. *muzzanensis* и другие виды *Melosira*. В октябре продолжалось значительное развитие *Melosira granulata* var. *muzzanensis*, к которой присоединялись эвгленовые, синезеленые и протококковые.

В фитобентосе пруда из нитчаток много *Cladophora fracta*, из диатомовых — *Synedra*, *Rhoicosphenia*, *Comphonema*, а из синезеленых — *Oscillatoria tenuis*.

Зоопланктон пруда, согласно данным К. И. Бенько, состоял из коловраток, а также ветвистоусых и веслоногих ракообразных. В 1937 г. в зоопланктоне пруда господствующими формами были *Polyarthra platyptera* var. *euryptera*, *Diaptomus gracilis* и *Bosmina longirostris*. Наблюдались изменения в составе зоопланктона по сезонам года.

Донная фауна пруда, согласно данным А. И. Берестова с некоторыми нашими дополнениями, довольно разнообразна. Наибольшее разнообразие наблюдается среди олигохет, моллюсков и тендипедид. Среди олигохет много наидид и тубифицид. Из тубифицид встречены: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus*, *L. udekemianus*, *Ilyodrilus hammoniensis* и др. Моллюски представлены брюхоногими и двустворчатыми. Из донных брюхоногих встречаются: *Valvata piscinalis*, *Bithynia leachi*, *Viviparus viviparus* (живородка, вселенная в пруд в 1946 г.). Из пластинчатожаберных встречаются беззубки, перловицы, горошинки. Обращает на себя внимание нахождение в пруду дрейссены (*Dreissena polymorpha*), которая попадает главным образом на раковинах беззубок. Дрейссену мы находили и в другом непойменном пруду Днепропетровской области — в пруду «Водокачка», в окрестностях железнодорожной станции Верховцево (Журавель, 1953). Особенно разнообразны в пруду тендипедиды. Среди них много донных и зарослевых форм.

Фауна рыб пруда как непойменного водоема довольно разнообразна.

Из карповых в пруду встречаются — карп, карась, линь, красноперка, пескарь, овсянка, из окуневых — окунь, ерш, из щуковых — щука, из вьюновых — шиповка и др.

О биологии, экологии и распространении *L. benedeni* имеется ряд данных. Так, А. Н. Державин (1939) указывает, что этот вид часто является массовой формой, приспособившейся к различным условиям климата, солености и грунта. В бассейне Волги она наиболее обильна в глухих ильменах, в камышовых зарослях подстепных ильменей и медленно текущих дельтовых протоков. Весьма многочисленна эта мизиды в озерах бассейна р. Куры и других опресненных водоемах южно-каспийского побережья, где она живет также в зарослях жесткой и мягкой растительности. В Каспии эта мизиды встречается на разных грунтах, преимущественно это твердые грунты. На илах эта мизиды встречается при наличии камыша, чакана, зостеры, а на скалистом грунте — водорослевых обрастаний.

L. benedeni относится к прибрежным формам. Она способна переносить повышение температуры воды до 30°. Эта мизиды может обитать и в водоемах с неустойчивым кислородным режимом.

В Волге и Урале *L. benedeni* встречается в низовьях дельт, преимущественно в пойменных озерах. Встречается она и в низовьях рек Среднего и Южного Каспия — также преимущественно в пойменных озерах, некоторые из которых заметно заболочены.

Вне бассейна Каспия *L. benedeni* обитает в опресненных участках Черного и Азовского морей и в нижних участках их притоков, главным образом в пойменных озерах и лиманах Кубани, Дона, Днепра, Южного Буга, Днестра и Дуная. Населяет эта мизиды также системы озер Маныча и Палеостомы.

В Дону *L. benedeni* в значительном количестве встречается в почти стоячем и заболоченном ерике против г. Ростова; водится она и в старице под г. Новочеркасском. Близ станции Кочетовской эту мизиду ловили сачками среди зарослей. Прослежено ее распространение в Дону от дельты до станции Кочетовской (близ впадения Северного Донца). О нахождении в низовьях и дельте Дона *L. benedeni* говорит и Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1947).

Распространение этой мизиды по системе Днепра вверх было прослежено в свое время Киевским институтом гидробиологии до района г. Никополя. Несколько позже исследованиями Днепропетровского института гидробиологии (с нашим участием) ее распространение по системе нижней части Днепра было прослежено почти до г. Запорожья. Встречается она в этой части Днепра в озерах, затомах и притоках. По р. Ингульцу ее распространение нами прослежено до района выше Снегиревки (свыше 100 км вверх по течению от устья). Во всех водоемах системы нижней части Днепра мы эту мизиду встречали преимущественно на илистых грунтах среди водной растительности. Химизм воды этих водоемов довольно различен. Одни из них имеют низкую минерализацию (плотный остаток немногим больше 200 мг/л), другие — повышенную минерализацию (плотный остаток превышает 1000 мг/л). Но *L. benedeni*, как известно, обитает и в водоемах с высокой минерализацией (опресненные участки Черного и Азовского морей, Каспийское море).

На нахождение *L. benedeni* в Днестровском и Кучурганском лиманах р. Днестра указывает Ю. М. Марковский (1953). По поводу местообитания этой мизиды в Кучурганском лимане он указывает, что в самой вершине лимана, особенно под левым его берегом, ценоз *L. benedeni* занимает участки дна, заросшие подводными растениями, развиваясь здесь на несколько больших пространствах, чем в остальной части лимана.

И. П. Лубянов и И. А. Федько (1953) приводят *L. benedeni* для Шолоховского пруда (водохранилища) Днепропетровской области, построенного на р. Соленой (приток р. Бузулук, системы нижней части Днепра). Этот пруд сильно заилен и зарос водной растительностью.

Кроме опытного вселения *L. benedeni* в Эрастовский пруд, Днепропетровский институт гидробиологии, начиная с 1948 г., провел вселение этой мизиды и в другие водоемы. Так, она была вселена в водоемы Криворожья, Самарское водохранилище (Самарский отрог Днепровского водохранилища), в р. Волчью в районе с. Васильковки (с расчетом на заселение ею Васильковского водохранилища) и другие водоемы. На Криворожье эта мизида вселена в следующие водоемы: Карачуновское и Крэсовское водохранилища; рр. Ингулец и Саксагань; залитые водой давние рудничные карьеры — Тарапаковский, находящийся на окраине г. Кривого Рога возле городского парка; карьер-каменоломня, расположенный на правом берегу низовья Крэсовского водохранилища, и др.

Во всех перечисленных водоемах эта мизида прижилась и встречается там в заметных количествах, особенно в Карачуновском водохранилище.

М. Ф. Ярошенко (1952, 1953) в 1951 г. в опытным порядком с успехом вселил *L. benedeni* в два пруда Молдавии (пруд Альбинец и пруд колхоза им. Сталина в с. Рышканы).

И. А. Федько весной 1951 г. вселил *L. benedeni* в несколько прудов Днепропетровской области: пруд колхоза «Комбайн» (с. Широкое Криворожского района), пруд совхоза «Латовка» (Широковский район) и пруд совхоза «Заря коммунизма» (Пятихатский район). Одновременно в указанные пруды были вселены и бокоплавы. Весной 1952 г. И. А. Федько была произведена проверка успешности вселения этих организмов в пруды. Проверкой установлено, что молодые особи мизид встречались в пруду колхоза «Комбайн» (Лубянов и Федько, 1953).

Мизиды, имеющие сравнительно крупные размеры¹, являются излюбленным кормом многих промысловых видов рыб, на что указывают многие авторы. А. Н. Державин (1939) приводит данные о потреблении мизид разными рыбами (воблой, лещом, осетром, белугой, судаком, бершом, окунем). По данным С. В. Герда (1949), в Онежском озере мизид поедают следующие рыбы: сиг ямный (до 233 экз. в желудке), сиг лудога (до 522 экз.), сиг проходной (до 300 экз.), килец (до 51 экз.), налим (до 114 экз.), корюшка, хариус, окунь, ерш, бычок рогатка (Герд, 1949, стр. 120; 1951, стр. 108—109). Многочисленные указания о поедании мизид рыбами имеются и у других авторов.

Г. А. Погребняк изучала питание молодых некоторых хищных рыб Днепровского водохранилища и нашла, что такие рыбы, как щука, жерех, окунь и судак в значительном количестве поедают *Mesomysis coregonalewskyi*.

Что касается данных о потреблении рыбами *L. benedeni*, то имеются указания у А. Л. Бенинга (1924) о том, что в дельте р. Волги эту мизиду поедают вобла, судак, берш, окунь, сом и другие рыбы. По нашим исследованиям, эту мизиду поедают многие рыбы нижней части р. Ингульца. *L. benedeni* начала входить в пищевой рацион также и рыб в подопытных водоемах Криворожья и верхней части Самарского водохранилища (Самарский отрог Днепровского водохранилища).

Мизида *L. benedeni*, наряду с некоторыми другими представителями лиманной, а также типично пресноводной фауны, как показали наши опыты, может быть широко использована для вселения в пруды и водохра-

¹ Длина некоторых мизид достигает 30 мм; *L. benedeni* имеет длину свыше 10 мм

нилища, а также в малые реки и систему пойменных озер крупных рек, с целью увеличения в них кормовых ресурсов для промысловых видов рыб. Увеличение естественных кормовых ресурсов для рыб в водоемах путем вселения в них отсутствующих там кормовых организмов будет способствовать увеличению рыбопродуктивности. Эти мероприятия следует проводить параллельно с улучшением гидрологических и химических, особенно газовых, условий в водоемах, а иногда и улучшением в них нерестилищ рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Беннинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжской биостанции, № 1. Саратов.
- Герд С. В. 1949. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Тр. Карело-Финского ун-та, т. IV.
- Герд С. В. 1951. Озера Карело-Финской ССР и их рыбные богатства. Петрозаводск.
- Державин А. Н. 1939. Мизиды Каспия. Изд. Зоол. ин-та АН Азербайдж. ССР. Баку.
- Журавель П. А. 1946. Об увеличении естественных кормовых ресурсов в пресноводных водоемах. Природа, № 9.
- Журавель П. А. 1953. Пути направленного формирования кормовой для рыб фауны новых прудов степной части Украины с целью увеличения рыбопродуктивности. Вестн. научно-иссл. ин-та гидробиологии Днепропетр. ун-та, т. X.
- Лубянов И. П. и Федько И. А. 1953. Донная фауна прудов степной зоны Украины в связи с условиями ее существования. Вестн. научно-иссл. ин-та гидробиологии Днепропетр. ун-та, т. X.
- Марковский Ю. М. 1953. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования. Часть I. Водоемы дельты Днестра и Днестровский лиман. Изд-во АН УССР, Киев.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1947. К вопросу об увеличении кормовых ресурсов в пресных водоемах. Природа, № 12.
- Ярошенко М. Ф. 1952. Гидробиологический режим и рыбохозяйственные возможности некоторых прудов Молдавии. Изв. Молдавск. филиала АН СССР, № 4—5 (7—8).
- Ярошенко М. Ф. 1953. К анализу условий повышения рыбопродуктивности прудов Молдавии. Изв. Молдавск. филиала АН СССР, № 5 (13).
-

Г. Б. МЕЛЬНИКОВ

**ОПЫТ ВСЕЛЕНИЯ ЛЕЩА — *ABRAMIS BRAMA* (L.)
В ХРИСТОФОРОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ (КРИВОРОЖЬЕ)**

(Научно-исследовательский институт и кафедра гидробиологии Днепропетровского государственного университета)

За последние годы в Советском Союзе значительно расширились рыбоводно-акклиматизационные работы; в еще бо́льших масштабах эти работы будут проводиться в дальнейшем. В связи с этим рыбоводно-акклиматизационные мероприятия, а также работы, направленные на увеличение рыбной продукции, заслуживают внимания. Следует только договориться о том, что мы понимаем под тем или иным видом рыбоводных мероприятий, поскольку по этому вопросу до сего времени существует путаница и термины акклиматизация, интродукция и подобные им нередко употребляются совершенно произвольно; то, что в действительности представляет простое вселение того или иного вида в водоем, часто неправильно именуется акклиматизацией. В общем термин акклиматизация стал широко употребляться для определения чуть ли не всяких мероприятий по вселению тех или иных видов в другую обстановку.

Нам думается, что в основном правильную позицию по этому вопросу заняли Б. Г. Иоганзен и А. Н. Петкевич (1951), которые различают четыре типа рыбоводных работ: массовое разведение, посадку, пересадку и интродукцию. В рыбоводно-интродукционных работах названные авторы различают: интродукцию, акклиматизацию и натурализацию. В эти понятия авторы вкладывают совершенно конкретное и в общем правильное содержание, за исключением, пожалуй, интродукции, под которой они подразумевают переселение человеком организма за пределы его естественного ареала безотносительно к результатам. Указание на безотносительность к результатам и представляет существенный недостаток в определении понятия интродукция потому, что это заранее предполагает результаты интродукции случайными, либо положительными, либо отрицательными. Между тем, и при интродукции надо руководствоваться такими научными положениями, которые наверняка приведут к положительным результатам. Остальные типы рыбоводных работ охарактеризованы Б. Г. Иоганзеном и А. Н. Петкевичем правильно и вносят ясность в терминологию, которая, как мы говорили выше, употребляется часто произвольно.

Согласно терминологии Б. Г. Иоганзена и А. Н. Петкевича (1951), предлагаемые нами ниже рыбоводные работы по вселению леща в Христофоровское водохранилище относятся к типу пересадки, под которой разумеется работа, «когда в водоем вносятся новый вид рыбы, но водоем лежит

в пределах области (ареала) распространения последней. В этом случае... имеет место лишь уплотнение ареала за счет «пустующих» или мало рыбных водоемов местными рыбами» (Иоганзен и Петкевич, 1951, стр. 6—7). Необходимость пересадки леща в Христофоровское водохранилище диктовалась отсутствием леща в этом водоеме и тем, что условия для его развития здесь вполне благоприятны, как это будет видно из последующего изложения и имеющихся данных об этом водохранилище в работе В. П. Приходько (1950).

Лещ, по Л. С. Бергу (1949), предпочитающий не очень быстро текущие и стоячие воды, в водохранилищах Советского Союза, построенных на равнинных реках, повидимому, находит для своего развития благоприятные условия, в частности кислородные и кормовые. На это указывает Г. Х. Шапошникова (1948), отмечая, что в новых водохранилищах создаются благоприятные условия для развития рыб, в том числе и для леща, и это связано прежде всего с увеличением бентоса как корма для рыб.

Однако Н. Н. Харин (1952) справедливо указывает, что не всегда наличие кормовой фауны является главным фактором, определяющим развитие рыб. Очень важно, в какой мере эта кормовая фауна доступна для рыб. В Веселовском водохранилище, как свидетельствует Н. Н. Харин (1952), зообентос не богат, а уловы рыбы составляли в среднем 113,6 кг/га. Эти данные приводит также И. Я. Сыроватский (1951а). В другой работе И. Я. Сыроватский (1951б) отмечает, что благодаря регулированию промысла и рыбоводным мероприятиям запасы леща в Веселовском водохранилище настолько возросли, что он занял после сазана второе место в уловах и составляет третью часть всей вылавливаемой рыбы.

По сведениям В. И. Жадина и П. Г. Данильченко (1941), хотя зообентос Учинского водохранилища богаче зообентоса Веселовского водохранилища, все же уловы в первом меньше, что, вероятно, связано с менее благоприятными условиями для развития рыб. П. В. Михеев и К. П. Прохоров (1952) свидетельствуют об успешном развитии леща в подмосковных водохранилищах. По мнению Б. М. Себенцова и П. В. Михеева (1950), основным объектом хозяйства во многих равнинных водохранилищах должен явиться лещ. Г. В. Никольский (1948), обсуждая вопрос об изменениях ихтиофауны в равнинных водохранилищах в первые год-два после заполнения, указывает на то, что наблюдается улучшение условий питания для рыб лимнофилов-бентофагов.

Некоторые авторы (Себенцов и Мейснер, 1947; Себенцов и Михеев, 1950; Себенцов, 1950) совершенно справедливо настаивают на том, что рыбоводство в создаваемых водоемах должно иметь целью направленное формирование промысловой ихтиофауны с применением методов прудового рыбоводства по отношению к таким видам, как сазан, лещ, серебряный карась. Н. И. Кожин (1950) также считает, что одним из путей воспроизводства промысловых рыб наших южных морей в условиях зарегулированного стока Волги является организация рационального рыбного хозяйства в водохранилищах. Ф. Ф. Дьяконов, С. П. Пахомов и Т. И. Сидяков (1950), говоря о рыбоводных задачах на плесе Сталинградского водохранилища, считают, что благоприятные условия для развития здесь найдут лещ, сазан, язь, судак и другие рыбы. Наши наблюдения, о которых мы уже сообщали в печати (Мельников, 1947, 1950), также свидетельствуют о том, что лещ Днепровского водохранилища, представляющий один из основных промысловых объектов, нашел здесь благоприятные условия для своего развития.

Учитывая то обстоятельство, что лещ в равнинных водохранилищах развивается хорошо, его и следует иметь в виду как объект для вселения в подобные водохранилища, где его по тем или иным причинам не оказывается.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ХРИСТОФОРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Христофоровское водохранилище создано в 1939 г. путем запруды степной небольшой, летом пересыхающей, речки Боковенькой, которая является притоком р. Боковой, впадающей в р. Ингулец (ныне на Ингульце создано Карачуновское водохранилище) на Криворожье. Площадь Христофоровского водохранилища — 210 га, длина — 3—4 км, но подпор распространяется на 8 км вверх от плотины; ширина водохранилища — 250—300 м. В ряде мест у берегов и в верховье имеются заросли погруженных и полупогруженных водных растений, главным образом рогоза, камыша, сусака, лягушатника. Берега водохранилища пологие, около плотины на них имеются выходы гранита. Глубина на бывшем русле речки составляет 5—6 м. Дно — на середине водохранилища илистое, у берегов — заиленный песок.

Температура воды летом достигает 23—27°, причем у поверхности и у дна она почти одинакова. Прозрачность воды летом сравнительно низкая: посередине — 40 см, у берегов — 30 см.

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

О химических особенностях воды можно судить по результатам анализа, приведенным в табл. 1.

Таблица 1

*Химический состав воды Христофоровского водохранилища
4/VIII 1948 г.*

Показатель	У поверхности	У дна
Прозрачность по Снеллену	10,2	7,3
pH	8,40	8,40
O ₂ : мг/л	8,72	7,18
процент насыщения	95,0	77,8
БПК ₅ : потребление за 5 суток (в мг/л)	4,13	3,46
потребление за 5 суток (в %)	47,4	48,2
CO ₂ свободная (в мг/л)	0	0
CO ₂ карбонатная (в мг/л)	0	0
CO ₂ бикарбонатная (в мг/л)	216,29	219,18
Окисляемость (O ₂ в мг/л)	13,24	11,84
NH ₄ ⁺ (в мг/л)	0,06	0,10
NO ₂ ⁻ (в мг/л)	0,002	0,004
NO ₃ ⁻ (в мг/л)	0	0
Fe (в мг/л)	0,05	0,06
P общий (в мг/л)	0,045	0,041
Cl ⁻ (в мг/л)	90,02	89,80
SO ₄ ²⁻ (в мг/л)	306,14	296,28
HCO ₃ ⁻ (в мг/л)	299,86	303,86
Ca ⁺⁺ (в мг/л)	46,46	46,46
Mg ⁺⁺ (в мг/л)	62,32	63,40
Na ⁺ + K ⁺ (в мг/л)	149,5	144,9

Данные табл. 1 показывают, что вода Христофоровского водохранилища характеризуется щелочной реакцией, большим биологическим потреблением кислорода и низкой прозрачностью. Процент насыщения кислорода в воде у поверхности равен 95,0, у дна наблюдается небольшой дефицит; хлоридов сравнительно немного, сульфатов значительно больше.

ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Зоопланктон Христофоровского водохранилища богат, особенно в центральной части. Он состоит главным образом из ветвистоусых и веслоногих рачков, что с рыбохозяйственной точки зрения является положительным, поскольку этими ракообразными питается молодь рыб. Количество зоопланктеров в 1 м³ воды летом равно 216 тыс., с максимумом 440 тыс. Доминирующее положение занимают *Mesocyclops oithonoides* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Liev.), *Daphnia cucullata* Sars, *Bosmina longirostris* (O. F. M.).

Зообентос в видовом отношении сравнительно беден, но биомасса его велика и достигает летом на 1 м² площади дна 36,52 г. Количество организмов зообентоса на 1 м² площади дна равно 2344 экз., представленных главным образом олигохетами и хирономидами. Доминирующее положение в зообентосе занимают *Tendipes* f. l. *plumosus* L., *Tanypus* sp., *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Tubifex tubifex* Müll.

Сказанное выше свидетельствует о том, что кормовая база Христофоровского водохранилища довольно богата, причем донная фауна при наличии небольших глубин и удовлетворительного кислородного режима вполне доступна для рыб.

По богатству кормовых для рыб ресурсов, отчасти по глубинам и морфологии, Христофоровское водохранилище напоминает большой пруд. Летом 1953 г. в нем наблюдалось интенсивное «цветение» вследствие того, что уровень воды был поднят и были залиты целинные участки берегов. Разложение растительности этих берегов дало много биогенных соединений, за счет которых шло массовое развитие водорослей *Aphanizomenon flos aquae* Ralfs., *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Coelosphaerium Kützianum* Näg., *Phormidium mucicola* Hub.—Pestalozzi et Naum.

Ихтиофауна водохранилища, согласно исследованиям 1948 г., состояла из следующих видов: щука, плотва, голавль, красноперка, овсянка, верховодка, горчак, щиповка, окунь, бычок-бабка, бычок-песочник.

ПЕРЕСАДКА ЛЕЩА

До 1949 г. лещ в Христофоровском водохранилище не встречался. Это обстоятельство объясняется тем, что до запруживания, т. е. до создания водохранилища, на его месте был участок типично степной, летом пересыхающей речки, в составе ихтиофауны которой лещ не было; когда же была сделана плотина и образовалось водохранилище, то здесь получил свое развитие тот первоначальный исходный комплекс рыб, в котором лещ не был представлен.

П. В. Михеев и К. П. Прохоров (1952) совершенно правильно считают, что ихтиофауна водохранилищ складывается из трех источников: 1) из рыб реки и ее придаточной системы, входящих в состав водохранилища; 2) из рыб — пришельцев из других водоемов; 3) из рыб, вселенных искусственными способами. В водохранилищах на малых реках, по их мнению, нередко монопольное положение занимают малоценные рыбы вследствие отсутствия здесь ценных видов рыб. В качестве примера эти авторы при-

водят речку Яхрому, на которой образовалось Яхромское водохранилище: в ней как в небольшой речке не было ценных видов рыб, в частности леща. Разумеется, что его не оказалось и в водохранилище, если его не было в исходном водоеме, хотя по всем показателям это водохранилище вполне пригодно для развития леща. Но в силу указанных выше причин Яхромское водохранилище оказалось на 94% заселенным плотвой, густерой, окунем, которые жили в р. Яхроме до образования водохранилища. Примерно то же самое случилось и в Христофоровском водохранилище, в котором не оказалось леща потому, что его не было в исходном водоеме — речке Боковенькой. А между тем, все условия для его развития в водохранилище имелись: и богатая кормовая фауна, и удовлетворительный кислородный режим, и отсутствие такого конкурента, как ерш. Нам было известно также, что в соседнем Карачуновском водохранилище лещ хорошо развивается и входит в промысел как один из основных видов, а условия здесь для него не более благоприятны, чем в Христофоровском водохранилище.

Учитывая все изложенное выше, автор настоящей работы и В. П. Приходько, после обычной в таких случаях подготовительной работы, 8 мая 1949 г. выловили и перевезли из Карачуновского в Христофоровское водохранилище, разделенные расстоянием в 30 км, 106 производителей леща, среди которых было 56 самок и 50 самцов. Эти производители весной того же 1949 г. отнерестились и дали потомство.

4 августа 1952 г. в прибрежных уловах мелкочейным волочком и в промысловых уловах неводом оказались щука, плотва, красноперка, жерех, овсянка, пескарь, верховодка, густера, горчак, щиповка, окунь и лещ. 26 августа 1953 г. были выловлены щука, плотва, овсянка, пескарь, густера, лещ, горчак, сазан, щиповка, сом, окунь. Исключительно массовое развитие в 1953 г. имели овсянка, горчак и окунь, т. е. сорные и малоценные рыбы. Таким образом, ихтиофауна Христофоровского водохранилища состоит ныне из 17 видов, из которых промысловыми считаются щука, плотва, голавль, красноперка, жерех, верховодка, густера, лещ, сазан, сом, окунь.

Наши исследования в августе 1952 и 1953 гг. показали наличие в Христофоровском водохранилище лещей промыслового размера и веса, внешне весьма однородных. Размеры этих лещей в 1952 г. были следующие: общая длина тела — в среднем 32,3 см, длина тела 25,4 см, средний вес — 300—400 г, возраст — 3+. Результаты изучения лещей, выловленных 27 августа 1953 г. неводом из Христофоровского водохранилища, показали, что средние размеры лещей в возрасте 4+ в Христофоровском водохранилище составили: L — 37,65 см, l — 30,07 см, вес — 584 г.

Анализ чешуи этих лещей показал, что расстояния между кольцами третьего и четвертого годов значительно больше, чем расстояния между кольцами первого и второго годов. Это значит, что условия жизни леща в Христофоровском водохранилище на третьем-четвертом годах были значительно лучше, чем на первом и втором.

Выловленные нами в 1952 и 1953 гг. лещи, несомненно, являются потомками тех производителей, которые пересажены нами в 1949 г. из Карачуновского водохранилища. Промысел рыб на Христофоровском водохранилище базируется в настоящее время в значительной мере на леще, который ловится здесь главным образом ночью. Обычный улов его неводом составляет 20—60 кг.

Таким образом, пересадка леща из Карачуновского водохранилища в Христофоровское оказалась успешной, и лещ в последнем стал через 3—4 года промысловой рыбой. По сведениям рыбаков, нерест леща

весной 1953 г. был очень интенсивный, но выловить сеголеток летом 1953 г. нам не удалось.

В заключение следует сказать, что кормовые ресурсы и вообще потенциальные возможности Христофоровского водохранилища используются далеко не полно и рыбопродукция его еще низка. Это прежде всего является следствием того, что состав рыб здесь далеко не желательный. Большое место продолжают занимать сорные и малоценные рыбы: плотва, окунь, щиповка, горчак, овсянка, верховодка, пескарь и другие, которые выедают много корма, конкурируя с промыслово-ценными видами. Такое положение до сего времени существует не только в Христофоровском водохранилище, но и во многих водохранилищах на равнинных реках Советского Союза. Поэтому и возникает необходимость активно вмешаться в рыбное хозяйство таких водохранилищ и сделать его культурным, управляемым и рентабельным.

Рыбное хозяйство водохранилищ, подобных Христофоровскому, — небольших по площади и напоминающих пруды, — следует базировать на двух основных промысловых рыбах: сазане и леще. Пересаживать их надо либо перевозя производителей, а еще лучше оплодотворенную икру, или на молодых стадиях, так как на этих стадиях рыбы легче приспосабливаются к новым условиям и результат такой пересадки скорее будет успешным. Принимая во внимание, однако, что при ведении культурного рыбного хозяйства из водохранилищ вряд ли удастся выловить всю сорную и малоценную рыбу, следует в небольшие водохранилища подсаживать судачков, из расчета 2—3 экз/га; эти судачки будут питаться оставшейся сорной и малоценной рыбой.

В Христофоровском водохранилище к переселенному лещу осталось добавить сазана или культурного карпа. Практически это надо сделать так: осенью водохранилище следует спустить и из приплотинной ямы выловить всю рыбу, кроме леща всех возрастов; весной после наполнения водохранилища надо перевезти туда мальков, годовиков или производителей сазана или карпа, руководствуясь прудовыми нормами посадки. К этому следует прибавить еще 400—500 судачков-годовиков из соседнего Карачуновского водохранилища.

Вылов рыб надо производить, разумеется, тогда, когда они достигнут промыслового размера. При таком ведении хозяйства с успехом можно получать с гектара водной площади водохранилища не менее 150—200 кг леща и сазана, между тем как сейчас Христофоровское водохранилище, даже после того как пересаженный лещ стал там промысловой рыбой, дает не более 60—80 кг/га, а до пересадки леща давало 30 кг рыбы, да и та была малоценной.

ВЫВОДЫ

1. Гидробиологические исследования Христофоровского водохранилища в Криворожье показали пригодность его для рыборазведения.

2. Кормовая база рыб Христофоровского водохранилища богата: зоопланктон представлен главным образом веслоногими и ветвистоусыми, а зообентос — олигохетами и тендипедидами. Биомасса зообентоса на 1 м² площади дна составляет 36,52 г.

3. Ихтиофауна Христофоровского водохранилища до 1949 г. не имела в своем составе леща, а была представлена следующими видами: щука, плотва, голавль, красноперка, овсянка, верховодка, горчак, щиповка, окунь, бычок-бабка, бычок-песочник.

4. По богатству зоопланктоном и зообентосом, отчасти по глубинам в морфологии, Христофоровское водохранилище напоминает большой пруд.

5. Производители леща, пересаженные в 1949 г. из Карачуновского

в Христофоровское водохранилище, отнерестились в последнем и дали потомство, достигшее через 3 года промыслового размера и послужившее основой дальнейшего воспроизводства леща.

6. В 1952 г. лещи — потомки производителей, пересаженных в 1949 г., в Христофоровском водохранилище имели L — 32,0 см, l — 25,4 см, вес — 300—400 г, возраст 3+; в 1953 г. — соответственно — 37,6 и 30,0 см, 584 г и 4+.

7. Пересадка в Христофоровское водохранилище леща, которого не было здесь до 1949 г., оказалась успешной, и он стал здесь промысловой рыбой.

8. Рыбное хозяйство малых водохранилищ, подобных Христофоровскому, следует базировать на двух основных промысловых рыбах — сазане и леще, пересадку которых, если это требуется, надо производить в виде молоди, так как последняя легче приспосабливается к новым условиям.

9. Для уничтожения сорной и малоценной рыбы следует в малые водохранилища подсаживать годовиков или двухлеток судака из расчета 2—3 экз/га.

10. Для полного и рационального использования кормовых ресурсов Христофоровского водохранилища необходимо в ближайшее время дополнить его ихтиофауну сазаном и судаком.

11. Рыбное хозяйство малых водохранилищ надо вести по типу прудового, руководствуясь прудовыми нормами посадки рыбы для нагула.

ЛИТЕРАТУРА

- Берг Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, ч. 2. Изд-во АН СССР.
- Дьяконов Ф. Ф., Пахомов С. П., Сидяков Т. И. 1950. Ближайшие рыбоводные задачи на плесе Сталинградского водохранилища. Рыбное хоз-во, № 12.
- Жадин В. И. и Данильченко П. Г. 1941. Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Иоганзен Б. Г. и Петкевич А. Н. 1951. Акклиматизация рыб в Западной Сибири. Новосибирск.
- Кожин Н. И. 1950. Проблема воспроизводства рыбных запасов в связи с гидростроительством. Рыбное хоз-во, № 12.
- Мельников Г. Б. 1947. Рыбохозяйственное освоение водоемов юго-востока УССР. Научно-иссл. ин-т гидробиологии Днепропетр. ун-та. Материалы научной конференции.
- Мельников Г. Б. 1950. Задачи рыбохозяйственного освоения водоемов юго-востока УССР в свете мичуринской биологии. Научно-иссл. ин-т и кафедра гидробиологии Днепропетр. ун-та. Материалы 2-й научной конференции.
- Михеев П. В. и Прохоров К. П. 1952. Рыбное население водохранилищ и его формирование. М. Пищепромиздат.
- Никольский Г. В. 1948. К познанию особенностей формирования и развития ихтиофауны водохранилищ в отдельных географических зонах Советского Союза. Зоол. журн., т. XXVII, вып. 2.
- Приходько В. П. 1950. Пути рыбохозяйственного освоения водоемов Кривбасса. Научно-иссл. ин-т и кафедра гидробиологии Днепропетр. ун-та. Материалы 2-й научной конференции.
- Себенцов Б. М. 1950. Задачи рыбохозяйственного освоения вновь образуемых водохранилищ. Рыбное хоз-во, № 12.
- Себенцов Б. М., Мейснер Е. В. 1947. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища. Тр. Всер. научно-иссл. ин-та прудового рыбного хоз-ва, т. IV.
- Себенцов Б. М., Михеев П. В. 1950. Пути направленного формирования промысловой ихтиофауны на вновь образуемых водохранилищах. Рыбное хоз-во, № 2.
- Сыроватский И. Я. 1951а. Перспективы рыбохозяйственного освоения маньчжских водохранилищ. Рыбное хоз-во, № 4.
- Сыроватский И. Я. 1951б. Опыт направленного формирования рыбного населения Веселовского водохранилища. Агробиология, № 2.
- Харин Н. Н. 1952. Зообентос Веселовского водохранилища. Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4.
- Шапошникова Г. Х. 1948. Лещ и перспективы его существования в водохранилище на Волге. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3.

Ю. И. ЗАПЕКИНА-ДУЛЬКЕЙТ и Г. Д. ДУЛЬКЕЙТ

ЗООБЕНТОС КАМГИНСКОГО ЗАЛИВА ТЕЛЕЦКОГО ОЗЕРА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ПИТАНИИ РЫБ

(Государственный заповедник «Столбы»)

ВВЕДЕНИЕ

Зообентос и питание рыб Камгинского залива мы исследовали с октября 1947 г. до конца 1948 г.; некоторые дополнительные работы были проделаны в 1949 г. Исследования велись бывшим Алтайским заповедником, сотрудниками которого являлись авторы настоящей статьи.

Пробы бентоса на основных станциях брали дночерпателем Петерсена с площадью захвата $1/10 \text{ м}^2$, а на галечно-песчаном грунте, параллельно, вращающимся скребком (Дулькейт, 1939); дополнительные пробы брали малым дночерпателем Петерсена с площадью захвата $1/30 \text{ м}^2$. Постоянные станции находились на внутреннем плесе залива у основания конуса выноса речки Аткечу и характеризовали узкую прибрежную полосу песчано-галечных грунтов на глубинах 0,4—2,7 м (станция № 3), илисто-песчаные грунты «обреза» с глубинами 12,1—18,9 м (станция № 2) и мощные илистые отложения основного ложа залива на глубинах 28—35 м (станция № 1). Ежемесячно в течение года на каждой станции делали по два сбора в начале и середине месяца. За год было взято со всех станций 69 проб.

Для характеристики распределения ведущих форм зообентоса по всему заливу было взято дополнительно 105 проб малым дночерпателем на семи поперечных разрезах через каждые 100 м и на восьмом (разрез № 2) — через 50 м. Все работы в заливе сопровождались добычей рыб: было сделано 600 ловов разнообразными сетями, вентерями и переметами и исследовано на питание 1200 экз. рыб.

Организмы зообентоса обсушивали на фильтровальной бумаге в течение минуты и взвешивали в закрытой бюксе на аналитических весах с точностью до 0,1 мг; всех моллюсков взвешивали в раковинах, ручейников, хирономид и червей — без домиков и трубочек. Ракообразных, моллюсков, гидракарий и червей фиксировали 80° спиртом, прочих — 4%-ным формалином.

Все пробы дночерпателем и скребком были взяты Г. Д. Дулькейт. Материал по зообентосу был выбран из проб, зафиксирован, разобран по группам, подсчитан и взвешен Ю. И. Запекиной-Дулькейт.

Рыб определял Г. Д. Дулькейт, ручейников — С. Г. Лепнева, моллюсков — Б. Г. Иоганзен, стрекоз — Б. Ф. Бельшев, определение остальных групп зообентоса и обработку питания рыб произвела Ю. И. Запекина-Дулькейт.

I. МОРФОМЕТРИЯ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ (Рис. 1)

Залив Камгинский (длина, по нашим данным, — 5,9 км, ширина — от 0,6 до 1,2 км, длина береговой линии — 13,5 км, объем водной массы — 0,286 км³) по глубинам можно разделить на два основных плеса: собствен-

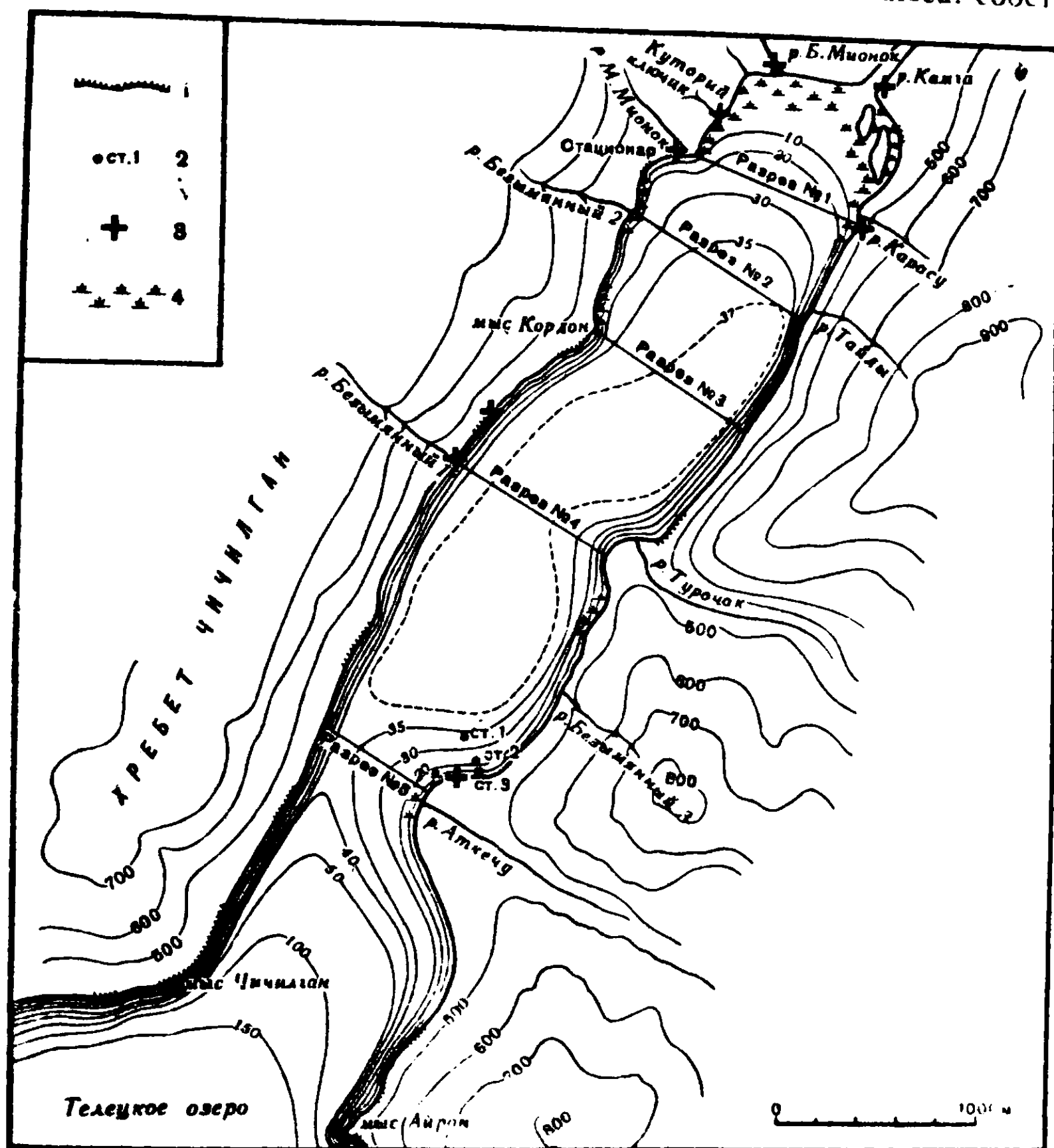


Рис. 1. Схема Камгинского залива Телецкого озера (составлена авторами по материалам полунструментальной съемки весной 1948 г.). Глубины приведены к низкому уровню конца марта 1948 г.

1 — скалистый берег; 2 — станция № 1, 2, 3, 9 — теплые ключи; 4 — растительность

но залив с площадью 4,1 км² (72% площади залива в целом) и длиной 4,3 км и глубокий, открытый плес. Последний имеет длину 1,6 км, площадь — 1,6 км² (28%). Глубины собственно залива в разрезе по mediane колеблются от нуля в вершине до 38 м в средней части при средней глубине 33 м. Глубина открытого плеса — от 32,5 до 165 м (также по mediane) при средней 79,5 м. Область глубин от 30 до 40 м занимает 56,3% площади всего залива и является для него наиболее характерной (табл. 1).

Рельеф дна у берегов залива обычно характеризуется наличием «обреза» — области крутого падения дна, гребень перелома которого находится

в области 6—8-метровой изобаты и ограничивает нижнюю границу литорали.

Основная ванна озера от 18—20 м и глубже выполнена мягкими илами со значительным количеством органических, разложившихся остатков. Для наиболее ясно выраженной полосы «обреза» между 8 и 18 м характерен переходный грунт. Более мелкие участки залива заняты то молодыми выносами р. Камги, то выходами материнских коренных пород, то отложениями песка, гальки и камней.

Структура многих образцов мягкого ила, взятых дночерпателем с глубин от 18—20 до 40 м, оказалась следующей. Самый верхний слой, толщиной 8—10 мм, желто-буро-ржавого цвета, на ощупь так мягок, что

Таблица 1

Площади глубинных зон Камгинского залива

Глубина (в м)	Площадь		Глубина (в м)	Площадь	
	км²	%		км²	%
0—10	0,7	12,2	40—50	0,2	3,6
10—20	0,2	3,6	50—100	0,5	8,7
20—30	0,5	8,7	100—150	0,3	5,2
30—40	3,2	56,3	150 и выше	0,1	1,7

почти не ощутим. Ниже обнаруживается плотный коркообразный черный слой, толщиной 3 мм, затем также плотный ржаво-бурый слой, толщиной 3 мм, и наконец, более или менее однородная масса мягкого, как густая сметана, серо-буроватого ила с тонкими черными прожилками. Последние в более глубоких слоях постепенно исчезают. Весь образец имеет характерный, но не резкий запах, свойственный медленно разлагающимся илам.

В полосе по «обрезу» на глубинах порядка 6—18 м, вблизи станции № 2, слои плотного черного и ржаво-бурого илов по мере уменьшения глубины встречаются реже, а с дальнейшим уменьшением глубины остается лишь небольшой слой ила.

Дно прибрежной полосы у крутых берегов сложено отдельными камнями и скалами. Чем большего размера конус выноса реки, тем в большей мере он сложен из песка и гальки. В дельте р. Камги по отмелям наблюдаются глинистые отложения. Станция № 3 находится на песке и гальке с небольшой примесью ила. Она характерна для прибрежной полосы с глубинами 0,5—2,0 м. Всякие примеси разных размеров, от ольховой шишки до крупных стволов деревьев и от песка до каменных глыб, могут быть встречены на любых участках дна Камгинского залива. Появление их связано с работой лавин и осыпей и переносом на льдинах.

Площади, занятые тем или другим видом грунта (в проекции на водное зеркало залива), округленно могут быть выражены следующими цифрами: серый ил — 86%, серый ил с примесью песка, гальки, древесных остатков — 8%, заиленный песок — 2%, песок, галька, щебень — 1,5% и камень и каменные плиты — 2,5%.

Зимний гидрологический режим. Как правило, ежегодно замерзает мелкий плес залива. Глубокая открытая часть покрывается льдом лишь в те годы, когда озеро замерзает либо сплошь, либо на большей части своей площади. В зиму 1947/48 г. замерзание залива началось 15 ноября с отмелей близ устьевых участков р. Камги. В начале января толщина ледового припая между мысом Кордон и стационаром достигла

16 см. Упорные горно-долинные ветры к 27 февраля взломали лед, и к 1 марта кромка неподвижного льда отодвинулась за Турачак, к мысу Кордон. К 24 марта глубокое плесо освободилось ото льда. Последний лед был вынесен из залива 30 апреля.

В годы замерзания Телецкого озера сроки образования и вскрытия льда в заливе зависят от таковых на прилегающем участке озера. В течение последних 13 зим (от зимы 1940/41 до зимы 1952/53 г.) Камгинский залив полностью замерзал 7 раз. Температура воды залива в осенне-зимнее время показана в табл. 2.

Таблица 2
Температура воды Камгинского залива зимой 1947/48 г.

Глубина (в м)	Ноябрь		Декабрь		Январь		Февраль	Март	Апрель		
	1	15	1	15	2	15	15	16	1	16	30
0	6,2	5,8	4,0	1,7	1,6	1,0	0,3	0,3	0,3	1,3	1,4
16	6,4	5,5	4,8	4,2	3,8	2,4	1,0	0,7	1,5	1,9	2,5
32	6,6	5,5	4,6	4,5	3,8	2,5	1,0	1,0	1,5	2,0	2,1

Лед в открытой части залива нередко взламывается, выносится в озеро и вносится из озера в залив. Период ледостава изменчив и продолжается около 162—172 дней (в 1942 г. до 6 мая). Не исключена возможность заноса в залив на льду организмов из других мест озера.

Колебания уровня воды в заливе зимой просты. С октября обычно идет непрерывное понижение. Наинизший уровень в 1948 г. пришелся на 1 апреля. Годовая амплитуда колебаний уровня в 1947 г. была равна 3,03 м, а в 1948 г. — 3,66 м.

Прозрачность воды в заливе увеличивается от правого берега к левому и от вершины его к выходу в озеро. В начале зимы на плесе и вблизи берега наблюдалась прозрачность от 8,5 до 9,4 м. За январь прозрачность плавно поднялась: от 10,0—10,4 до 11,5—12,0 м. Такой или чуть выше она оставалась всю зиму на участках без льда.

Цвет воды в Камгинском заливе зимой можно охарактеризовать как бледно-зеленовато-желтоватый.

Летний гидрологический режим. Колебание уровня воды в 1948 г. шло следующим образом. Очень небольшое повышение уровня в начале апреля сменилось значительным во второй половине апреля и наивысший уровень наблюдался в июне. Пики наблюдались также в мае и июле.

Наибольшее влияние на режим залива оказывает р. Камга. Летом она вносит мутную, с обилием глинистых частиц воду. На основных станциях № 1 и № 2 прозрачность воды изменялась от 12,2 (17 апреля) до 4,0 м в июле — августе и до 9 м 16 октября.

Цвет воды по мере увеличения мутности терял свой зеленоватый оттенок и становился мутно-бледно-желтоватым, но в октябре вновь постепенно приобретал зеленоватые тона. Во время паводков р. Камга несет мутно-желтую воду с прозрачностью до 0,4—0,5 м. Одновременно в залив выносятся масса мусора. С мая начинается переход к летнему термическому режиму (табл. 3).

Данные, приведенные в табл. 3, и дополнительные измерения температуры у дна в мае и октябре позволяют отметить следующее. Центральная

впадина, занимающая 90% площади залива, в течение мая имеет у дна температуру 2,1—3,2°. По сравнению с минимальной зимней температурой в мае температура у дна была выше на 1°. На отмелях в верховье залива и на покрытых водой осоковых лугах в районе устьев рр. Камги и Большого Мионока с середины по конец мая температура воды поднялась от 4 до 27°. Теплые струи воды, вследствие проточности залива, проникают вдоль правого берега залива.

Т а б л и ц а 3
Температура воды Камгинского залива летом 1948 г.

Глубина (в м)	Май	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	16	1	16	2	19	2	16	1	17	1	16
0	1,5	3,0	17,0	15,2	12,3	21,0	17,0	11,1	11,0	9,1	8,2
16	2,9	3,2	4,0	4,0	7,1	9,5	13,8	10,5	11,2	9,0	7,6
32	3,0	3,5	3,9	4,0	5,0	5,5	5,0	4,8	6,3	5,5	4,5

В первой половине июня температура воды в заливе была близка к майской. В начале июня наступила весенняя гомотермия. К началу июля высокую температуру имели лишь верхние слои воды. Во второй половине июля — начале августа температура на глубине 20 м повысилась до 7—10°, а у поверхности — до 12—21°. На разливах температура дошла до 24°, а в отдельных оставшихся лужах — до 30,5°. К середине августа температура оказалась одинаковой от поверхности до глубины 20 м. В сентябре и октябре выравнивание температуры продолжалось.

Для глубин свыше 30 м наивысшей следует считать температуру 6,3—6,5°, а минимальной — около 1°. В ноябре произошло полное выравнивание температуры во всей толще вод залива.

2. ЗООБЕНТОС КАМГИНСКОГО ЗАЛИВА

Г у б к и. После С. Г. Лепневой (1949б) мы сделали третью находку *Spongilla lacustris* L. в Телецком озере. Небольшая колония была найдена в районе станции № 2 на коряге (глубина — 10 м, грунт — серый ил с небольшой примесью песка и разлагающихся древесных остатков). Для Камгинского залива это пока единственное местонахождение.

Г и д р ы передки на плотных субстратах в береговой области Камгинского залива. Чаще всего они попадались на затонувших ветвях с глубин максимум до 20 м. В заливе встречаются все три вида, констатированные для Телецкого озера (Лепнева, 1949б).

П л а н а р и и. Глубоководная слепая *Sphalloplana* sp. на внутреннем плесе залива встречалась единично, начиная с глубин 35 м. С глубины около 16 м были найдены в некоторых местах залива другие виды планарий. В пробах, взятых дночерпателем по всем разрезам и на станции № 1, планарии были найдены в 8,5% случаев. Следует подчеркнуть весьма равномерное распределение планарий по заливу, но в небольших количествах.

В о л о с а т и к и. Один экземпляр волосатика (*Gordius* sp.), длиной в 31 см, в Камгинском заливе был найден у берега на иловатой отмели 24 сентября 1949 г. на глубине 60—70 см, два других — в желудках хариусов из р. Камги. Это первые находки волосатиков для Телецкого озера.

М а л о щ е т и н к о в ы е черви численно уступают личинкам хирономид лишь на отдельных участках дна залива. На 17% всей площади дна

черви не были найдены. Наибольшее среднее для проб по всем разрезам количество малощетинковых червей на 1 м² дна обнаружено в марте на разрезе № 2 — 2520 экз. на глубине 34,7 м. Наименьшие их количества оказались, так же как и в случае личинок хирономид, на больших глубинах. На станции № 2 в среднем обитало 216 экз/м² (от 80 до 600), тогда как на глубокой станции № 1 в среднем было 55 экз/м² (от 0 до 200 экз.) Немного олигохет оказалось на глубинах от 0,5—2 м (станция № 3), где среднее число их равнялось 45 экз/м² при колебаниях от 0 до 410 экз. По мере удаления от вершины залива количество червей уменьшается гораздо быстрее, чем с глубиной.

Представители Naididae были обнаружены у берега (станция № 2) на слабо заиленном песке. Крупный *Haplotaxis gordioides* Hartm. встречен, начиная с глубины 18 м до предельных глубин внутреннего плеса залива. Наиболее обычным оказался как в Телецком озере (Малевич, 1949), так и в Камгинском заливе *Peloscolex ferox* (Eisen) (30% всех олигохет). На разрезах № 1 и № 2 он составлял 92—94% всех олигохет, на прочих встречался реже. *Pelodrilus ignatovi* Mich. преобладал на станции № 1.

Пиявки. Представители всех трех родов пиявок, отмеченных С. Г. Лепневой (1949б) для Телецкого озера, найдены нами в Камгинском заливе преимущественно в литорали. Наиболее обычной и распространенной оказалась *Herpobdella* sp. Этот вид встречен у конуса выноса реки Аткечу, в теплых ключах в районе станции № 3, на разливах вершины залива, в прибрежных камнях у р. Карасу. *Glossiphonia complanata* L. встречалась преимущественно в вершине залива, в мелких, лучше прогреваемых водах и зарослях водных растений. Встречалась реже, чем указанный выше вид. Нередкой оказалась *Piscicola geometra* L. Несколько раз мы находили ее в зарослях рдеста, снимали с сетей, в одном случае — с глубины 22 м. Однажды (18 декабря 1949 г.) сняли с подыхавшего сижка Правдина.

Мшанки. *Fredericella* sp. в заливе была найдена у конуса выноса р. Аткечу, на станциях № 1 и № 2. Встречаемость на станции № 2 оказалась равной 74%, на станции № 1 — 60%. Значительные скопления *Fredericella* sp. отмечены нами по «обрезу», а также в участках, защищенных от волнения, течения и мути. Другие мшанки в заливе не были найдены.

Ветвистоусые рачки. В пробах, взятых дночерпателем как на постоянных станциях, так и на разрезах, эти мелкие рачки не были обнаружены. Мы встречали в желудках сижков Правдина *Bosmina* sp. и при сборах сачком на разливах, в районе станции № 3 и реки Карасу, обычно среди зарослей рдестов и урути *Sida crystallina* (O. F. M.) и *Eurycercus lamellatus* (O. F. M.).

Ракушковые рачки. В Камгинском заливе ракушковые рачки не характерны для зообентоса. Эти рачки отсутствовали на станциях № 1, 2 и 3; на разрезах попадались примерно в 5% проб. По более мелким местам (разрез № 1) они были встречены вдали от берега на глубине 21—25 м (в марте) в количестве 180—270 экз/м².

Веслоногие рачки. Два вида веслоногих, наиболее обычных в Телецком озере, согласно С. Г. Лепневой (1949б), — *Cyclops viridis* var. *gigas* Claus. и *Eucyclops serrulatus* var. — постоянно встречались и в Камгинском заливе в небольших количествах. Они попадались и у берега (зимой), начиная от 5 м и на глубине до 36 м. На станции № 2 веслоногие встречались в 35% проб, взятых дночерпателем, но только зимой, с ноября по апрель включительно. Это, несомненно, связано с их миграциями по «обрезу».

Б о к о п л а в ы. *Stygobromus pusillus* (Mart.) отсутствует в вершине залива, где сказывается влияние выносов р. Камги. По мере приближения к центру залива, где глубины достигают 40 м, число этих рачков увеличивается. На станции № 2, в 50 м от берега, *St. pusillus* присутствовал в 65% проб, взятых дночерпателем с декабря по октябрь на глубинах, начиная с 14,5 м, совместно с *Rivulogammarus* sp., который оказался в 26% проб. На станции № 1 *St. pusillus* обнаружен во всех пробах. По данным всех разрезов, этот рачок оказался распространен довольно широко по заливу, он встречается, начиная с 20 м и глубже. Всюду он приурочен к мягкому серому илу. Встречается на небольших глубинах (по «обрезу»), где он связан с наличием подводных родниковых вод.

Rivulogammarus sp. приурочен к береговой области. По отлогому берегу он не идет дальше литорали. По крутому «обрезу» встречается в сублиторали. Пребывание *Rivulogammarus* sp. под «обрезом» можно считать вынужденным.

К л е щ и. По данным И. И. Соколова (1949), наиболее обычным, обитающим по всему Телецкому озеру видом является *Hygrobates nigromaculatus octoporus* (Daday); широко распространен также *Hygrobates foreli* (Leb.). В заливе клещи не встречаются на глубинах более 30 м. Зимой у берегов подо льдом их немного. Подобно многим организмам, они спускаются под «обрез» в оптимальную для себя зону (глубины 20—24 м).

С т р е к о з ы. Нам удалось собрать на озерах конуса выноса речки Аткечу, в районе устья р. Камги и по разливам вершины залива, следующие виды: *Libellula quadrimaculata* L., *Sympetrum flaveolum flaveolum* L., *S. scoticum* Don., *Somatochlora graeseri* Sel., *Sympterna annulata braueri* Bianchi, *Aeschna juncea* L., *Lestes dryas* Kirbi. Последние два вида ранее вообще не были указаны для Телецкого озера. Личинки стрекоз в небольшом числе попадались на хорошо прогреваемых разливах вершины залива и в прилегающих болотах и озерах. В литорали Камгинского залива вне разливов они не были встречены.

В е с н я н к и. Веснянки свойственны исключительно литорали и ручьям Камгинского залива. Даже в верхнюю часть сублиторали личинки веснянок не заходят. На станции № 3 веснянки были обычными, встречаясь в количестве от 10 до 150 экз/м². Всего в заливе нами обнаружено 8 видов веснянок. Району теплых ключей свойствен свой вид — *Carpnia endemica* Zapek.-Dulk.¹, взрослые, бескрылые экземпляры которого появляются на поверхности снега у ключей начиная с середины февраля. Другой вид — *Carpnia* sp. — только частично связан с теплыми ключами. Он приурочен к камням побережья во многих местах залива. Совместно с последней формой в аналогичных участках встречается масса *Arcynopteryx dichroa* Mch. — самый крупный в Камгинском заливе представитель веснянок. Из сем. Taeniopterygidae оказалось 2 вида — *Nephelopteryx angarensis* Zapek.-Dulk. и *Rhabdiopteryx neglecta* Albarda, из сем. Nemuridae — *Nemura* sp.

П о д е н к и. О. А. Чернова (1949) считает собственно озерным видом из поденок только *Ephemera lineata* Etn., найденную в заливе Кыги. Для р. Камги она же указывает *Heptagenia abnormis* Zern., *Iron maculatus* Zern., *Ameletus alexandrae* Brod., *Baetis* sp. Нимфы были найдены нами только вблизи устьев рр. Камги, Аткечу, Малого Мионока. Встречались 2 вида родов *Ephemerella* и *Ameletus*, несомненно, выисанные из рек. Представители последнего рода попадались и на разливах, в значительном количестве среди рдестов.

¹ Описание этого вида будет опубликовано

Вислокрылки. С. Г. Лепнева (1949б) правильно указала на возможность нахождения личинок *Sialis* sp. на дне залива. Они оказались нередкими в сублиторали и литорали. На станции № 2 они были встречены в 14 пробах (60% общего числа проб на этой станции) на глубинах 12—19 м. В течение трех летних месяцев (июнь — август) личинки вислокрылок отсутствовали. В береговой области (станция № 3) они попадались в 35% проб; отсутствовали летом и иногда зимой. На разрезах мы находили личинок *Sialis* sp. редко (6% проб) на глубинах от 5,3 до 26,5 м, всегда вблизи берегов на илистых грунтах.

Ручейники. Камгинскому заливу, по данным С. Г. Лепневой (1949а), свойственны: *Dicosmoecus palatus* McL., *Limnophilus subfuscus sibiricus* Mart.— обитатели каменистого побережья; *Apatania stigmatella* Zett., *Limnophilus abstrusus* McL., *L. nigriceps* Zett.— обитатели песчано-каменистого побережья, *Chaetopteryx obscurata* McL.— обитатель песка, речной (из речки Аткечу) — *Mystrophora altaica* Mart. и найденный во взрослой форме *Platyphylax nigrovittatus* McL.

По нашим данным, ручейников не оказалось на станциях № 1 и № 2. На станции № 3 живые личинки были найдены с июня по август и с декабря по март включительно. *Apatania stigmatella* встречались в количестве от 10 до 50 экз., а *Limnophilus* sp.— от 10 до 90 экз/м². Два-три вида *Limnophilus*, *Apatania*, так же как и *Dicosmoecus palatus*,— наиболее обычные ручейники залива.

Mystrophora altaica, помимо речки Аткечу, был нами найден в р. Камге и в устье этой реки. В некоторых местах на каменистом побережье залива были собраны ручейники с четырехгранными домиками из сем. Sericostomatidae. Впервые на Телецком озере был найден *Limnophilus stigma* Curt. Этот вид, как и *Agrypnia obsoleta* (Curt.), оказался обычным на разливах вершины залива.

Полужесткокрылые. Водные клопы в заливе встречаются чаще, чем в самом Телецком озере. Но и в заливе они приурочены к участкам узкой береговой полосы, к затишным, хорошо прогреваемым мелководным местам. На открытом плесе изредка можно видеть одиночных водомерок (*Gerris* sp.); довольно обычны в районе разливов гребняки (*Corixa* sp.) и гладыши (*Notonecta* sp.).

Жесткокрылые. К списку из 10 видов водяных жуков, приводимых С. Г. Лепневой (1949б) для Телецкого озера, можно добавить по сборам в Камгинском заливе еще три. Всего в заливе найдены пока следующие виды: *Haliphus fulvus* F., *Hydroporus alpinus* Payk., *Platambus maculatus* L., *Dytiscus marginalis* L., *Agabus* sp., *Rhantus exoletus* Forst., *Girinus marinus* Gyll., *Grouvellinus rioloides* Reit. Все личинки жуков были найдены в литорали, от уреза воды до глубины 8 м. Личинка *Grouvellinus rioloides* была найдена С. Г. Лепневой (1949б) на глубине 24 м. Взрослые жуки отмеченных выше видов в громадном большинстве случаев были встречены на разливах вершины залива.

Двукрылые. Из сем. Limoniidae можно указать лишь на оказавшуюся в сборе против устья речки Аткечу личинку *Dicranota* sp., найденную 5 апреля 1948 г. на заиленном песке на глубине 12 м, и личинку *Eriocera* sp., обнаруженную здесь же 23 мая 1948 г. на глубине 17,5 м.

Личинки сем. Culicidae и, в частности, *Aedes* sp. были найдены только на разливах вершины залива в июне. Взрослые комары в районе устья р. Камги весьма многочисленны.

Личинки хирономид населяют все глубинные зоны залива, встречаясь на каждом квадратном метре дна. Из 105 проб, взятых малым дночерпателем по всему заливу, только в одной их не оказалось. Для большинства

видов хирономид, обитающих в заливе, существует определенная оптимальная глубинная зона, а также тип грунта. Это хорошо видно у *Procladius morio*, который приурочен к слабо заиленным пескам мелководья, встречаясь в немногих местах. Немногочисленный *Pentapedilum* sp. распространен широко, от 0,5 до 40 м глубины, на мягких серых илах и илистых песках с преобладанием на смешанных грунтах до 16 м глубины. Весьма многочисленными на станции № 1 и вообще на глубинах свыше 30 м оказались *Monodiamesa* sp., среди которых возможно нахождение «*lagva altaicola*» (о последней см. у Н. Н. Липиной, 1949). На станции № 2 этот вид также был встречен, в то время как на разрезе № 1 отсутствовал. *Syndiamesa* (?) был самым распространенным на разрезе № 1. Такое распределение тесно связано с условиями, которые встречают организмы зообентоса на разрезе № 1, целиком проходившем по речным отложениям.

Личинки *Bezzia* sp. были найдены в пробах, взятых зимой скребком в Куторьем ключе, и на илистых отмелях против устья р. Камги. В одном случае мы нашли 3 личинки *Simulium* sp. в желудке *Cottus poecilopus* (23 июня 1949 г.) из района устья Малого Мионока. Подкаменщики добывали их, а также поденок с камней, находящихся в устье этой речки.

Крупные личинки слепней часто попадались в литорали залива на песчано-галечных и слабо заиленных грунтах на глубине 0,3—2,7 м. В июле — августе личинки в сборах отсутствовали, в остальные месяцы они были в каждой пробе. На станции № 2, как и на всех разрезах на глубинах 12—19 м и больше, личинки слепней встречены не были. Одиночные личинки слепней живут среди камней в районе теплых ключей.

Моллюски составляют весьма существенную часть зообентоса Камгинского залива. Виды рода *Pisidium* распространены от самых мелких участков залива до самых глубоких, их численность уменьшается по мере увеличения глубины. Ведущий вид, *P. nitidum* Jen., встречается до глубины 6—8 м; на глубине 15—18 м он редок. Другой обычный вид, *P. henslowanum* Sher., наоборот, занимает главным образом зону между 20 и 30 м. Помимо *Pisidium*, других моллюсков в сублиторали мы не встречали. Представители родов *Limnaea*, *Planorbis*, *Valvata* оказались характерными только для литорали залива.

По сборам из Камгинского залива, произведенным нами и экспедицией Томского университета под руководством Б. Г. Иоганзена в 1946—1949 гг., к известным уже для Телецкого озера видам было добавлено еще 7 видов. Список моллюсков Камгинского залива включает следующие виды: *Limnaea ovata* (Drap.), *L. peregra* Müll., *L. palustris* Müll., *L. truncatula* Müll., *Planorbis spirorbis* L., *P. albus* Müll., *P. gredleri* (Bielz.), *P. gredleri* var. *stroemi* West., *P. contortus* L., *Valvata piscinalis* Müll., *V. pulchella* Stud., *Sphaerium corneum* L. (озерко в долине р. Камги), *Pisidium casertanum* Poli, *P. conventus* Cless., *P. henslowanum* Sher., *P. nitidum* Jen., *P. obtusale* Pfeif. У воды обычна *Succinea* sp.

Planorbis albus был найден в зарослях рдеста у конуса выноса р. Аткечу и на станции № 3. В зарослях рдеста, урути и других водных растениях на разливах вершины залива, помимо *Pisidium*, оказались обычными *Planorbis gredleri*, *P. contortus*, *Valvata piscinalis*, *Limnaea ovata* и — реже — *L. palustris*.

Весь этот комплекс моллюсков в различных комбинациях характерен для глинисто-илистых отмелей с обильным детритом и разбросанными островками зарослей водных растений в вершине Камгинского залива. Группа из *Pisidium nitidum*, *Limnaea ovata*, *L. palustris*, *Valvata piscinalis* и *Planorbis gredleri* свойственна зимой теплым ключам в затишных

местах. В прибойных местах часто все эти виды выпадают, кроме *P. gredleri*.

Обзор фауны бентоса Камгинского залива показывает большое разнообразие ее состава по сравнению с таковым на любом другом участке Телецкого озера. Наши сборы дали новые находки среди многих групп организмов зообентоса Камгинского залива. Пополнены списки населяющих залив моллюсков и насекомых — водяных жуков, стрекоз, веснянок и даже хорошо уже изученных ручейников; найден волосатик. Организмы зообентоса на некоторых грунтах обнаружены в количествах, до сих пор неизвестных для Телецкого озера. Выяснены также некоторые детали распределения многих представителей бентоса, связанные с особенностями рельефа дна, характером грунтов и гидрологическим режимом.

3. ДИНАМИКА БИОМАССЫ ЗООБЕНТОСА

Динамика биомассы зообентоса на станции № 1 (глубина 28—35 м) в течение зимы показана в табл. 4 и на рис. 2.

Таблица 4

Динамика биомассы зообентоса осенью и зимой на станции № 1

(в мг/м²)

Группа	Ноябрь		Декабрь		Январь		Февраль	Март		Апрель	
	1	15	1	14	2	15	15	16	2	17	30
Хирономиды .	150	124	130	114	264	378	182	214	148	160	356
Бокоплавы . .	160	100	122	124	78	192	106	148	172	70	104
Черви (кроме планарий) .	142	98	144	118	82	70	152	—	68	100	102
Моллюски . .	60	—	56	42	34	78	64	100	68	58	—
Планарии . .	—	—	—	—	66	—	—	—	—	—	—
Всего	512	322	452	398	524	718	504	462	406	388	56

Можно отметить очень малую роль в биомассе на станции № 1 планарий и небольшую — *Pisidium*. Среди моллюсков преобладал *Planorbis gredleri*, среди олигохет — *Pelosclex ferox*.

Наибольшие колебания наблюдались у биомассы хирономид (в 3,3 раза), что понятно, поскольку в ноябре и декабре продолжался вылет мелких видов с более глубинных участков дна. Отметим также, что в 1948 г. уже с середины февраля начали отмечаться на снегу летные взрослые хирономиды. К общему числу особей всех хирономид, добытых на зиму, *Monodiamesa* sp. составляла 77%, *Procladius* sp. — 10%, *Pentapedilum* sp. — 2%, *Cryptochironomus* sp. — 1%, прочие — 10%.

По разрезу № 2 на таких же мягких серых илах, на расстоянии 1,2 км от устья р. Камги, наблюдается наибольшая для глубин 30—35 м биомасса — 36 кг/га. На этом разрезе из хирономид преобладали *Monodiamesa* sp. и «larva altaicola». Среди олигохет ведущее место занимал *Pelosclex ferox*.

В районе действия выносов р. Камги под «обрезом» зимой мы нашли биомассу зообентоса в пределах 40,8—80,7 кг/га. Участие в образовании этой биомассы хирономид, олигохет и моллюсков было почти одинаково.

К верхним горизонтам сублиторали приурочена станция № 2. Биомасса зообентоса зимой на ней (глубины 12,1—17,6 м) выразилась следующими цифрами (табл. 5 и рис. 3).

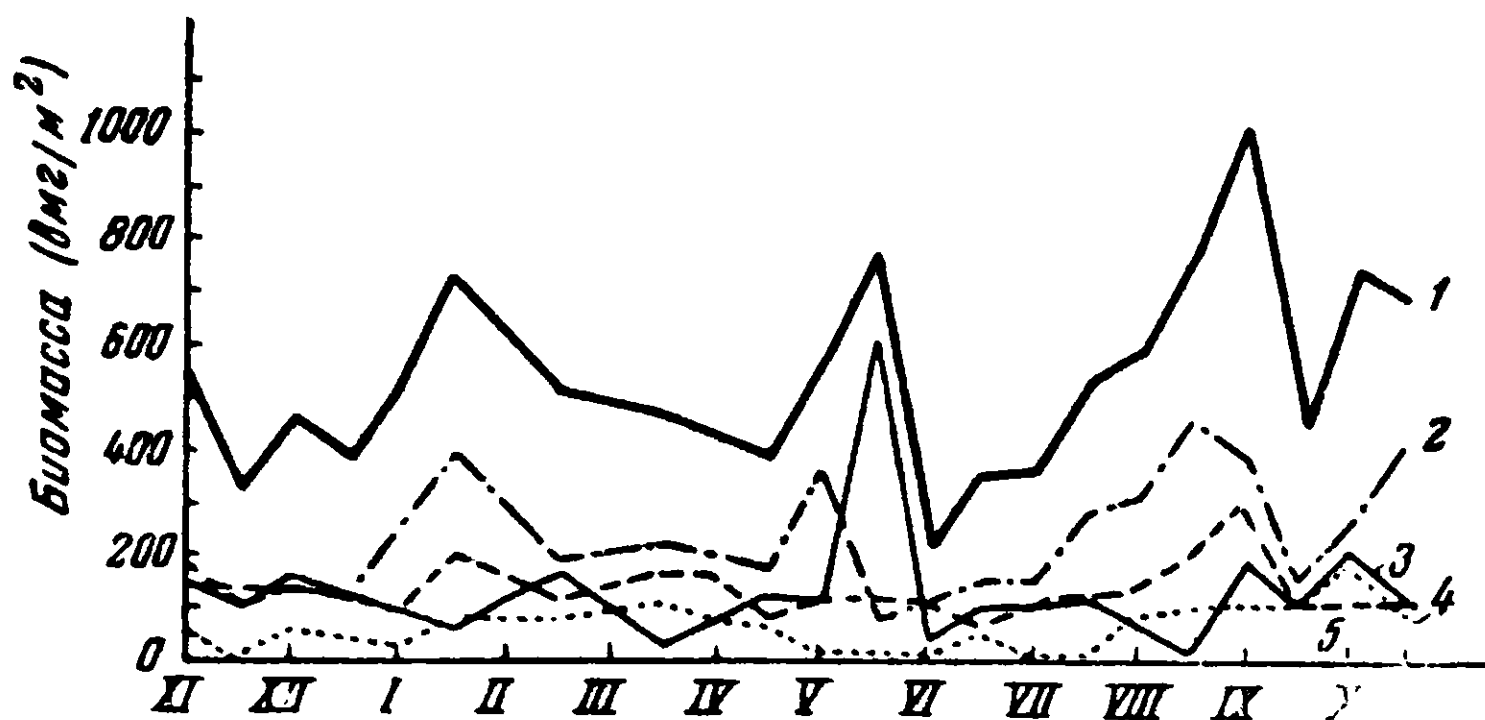


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы зообентоса на станции № 1
1 — общая биомасса; 2 — хирономиды; 3 — олигохеты; 4 — моллюски; 5 — бокоплав

Биомасса зимой на станции № 2 значительно больше, чем на станции № 1. Здесь встречены в большом количестве сналиды. Среди бокоплавов больше слепых *Stygobromus pusillus* (Mart.), чем *Rivulogammarus* sp. Встречаются клещи. Такой состав бентоса типичен для «обреза» в местах выхода родников (нахождение *St. pusillus* на столь малых глубинах).

Таблица 5

Динамика биомассы зообентоса осенью и зимой на станции № 2
(в мг/м²)

Группа	Ок- тябрь	Ноябрь		Декабрь		Январь		Фев- раль	Март	Апрель		
	15	1	15	1	15	2	15	15	16	1	17	30
Хирономиды	194	242	170	414	78	100	304	500	194	184	182	1012
Сналиды	200	40	558	70	—	188	254	72	52	170	122	—
Бокоплав	—	—	—	—	48	—	22	54	152	104	164	64
Олигохеты	276	372	470	610	122	214	440	848	164	100	124	610
Моллюски	—	256	70	164	52	—	88	84	102	50	100	110
Клещи	—	74	26	—	—	24	—	56	—	—	—	—
Всего	670	984	1394	1258	300	526	1108	1614	664	608	692	1796

Фауна хирономид на станции 2 оказалась разнообразной. Были найдены в заметном количестве *Monodiamesa* sp., *Procladius* sp., *Syndiamesa* (?) sp., *Protanypus morio*; в количестве менее 10% встречались *Cryptochironomus* sp. и *Pentapedilum* sp.

В литорали на песчано-галечных, иногда слабо заиленных грунтах, на станции № 3 колебания биомассы были значительными (табл. 6).

В январе на станции № 3 величина биомассы оказалась наибольшей из всех найденных нами в заливе величин (110 кг/га). В пробах, взятых

на этой станции, было обнаружено большое разнообразие организмов. Здесь были одиночные экземпляры жуков *Hydroporus alpinus*. Среди моллюсков преобладали *Planorbis gredleri*, *P. albus*; *Pisidium* sp. было меньше. Из пиявок чаще были представлены *Herpobdella* sp., а *Glossiphonia*

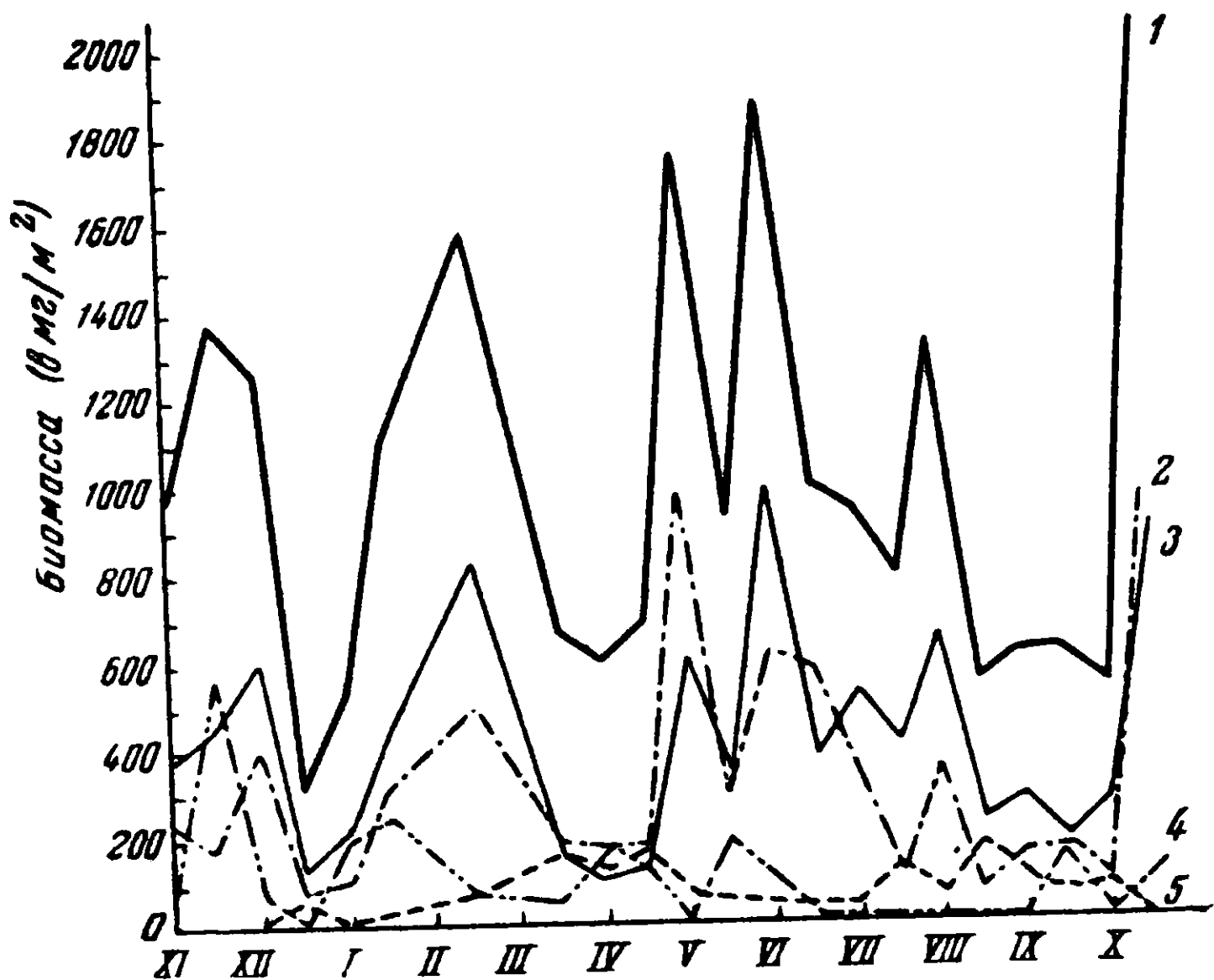


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы зообентоса на станции № 2
1 — общая биомасса; 2 — хирономиды; 3 — олигохеты; 4 — сналиды; 5 — бокоплав

Таблица 6

Динамика биомассы зообентоса осенью и зимой на станции № 3
(в мг/м²)

Группа	15/X	1/XI	15 XI	1 XII	15 XII	2.I	15 I	15.II	16/III	1.IV
Хирономиды	2430	1262	1286	524	492	2440	472	642	274	610
Слепни	—	1168	518	670	866	4939	2868	3658	—	5066
Веснянки	36	82	60	42	70	47	70	200	128	—
Сналиды	—	—	—	54	—	2412	36	—	282	1400
Ручейники	—	—	—	—	70	—	198	—	58	571
Жуки	1346	—	—	—	—	52	—	—	—	—
Бокоплав	—	—	—	—	—	592	5500	1570	702	509
Олигохеты	740	890	986	1224	2584	—	454	—	80	58
Моллюски	204	76	118	32	108	—	—	—	864	906
Клещи	34	42	64	—	—	229	—	72	—	—
Пиявки	—	—	—	—	96	323	—	280	52	584
Всего	4700	3520	3032	2546	4286	11034	9598	6420	2440	9704

сп. — одиночными экземплярами. Ручейники — *Limnophilus* sp. и *Apatania* sp. — встречались, как и пиявки и сналиды, в 50% зимних проб. Основ-

ную массу бентоса составляли *Rivulogammarus* sp., личинки слепней и хирономид (по числу особей на первом месте — *Cryptochironomus* sp.).

С понижением уровня воды в течение зимы наблюдалось увеличение численности бокоплавов в береговой полосе, а с февраля — ее уменьшение в этих местах. Распределение организмов по дну неравномерно — пятна с большой биомассой чередуются с бедными участками. Такая картина характерна для всех конусов выноса рек Камгинского залива. Для Телецкого озера эта особенность была уже отмечена С. Г. Лепневой (19496).

Рассмотрим теперь изменения биомассы зообентоса летом. В июне на станции № 1 встречаемся с наименьшими за весь год величинами биомассы. Затем биомасса увеличивается, достигая максимума к сентябрю (табл. 7).

Таблица 7

Динамика биомассы зообентоса летом на станции № 1

(в мг/м²)

Группа	16/V	1/VI	16/VI	2/VII	18/VII	2/VIII	16/VIII	31/VIII	17/IX	30/IX	16/X
Хирономиды	64	96	132	136	266	296	448	378	148	252	390
Бокоплавы	108	94	64	102	132	134	198	298	90	102	108
Олигохеты	596	—	82	98	120	70	18	186	100	198	100
Моллюски	—	—	48	—	—	86	108	102	90	176	94
Планарии	—	—	—	—	—	—	—	58	—	—	—
Всего	768	190	326	536	518	580	772	1022	428	728	692

Колебания биомассы на станции № 1 летом более значительны (от 1,9 до 10,22 кг/га), чем зимой. Попрежнему в составе биомассы невысок удельный вес *Pisidium* и планарий. Все лето биомасса постепенно повышалась. Быстрое развитие и рост личинок насекомых превышали убыль, связанную с вылетом взрослых.

В пробах на разрезе № 5 в мае и октябре 1948 г. на глубинах 30,5—37,5 м были обнаружены следующие колебания биомассы: хирономиды — 66—456, бокоплавы — 0—300, олигохеты — 0—1776, моллюски — 0—168, вся биомасса — от 426 до 2286 мг/м².

Данные по разрезу № 1 в октябре против устья р. Камги интересны почти полным повторением величин биомассы, полученным нами здесь же в марте. Повторяется 100%-ная встречаемость во всех пробах хирономид, олигохет и моллюсков; биомасса велика: 38,4—72,0 кг/га, но на этот раз благодаря присутствию олигохет (19,8—40,2 кг/га); хирономиды заняли второе место (4,4—25,2 кг/га), моллюски — третье (2,8—21,6 кг/га). На меньших глубинах, т. е. ближе к берегу и, прежде всего, на станции № 2, в течение лета биомасса бентоса изменялась, как это показано в табл. 8.

В летних пробах на станции первое место из хирономид по числу особей занимал *Pentapedilum* sp., а *Procladius* sp., как и зимой, стоял на втором месте. В значительном количестве оказались *Cryptochironomus* sp. и *Syndiamesa* (?) sp. На последних местах были *Monodiamesa* sp. и (единично) *Procladius morio*.

Таблица 8

Динамика биомассы зообентоса летом на станции № 2
(в мг/м²)

Группа	16/V	1/VI	16/VI	2/VII	18/VII	2/VIII	17/VIII	2/IX	17/IX	30/IX	16/X
Хирономиды	288	640	588	352	112	368	70	164	172	98	942
Сналиды	182	80	—	—	—	—	—	—	152	—	90
Ручейники	—	—	—	—	82	—	—	—	—	—	—
Бокоплавы	54	38	34	38	118	58	170	102	62	80	—
Олигохеты	334	1020	382	528	412	668	220	294	180	270	900
Моллюски	62	60	—	50	78	256	80	88	54	102	120
Планарии	—	—	—	—	—	—	—	56	—	—	—
Клещи	—	60	—	—	—	—	16	16	—	—	52
Всего	920	1898	1002	968	802	1350	556	720	620	542	2104

Трудно уловить закономерность в колебаниях биомассы на станции № 2 по сезонам. Чем больше в бентосе компонентов, тем резче выражены колебания численности у отдельных видов в зависимости от миграций и превращений личинок в имаго, тем больше вершин имеет кривая динамики биомассы.

Прибрежная область и летом оказалась весьма продуктивной (табл. 9).

Таблица 9

Динамика биомассы зообентоса летом 1948 г. на станции № 3
(в мг/м²)

Группа	16/V	1/VI	16/VI	2/VII	19/VII	2/VIII	16/VIII	2/IX	17/IX	30/IX	16/X
Хирономиды	96	252	188	256	1350	1398	4190	1890	2550	1020	4360
Слепыни	442	196	88	—	—	—	—	192	550	148	2000
Веснянки	—	—	—	—	—	—	—	26	54	106	170
Сналиды	—	—	—	—	—	—	—	312	390	—	40
Ручейники	—	126	248	248	170	270	642	2458	1200	—	40
Жуки	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	60
Бокоплавы	62	—	92	2146	276	—	288	582	1400	352	790
Олигохеты	—	—	106	88	—	—	492	—	—	94	650
Моллюски	—	—	—	—	—	—	—	68	—	222	100
Клещи	—	28	74	—	70	52	—	—	—	—	—
Пиявки	—	—	—	—	—	2220	890	—	—	—	650
Всего	600	602	796	2738	1806	3940	6502	5328	6144	1942	9190

Весной биомасса зообентоса у берега не высока. В июне начинается накопление организмов бентоса у берега, все увеличивающееся к осени и зиме.

Хирономиды летом на станции № 3 дали в целом большую биомассу, чем зимой. Биомасса *Pentapedilum* sp. и *Procladius* sp. мало изменилась

летом по сравнению с зимой; совершенно выпал *Cryptochironomus* sp., и его место занял *Protanypus morio*.

Наибольшая биомасса на станции № 3 была найдена в конце лета и осенью. Неравномерное распространение организмов зообентоса, отмеченное для береговой области зимой, сохраняется в течение всего года, поскольку оно зависит в основном от характера грунтов. Последние представляют большое разнообразие именно на отдельных небольших участках литорали.

4. РОЛЬ ЗООБЕНТОСА В ПИТАНИИ РЫБ

Для удобства обзора питания рыб мы рассматриваем их не в систематическом порядке, а группируя по характеру питания и начиная с типичных хищников.

Щ у к а. На нерест щуки (весом от 1 до 9 кг, чаще 2—3 кг) приходят часто со значительными остатками пищи в желудках в виде гольцов, телецких сигов, гольянов, реже налимов, единичных землероек и хариусов. На нерестилищах питается только 8—12% половозрелых щук, и притом не интенсивно. Пищей служат держащиеся здесь же на разливах гольяны и окуни. Щука, ушедшая с разливов, кормится до зимы в основном некрупными телецкими сигами. На внутреннем плесе залива единичные щуки ловятся жерлицами с наживкой из рыбы на «обрезе» всю зиму.

Т а й м е н ь. В желудках тайменей весом 2 кг были найдены сеголетки щук (23 октября); у тайменей весом 10 кг — 1 белка (9 сентября); у другого — 2 белки (11 октября). Таймени на наших глазах хватили и давили крупных утят крякв, крохалей, гоголей, уничтожая в отдельных случаях выводки до последнего утенка. Ни одно не слишком крупное животное, попавшее на поверхность воды, не застраховано от нападения тайменей. Мелкие таймени не встречаются в Камгинском заливе, поэтому их питание не было изучено. Таймень в Камгинском заливе не является потребителем бентоса: подобно щуке, он опасный хищник.

Н а л и м. Крупные половозрелые налимы питаются по преимуществу рыбой, среди которой преобладают телецкий сиг, подкаменщики, гольяны, попадаются и шурята. Около 15—18% половозрелых налимов зимой придерживается смешанного питания, и тогда к рыбе примешиваются организмы зообентоса, характерные для серых илов глубин порядка 16—26 м. С конца первой декады апреля и в мае половозрелые и неполовозрелые налимы подходят по ночам к берегу, в районы с каменистым грунтом, и интенсивно питаются личинками веснянок, ручейников и бокоплавами. Желудки налимов длиной 30—50 см бывают набиты сплошной массой личинок веснянки *Arcynopteryx dichroa*.

В отдельных местах состав пищи налимов меняется. В мае у налимов, подошедших к кромке рдестов в районе устья ручья Карасу, мы находили в желудках до 48 пиявок *Herpobdella* sp., до 30 мальков-годовичков гольянов, а в июне — остатки личинок плавунцов, крупных хирономид и т. д. По мере потепления воды налимы перестают подходить к берегам. В желудках начинает преобладать рыба, преимущественно телецкий сиг, которого они добывают на «обрезе». Некрупные налимы на «обрезе», в сильно захламленных местах и среди камней, в августе охотно питаются бокоплавами и мальками рыб. Мелкие годовички и сеголетки налима среди камней литорали являются типичными истребителями *Rivulogammarus* sp. В конце октября в желудке малька налима длиной 58 мм оказалось 59 мелких непереваренных бокоплавов.

О к у н ь. Во время нереста на разливах вершины залива пища в же

лудках была найдена у 45% окуней. У большинства (93%) в желудках оказался зообентос. Несмотря на обилие голянов на разливах, окуни ими не питаются. Остатки водных растений были встречены у 5,6% окуней. Из зообентоса были отмечены земляные черви у 1,4% окуней, пиявки — у 7%, взрослые водяные жуки — у 5,6% и личинки стрекоз, жуков, веснянок и пр. — у 60% окуней, в желудках которых была пища. Особо следует выделить окуней (19%), в желудках которых оказалась щучья икра. Количество икринок в желудках колебалось от 2 до 127 экз. и составляло в среднем около 20 экз.

В июле — августе на разливах питание окуня остается примерно тем же (хирономиды, личинки стрекоз и т. п.). Одновременно в желудках некоторых мелких окуней начинают попадаться ракушковые и некоторые планктонные рачки, развившиеся на разливах среди зарослей в массовом количестве. Средние и крупные окуни питаются преимущественно мальками и взрослыми некрупными рыбами (гольцы, окуни, голяны, щурята-сеголетки).

Вышедшие в залив стаи окуней в августе и сентябре в поисках пищи странствуют вдоль берега и выходят в Телецкое озеро. Окунь, начиная от 30 г веса, ловят подкаменщиков, голец и настойчиво преследуют голянов. Эти бродячие стаи окуней представляют собой псдлинных истребителей мелких рыбок. В желудках у них изредка попадаются крупные представители бентоса литорали. В октябре — ноябре окуни на зимовках питаются главным образом рыбой.

У с к у ч (ленок). Питание половозрелых ускучей мало чем отличается от питания молодых. Ускучи в заливе в основном питаются ручейниками, живущими на крупногалечных отмелях, конусах выносов речек и подводных каменистых гривах. Сюда относятся *Apatania stigmatella*, *Limnophilus abstrusus*, *L. nigriceps* и др. Из 20 ускучей весом от 0,17 до 3,0 кг, добытых за период с сентября по декабрь, веснянки были обнаружены лишь у одного, вислоккрылки — у двух, подкаменщики — у двух, ручейники — у 15 ускучей, или у 75%. В реках ускучей в это время очень легко поймать на дождевых червей, бокоплавов и личинок ручейников.

В желудках ускучей длиной 45,5—47,0 см, добытых в середине декабря 1949 г. на песчано-илистых и галечных отмелях в районе устья Малого Мионока, были найдены крупные личинки слепней, личинки *Limnophilus* sp., поденок, хирономид, плавунцы, пиявки *Herpobdella* sp. и остатки голянов.

В апреле желудки также наполнены ручейниками. В июле ускуч весом 400 г, добытый на галечнике, имел в желудке 2 крупные личинки *Arcynopteryx dichroa*, 4 экз. *Rivulogammarus* sp., 2 экз. *L. ovata*, 1 подкаменщика и 99 личинок *Apatania* sp. Малек ускуча (длина тела 88 мм), пойманный в Куторьем ключе 26 марта, имел в желудке 39 зеленых личинок хирономид. Таким образом, ускучи являются типичными потребителями крупных представителей зообентоса литорали.

Х а р и у с. В феврале в отдельных местах наблюдается подход хариусов к берегам. Начинается питание на каменистых грунтах. В конце марта желудки 27 хариусов (с абсолютной длиной тела — 33—36 см) были набиты ручейниками. Половозрелые хариусы весом от 250 до 330 г, добытые в Камгинском заливе 16—23 апреля, имели в желудке клопов-гладышей (6%), бокоплавов (12%), веснянок (12%), хирономид (18%), ручейников (23%), *Limnaea ovata* и *Planorbis gredleri* (29%)

В начале мая хариус начинает «воздушное» питание у устьев небольших речек, где ловит разных насекомых, выносимых струями воды в залив. Наряду с этим продолжается питание зообентосом, включая и

олигохет. В июне в желудках хариусов можно обнаружить целую коллекцию разных насекомых. Питание такого характера сохраняется до начала октября. В течение октября «воздушное» питание сходит на нет. Рыба в пище хариусов встречается редко, примерно у 1—2 крупных хариусов из 100. Зимой в желудках хариуса находим почти исключительно представителей бентоса литорали. У хариусов, добытых в декабре (весом от 0,1 до 0,8 кг), хирономиды были обнаружены в 32%, ручейники — в 20%, бокоплав — в 20%, веснянки — в 16%, а сналиды, *Valvata* sp. и плавунцы — в общей сложности в 12% всех исследованных желудков.

Подобно ускучу, хариус использует население дна береговой области, включая «обрез». Хариус населяет небольшие глубины.

Подкаменщики пестроногий и сибирский. Питание обоих видов подкаменщиков весьма сходно. В желудках совершенно отсутствуют моллюски, нет червей (хотя на дождевых червей крупных подкаменщиков ловят постоянно), нет ручейников (чехлики служат последним, видимо, хорошей защитой от нападений со стороны бычков). В конце марта — начале апреля в желудках *Cottus poecilopus*, взятых среди камней у берега, в районе теплых ключей, оказались в равных количествах бокоплав и личинки хирономид, попадались и единичные веснянки. В июне в районе устьев рек у этого же вида (размеры рыб — от 30 до 74 мм) первое место в пище занимали бокоплав и поденки, хирономид было меньше, встречались единичные *Simulium* sp. *Cottus sibiricus* (длина — 81—96,5 мм) на иловатых грунтах собирают хирономид, а среди камней устьевых речных участков залива — бокоплавов, в несколько меньших количествах — поденок и единично личинок слепней.

В июле — августе, в зависимости от мест обитания, находим в желудках у *C. poecilopus* либо только бокоплавов (районы теплых ключей у берега; размер рыб — 54—84 мм), либо (на более глубоких местах) главным образом хирономид. У крупных *C. sibiricus* в эти летние месяцы были найдены бокоплав (в 58% желудков), хирономиды (23%), веснянки (11%), прочие организмы (поденки, жуки) — 9%.

В октябре преобладание бокоплавов во всех желудках становится весьма заметным, тогда как зимой снова встречаются в значительном количестве хирономиды.

Гольцы (длина 33—42 мм) в конце марта в теплых ключах у берега залива оказались с пустыми желудками (5 особей). Сборы в июне в районе устьев рек показали у некрупных рыб (68—90 мм) слабое питание личинками поденок и бокоплавами. В середине декабря 7 гольцов размером 38—42 мм, пойманных под камнями в береговой области вершины залива, оказались с пустыми желудками. Эти данные позволяют считать, что на зиму гольцы прекращают питание. В это время они держатся под камнями и совершенно пассивны.

Гольяны подо льдом в районе устья Малого Мионока хорошо ловились на мелких червей. В начале апреля желудки у нескольких рыб оказались пустыми. На разливах в вершине залива половозрелые гольяны весьма интенсивно питались щучьей икрой. В желудках при полном наполнении оказывалось до 30 икринок щук. В середине июня 6 гольянов с разливов (абсолютная длина — от 28 до 35,5 мм) имели в желудке плохо различимые остатки олигохет, личинок мелких хирономид и куличид; в одном желудке было 7 личинок *Aedes* sp. У гольянов длиной 15—19 мм мы также находили мелких хирономид. Эти рыбы были добыты в зарослях урути в середине октября на глубине 0,7 м. В период нереста половозрелые гольяны питаются мало.

Телецкий сиг. В апреле питание некрупных сигов такое же, как зимой, поскольку они держатся на глубинах. Так, в желудках 4 сигов весом от 16 до 30 г с глубины 25—30 м были личинки хирономид, *Pisidium* sp., олигохеты и в одном — около 10 икринок налима с оформившимися внутри зародышами. В начале мая из 22 сигов длиной 13—16 см с глубины в 16—18 м хирономиды были у 58%, *Pisidium* sp. — у 13%, *Rivulogammarus* sp. — у 7%, поденки — у 6%, а Heleidae, веснянки, олигохеты и Limnophilidae — у 3%.

Сиги, добытые 1 июня на глубине 4—6 м (длина 23—26 см), имели в желудках много хирономид и ручейников. Со второй половины июля сиги кормятся на илистых и илисто-песчаных грунтах на небольших глубинах. В желудках у них в это время всегда много пищи. В это же время у них наблюдается и «воздушное» питание. 4 рыбки из 11 (размером 17—23 см), добытых 31 июля в береговой области, имели в желудках муравьев, взрослых мушек, пилильщиков и других упавших на воду насекомых. Основной же пищей являются донные беспозвоночные — хирономиды, моллюски, ручейники и др. У крупного сига, весом 1,3 кг, желудок был полон *Limnaea ovata*, а у 5 некрупных сигов 18 июня было много личинок хирономид.

В желудках большого количества сигов, весом от 32 до 250 г, добытых с 8 августа по 21 сентября преимущественно на илистых грунтах у берегов, бокоплавы отсутствовали, веслоногие и ракушковые рачки встречались у 4% изученных рыб, пиявки и олигохеты — у 12%, растительные остатки — у 4%, ручейники — у 8%. Членистоногими, упавшими на воду (клопы, мухи, муравьи и пр.), кормится 6% сигов, значительно чаще — у 16% сигов — встречаются моллюски (*Pisidium* sp., *Limnaea ovata* и *Planorbis* sp.), хирономиды встречались у 50% сигов.

В период нереста в пище сигов появляется новый компонент — сиговая икра. Исследуя сигов, добытых с 31 октября по 13 ноября, мы нашли у 20% сигов в желудках икру телецких сигов в количестве от 5 до 73 икринок, в среднем 30 экз. Хирономиды оказались у 37%, моллюски (в основном *Pisidium*) — у 20%, *Rivulogammarus* sp. — у 10%, веслоногие — у 7%. В желудке сига весом 430 г были найдены мелкие камешки (видимо, от домиков ручейников), у другого — сиакиды. После нереста (с 18 ноября по 2 декабря) несколько увеличился удельный вес мелких ракообразных (веслоногих), в остальном изменений почти не наблюдалось.

В начале января веслоногие в желудках сигов весом от 19 до 110 г, пойманных на глубинах 15—22 м, занимают второе место после хирономид, прочие — бокоплавы, ручейники, веснянки — встречаются единично.

Таким образом, телецкие сиги в основном являются потребителями личинок хирономид и моллюсков.

Сижок П р а в д и н а. В наши руки чаще всего попадали либо сижки, выброшенные штормами на берег, либо единичные рыбки, собранные на плесе мертвыми или со слабыми признаками жизни. У 66 рыб, пойманных в Камгинском заливе и у поселка Яйлю, в 68% случаев желудки были пустыми. В мае желудки у отдельных рыб (длина, по Смиту, 65—99 мм) оказались сильно наполненными. Несколько рыб, добытых в июле и в апреле, оказались с пустыми желудками. Сижки питаются только зоопланктоном, в основном ветвистоусыми и веслоногими рачками. Сборы с августа по ноябрь показали то же, что и в мае: рыбы имели в желудках босмин, циклопов и других представителей зоопланктона (размеры сижков — 63—107 мм). У пяти рыб, подобранных во второй половине сентября, в желудках оказалось много циклопов и их яиц, босмин, немного

коловороток и весьма мелких хирономид. Из выброшенных штормом 6—7 января 1949 г. у Яйлю 25 рыб у двух в желудках были веслоногие и ветвистоусые рачки при среднем наполнении желудка; остальные рыбы оказались с пустыми желудками. Интенсивность и характер питания у этих погибших или умиравших от триэнофороза рыбок могли не соответствовать тому, что наблюдается у здоровых рыб.

Суммируя изложенное выше, можно по характеру питания разделить рыб Камгинского залива на пять категорий. Щука и таймень являются хищниками. Налим и окунь питаются зообентосом и рыбой. Большая часть видов рыб (50%) являются бентосоядными. К их числу относятся ускуч, хариус, два вида подкаменщиков, голец и гольян. Телецкий сиг имеет смешанное питание, потребляя бентос и отчасти планктон. Единственным планктоноядным видом является сижок Правдина. Большая часть рыб (75%) является в той или иной степени потребителями зообентоса.

У многих рыб наблюдаются периодические миграции из малокормной зоны в зону с богатой биомассой зообентоса, в основном из глубин на более мелкие места. Сказанное относится к налиму, подходящему после переста к каменистым берегам за веснянками, и телецкому сигу, собирающему летом на иловатых отмелях моллюсков. Ускучи осенью выходят на галечники в поисках ручейников. Хариус мигрирует к устьям рек в мае, охотясь за насекомыми, выносимыми речными водами. Кормовые миграции у других рыб (сижок Правдина) остаются неясными, у некоторых — их нет, поскольку они живут всегда в местах с обильной кормовой базой (подкаменщики среди береговых камней, где много бокоплавов).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В 1947—1948 гг. исследовался зообентос Камгинского залива Телецкого озера. Было взято в течение года 174 пробы дночерпателем на 3 постоянных станциях и 8 поперечных разрезах, что составляет по одному дночерпателю с площадью захвата $1/10 \text{ м}^2$ на 5,5 га площади залива. Методика сбора, выборки, фиксации и обработки организмов зообентоса была общепринятой и не отличалась от таковой предыдущих исследователей.

Климатические и гидрологические условия 1947—1948 гг. мало отклонялись от средних. В частности, в последнее время (1940—1942 гг.) весьма близкий гидрологический режим (ледовый и уровненный) наблюдался в течение 6 лет. Наши работы дали возможность составить морфометрическую и гидрологическую характеристику Камгинского залива, охарактеризовать его фауну рыб, зообентос, сезонную динамику его биомассы и значение зообентоса в питании рыб.

2. Физико-географические и гидрологические особенности создают на внутреннем плесе Камгинского залива отличные, в основном более благоприятные условия, для существования водных организмов, чем в самом Телецком озере.

3. В отношении многих компонентов зообентоса впервые установлены детали их распределения по заливу в связи с особенностями рельефа дна, характера грунтов, глубин и гидрологического режима.

4. Максимальные величины биомассы зообентоса на разрезах (№ 1—80,7 кг/га, № 2—47,4 кг/га, № 3—30,3 кг/га, № 4—21,9 кг/га и № 5—16,68 кг/га) показывают постепенное снижение биомассы по мере удаления от вершины залива. Почти все они превышают величины, указанные С. Г. Лепневой (1949б) для залива Камги (17,0—25,0 кг/га). Найденные нами величины биомассы показаны в табл. 10.

Биомасса зообентоса залива увеличивается при переходе от глубин к более мелким местам, от однообразных грунтов — к разнообразным, от подводных обширных равнин — к подножию подводных грав и склонов. Как правило, районы конусов выносов рек богаче прочих. Характерна резко выраженная пятнистость распределения зообентоса на отдельных участках дна и огромное влияние на него выносов рек.

На первом месте по величине биомассы находятся участки под «обрезом» в вершине залива против устьев рек Большого и Малого Мионоков и р. Камги (разрез № 1), со средними глубинами (20—30 м) и наносными серыми илами; биомасса здесь по всем пробам (май—октябрь) в среднем равна 55,0 кг/га.

Таблица 10
Биомасса зообентоса Камгинского залива в 1947—1948 гг.
(в кг/га)

Глубина (в м)	Зима (ноябрь—апрель)			Лето (май—октябрь)			Средняя годовая
	наимень- шая	наиболь- шая	средняя	наимень- шая	наиболь- шая	средняя	
30—40	2,7	36,0	7,73	1,9	30,3	11,01	9,6
20—30	1,9	80,7	46,31	1,56	72,0	42,20	43,9
10—20	3,0	37,0	10,41	5,42	36,3	14,07	12,4
0—10	5,9	110,3	54,75	4,44	91,9	30,59	43,7

На втором месте стоит биомасса береговой полосы, в основном в пределах глубин до 5 м, считая по наиминимуму уровню (43,7 кг/га). Наиболее богатым оказывается биоценоз слабо заиленного песка с галькой на конусах выноса рек в защищенных от прибоя местах, с находящимися вблизи древесными остатками и каймой погруженных в воду растений. Значительна биомасса также на мелких участках разливов вершины залива — илисто-песчаных отмелях и протоках.

Участки под «обрезом» в других местах залива занимают третье место по величине биомассы. На них примесь к илам песка, гальки и растительных остатков не велика. Биомасса здесь в среднем равна 18,8 кг/га.

Предпоследнее место занимают склоны «обреза» (станция № 2 и другие места), дающие величину биомассы в среднем 12,4 кг/га. Наименьшая биомасса оказывается на сером мягком илу, на ровных участках дна залива, на глубинах свыше 30 м (9,6 кг/га).

Средняя годовая величина биомассы зообентоса Камгинского залива, вычисляемая на основании всех проб с перечислением на площадь дна залива по грунтам, равна 18,6 кг/га. Эта цифра, как и другие, отражает биомассу зообентоса, находящуюся в верхнем слое грунта до 12 см. Представление о бедности биомассы зообентоса Телецкого озера оказалось не вполне правильным по отношению к отдельным его участкам, в частности к Камгинскому заливу.

На сезонные колебания биомассы зообентоса оказывают влияние как метаморфоз у водных насекомых, так и миграции от берегов (у бокоплавов) или в более глубокие слои ила (олигохеты). В верхней части литорали минимальные величины биомассы наблюдаются летом при наивысшем уровне воды, максимальные — зимой подо льдом при самом низком уровне воды.

5. Пищевые связи у рыб вообще, в частности с зообентосом, оказываются весьма сложными. Из 12 видов рыб 11 видов периодически по-

сещают литораль, т. е. район с богатой биомассой бентоса. Из них 9 видов питаются бентосом. Мелкие виды рыб (бычки, голец, гольян) преимущественно бентосоядны, средние рыбы (сиг, хариус, окунь и др.) имеют смешанное питание, крупные (таймень, щука) — хищники.

Мальки почти всех рыб питаются планктоном. Мирная рыба — телецкий сиг — поедает собственную икру и икру налима; окунь уничтожает икру щуки и очень настойчиво преследует мальков; гольяны на разливах собирают икру щуки, на камнях литорали — икру подкаменщиков; налим истребляет мальков.

На дне центральной котловины залива, выполненной серым илом, рыбы не в состоянии прокормиться запасом корма, составляющим в среднем 9,6 кг/га. Они подходят к берегам, устьям речек, в вершину залива. С начала освобождения залива ото льда (в апреле) и кончая ноябрем рыба кормится в береговой полосе, на «обрезе» и непосредственно под ним.

Вследствие бедности озера планктоном лишь один вид (сижок Правдина) планктонояден, в то время как зообентос является основой питания почти всех рыб.

6. Биомасса зообентоса Камгинского залива в последние годы, вследствие уменьшения количества рыб, используется явно недостаточно. Имеется, следовательно, избыток корма для рыб. Отмеченные нами благоприятные условия для существования организмов бентоса в заливе постепенно будут улучшаться вследствие утраты заливом своего олиготрофного характера. С увеличением площади соровых участков появятся новые представители зообентоса, и стадо рыб, наиболее тесно связанное с сорами, сможет увеличиться. Этот естественный процесс будет идти медленно, но он может быть ускорен активным вмешательством человека. Требуется коренная переделка и обновление ихтиофауны и кормовой базы всего Телецкого озера. Это вмешательство должно пойти по линии акклиматизации в Телецком озере не только бентосоядных рыб, но и беспозвоночных донных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Булыгина А. И. 1949 Моллюски Телецкого озера. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Дулькейт Г. Д. 1939 Вращающийся количественный скребок. Информ. бюлл. консульт. бюро Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, № 5.
- Дулькейт Г. Д. 1949 Ихтиофауна озера Телецкого и реки Бии. Заметки по фауне и флоре Сибири, вып. 8.
- Лепнева С. Г. 1937 Термика, прозрачность и химизм воды Телецкого озера. Исследования озер СССР, вып. 9.
- Лепнева С. Г. 1949а. Личинки ручейников Телецкого озера и реки Бии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Лепнева С. Г. 1949б. Донная фауна Телецкого озера. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Липина Н. Н. 1949 Личинки тендипедид Телецкого озера, его притоков и реки Бии. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Малевич И. И. 1949. К фауне олигохет Телецкого озера. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Мартынов А. В. 1930 Фауна Amphipoda Телецкого озера и ее происхождение. Изв. Гидролог. ин-та, т. 29.
- Соколов И. И. 1949. К познанию фауны гидракарии Телецкого озера. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.
- Чернова О. А. 1949. Нимфы поденок притоков Телецкого озера. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.

А. П. ЩЕРБАКОВ**ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА ГЛУБОКОГО ОЗЕРА***Сообщение I***РАЧКОВЫЙ ПЛАНКТОН***(Биологическая станция на Глубоком озере Института морфологии животных
им. А. Н. Северцова Академии наук СССР)*

Зоопланктон Глубокого озера исследуется уже с конца прошлого столетия; тем не менее, он изучен сколько-нибудь детально лишь в качественном отношении, количественные же данные носят фрагментарный характер и в большинстве получены методами, которые в настоящее время не могут нас удовлетворить.

Если не считать чисто фаунистических данных, приводимых В. Ульяниным (1874), А. Корчагиным (1887) и Ф. Каврайским (1888), то первые сведения о зоопланктоне Глубокого озера мы находим в работах Н. Ю. Зографа (1895), С. А. Зернова (1897, 1900) и В. Фомина (1906). Все эти работы в наше время представляют уже только исторический интерес, так как применявшаяся тогда методика исследования планктона позволяла получать лишь относительные данные о его распределении и количестве. Стоит, пожалуй, отметить, что на основании определений сырого объема сетного планктона за летние месяцы 1897 г. и сравнения полученных данных с соответствующими данными по некоторым другим озерам, С. А. Зернов пришел к выводу о количественной бедности планктона Глубокого озера. Это мнение, основанное на исследовании очень небольшого материала, прочно удерживалось и в дальнейшем.

Много внимания и сил было уделено сборам и изучению планктона Глубокого озера в начале этого столетия Н. В. Воронковым и его учениками. К сожалению, большая часть полученных ими результатов осталась неопубликованной, а то, что попало в печать или сохранилось в виде рукописей, составляет лишь отдельные фрагменты (Воронков, 1905; Новиков, 1907; Грезс и Румянцев, 1910). В более поздних работах С. И. Кузнецова и С. Н. Дуплакова (1923) и А. П. Щербакова (1925) содержатся отрывочные данные о планктоне озера, приуроченные к отдельным моментам летнего сезона.

Наиболее обстоятельную количественную характеристику планктона Глубокого озера мы находим у М. А. Кастальской-Карзинкиной (1937). Ее работа представляет особый интерес, потому что сбор планктона производился батометром и, следовательно, полученные данные полнее и точнее отражают численность организмов, чем в случае использования для сбора материала планктонных сетей. Эта работа проводилась в течение большей части года, чем все предшествующие, хотя далеко не весь год

Все же данных, собранных М. А. Кастальской-Карзинкиной, совершенно недостаточно для сколько-нибудь подробной количественной оценки интересующего нас рачкового планктона. Не говоря уже об отмеченной выше неполноте наблюдений по сезонам, а также недоучете некоторых видов рачков, имеющих большое значение в планктоне Глубокого озера (например, *Ceriodaphnia* и *Leptodora*), указанный автор применял общий подсчет по отдельным видам без подразделения на самцов, самок, молодь разных возрастов и т. д. Отсутствие такой дифференцировки делает очень затруднительным, если не невозможным, сколько-нибудь точный расчет биомассы рачкового планктона, так как самцы и самки некоторых веслоногих весьма различаются по своим размерам и весу, а о различиях в весе особей разных возрастных стадий и говорить не приходится. Следует, впрочем, отметить, что М. А. Кастальская-Карзинкина ставила основной целью своей работы не количественную характеристику планктона, а проверку на примере Глубокого озера важности дифференцированного подсчета живых и мертвых компонентов планктона.

Предпринимая количественное исследование зоопланктона Глубокого озера, мы поставили задачу, во-первых, проводить наблюдения во все сезоны года, а во-вторых, собрать данные, которые позволили бы возможно точнее подойти к оценке численности организмов и их биомассы. Неизбежная при такой постановке вопроса трудоемкость работы заставила на первое время ограничиться изучением важнейшей части зоопланктона — рачкового планктона. Следует также подчеркнуть, что наши наблюдения касаются лишь пелагической зоны и не затрагивают населения зарослей.

МЕТОДИКА

При выборе методики сбора планктона мы стремились к тому, чтобы получить материал, который в максимальной степени позволил бы приблизиться к правильной оценке численности всех представителей рачкового планктона на всех возрастных стадиях. Для этого надо было решить два вопроса: о способе отбора количественных проб зоопланктона и необходимом числе этих проб и их распределении по озеру.

Что касается метода сбора планктона, то мы сразу же отказались от применения планктонных сетей. Неудовлетворительность сетей как количественного орудия лова планктона вообще, а рачкового в частности сейчас уже не вызывает ни у кого сомнения. Многократно было показано, что сети улавливают планктон далеко не полностью и что получаемый при их помощи материал не всегда дает правильное представление даже об относительном количестве планктона.

Специально в отношении рачков Набер (Naber, 1933) показал, что при взятии проб параллельно планктонной сетью из сита № 12/49¹ и батометром второй способ дает число рачков в 2—4 раза большее. Детальную проверку методов количественного сбора планктона выполнил П. Сабанеев (1938), который также нашел, что облов столба воды батометром дает в 3 раза большие числа организмов зоопланктона, чем облов такого же столба сетью. Аналогичные данные содержатся и в работе С. И. Рожко-Рожкевича (1940). Очень убедительные данные о значительном недолове зоопланктона при работе с сетью приводит Лангфорд (Langford, 1953).

Вместе с тем, пользование при сборе зоопланктона батометром также имеет свои отрицательные стороны. Обычные модели батометров, пред-

¹ При указании номеров шелкового сита в числителе дается старый номер, а в знаменателе — новый.

назначенных для гидрохимических исследований, имеют объем около 1 л. Такой объем недостаточен для количественного учета крупных планктонных рачков и, чтобы получить пробу воды большего объема, приходится опускать батометр несколько раз на одну и ту же глубину. Еще важнее другое обстоятельство. При работе с батометром небольшого объема в особенности должен сказываться недолов быстро движущихся животных, стремящихся уйти от прибора. Специальные батометры большого объема дороги, громоздки в обращении; требуется последующее фильтрование воды через шелковое сито.

От перечисленных выше недостатков свободны приборы для количественного сбора планктона, которые в последнее время все больше входят в практику гидробиологических работ и известны под названием планктонособирателей, или планктоночерпателей. В этих приборах сочетается принцип работы высекающего батометра с фильтрацией воды через шелковое сито, как это происходит при пользовании планктонной сетью. Таким образом, планктонособиратель позволяет получить пробу планктона из точно известного объема воды, взятого с любой глубины, и сразу в отфильтрованном, сконцентрированном виде.

Существует несколько моделей этих приборов. Наиболее известна у нас модель, предложенная В. Г. Богоровым (1940) для работы в море, где приходится брать большие объемы воды. Упрощенный тип планктонособирателя, рассчитанный на условия озерных исследований, описан Ф. И. Вовком (1948).

Большая уловистость этого прибора по сравнению с планктонной сетью была показана Г. П. Романовой (1948). Мы взяли за основу прибор Вовка и внесли в него некоторые изменения, сделавшие работу с ним более удобной. Эти изменения в основном свелись к тому, что шнуры, с помощью которых натягивается цилиндр из шелкового сита, пропущены по внешнему краю крышки планктонособирателя, а не сквозь центральное отверстие, как это сделано в модели Ф. И. Вовка. К нижнему диску приключен съемный стаканчик по образцу стаканчика апштейновой сети, с краном для сливания пробы планктона в банку. Общий вид планктонособирателя изображен на рис. 1.

Обычно при ловах рачкового планктона пользуются редким шелковым ситом, через который свободно проходят водоросли, что обеспечивает фильтрацию большого объема воды и получение проб, не слишком переполненных фитопланктоном. Поскольку мы стремились в своих уловах захватить рачков на всех возрастных стадиях, включая и науплиусов, то пришлось применить более частое сито. Шелковый цилиндр нашего планктонособирателя был сделан из сита № 20/70. Объем планктонособирателя был запроектирован равным 10 л, но вследствие ошибки при изготовлении фактический объем оказался несколько большим, а именно 13,5 л. Можно думать, что этот планктонособиратель вполне удовлетворительно улавливал всех планктонных рачков, за исключением *Leptodora kindtii* (Foscke), которые благодаря силе и скорости движений успевают уйти за пределы объема планктонособирателя и почти не попадают в него. Параллельные ловы этим прибором и сетью из очень редкого сита (№ 0/16) подтвердили непригодность планктонособирателя для учета *L. kindtii*, и весь материал по этому рачку получен при помощи указанной выше сети.

При решении второго вопроса — о числе проб и их размещении по озеру — приходилось учитывать неравномерность вертикального и горизонтального распределения планктонных рачков. В отношении вертикального распределения из работы М. А. Кастальской-Карзинкиной (1937) и

рукописи¹ Н. В. Воронкова (1913) видно, что в Глубоком озере в летний период подавляющая масса рачков концентрируется в эпилимнионе; поэтому в пределах этой зоны пробы брали через каждый метр глубины. В металимнионе пробы брались через 2 м, а в гипolimнионе — через 5 м. В подледный период пробы плантона собирали с тех же глубин, что и летом. Во время осенней и весенней циркуляции и в верхних слоях можно было ограничиться взятием проб через 2 м, поскольку в это время вертикальное распределение планктона более равномерно.

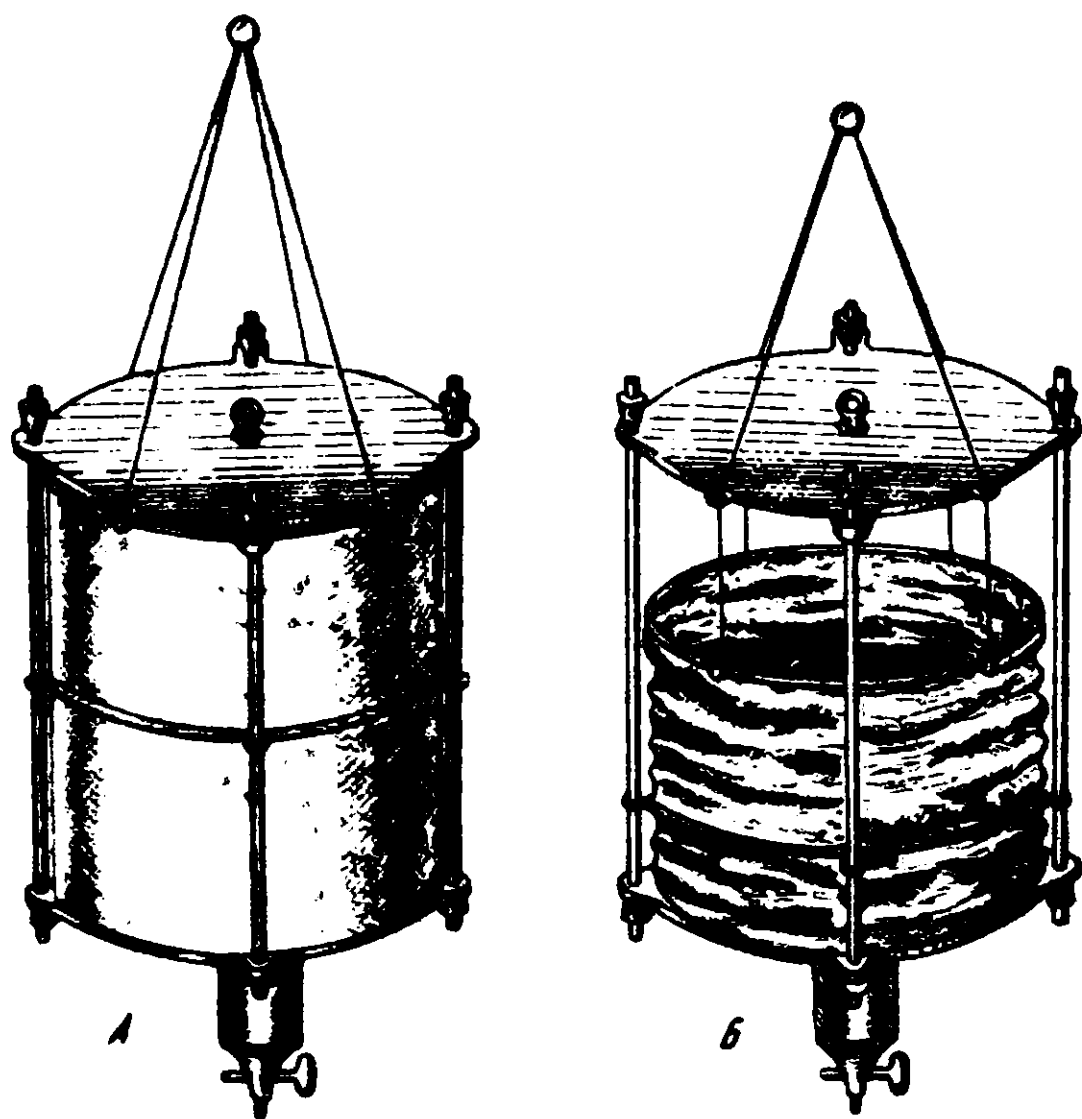


Рис. 1. Видоизмененная модель планктоноссобиателя Вовка

А — в закрытом виде; Б — в проткнутом виде

С самого начала было ясно, что для получения сколько-нибудь надежных данных о численности рачков в планктоне даже такого небольшого и простого по своей морфометрии водоема, как Глубокое озеро, недопустимо ограничиваться взятием проб только в одной точке. Известный уже давно факт неравномерного горизонтального распределения зоопланктона в озерах, обнаруженный в свое время и на Глубоком озере (Щербаков, 1925), особенно наглядно показан недавно Б. С. Грезе (1948) на Валдайском озере и Е. В. Борушким (1951) — на Белом озере в Косине. Вместе с тем нельзя и чрезмерно увеличивать общее число собираемых проб планктона, так как весьма трудоемкая количественная обработка их потребовала бы слишком большого времени. Поэтому мы решили ограничиться сбором проб в трех точках озера, образующих полуразрез. Одна из этих точек (станция № 1) располагалась на середине озера в зоне максимальных глубин (32 м), другая (станция № 2) — примерно на половине расстояния от центра озера к берегу, где глубина равнялась 16 м, и, наконец, третья (станция № 3) — недалеко от восточного берега, где глубина составляла 6 м. В общем каждая серия состояла из 26 количественных проб, взятых планктоноссобиателем, и 3 проб, взятых сетью (для учета *L. kindtii*).

¹ Сохраняющаяся в архиве Биологической станции на Глубоком озере рукопись Н. В. Воронкова специально посвящена вертикальному распределению планктона в озере. Повидимому, именно об этой рукописи упоминает А. В. Румянцев (1923).

Обработка проб сводилась к подсчету в камере Кольквитца всех рачков, включая молодь и науплиусов. Взрослых рачков, молодь ветвистопробе. Науплиусов и копеподитов подсчитывали во всей многочисленны, подсчитывали в части пробы. Чтобы иметь возможность точнее определять биомассу, в каждой пробе отдельно подсчитывали самок, самцов, яйцевые мешки, младших (I—III стадии) и старших (IV и V стадии) копеподитов, а также младших (I—III стадии) и старших науплиусов веслоногих рачков. Для ветвистоусых отдельно подсчитывали половозрелых особей и молодь.

Попутно для каждой учитываемой группы при помощи окулярмикрометра определяли среднюю длину. Обычно для получения средней длины мы ограничивались измерением 30 особей, но в случае большей изменчивости (молодь) число измерений доводили до 50.

Всего было сделано 12 серий ловов в следующие даты: 23 марта, 22 апреля, 3 и 28 мая, 24 июня, 14 июля, 2 и 26 августа, 30 сентября, 20 октября, 29 ноября 1951 г. и 12 февраля 1952 г. К сожалению, серия от 14 июля погибла из-за неудачной фиксации и обработано было лишь 11 серий с общим числом проб 274. Кроме того, для учета *L. kindtii* было просмотрено 28 проб, полученных редкой сетью. В промежутках между сериями количественных проб брали качественные пробы сетного планктона для уточнения отдельных моментов цикла развития рачков.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ РАЧКОВ

Основной комплекс рачков пелагического планктона Глубокого озера включает следующие виды: *Diaptomus graciloides* Lill., *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Cyclops strennus*¹, *Daphnia cucullata* Sars, *D. hyalina* Leydig, *D. cristata* Sars, *Bosmina longirostris* (O. F. M.), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin), *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *Leptodora kindtii* (Focke).

Именно эти виды и учитывались при обработке количественных проб планктона. Помимо них, встречались единичные экземпляры некоторых других видов, большинство которых попадает в открытое озеро из зоны прибрежных зарослей и в пелагическом планктоне составляет случайный элемент. Из редких находок заслуживает упоминания *Holopedium gibberum* Zadd., который до сих пор для Глубокого озера не указывался. В двух пробах от 24 июня были найдены всего две самки, обе с яйцами в выводковых камерах. Одна самка оказалась в пробе с глубины 3 м, ближе к берегу, а другая — в пробе с 6 м, на середине озера. Нахождение *H. gibberum* в Глубоком озере, расположенном у южной границы ареала этого рачка, хорошо согласуется с характером водоема. Как известно, этот вид населяет озера с мягкой водой и не боится присутствия гуминовых веществ. Вода Глубокого озера отличается очень низким содержанием кальция и богата гуминовыми соединениями.

Недавно Паталас (Patalas, 1954), на основании исследования 28 поморских озер, выделил четыре комплекса видов рачков, характерных для летнего планктона озер разного типа. По составу доминирующих видов комплекс рачков пелагического планктона Глубокого озера очень сходен со вторым комплексом Паталаса, в котором доминируют *Eudiaptomus* sp., *Mesocyclops* sp., *Daphnia cucullata* и *Diaphanosoma brachyurum* и который он считает типичным для β-мезотрофных озер. Отличие сводится

¹ Нам не удалось установить, с каким видом *Cyclops* из ряда тех, на которые в последнее время был разбит прежний, крайне полиморфный и трудный в систематическом отношении, вид *Cyclops strennus* s. l., мы имеем дело в Глубоком озере. По многим признакам, но не всем, он ближе всего к типичному *Cyclops strennus* Fisch. (Рылов, 1948)

Таблица 1

Результаты подсчета рачков в серии проб от 22/IV 1951 г.

(число рачков в 10 л)

Глубина (в м)	<i>Diaptomus graciloides</i> ♀			<i>D. graciloides</i> ♂			<i>D. graciloides</i> ищущие мешки			<i>D. graciloides</i> ищущие			<i>Mesocyclops leuckarti</i> ♀			<i>M. leuckarti</i> ♂			<i>Cyclops strenuus</i> ищущие		
	№ станции			№ станции			№ станции			№ станции			№ станции			№ станции			№ станции		
	среднее			среднее			среднее			среднее			среднее			среднее			среднее		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
0	21	9	13	18	21	13	6	4	3	2	1	10	3	2	5	30	51	21	30	15	11
2	13	9	9	11	19	13	4	7	5	7	2	7	5	3	4	15	29	25	15	11	11
4	8	16	19	20	13	19	13	12	8	27	27	3	4	3	4	11	28	24	16	16	13
6	8	16	16	12	19	12	13	20	17	27	17	13	5	13	4	16	18	20	13	13	13
10	8	8	17	8	21	8	5	7	17	15	15	4	9	7	7	12	8	—	12	9	12
15	8	8	14	11	14	11	2	10	8	15	10	2	2	4	—	9	16	—	9	6	12
20	8	8	8	5	—	5	2	—	—	—	—	—	4	—	—	1	—	—	6	4	—
25	3	3	3	4	—	4	0	—	—	—	—	—	3	—	—	0	—	—	4	—	—
30	3	3	3	1	—	1	8	0	—	—	—	—	2	—	—	0	—	—	—	—	—

к тому, что в планктоне Глубокого озера, помимо четырех названных выше видов, к доминирующим следует отнести также и *Bosmina longirostris*.

Перейдем теперь к рассмотрению сезонных изменений численности отдельных видов, но прежде следует сказать о методе расчета самой величины численности. В табл. 1, для примера, представлена счетная ведомость одной серии проб. Эта ведомость выбрана как одна из наиболее компактных; подобные же ведомости для летних серий оказываются, естественно, гораздо более громоздкими, потому что число видов и возрастных стадий в летнее время значительно больше и пробы более многочисленны.

Данные о средней численности каждой отдельно учитываемой формы изображались в виде кривой вертикального распределения на графиках, по оси ординат которых была нанесена объемная шкала Глубокого озера¹, а по оси абсцисс — среднее число рачков в единице объема. Образец подобного графика приведен на рис. 2. Масштаб рабочих графиков был таков, что 1 см по вертикали соответствовал 500 тыс. м³, а 1 см по горизонтали — от 1 до 10 тыс. организмов на 1 м³. Таким образом, площадь, равная 1 см², соответствовала от 0,5 до 5 млрд. организмов. Общую числен-

¹ Объемная шкала Глубокого озера, так же как и другие данные по его морфометрии, взяты из работы С. Д. Муравейского (1931).

ность на весь объем озера вычисляли с помощью планиметра, определяя на графиках площади, заключенные между осями координат и соответствующими кривыми.

Чтобы не загромождать текст обширными числовыми таблицами, данные о сезонных изменениях численности приведены в графической форме на рис. 3—7. Рассмотрим эти данные по отдельным видам.

Diaptomus graciloides по своему значению в рачковом планктоне озера занимает, несомненно, первое место, и не только по своей численно-

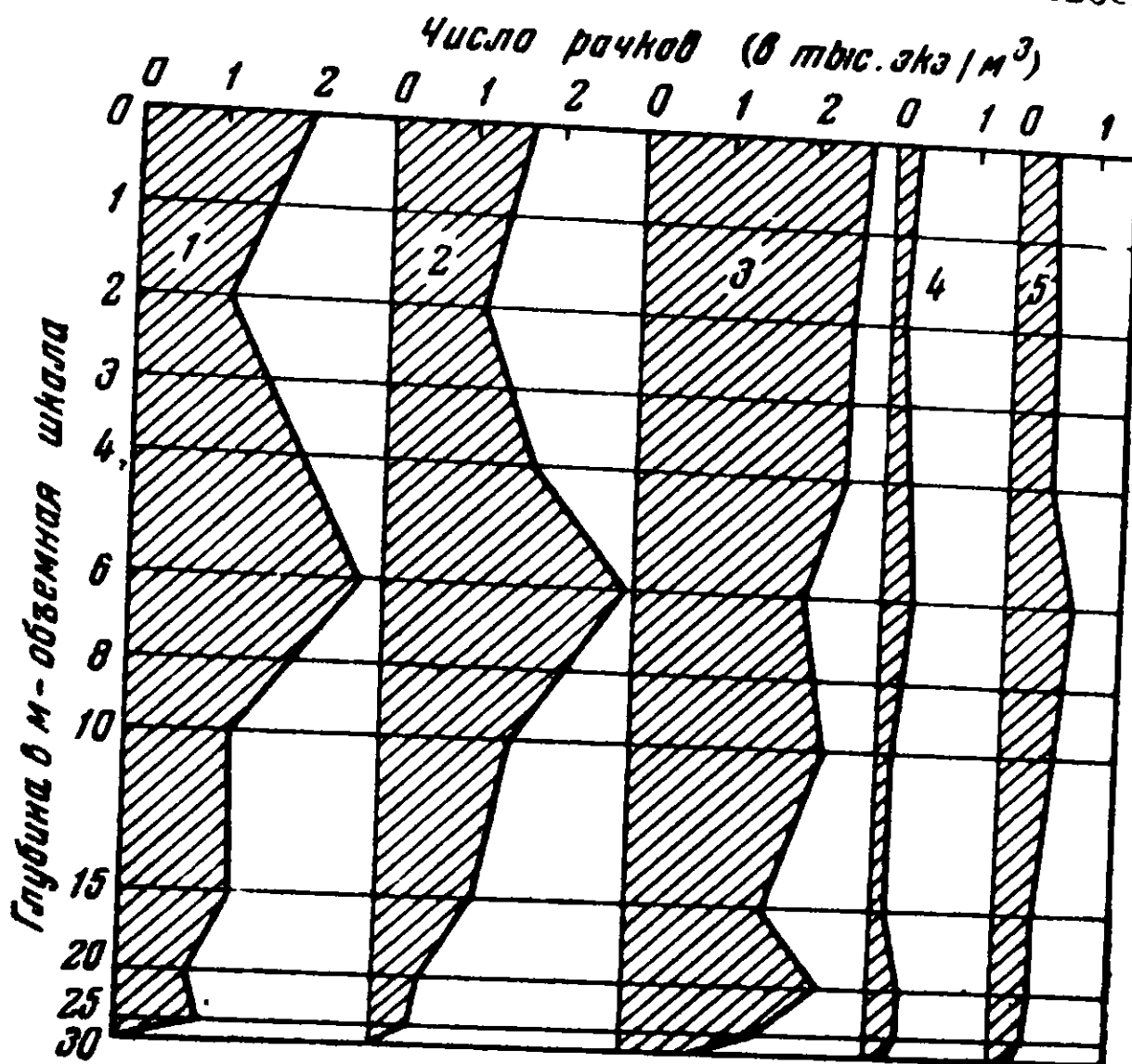


Рис. 2. Графики для определения общей численности рачков во всем озере 22/IV 1951 г. Глубины отложены на расстояниях, пропорциональных объемам соответствующих слоев

1 — *Diaptomus graciloides* ♀; 2 — *D. graciloides* ♂; 3 — *D. graciloides* науплиусы; 4 — *Daphnia hyalina*; 5 — *Mesocyclops leuckarti* ♀

сти, но и потому, что встречается в течение круглого года. Особенно заметна его роль в зимнее время, когда почти все остальные рачки выпадают из планктона.

На рис. 3 приведены кривые, показывающие сезонные изменения численности *D. graciloides* в 1951 г. отдельно для половозрелых особей, копепоидов и науплиусов; тут же приведена кривая числа яйцевых мешков.

Зимой в планктоне представлены практически одни половозрелые самки и самцы. Следует, однако, заметить, что в виде редчайшего исключения попадаются самки с яйцевыми мешками или сперматофорами, а также единичные науплиусы и копепоиды. Еще перед вскрытием озера начинается спаривание перезимовавших самцов и самок и образование первых яйцевых мешков. После вскрытия озера интенсивность размножения диаптомуса нарастает и процент яйценосных самок увеличивается, достигая 22 апреля почти 40%, а 3 мая — превосходя 60%; даже 28 мая, когда популяция перезимовавших диаптомусов сходит почти на нет, все же яйценосные самки составляют около 40%. Результатом этого бурного

размножения оказывается появление первого пика численности науплиусов, который на рис. 3 приходится против 3 мая. Вероятно, часть этих науплиусов происходит из покоящихся яиц, отложенных в предыдущую осень. Следует отметить, что в Глубоком озере, по нашим наблюдениям, диаптомусы образуют очень немного покоящихся яиц. К концу мая число науплиусов сильно уменьшается, так как значительная часть их уже превратилась в копеподитов, кривая численности которых дает в это время первый пик.

В конце мая или в самом начале июня наблюдается летний минимум взрослых диаптомусов, так как перезимовавшие особи к этому времени

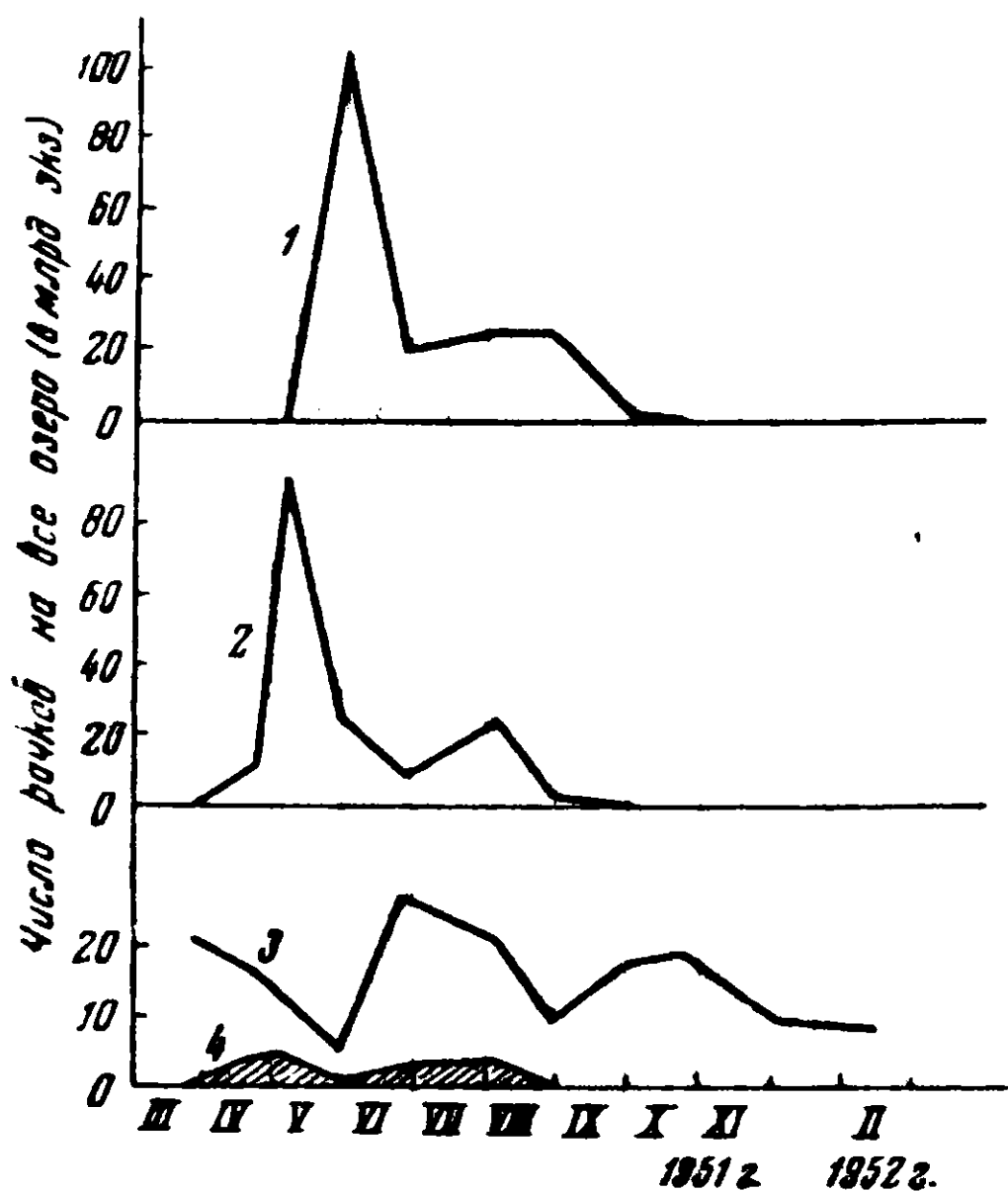


Рис. 3. Сезонные изменения численности *Diaptomus graciloides* в Глубоком озере в 1951 г.

1 — копеподиты; 2 — науплиусы; 3 — самцы и самки; 4 — яйцевые мешки

почти все уже из планктона исчезают, а новая весенне-летняя генерация представлена еще массой копеподитов и лишь очень небольшим числом только что достигших зрелости самцов и самок. Минимуму числа половозрелых особей соответствует и летний минимум числа яйцевых мешков.

К концу июня (а может быть в июле, для которого мы не располагаем данными) копеподиты весенней генерации достигают в основной массе имагинальной стадии, и на это время приходится летний максимум численности самцов и самок и интенсивное образование яйцевых мешков (24 июня — 22% яйценосных самок, 2 августа — 42%). В результате размножения этой летней генерации диаптомуса в начале августа в планктоне наблюдается второй пик численности науплиусов и копеподитов, но значительно меньший, чем весенний.

К концу августа взрослые диаптомусы летней генерации почти полностью выпадают из планктона, а так как появившиеся к этому времени взрослые особи осенне-зимней генерации яйцевых мешков не образуют, то в планктоне перестают встречаться и науплиусы. Именно в конце августа встречаются самки с покоящимися яйцами. Число таких самок было невелико, и, судя по величине (длина — 1,26—1,28 мм), все это были самки летней генерации. Наиболее многочисленны в этот момент копеподиты продолжали в дальнейшем расти и превращаться во взрослых диаптомусов, численность которых достигает в октябре второго за год максимума.

Таким образом, с конца сентября в планктоне остаются одни лишь взрослые особи, составляющие осенне-зимнюю генерацию диаптомуса, зимующую в активном состоянии. По нашим наблюдениям не только в 1951 г., но и в 1952 г., в течение осени и зимы диаптомусы, за редчай-

шим исключением, не образуют яйцевых мешков, и размножение у них наступает лишь весной.

Численность диаптомусов в осенне-зимний период меняется мало; так, по нашим данным, общее их число в расчете на все озеро 29 ноября 1951 г. равнялось 9,1 млрд. экз., а 12 февраля 1952 г. — 8,2 млрд. Поскольку в это время не происходит пополнения популяции взрослых рачков, так как в планктоне отсутствуют и науплиусы и копепоиды, то очевидно, что смертность диаптомусов зимой очень невелика, а выедания их рыбами тоже не происходит.

Диаптомусы осенне-зимней генерации к началу подледного периода оказываются до отказа переполненными каплями жира, придающими им яркую желто-оранжевую окраску. Этот запас жира в течение зимы в значительной части расходуется, и рачки перед вскрытием озера оказываются гораздо беднее жиром, а поэтому и светлее по окраске. Можно полагать, что вообще в подледный период диаптомусы в основном живут за счет этого запасного жира, так как при исследовании их кишечника зимой в них почти ничего не удается обнаружить.

Из всего изложенного с несомненностью следует, что *D. graciloides* в Глубоком озере дицикличесен, причем весенне-летняя генерация имеет продолжительность жизни около 4 мес. (май — август), а осенне-зимняя — около 8 мес. (сентябрь — апрель). Этот вывод подтверждается также данными о сезонных изменениях средней длины (без фукальных щетинок) половозрелых самок и самцов (табл. 2).

Таблица 2

Изменения средней длины (в мм) самок и самцов *Diaptomus graciloides* в течение года

	23/III	3/V	28/V	24/VI	2/VIII	26/VIII	30/IX	20/X	29/XI	12/II
Самки	1,28	1,27	1,22	1,28	1,27	1,20	1,26	1,24	1,27	1,26
Самцы	1,15	1,15	1,09	1,14	1,14	1,10	1,15	1,13	1,14	1,15

Тогда как в течение большей части года длина самок составляла 1,26—1,28 мм, а самцов — 1,14—1,15 мм, дважды, а именно 28 мая и 26 августа, средняя длина самок была 1,20—1,22, а самцов — 1,09—1,10 мм. Такое снижение средней длины объясняется тем, что в эти периоды большинство самок и самцов представлено особями, только что достигшими зрелости, рост которых еще не закончился.

Е. В. Боруцкий (1951) показал, что *D. graciloides* дицикличесен в Белом озере в Косине и в этом отношении по своей биологии он сходен с *D. graciloides* из Глубокого озера. Вместе с тем, по нашим данным, имеются некоторые различия в биологии *D. graciloides* из этих двух озер. Наиболее важное отличие состоит в том, что в Глубоком озере нет массового образования яйцевых мешков осенью, тогда как в Белом озере Е. В. Боруцкий два года подряд наблюдал интенсивную откладку именно в это время преимущественно покоящихся яиц. Это приводит к тому, что в Глубоком озере весенне-летняя генерация диаптомусов появляется в основном из обыкновенных яиц, образуемых перезимовавшими самками непосредственно перед и после вскрытия озера, а та же генерация в Белом озере в Косине происходит, по данным Е. В. Боруцкого, главным образом из покоящихся яиц, отложенных в предшествующую осень и перезимовавших на дне водоема.

Mesocyclops leuckarti также играет руководящую роль в рачковом планктоне Глубокого озера и летом достигает численности, превосходящей иногда численность *D. graciloides*. Но, в отличие от последнего, *M. leuckarti* как форма теплолюбивая встречается в озере только в безледный период, а зимой выпадает полностью.

Кривые сезонных изменений численности *M. leuckarti* на разных стадиях приведены на рис. 4. В 1951 г. впервые в планктоне *M. leuckarti*

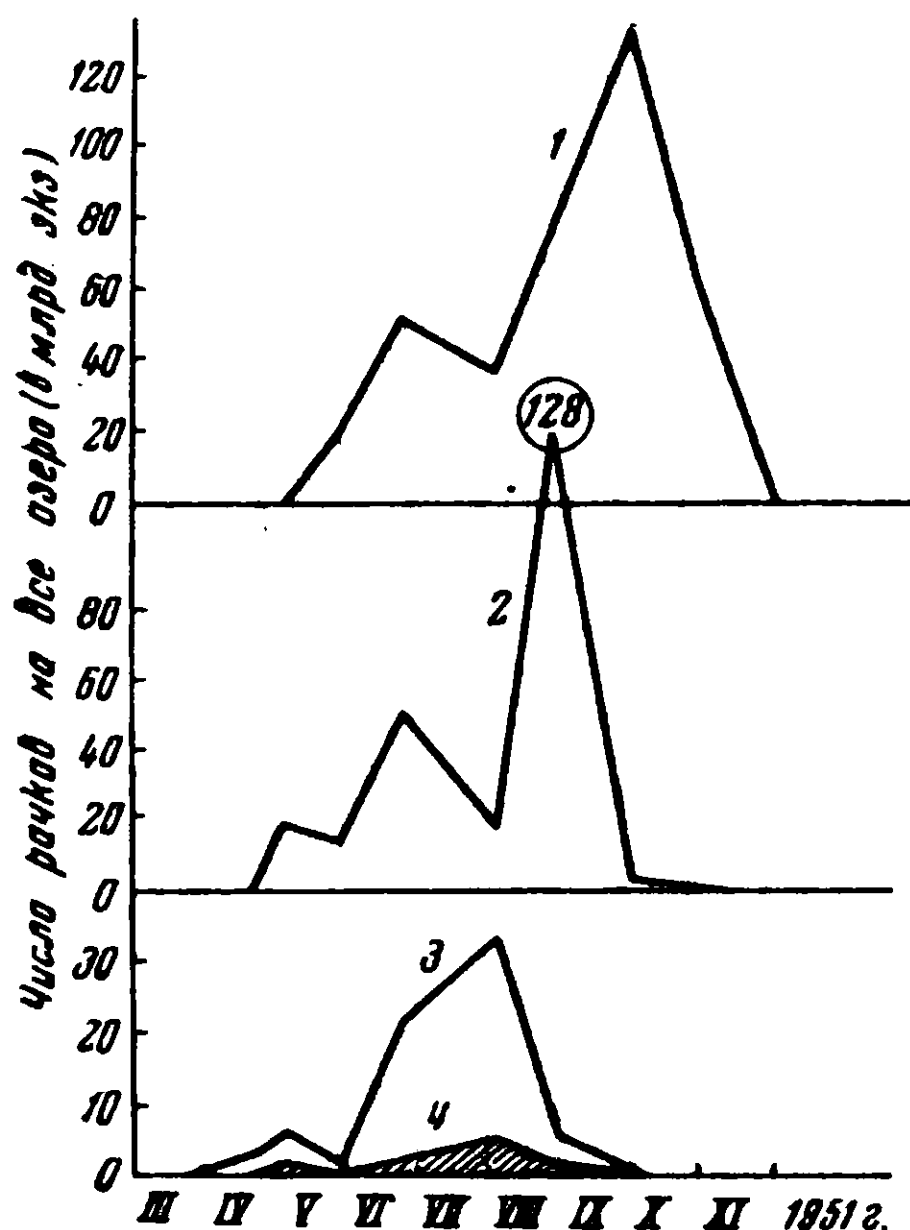


Рис. 4. Сезонные изменения численности *Mesocyclops leuckarti* в Глубоком озере в 1951 г.

1 — копеподиты; 2 — науплиусы; 3 — самцы и самки; 4 — яйцевые мешки

появился в конце апреля, вскоре после вскрытия озера, причем сразу в виде зрелых самок и самцов. Эти появившиеся весной взрослые рачки представляют собой перезимовавших в покоем состоянии особей чрезвычайно многочисленного осеннего поколения¹. К началу мая число взрослых *M. leuckarti* увеличилось, и они интенсивно образовывали яйцевые мешки (яйценосные самки составляли 20%). К концу мая перезимовавшие *M. leuckarti* из планктона выпали, и в это время взрослые особи этого вида в озере почти не встречались.

Науплиусы и копеподиты, которые развились из яиц, образованных перезимовавшими *M. leuckarti*, дали в июне первый летний пик численности (рис. 4). Так как к этому времени часть копеподитов достигла имагинальной стадии, то в конце июня в планктоне оказались в большом числе все возрастные стадии *M. leuckarti*.

К началу августа число копеподитов и, особенно, науплиусов уменьшилось, но зато достигла мак-

симума численность взрослых рачков. Рачки этой многочисленной летней генерации *M. leuckarti* (в это время в эпилимнионе на каждый литр приходилось в среднем по 13 взрослых рачков) в течение июля и августа интенсивно размножались, так что в начале августа яйценосные самки составляли 25%. Этим объясняется осенний пик численности сперва науплиусов в конце августа, а позднее и копеподитов — в конце сентября.

Осенняя вспышка развития *M. leuckarti* была чрезвычайно мощной, а так как в это время численность всех рачков, кроме взрослых диаптомусов, сильно снизилась, то планктон приобрел довольно монотонный «копеподный» характер. Копеподиты *M. leuckarti* были многочисленны в планктоне в течение всего октября, хотя постепенно их количество и умень-

¹ Подробные данные о нахождении в зимнее время в двух английских озерах покоящихся *M. leuckarti* на последней копеподитной стадии сообщают Фрайер и Смайли (Frayer & Smily, 1954). Недавно С. Н. Уломский (1953) обнаружил при исследовании уральских озер, что *M. leuckarti* зимует не в покоем, а в активном состоянии в верхнем слое ила.

шалось. В конце октября отдельные экземпляры среди них достигли им-
 гинальной стадии, и вслед за этим произошло быстрое исчезновение
M. leuckarti из планктона. При просмотре качественной пробы планктона
 от 12 ноября были найдены лишь единичные экземпляры этих рачков, а
 в конце ноября исчезли и они. Если судить по материалам 1951 и 1952 гг.
 генерации *M. leuckarti* переживает до весны в покоящемся состоянии и
 после вскрытия озера размножается, давая начало летней генерации.

Таким образом, и второй важнейший представитель веслоногих в Глу-
 бочном озере — *M. leuckarti*, подобно диаптомусу, также оказывается ди-
 циклическим. Но в цикличности этих
 двух форм есть существенные раз-
 личия. После вскрытия озера и тот, и
 другой рачок представлены только
 взрослыми половозрелыми или почти
 половозрелыми особями осенне зим-
 ного поколения, но в то время как
D. graciloides весь подледный период
 проводит в активном состоянии и
 численность его в течение зимы сни-
 жается очень мало, *M. leuckarti* позд-
 ней осенью из планктона выпадает,
 причем лишь незначительная часть
 зимующих циклопов этого вида вы-
 живает и возвращается весной к активной жизни, большая же часть, оче-
 видно, гибнет.

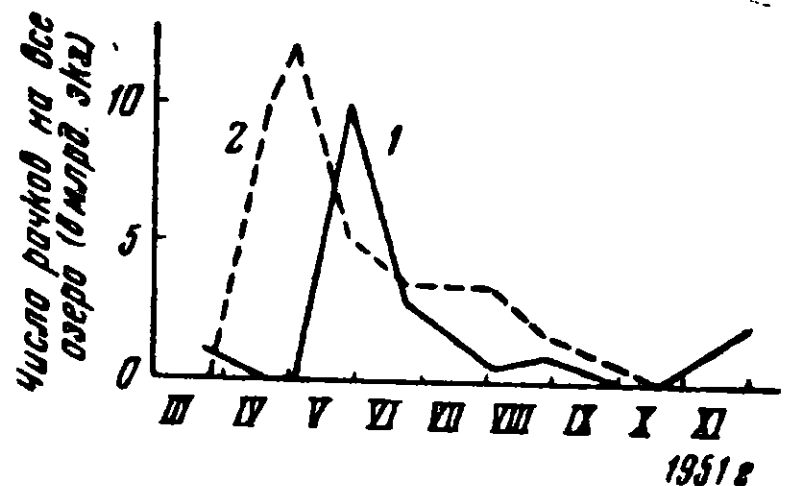


Рис. 5. Сезонные изменения численности *Cyclops strenuus* в Глубоком озере в 1951 г.

1 — взрослые и копеподиты; 2 — науплиусы

С этим различием в биологии *D. graciloides* и *M. leuckarti* во время
 подледного периода связано различие в характере накопления запасного
 питательного материала у этих двух рачков. Как уже было отмечено
 выше, осенью все диаптомусы полны капель жира, окрашивающих их в
 оранжевый цвет. У *M. leuckarti* этого не наблюдается. В циклопах осен-
 ней генерации жира не больше, чем в циклопах летней генерации, тогда
 как диаптомусы двух соответствующих генераций обнаруживают в этом
 отношении большие различия.

Cyclops strenuus по сравнению с двумя предыдущими видами играет
 в планктоне Глубокого озера весьма скромную роль, особенно, если иметь
 в виду его численность. Значение этого циклопа оказывается несколько
 большим при учете биомассы, так как среди планктонных рачков озера он
 самый крупный, не считая *Leptodora kindtii*.

На рис. 5 показаны сезонные изменения численности этого циклопа.
 Ввиду малочисленности взрослых особей данные по их числу объединены
 с данными по копеподитам и для всех них дана одна общая кривая; дру-
 гая кривая показывает изменения численности науплиусов. В подледный
 период *C. strenuus* встречался в очень небольшом числе, почти исклю-
 чительно в виде взрослых особей. Весной эти перезимовавшие циклопы
 образовали яйцевые мешки и вскоре, видимо, умерли, судя по тому, что
 в конце апреля и начале мая в озере взрослые особи этого вида нигде
 не встречались. В конце апреля и начале мая отмечен максимум числен-
 ности науплиусов, а затем она стала убывать, и к осени науплиусы пол-
 ностью выпали из планктона. Вслед за максимумом численности науплиу-
 сов, немного позднее, в конце мая достигла наивысшей величины числен-
 ность копеподитов и взрослых рачков, в дальнейшем начавшая резко
 снижаться. К концу сентября *C. strenuus* из планктона выпал совсем и
 вновь появился только в конце ноября; в это время преимущественно

встречались взрослые самки и единичные копеподиты. Часть этих циклопов осталась в планктоне и зимой: и 23 марта 1951 г., и 12 февраля 1952 г. в ловах в небольшом числе встречались взрослые особи этого вида.

Описанные выше сезонные изменения численности *C. strenuus* в Глубоком озере как будто указывают на дицикличность этого рачка, причем перезимовавшие особи дают начало летней, более многочисленной генерации. К осени эта генерация вымирает, а к зиме развивается вторая, менее многочисленная генерация, которая переживает подо льдом до весны. Вопрос о цикличности этого вида осложняется тем, что этот же вид

циклопа, помимо планктона, встречается также и в составе микробентоса Глубокого озера.

Перейдем теперь к рассмотрению динамики численности ветвистоусых рачков, и прежде всего начнем с дафний как наиболее многочисленной и характерной группы. В пелагическом планктоне Глубокого озера встречаются три вида дафний: *Daphnia cucullata*, *D. hyalina* и *D. cristata*. Остановимся на сезонных изменениях численности каждого из этих видов в отдельности.

Daphnia cucullata — наиболее многочисленный из трех видов дафний, встречающихся в Глубоком озере. Это летний вид, целиком выпадающий из планктона озера в подледный период.

Весной 1951 г. после вскрытия озера *D. cucullata* появилась не сразу. Так, в пробах от 3 мая, т. е. более чем через 2 недели после вскрытия, ее еще не было. Но вскоре она появилась и ее численность очень быстро возросла и, как

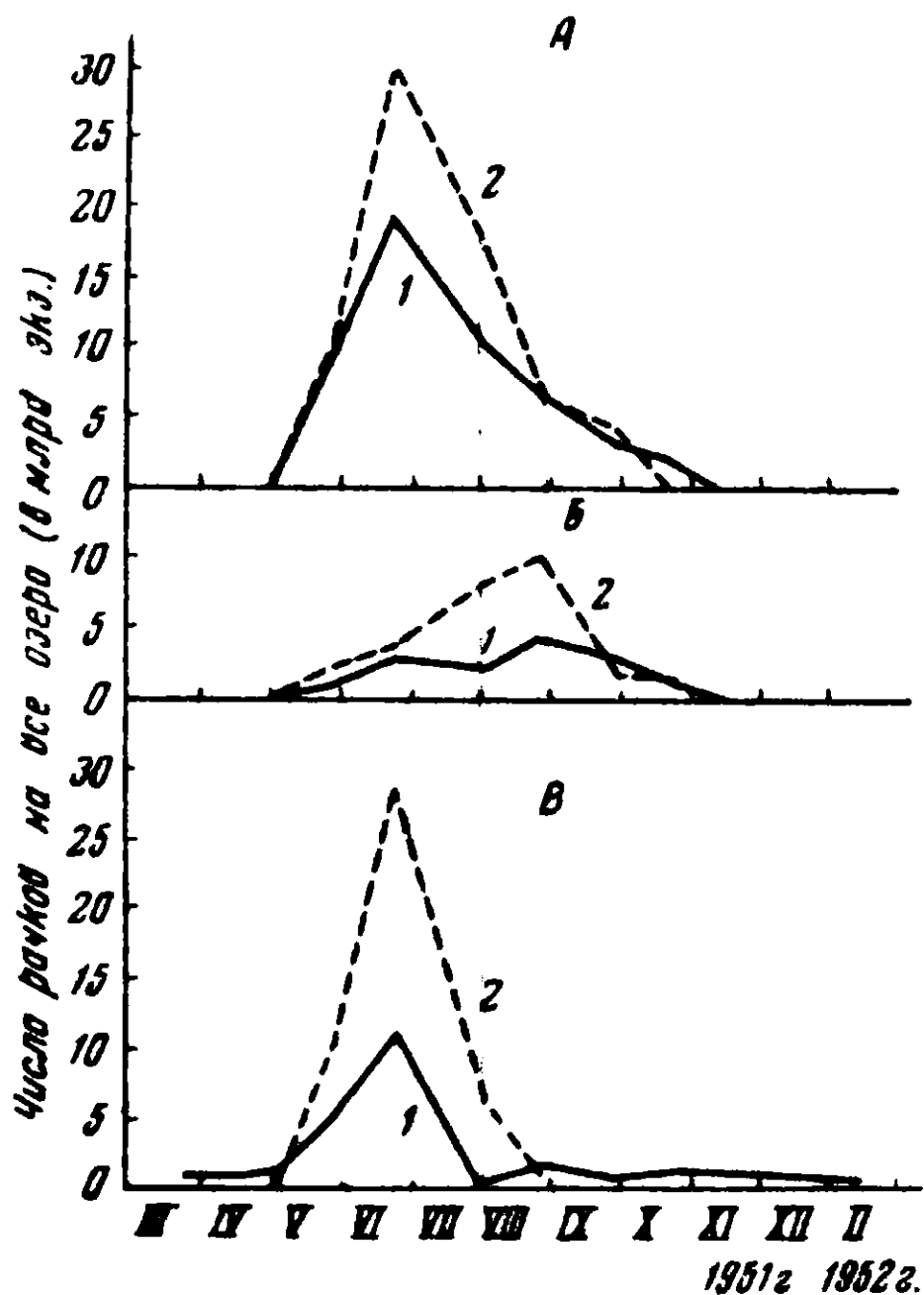


Рис. 6. Сезонные изменения численности дафний в Глубоком озере в 1951 г.

А — *Daphnia cucullata*. Б — *D. hyalina*;
В — *D. cristata*
1 — взрослые; 2 — молодь

это видно на рис. 6, уже к концу июня (или в июле) достигла максимума. В августе число *D. cucullata* в планктоне сильно уменьшилось. Снижение численности продолжалось и в сентябре, а в конце этого месяца появились самцы и началось образование эфиппиумов. Вследствие прекращения партеногенеза и перехода к образованию покоящихся яиц, к концу октября в планктоне уже не оказалось молоди *D. cucullata*, а к началу ноября исчезли и взрослые особи. Этот вид в планктоне Глубокого озера претерпевает типичный для него цикломорфоз и с июня по август бывает представлен формой *D. cucullata kahlbergiensis*.

Daphnia hyalina — самый малочисленный в Глубоком озере вид дафний. В планктоне озера эта дафния встречается круглый год, но в зимнее время численность ее настолько низка, что даже в 10-литровый планктонособирающий аппарат она попадает как исключение. Об ее присутствии в планк-

тоне в подледный период мы заключаем на основании просмотра качественных сетных проб. Нахождение этой же дафнии в зимнем планктоне озера отметили уже в 1909—1910 гг. Б. С. Грезе и А. В. Румянцев (1910).

Сезонные изменения численности *D. hyalina* показаны на рис. 6. Сравнение кривых численности для этого вида с кривыми для двух других видов дафний обнаруживает отличие во времени достижения максимальной численности. Тогда как *D. cucullata* и *D. cristata* в 1951 г. достигли максимума численности в июне (или самое позднее в июле), пик кривой численности *D. hyalina* приходится на конец августа. Это различие связано, вероятно, с замедленным темпом размножения и развития *D. hyalina*, которая с самого начала появления в планктоне обитает в условиях пониженной температуры у верхней границы металимниона. Во вторую половину лета *D. hyalina* уже совершенно определенно скапливается в металимнионе (см. об этом ниже).

В конце сентября появились самцы *D. hyalina* и началось образование эфиппиев. В связи с этим резко снизилась численность молоди. Уменьшение числа *D. hyalina* в октябре продолжалось, а в ноябре она практически выпала из планктона и в наших количественных сборах планктоно-собирателем не учитывалась.

Daphnia cristata. По своей численности этот вид занимает промежуточное положение между двумя другими видами дафний. Рис. 6 показывает, что в 1951 г. сезонные изменения численности *D. cristata* были сходны с изменениями численности *D. cucullata*, так как оба вида достигли максимума в первую половину лета. В дальнейшем численность *D. cristata* резко уменьшилась уже к концу августа, а в сентябре появились самцы и началось образование эфиппиев. В противоположность *D. cucullata*, рассматриваемый вид не выпадает на зиму из планктона, он встречается до самой весны. Поскольку численность *D. cristata* зимой оказывается большей, чем численность *D. hyalina*, то первый вид, в отличие от последнего, улавливается посредством планктонособирающего. Присутствие *D. cristata* в зимнем планктоне Глубокого озера отметили в свое время Б. С. Грезе и А. В. Румянцев (1910).

Не исключена возможность, что в Глубоком озере встречаются две разные формы *D. cristata*. На это указывает, в частности, вертикальное распределение рачков в течение лета. Тогда как в первую половину лета подавляющая масса особей этого вида концентрировалась в эпилимнионе, с конца августа и до завершения осенней циркуляции в ноябре рачки были приурочены исключительно к гиполимниону, который в Глубоком озере отличается низкой температурой (4—6°). Численность взрослых рачков (рис. 6) после максимума в июне снижается в начале августа почти до нуля, а затем вновь несколько поднимается. Создается впечатление, что на самом деле накладываются друг на друга две кривые, смыкающиеся в точке, которая приходится на начало августа.

Действительно ли в Глубоком озере обитают две формы *D. cristata* — теплолюбивая и холодолюбивая, можно будет решить только после специального исследования на более обширном материале, так как морфологически особи раннелетней популяции, живущей в эпилимнионе, и позднелетней, населяющей гиполимнион, на первый взгляд ничем не отличаются.

Daphnia cristata, подобно *D. cucullata*, прodelывает в Глубоком озере характерный сезонный цикломорфоз, причем высокий загнутый назад шлем (*D. cristata cederstroemi*) развивается в летние месяцы у самок популяции, населяющей как эпилимнион, так и гиполимнион.

Bosmina longirostris — характернейший элемент летнего планктона озера. Этот рачок, хотя и в очень небольшом числе, сохраняется также и в зимнем планктоне. Кривые изменений численности *B. longirostris* представлены на рис. 7. Из этого рисунка видно, что хотя *B. longirostris* встречается в озере круглый год, но в основном ее развитие приходится на безледный период.

В начале мая босмина в планктоне озера была еще редка и яйца в выводковых камерах встречались редко, а уже в конце мая этот рачок достиг первого максимума численности. Быстрое нарастание численности босмин в мае объясняется, вероятно, тем, что значительная часть их развивалась из покоящихся яиц, образовавшихся в предшествующую осень.

После некоторого снижения в июне численность рачков вновь возросла и достигла к началу августа второго за лето максимума. Особенно многочисленна была в это время молодь босмин. Вслед за этим произошло стремительное снижение численности молодежи и к концу сентября молодь вообще выпала из планктона. В это же время у самок наблюдалось массовое образование покоящихся яиц. Снижение числа взрослых особей шло более постепенно, а некоторая часть самок осталась в планктоне и на зиму. Насколько характерно для босмины в Глубоком озере наличие двух максимумов численности и не есть ли это случайная особенность 1951 г., сказать сейчас трудно. Следует, впрочем, отметить, что по данным М. А. Кастальской-Карзинкиной (1937), летом 1932 г. в Глубоком озере также наблюдались два максимума численности *B. longirostris*.

Diaphanosoma brachyurum по численности уступает предыдущему виду, но в начале августа этот рачок все же играл заметную роль в планктоне озера. Как показывают кривые изменения численности,

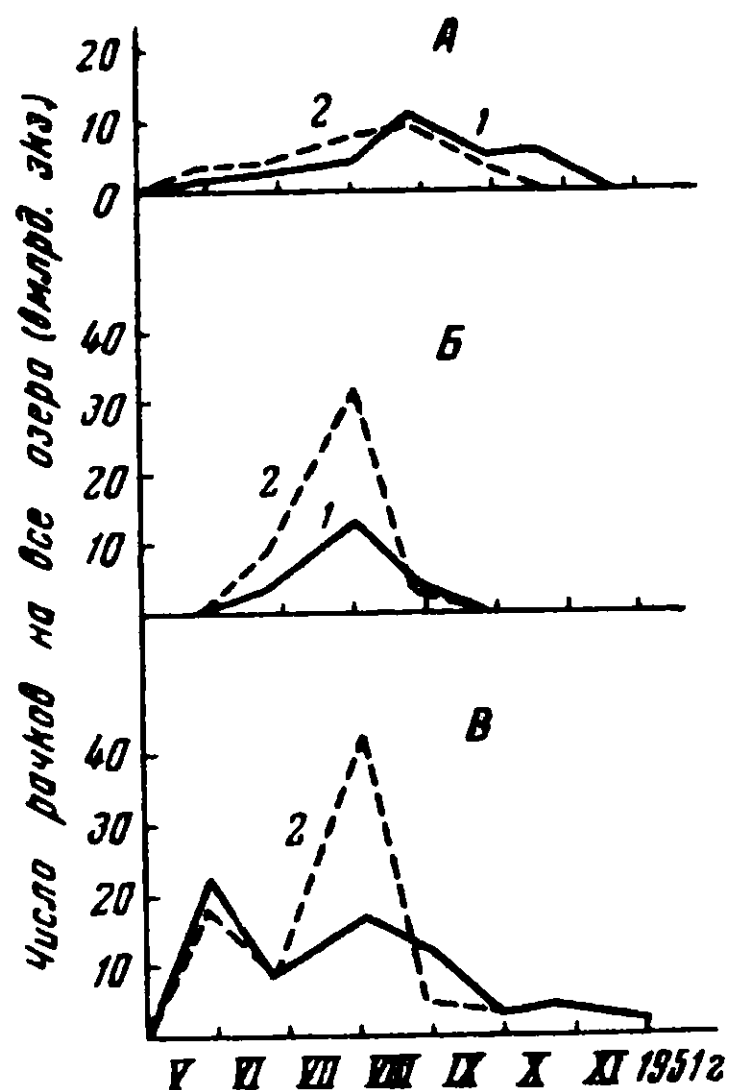


Рис. 7. Сезонные изменения численности некоторых ветвистоусых в Глубоком озере в 1951 г.

А — *Ceriodaphnia pulchella*; Б — *Diaphanosoma brachyurum*; В — *Bosmina longirostris*; 1 — взрослые; 2 — молодь

сти, приведенные на рис. 7, от всех остальных планктонных рачков *D. brachyurum* отличается наиболее коротким циклом развития. Даже в конце мая ее еще не было в планктоне, в конце июня она встречалась в небольшом количестве, в начале августа ее численность достигла максимума, а уже к концу этого месяца упала до очень низкой величины. В середине августа появились первые самцы, а в конце августа наблюдалось массовое образование покоящихся яиц. В течение сентября *D. brachyurum* постепенно исчезла из планктона. Таким же кратким был цикл развития *D. brachyurum* и в 1932 г. (Кастальская-Карзинкина, 1937). Появляясь в планктоне позднее остальных ветвистоусых рачков, *D. brachyurum* заканчивает цикл развития раньше них.

Ceriodaphnia pulchella играет в планктоне озера второстепенную роль. Этот рачок принадлежит к группе летних видов и на зиму в планктоне не остается. Как видно на рис. 7, после появления *C. pulchella* в планктоне в мае нарастание ее численности шло постепенно и максимум наблюдался лишь в конце августа. В этом отношении *C. pulchella* сходна с

Daphnia hyalina. Замедленное нарастание численности и в данном случае связано с тем, что *C. pulchella* населяет не самые верхние, наиболее прогреваемые слои, а преимущественно концентрируется на границе эпи- и мелалимниона или в верхней части последнего. Кроме того, имеет значение небольшая, по сравнению с другими ветвистоусыми, плодовитость этого рачка. С конца сентября у *C. pulchella* началось образование покоящихся яиц, продолжавшееся и в октябре; в начале ноября этот рачок полностью исчез из планктона.

Leptodora kindtii почти не улавливалась планктоносорбителем, и для ее учета производились вертикальные ловы редкой сетью. *L. kindtii* принадлежит к летним формам. Впервые в очень небольшом числе она появилась в конце мая; все это были мелкие, совсем еще молодые рачки (средняя длина без фурки — 1,8 мм, максимальная — 2,1 мм). К концу июня число и размеры рачков возросли и среди неполовозрелых (средняя длина — 2,4 мм, максимальная — 4,5 мм) попадались отдельные взрослые самки (средняя длина — 7—8 мм). Максимум численности этого рачка наблюдался в середине августа (средняя длина рачков в это время равнялась 5,3 мм, а максимальная достигла 10,5 мм). Во вторую половину августа началось снижение численности, продолжавшееся и в сентябре, а к концу октября *L. kindtii* совсем исчезла из планктона. Самцы и покоящиеся яйца начали встречаться с середины сентября. Изменения численности этого рачка показаны на рис. 8, где дана общая кривая для всех возрастов.

Следует учитывать, что *L. kindtii* по численности уступает всем остальным рачкам и даже в период максимального обилия ее популяции в расчете на все озеро составляла около 100 млн. экз., тогда как другие рачки исчислялись десятками и даже сотнями миллиардов.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Нет возможности рассматривать детально вертикальное распределение всех видов на всех стадиях и по всем сериям ловов. Ниже приводим типичные примеры вертикального распределения рачков по отдельным сезонам и отмечаем характерные особенности в распределении некоторых видов.

Надо указать, что все наши сборы проводились в середине дня, и, таким образом, все, что говорится ниже, относится к вертикальному распределению в это время суток.

Материал представлен в виде диаграмм на рис. 9—12. Числа на этих диаграммах везде означают количество рачков на 10 л, и то же самое означают и фигуры на рис. 9 и 10. Что же касается рис. 11 и 12, то, вследствие огромных колебаний численности рачков в летнее время, данные не могли быть прямо изображены на диаграммах и для построения фигур пришлось перевести абсолютные количества в относительные. Для этой цели

число рачков в пробе из каждого слоя было выражено в процентах к сумме тех же рачков во всей вертикальной серии проб. Следует поэтому иметь в виду, что фигуры на рис. 11 и 12 передают лишь характер вертикального распределения и не дают представления о сравнительной численности разных видов.

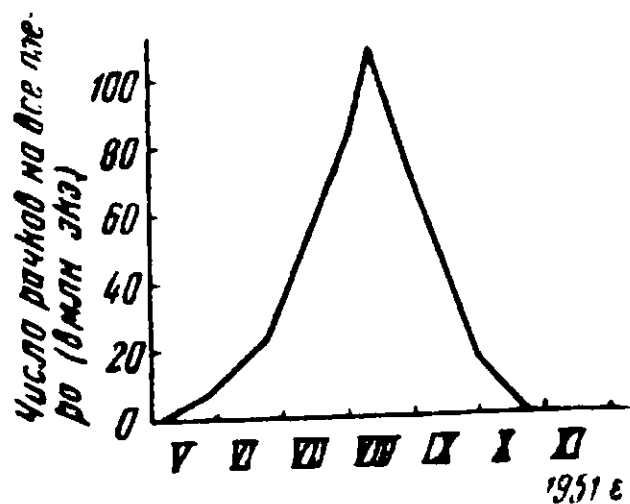


Рис. 8. Сезонные изменения численности *Leptodora kindtii* в Глубоком озере в 1951 г. Число рачков всех возрастов

Вертикальное распределение рачков было, как правило, однотипно по всему озеру, и поэтому мы ограничиваемся рассмотрением данных для середины озера. Начнем с подледного периода. В это время рачковый планктон состоял почти исключительно из взрослых *Diaptomus graciloides* и очень небольшого числа *Cyclops strenuus*, *Daphnia cristata* и *Bosmina longirostris*. Типичная картина их вертикального распределения в зимнее время показана на рис. 9, из которого видно, что основная масса рачков в это время была приурочена к верхнему 10-метровому слою. В более глубоких слоях население оказывается уже крайне редким, а ниже 20 м рачки практически отсутствуют.

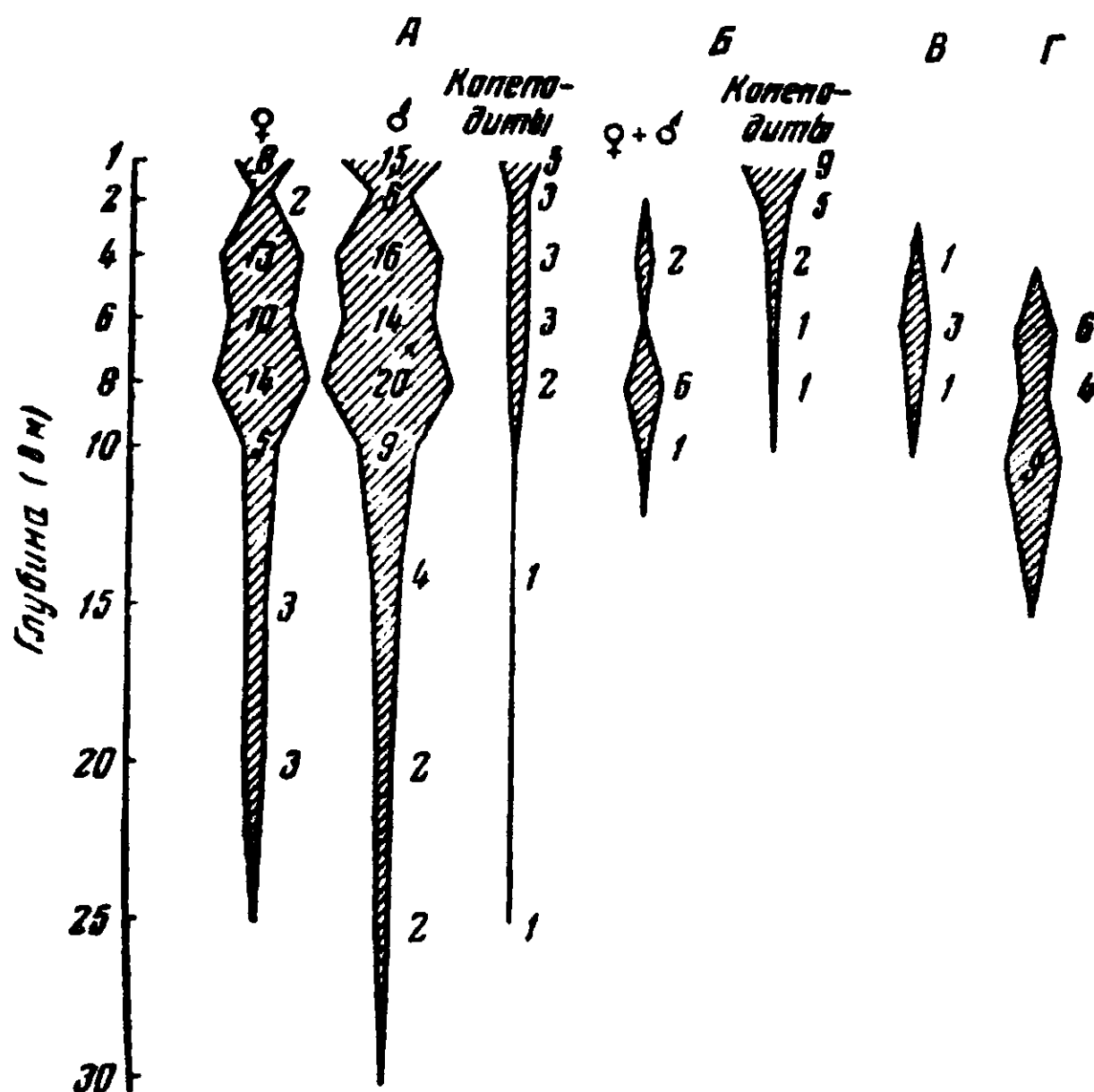


Рис. 9. Вертикальное распределение планктонных рачков в Глубоком озере 12/11 1952 г. (зимняя стагнация)

А — *Diaptomus graciloides*, Б — *Cyclops strenuus*; В — *Daphnia cristata*; Г — *Bosmina longirostris*

Весной и осенью, во время полной циркуляции, вертикальное распределение рачков оказалось почти равномерным, как это видно из данных, приведенных на рис. 10. Правда, даже в это время наблюдалась, хотя и очень слабо выраженная, тенденция увеличения численности рачков в верхних слоях. В противоположность периодам циркуляции, во время летней стагнации рачки были распределены чрезвычайно неравномерно и, как видно на рис. 11 и 12, в своей подавляющей массе концентрировались в эпилимнионе и самой верхней части металимниона. Исключение составляли очень немногие виды.

Остановимся несколько подробнее на летнем вертикальном распределении рачков в озере.

Из двух главных представителей веслоногих, входящих в состав планктона Глубокого озера, *Diaptomus graciloides* на всех возрастных стадиях был сконцентрирован в основном в эпилимнионе, и лишь изредка

максимум численности той или иной стадии оказывался на границе эпи- и металимниона.

То же самое можно сказать и о распределении *Mesocyclops leuckarti* с той лишь разницей, что науплиусы этого циклопа всегда были приурочены к нижней части эпилимниона и верхней части металимниона с максимумом на границе этих зон. Такое же распределение науплиусов этого циклопа летом в дневные часы Е. В. Боруцкий (1950) нашел и в Белом озере в Косине.

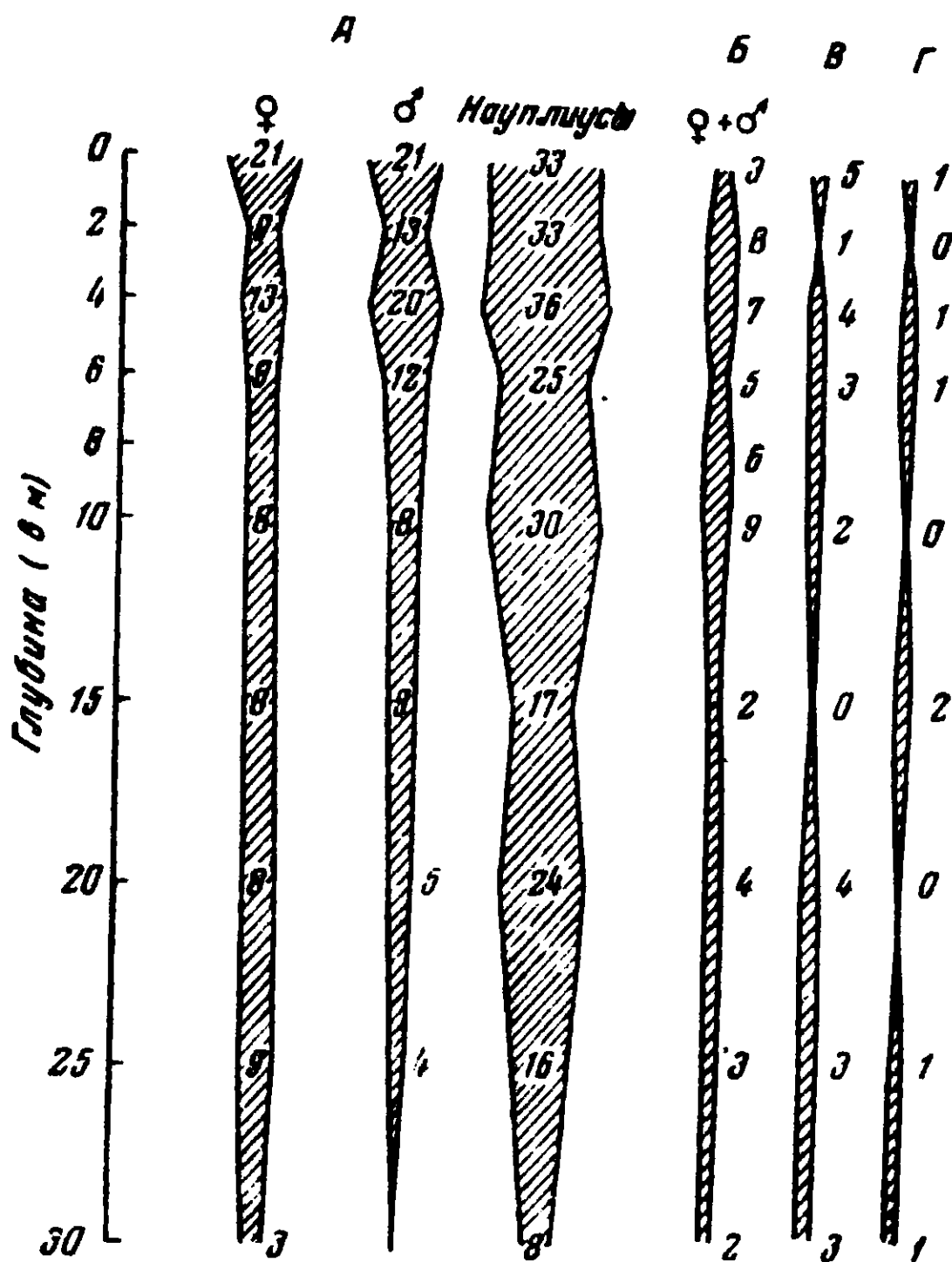


Рис. 10. Вертикальное распределение планктонных рачков в Глубоком озере 22/IV 1951 г. (весенняя циркуляция)

А — *Diaptomus graciloides*; Б — *Mesocyclops leuckarti*; В — *Daphnia cristata*; Г — *Bosmina longirostris*

Вертикальное распределение гораздо менее многочисленного *Cyclops strenuus* было иным. Взрослые рачки этого вида всегда концентрировались в нижней части металимниона и верхней части гиполимниона (на глубине 6—10 м); копепоиды довольно равномерно распределялись по мета- и эпилимниону; науплиусы занимали главным образом эпилимнион.

Из ветвистоусых рачков *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris* и *Diaphanosoma brachyurum* в основном были приурочены к эпилимниону, хотя последний вид иногда давал максимум численности на границе с металимнионом. Таким же было, по данным М. А. Кастальской-Карзинкиной (1937), вертикальное распределение этих видов рачков и летом 1932 г.

Ceriodaphnia pulchella в течение всего лета давала очень четкий максимум численности либо у верхней границы металимниона, либо в самом

этом слое. Очень резкой бывала всегда нижняя граница распространения этого вида, который совершенно отсутствовал в гипolimнионе. На скопление в металимнионе как на характерную особенность *Ceriodaphnia pulchella* указывает В. М. Рылов (1940).

Еще более четко была выражена приуроченность к металимниону у *Daphnia hyalina*, которая в течение всего лета, за исключением первых двух недель после установления стратификации, преимущественно обитала в этой зоне.

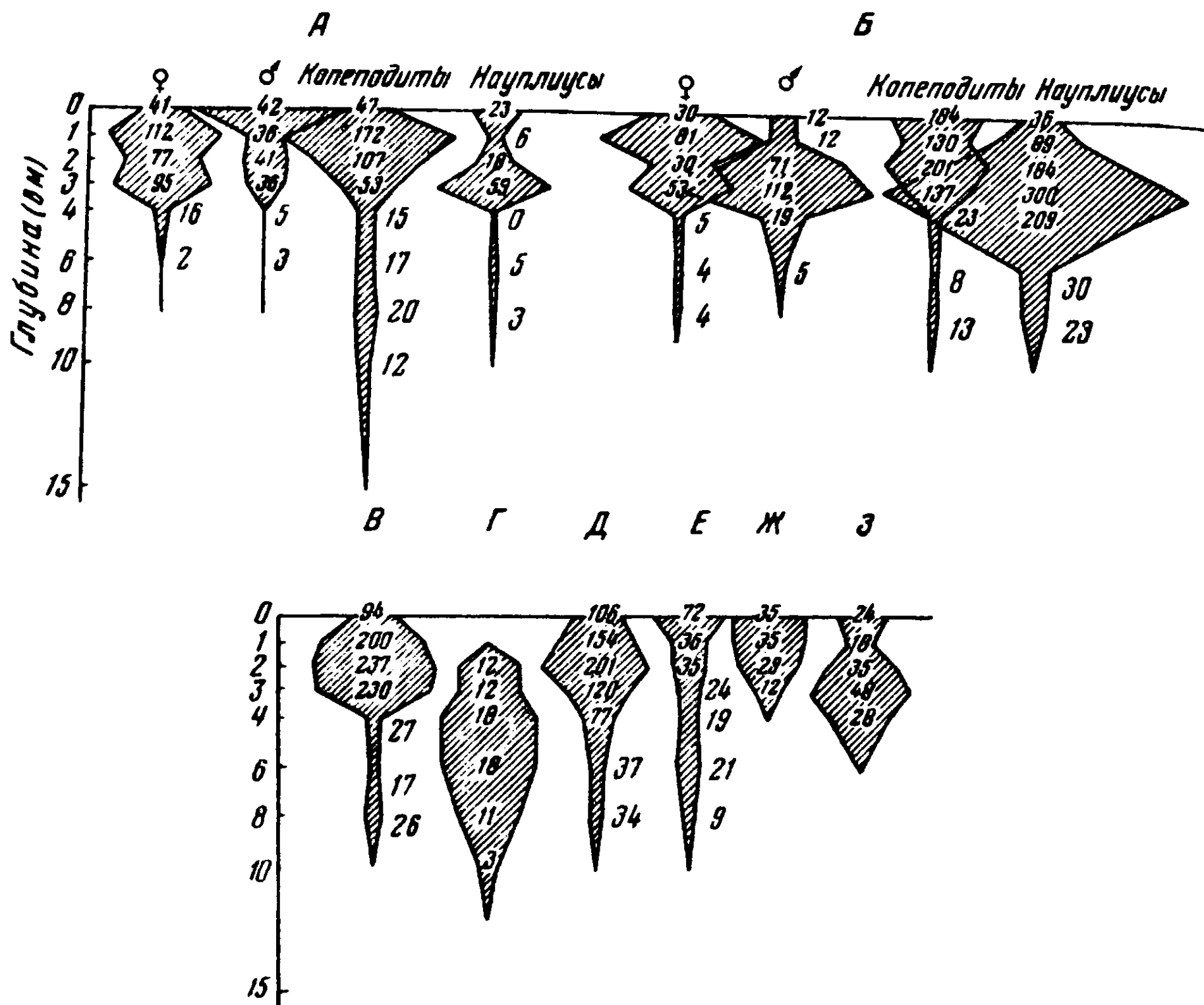


Рис. 11. Вертикальное распределение планктонных рачков в Глубоком озере 24/VI 1951 г. (летняя стагнация)

А — *Diaptomus graciloides*; Б — *Mesocyclops leuckartii*; В — *Daphnia cucullata*; Г — *D. hyalina*; Д — *D. cristata*; Е — *Bosmina longirostris*; Ж — *Diaphanosoma*; З — *Ceriodaphnia*

Что касается *Daphnia cristata*, то распределение этого вида оказалось совершенно различным в первую и вторую половину лета. Тогда как в мае и июне этот вид вместе с *Daphnia cucullata* занимал эпилимнион и лишь в незначительном количестве спускался в металимнион (рис. 11), во вторую половину лета он был приурочен к верхней части гипolimниона (рис. 12). Благодаря этому в августе и сентябре три пелагических вида дафний в Глубоком озере оказались очень четко разграниченными в своем вертикальном распределении по трем термическим зонам: *D. cucullata* — в эпилимнионе, *D. hyalina* — в металимнионе и *D. cristata* — в гипolimнионе. Совершенно очевидно, что различия в характере вертикального распределения в начале и конце лета обнаруживают разные поколения *D. cristata*, а может быть и разные расы: теплолюбивая и холодолюбивая.

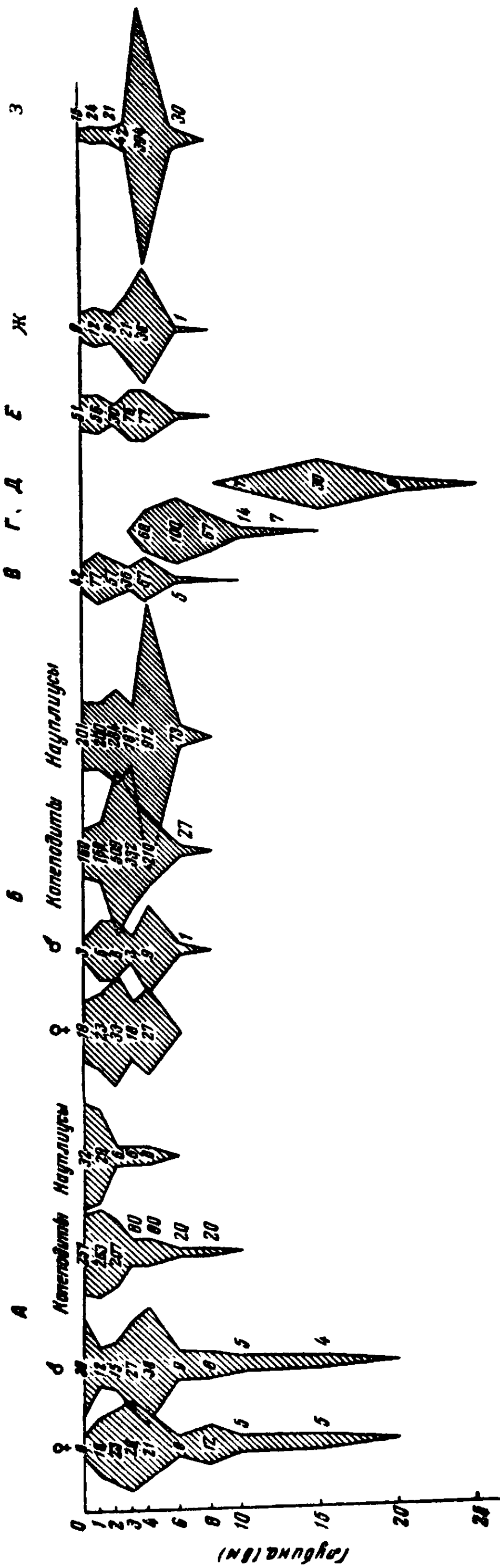


Рис. 12. Вертикальное распределение планктонных рачков в Глубоком озере 27/VIII 1951 г. (.етняя стагнация)

А — *Diaptomus graciloides*, Б — *Mesocyclops leuckarti*; В — *Daphnia cucullata*, Г — *D. hyalina*, Д — *D. cristata*, Е — *Bosmina longirostris*, Ж — *Diaphanosoma*, З — *Ceriodaphnia*

По нашим материалам ничего нельзя сказать о вертикальном распределении *L. kindtii*, так как для учета этого рачка проводились лишь тотальные ловы планктонной сетью.

ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Горизонтальное распределение планктонных рачков, подобно вертикальному, оказывается не одинаковым в разные сезоны и у разных видов. Нет никакой возможности приводить все данные о горизонтальном распределении, полученные на основании обработки нашего материала по Глубокому озеру. Поэтому ограничимся приведением на рис. 13 в каче-

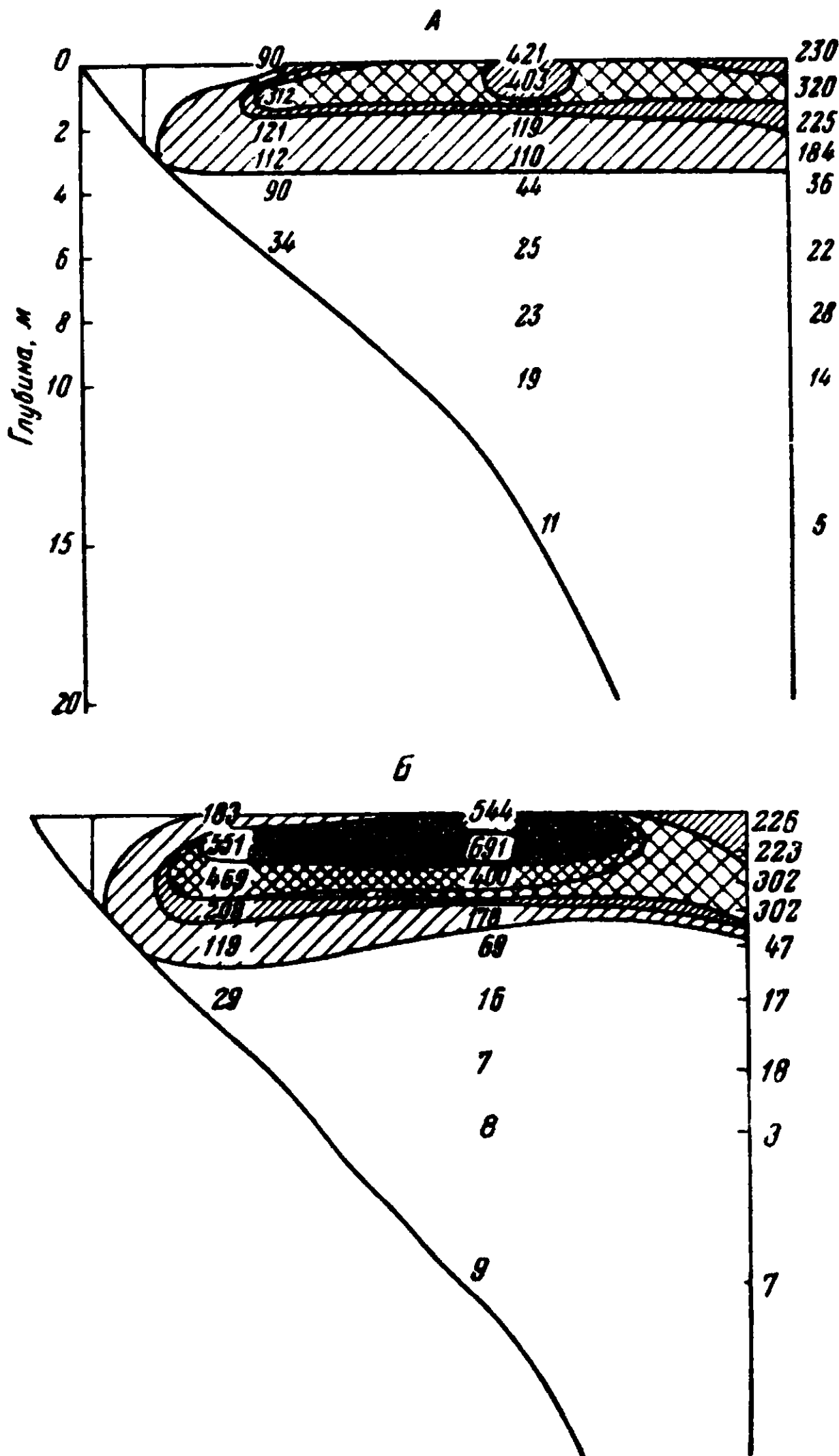


Рис 13. Горизонтальное распределение имаго и копеподитов в Глубоком озере 24/VI 1951 г.

А — *Diaptomus graciloides*; Б — *Mesocyclops leuckartii*
(числа означают количество рачков в 10 л)

стве примера нескольких графиков, иллюстрирующих отдельные случаи весьма неравномерного горизонтального распределения планктонных рачков и вместе с тем типичного для летнего времени и дневных часов.

Достаточно уже беглого взгляда на рис. 13, чтобы стало ясно, как неравномерно было распределение рачков в озере по горизонтали и насколько большая ошибка может получаться при оценке количественного развития зоопланктона, если ограничиваться взятием проб только в одной точке озера.

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ БИОМАССЫ РАЧКОВОГО ПЛАНКТОНА

Для сколько-нибудь точного вычисления биомассы как отдельных видов, так и всего рачкового планктона в целом, помимо данных о численности, нужны сведения о средних весах всех входящих в состав планктона рачков на разных возрастных стадиях. До самого последнего времени эти сведения были очень отрывочны и далеко не охватывали даже самых обычных в озерном планктоне рачков (Arstein, 1896; Лебединцев, 1905; Дексбах, 1939; Грезе, 1948; Харин, 1948). Пробел в этом отношении в значительной мере был заполнен С. Н. Уломским (1951) и Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1954), которые опубликовали таблицы весов многих видов пресноводных веслоногих и ветвистоусых рачков.

Но и при пользовании таблицами С. Н. Уломского возникают трудности, так как, во-первых, эти таблицы не содержат данных по всем возрастным стадиям рачков, а во-вторых, даже на одной и той же стадии размер и вес рачков значительно варьируют в разных водоемах и по отдельным сезонам¹.

Недавно нам, вслед за М. М. Камшиловым (1951), удалось показать, что эти трудности в значительной мере могут быть преодолены (Щербаков, 1952). Оказалось, что между кубическим корнем из сырого веса и длиной тела некоторых пресноводных веслоногих рачков (включая как раз те виды, с которыми мы встречаемся в планктоне Глубокого озера) существует простая линейная зави-

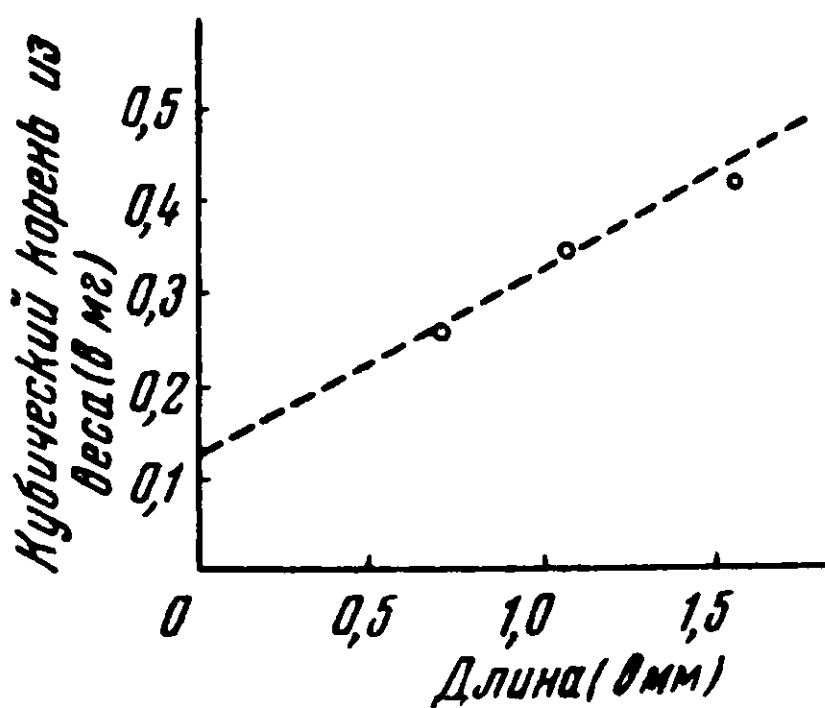


Рис. 14. Соотношение между кубическим корнем из веса и длиной тела у *Daphnia cucullata kahlbergiensis*

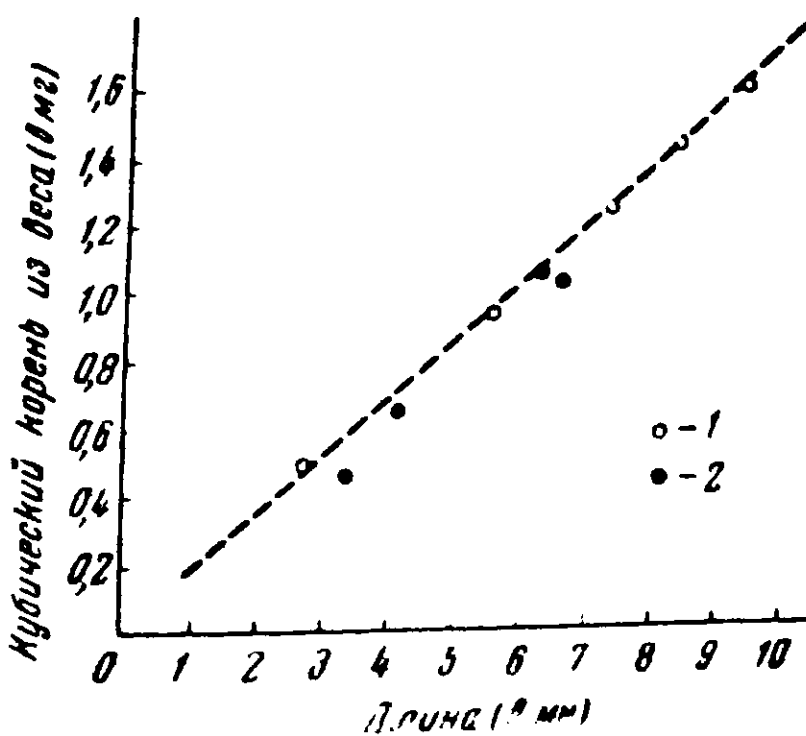


Рис. 15. Соотношение между кубическим корнем из веса и длиной тела (без фурки) у *Ceriodora kindtii*

1 — рачки из Глубокого озера, 2 — рачки из Уральских озер (Уломский, 1951)

¹ Последняя работа С. Н. Уломского (1955), содержащая новые данные о размерах и весе ряда планктонных рачков, появилась уже после окончания настоящей работы и потому не могла быть использована.

симость. Благодаря этому, зная среднюю длину (без фуркальных щетинок), можно с достаточной точностью вычислять вес рачков (за исключением науплиусов) и таким образом учитывать локальные, сезонные и возрастные различия в весе.

Такая же зависимость между весом и длиной наблюдается и у ветвистоусых рачков, но не у всей этой группы в целом, а у отдельных видов. Это было выяснено (Щербаков, 1952) на основании данных С. Н. Уломского (1951) для *Daphnia hyalina*, *Bosmina longirostris* и *Polyphemus pediculus*. То же самое оказалось справедливым для *Daphnia cucullata kahlbergiensis* (рис. 14) и *Leptodora kindtii* (рис. 15). Прямая линия на рис. 14 отвечает уравнению $y = 0,2x + 0,12$, прямая на рис. 15 — уравнению $y = 0,13x + 0,02$, где y — корень кубический из веса (в мг), а x — длина тела (в мм).

При расчетах биомассы рачкового планктона Глубокого озера для вычисления веса на основании данных о средней длине тела рачков мы пользовались следующими уравнениями:

для Copepoda (исключая науплиусов)	$P = (L \times 0,34 - 0,03)^3$
• <i>Daphnia cucullata-kahlbergiensis</i>	$P = (L \times 0,21 + 0,12)^3$
• <i>Daphnia hyalina</i>	$P = (L \times 0,32 + 0,08)^3$
• <i>Bosmina longirostris</i>	$P = (L \times 0,56 + 0,01)^3$
• <i>Leptodora kindtii</i>	$P = (L \times 0,13 + 0,02)^3$

где P — вес в мг, L — длина в мм

Вес веслоногих вычисляли отдельно для самцов, самок, рачков на старших и младших копеподитных стадиях; ветвистоусых рачков делили на половозрелых и молодь. Веса *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella* и науплиусов были взяты прямо из таблиц С. Н. Уломского, а

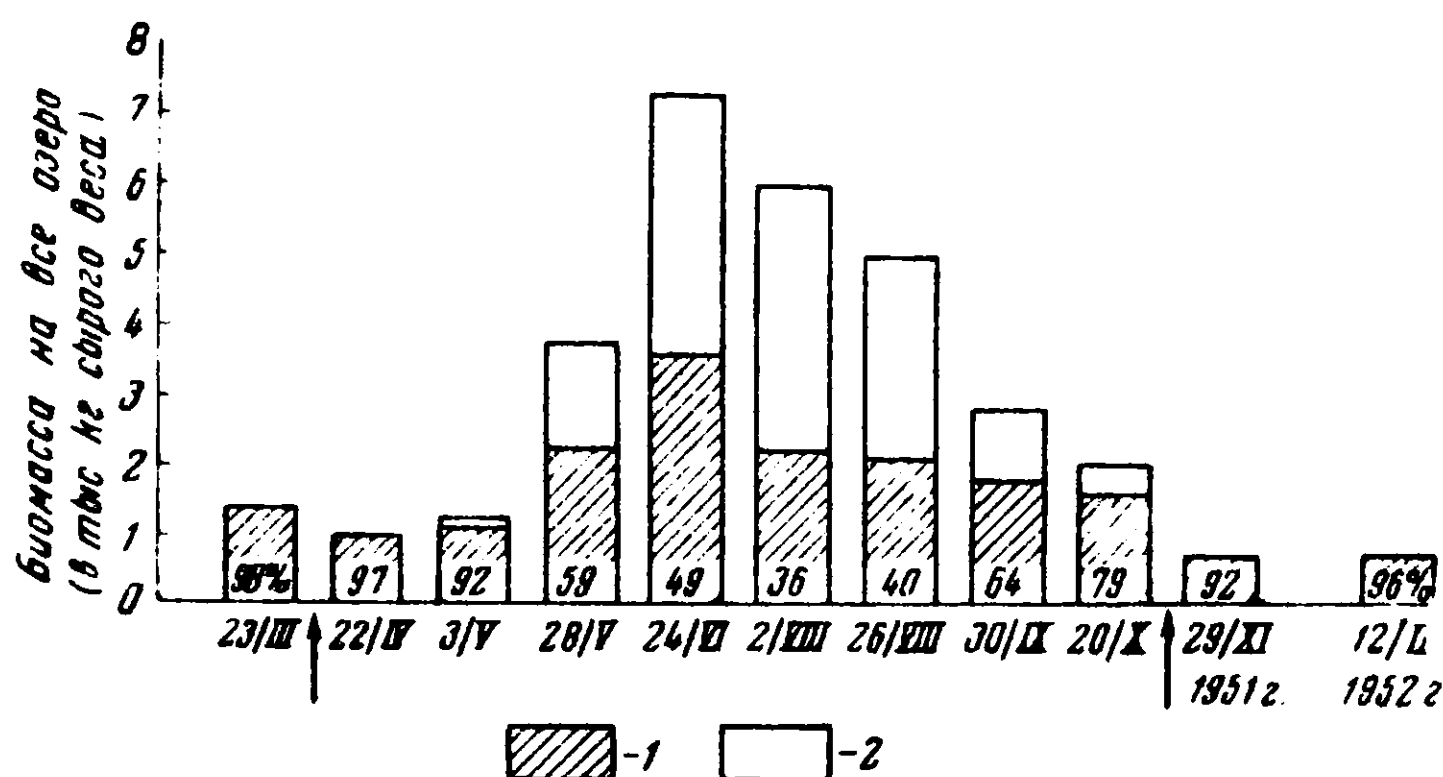


Рис. 16. Сезонные изменения биомассы рачкового планктона Глубокого озера. Стрелки показывают время вскрытия и замерзания озера

1 — веслоногие, 2 — ветвистоусые

вес *Daphnia cristata* — из работы Б. С. Грезе (1948), причем для молодых этих видов вес произвольно был принят равным половине веса взрослых. Вес яйцевых мешков *Diaptomus graciloides* вычисляли путем умножения среднего числа яиц в мешке на вес одного яйца, который был принят равным для диаптомуса 0,001 мг, а для циклопа — 0,0005 мг.

Данные об изменении биомассы рачкового планктона за время наблюдения приведены в табл. 3. Так как изменения биомассы взрослых

Биомасса рачкового планктона Глубокého озера в 1951-52 г.

Организм	23.III	22.IV	3.V	28.V	24.VI	2.VIII	26.VIII	30.IX	20.X	29.XI	12.II 1952 г.
<i>Diaptomus graciloides</i> ♀, ♂ и яичные мешки	1138	940	758	249	1584	1166	429	946	969	483	439
" копеподиты	0	0	0	1125	490	145	572	61	29	4	18
" науплиусы	0	24	212	116	38	95	6	0	0	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i> ♀, ♂ и яичные мешки	0	42	111	16	476	518	101	0	0	0	0
" копеподиты	0	0	0	96	441	405	293	713	494	0	0
" науплиусы	0	1	19	26	101	35	256	4	0	0	0
<i>Cyclops strenuus</i> ♀, ♂ и яичные мешки	227	0	0	443	348	54	292	0	0	0	110
" копеподиты	13	0	0	110	107	13	43	0	0	101	25
" науплиусы	0	0	6	16	0	0	0	0	0	1	0
Daphnia (все три вида)	29	24	87	1119	2789	1351	1683	677	181	14	5
Bosmina longirostris	4	5	5	332	345	650	467	89	78	34	18
Diaphanosoma brachyurum	0	0	0	0	372	1477	238	0	0	0	0
Ceriodaphnia pulchella	0	0	0	85	105	224	458	178	148	0	0
Leptodora kindtii	0	0	0	0	32	81	109	10	0	0	0
Все Соперода	1378	1007	1106	2197	3555	2131	1992	1721	1492	598	592
Все Cladocera	33	29	92	1536	3643	3783	2955	954	907	48	23
Всё рачки	1411	1036	1198	3733	7198	5914	4947	2675	1899	637	615

ветвистоусых и их молоди сходны, то для них в таблице даны суммарные величины.

Остановимся сперва на сезонных изменениях общей биомассы рачков.

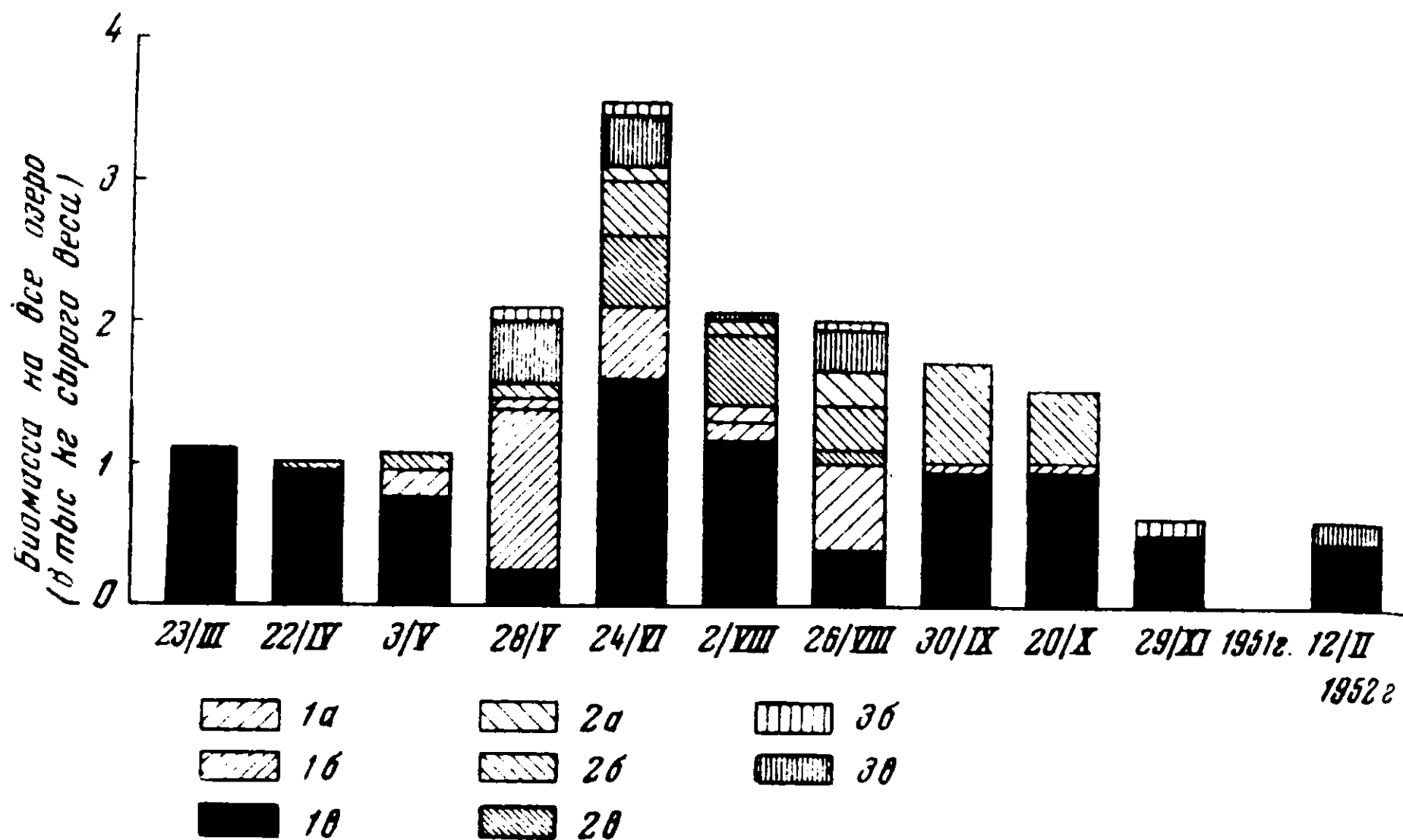


Рис. 17. Сезонные изменения биомассы веслоногих рачков в планктоне Глубокого озера

1 — *Diatoma graciloides*, 2 — *Mesocyclops leuckarti*, 3 — *Cyclops strenuus*

1a — личинки, 1b — ювенилы, 1c — взрослые

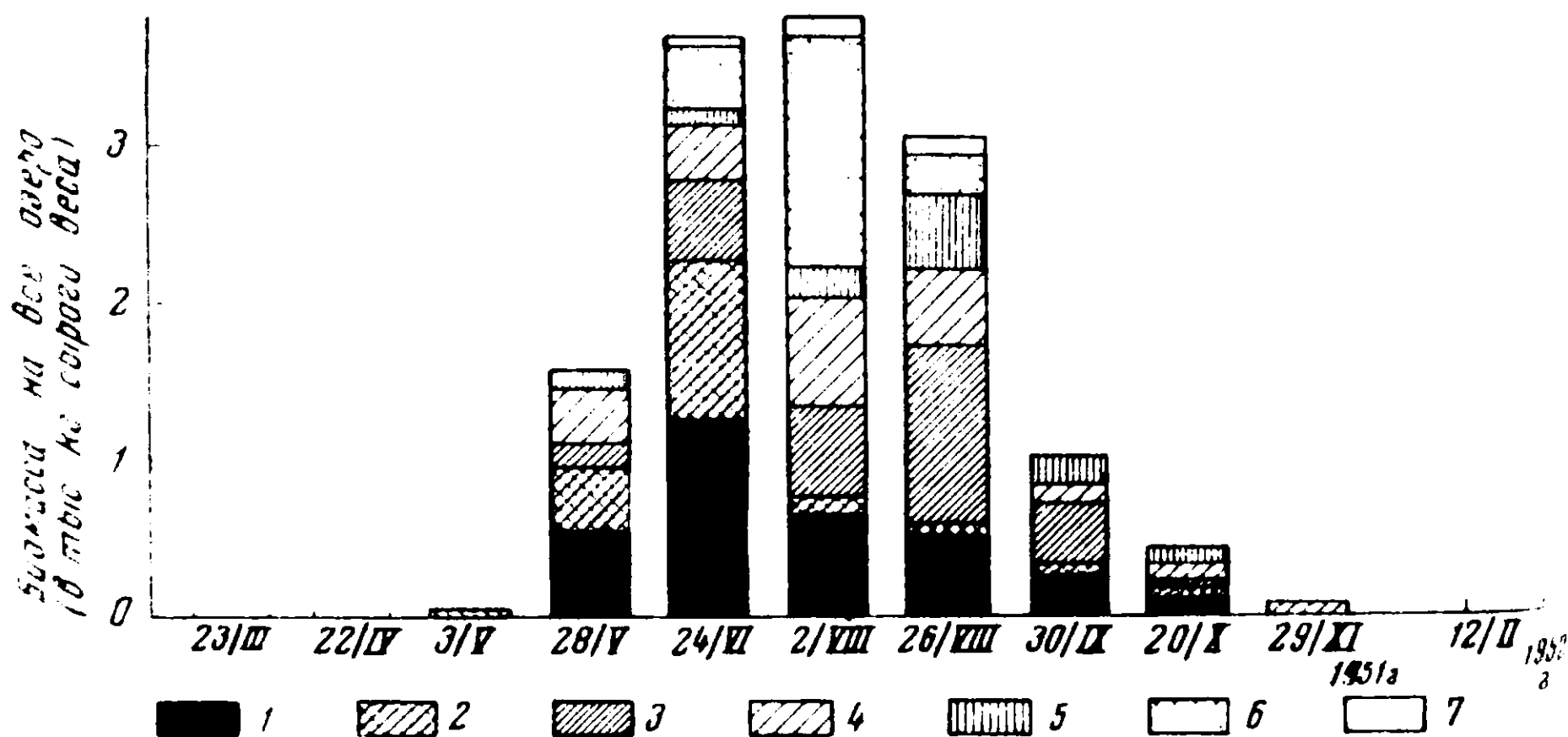


Рис. 18. Сезонные изменения биомассы ротаторных рачков в планктоне Глубокого озера

1 — *Brachionus calanoides*, 2 — *D. cristata*, 3 — *D. longicornis*, 4 — *Brachionus longirostris*, 5 — *Brachionus pulex*, 6 — *Diaphanosoma brachyurum*, 7 — *Lepidodora kindtii*

показаны на рис. 16. Здесь же показана и роль двух групп рачков — ветвистоусых и ротаторных — в образовании этой биомассы. Сезонные изменения биомассы ветвистоусых рачков в Глубоком озере очень велики. В 1951 г. их суммарная биомасса развивалась в июне

более чем 7 тыс. кг, превосходила в 5 раз весеннюю биомассу и в 12 раз — биомассу, оставшуюся поздней осенью того же года.

На этом же рисунке показана роль ветвистоусых и веслоногих в образовании биомассы зоопланктона по сезонам. В подледный период и сразу после вскрытия озера биомасса практически на 100% состояла из веслоногих, но и летом, во время максимального развития ветвистоусых, веслоногие составляли лишь немногим менее половины. В подледный период роль ветвистоусых в зоопланктоне была ничтожна, они составляли 3—4% всей биомассы. После вскрытия озера численность их быстро возросла, и в летние месяцы эти рачки давали до 50% и более всей биомассы.

На рис. 17 и 18 представлены порознь изменения биомассы этих двух групп рачков с указанием отдельных видов и возрастных стадий. Среди веслоногих по биомассе на первом месте стоит *D. graciloides*, который встречается круглый год. В течение почти всего года основную часть биомассы этого вида составляли взрослые особи, но в период смены поколений (конец мая и конец августа), когда половозрелые рачки старого поколения в значительной мере уже вымерли, а рачки нового поколения еще не достигли зрелости, большую часть биомассы составляли копепоиды. Наибольшая биомасса науплиусов *D. graciloides* (200 кг) наблюдалась в начале мая, в период самого интенсивного размножения этого вида. В течение года биомасса диаптомуса составляла от 50% и почти до 100% всей биомассы веслоногих.

Из двух видов циклопов в течение лета и осени заметную роль играл *Mesocyclops leuckarti*, биомасса которого в конце сентября была лишь немного меньше биомассы диаптомуса и равнялась 700 кг. Что касается другого циклопа — *Cyclops strenuus*, то его биомасса составляла довольно заметную величину в подледный период и летом. Весной же и осенью этот циклоп в планктоне совершенно не встречался.

Из ветвистоусых большое значение в образовании биомассы имеют дафнии; так, например, 24 июня биомасса трех видов дафний в сумме составляла 75% биомассы ветвистоусых. В начале августа, в момент достижения максимума численности, была очень велика (почти 1,5 тыс. кг) биомасса *Diaphanosoma brachyurum*. Для всей группы ветвистоусых рачков характерно очень быстрое нарастание биомассы после вскрытия озера и сохранение ее величины на довольно высоком уровне в течение летних месяцев, что объясняется разновременностью достижения максимума численности разными видами.

Выше говорилось о величине общей биомассы рачкового планктона, рассчитанной на все озеро. От общей биомассы легко было бы перейти к величине средней биомассы на единицу объема (например, на 1 м³). Для этого величину общей биомассы следовало бы разделить на величину объема озера (5,5 млн м³). Но мы сознательно не приводим данных о средней для всего озера биомассе, так как они совершенно не соответствуют действительно наблюдаемым величинам биомассы и трудно сравнимы между собой вследствие различий в вертикальном распределении рачков по сезонам, а главным образом — вследствие крайней неравномерности их вертикального распределения в летний период. Чтобы дать все же представление о реальных величинах биомассы на единицу объема, мы приводим в табл. 4 данные о средней биомассе рачков для верхнего 4-метрового слоя, который в летнее время в Глубоком озере соответствует эпилимниону.

При рассмотрении табл. 4 следует иметь в виду, что приведенные в ней величины биомассы для летних месяцев (май — сентябрь) характерны лишь для верхних слоев, так как рачки в это время распределены очень

Таблица 4

Средняя биомасса планктонных рачков в верхнем 4-метровом слое Глубокого озера в 1951/52 г.

(сырой вес в г/м³)

Группа	23/III	22/IV	3/V	28 V	24/VI	2/VIII	28/VIII	30/IX	20/X	29/XI	12/II 1952 г.
Copepoda .	0,58	0,23	0,56	0,82	1,28	0,85	0,59	0,54	0,35	0,15	0,13
Cladocera .	0	0	0,06	0,70	1,29	1,37	0,75	0,17	0,13	0,01	0
Сумма . . .	0,58	0,23	0,62	1,52	2,57	2,22	1,34	0,71	0,48	0,16	0,13

неравномерно и подавляющая их масса сосредоточена именно в эпилимнионе. Величины для остальных месяцев, хотя и отличаются от средних для всего озера величин биомассы, но уже в гораздо меньшей степени благодаря значительно более равномерному вертикальному распределению рачков.

Подобно общей биомассе рачков на все озеро (табл. 3), и средняя биомасса в верхних слоях озера (табл. 4) также показывает очень большие сезонные изменения. Максимальные ее величины, составлявшие в июне и начале августа 1951 г. 2,57 и 2,22 г/м³, почти в 20 раз превосходят величины для ноября того же года (0,16 г/м³) и февраля 1952 г. (0,13 г/м³).

Следует заметить, что биомасса планктонных рачков в Глубоком озере в летние месяцы довольно велика. Как видно из табл. 4, в 1951 г. она составляла от 1 до 2,5 г/м³ сырого веса. К сожалению, трудно сравнивать эти величины с имеющимися в литературе данными о биомассе рачков в других озерах, так как почти во всех случаях исследователи пользовались для сбора материала планктонными сетями, ненадежность которых как количественных орудий лова планктона уже отмечалась. Исключение составляет работа Э. Д. Мордухай-Болтовской (1954), в которой сообщаются данные о сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища, основанные на обработке сборов, которые были сделаны планктонособирателем Богорова. По этим данным, в 1952 г. летом максимальная биомасса всего зоопланктона (которая, как мы уже отмечали, лишь немного отличается от биомассы рачков) в Рыбинском водохранилище составляла 2,27 г/м³, т. е. была близка к максимальной величине, найденной нами в Глубоком озере. Для некоторых мезотрофных озер Белоруссии Петрович П. Г. (1954) приводит среднюю величину биомассы зоопланктона, равную 1,96 г/м³ (количественные пробы зоопланктона отбирались батометром).

Таким образом, биомасса зоопланктона Глубокого озера оказывается сходной по величине с биомассой других мезотрофных водоемов, и нет оснований считать зоопланктон озера количественно бедным.

Представляет интерес сравнить биомассу рачкового планктона Глубокого озера с биомассой фитопланктона, с одной стороны, и с биомассой бентоса — с другой (табл. 5)¹.

Биомасса фитопланктона, точнее сестона (во время летней стагнации вес сестона в эпилимнионе лишь очень немного превосходит вес фито-

¹ Расчет производили на площадь озера в пределах 2-метровой изобаты (61 га), поскольку большая часть прибрежной зоны до глубины 2 м занята зарослями макрофитов.

Таблица 5
Сравнение биомассы фитопланктона, зоопланктона и зообентоса
Глубокого озера
(сухой вес в кг га)

	Год	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	Средняя за все месяцы	Примечание
Фитопланктон	1951	—	—	46,1	77,2	143,1	355,8	220,8	—	—	—	Определяли непосредственно сухой вес
Зоопланктон	1951	3,3	2,4	5,0	14,1	—	10,5	5,3	3,7	1,5	5,7	Содержание сухого вещества принято равным: летом — 10%, зимой — 12%
Зообентос	1949	—	3,0	2,5	2,1	1,5	1,4	1,8	—	—	2,0	Содержание сухого вещества принято равным: у олигохет и хирономид — 15%, у Chaoborus — 10%
"	1950	—	2,6	2,2	—	1,4	—	1,6	—	1,9	—	

планктона), была определена в том же 1951 г., когда изучали и зоопланктон. Взвешивали осадок на мембранных фильтрах после фильтрования 1 л воды и высушивания фильтров в эксикаторе до постоянного веса. Числа в табл. 5 представляют среднюю биомассу для всей толщи воды, населенной фитопланктоном, которая в Глубоком озере ограничена верхними четырьмя метрами.

Данные о содержании сухого вещества в планктонных рачках, необходимые для пересчета сырого веса зоопланктона на сухой, были получены путем вычисления средних величин из чисел, приведенных в работах Е. А. Яблонской (1935), А. П. Щербакова (1935) и Генга (Geng, 1925). Для веслоногих рачков содержание сухого вещества оказалось равным 12% (среднее из 11 определений), для ветвистоусых — 8% (среднее из 3 определений). Поэтому при пересчете сырого веса рачков в сухой в тех случаях, когда в планктоне были представлены одни веслоногие, мы принимали содержание сухого вещества равным 12%, а в случаях смешанного планктона (веслоногие и ветвистоусые) — равным 10%. Как показали наши определения, очень низко содержание сухого вещества у *Leptodora kindtii* — в среднем всего 5%.

Биомасса бентоса была определена в 1949 и 1950 гг. Частично этот материал уже опубликован (Щербаков, 1951, 1955). При пересчетах содержание сухого вещества было принято равным: у олигохет и хирономид — 15%, у личинок *Chaoborus crystallinus* — 10% (по данным указанных работ Яблонской и Генга).

Переходя к рассмотрению табл. 5, следует сделать несколько предварительных замечаний. Биомасса фитопланктона была летом 1951 г. очень высокой для Глубокого озера вследствие исключительно сильного и длительного «цветения воды» синезелеными. Такое сильное «цветение» в этом озере наблюдается далеко не каждый год. Обычно биомасса фитопланктона (сестона) бывает в середине лета меньше. Так, например, по данным Г. Г. Винберга и Т. П. Платовой (1951), в конце августа 1934 г. она составляла величину примерно вдвое меньшую, чем в 1951 г.

Приводимые в табл. 5 величины биомассы зоопланктона относятся только к рачкам. В планктоне Глубокого озера, кроме рачков, большое значение имеют коловратки. Но, несмотря на многочисленность коловраток, можно полагать, что их биомасса должна быть, по сравнению с биомассой рачков, очень незначительной из-за малых размеров и веса первых. На это же указывают данные по многим озерам, приводимые С. Н. Уломским (1951), П. Г. Петровичем (1954) и Т. М. Мешковой (1953). П. Г. Петрович, исследовавший зоопланктон более сорока озер Белоруссии, указывает, что ни в одном из них биомасса коловраток не превышала 3% общей биомассы зоопланктона. По наблюдениям Т. М. Мешковой, коловратки составляют от 0,1 до 3,2% общей биомассы зоопланктона оз. Севан. Примерно такие же величины получаются и для трех уральских озер, исследованных С. Н. Уломским. Поэтому в первом приближении можно считать числа, приведенные в табл. 5, соответствующими всему зоопланктону. Рассмотрение этой таблицы приводит к следующим выводам.

Биомасса зоопланктона, выраженная в сухом весе, колебалась на протяжении года от 1,5 до 14 кг/га. Максимум биомассы приходится на летние месяцы, а минимум — на зимние. Сравнение показывает, что биомасса зоопланктона зимой примерно равна биомассе бентоса, а летом превосходит ее в несколько раз (по данным табл. 5, в 7 раз). Если взять средние величины биомассы зоопланктона и зообентоса за год, то для зоопланктона получается величина 5,7 кг/га, а для бентоса — 2 кг/га (табл. 5). Таким образом, среднегодовая биомасса зоопланктона почти в 3 раза превосходит среднегодовую биомассу бентоса, и, следовательно, Глубокое озеро принадлежит к водоемам, в которых зоопланктон значительно богаче, чем зообентос.

В безледный период (примерно с мая по октябрь включительно) биомасса зоопланктона значительно уступает по величине таковой фитопланктона. Так, в 1951 г. биомасса зоопланктона была в мае в 9 раз, в июне — в 5 раз, в августе — в 35 раз, а в сентябре — даже в 40 раз меньше биомассы фитопланктона. Следует учесть, что 1951 г. был исключительным и обычно биомасса фитопланктона в Глубоком озере бывает меньше, но и в этих случаях она все же превосходит биомассу зоопланктона в несколько раз, а в середине лета — в 10 раз и более.

Что касается зимнего (подледного) периода, то мы не можем провести сравнение, так как не имеем данных о биомассе фитопланктона за это время. Несомненно, однако, что подо льдом биомасса фитопланктона ничтожно мала и значительно уступает биомассе зоопланктона. Это подтверждается, между прочим, и данными Г. Г. Винберга и Т. П. Платовой (1951), которые в зимние месяцы 1934 г. не смогли обнаружить разницы в величине хромовой окисляемости поверхностной воды Глубокого озера нефильтрованной и фильтрованной через мембранные фильтры.

ГОДОВАЯ ПРОДУКЦИЯ РАЧКОВОГО ПЛАНКТОНА

Расчет годовой продукции планктонных рачков связан с большими трудностями, и если для веслоногих можно провести его с достаточной степенью обоснованности, то для ветвистоусых оказывается неизбежным делать более или менее вероятные допущения.

Расчет годовой продукции веслоногих облегчается тем, что циклы развития этих рачков довольно продолжительны, и благодаря этому удастся проследить для отдельных поколений последовательное во времени на-

ступление максимумов численности сначала науплиусов, затем копеподитов и, наконец, взрослых особей.

Для *Diaptomus graciloides* и *Mesocyclops leuckarti* расчет был сделан следующим образом. Из максимальной численности копеподитов данного поколения вычитали максимальную численность взрослых рачков и для избыточного числа копеподитов подсчитывали биомассу, принимая вес особей соответствующим весу на средней копеподитной стадии. Полученную величину биомассы прибавляли затем к максимальной величине биомассы взрослых рачков того же поколения. Суммирование полученных таким путем биомасс двух поколений (летнего и осеннего или осенне-зимнего) давало величину годовой продукции. По нашим данным, максимальная численность науплиусов, — как *Diaptomus graciloides*, так и *Mesocyclops leuckarti*, — была равна, а иногда даже уступала численности копеподитов соответствующего поколения. В действительности максимальная численность науплиусов, конечно, должна превосходить численность копеподитов, а полученные нами данные объясняются, вероятно, недостаточно частым отбором проб, так что момент достижения максимальной численности науплиусов оказывался упущенным. Поэтому при расчете продукции мы были вынуждены пренебречь биомассой тех науплиусов, которые не превратились в копеподитов, что не может, однако, существенно сказаться на результатах расчетов, так как даже общая биомасса всех науплиусов составляет небольшую величину по сравнению с биомассой копеподитов или взрослых особей (табл. 3).

Годовая продукция *Cyclops strenuus* была получена просто суммированием максимальной летней (конец мая) биомассы всех стадий этого рачка и биомассы зимнего поколения (февраль), так как сезонная динамика численности этого циклопа из-за его малочисленности в пробах осталась недостаточно выясненной.

Гораздо труднее произвести расчет годовой продукции ветвистоусых рачков. Благодаря быстрому темпу развития эти рачки за одно лето дают много поколений, а так как самки каждого поколения производят несколько пометов, то в планктоне одновременно встречаются особи, находящиеся на одной и той же возрастной стадии, но разных поколений. Путем кропотливого морфометрического анализа Брукс (Brooks, 1946) установил, что в планктоне одного из Коннектикутских озер с апреля по август сменялось 7 поколений *Daphnia retrocurva*. Но даже морфометрический анализ не может помочь выяснить число поколений у форм, не обнаруживающих сезонного цикломорфоза. Поэтому при расчете продукции ветвистоусых приходится идти по линии допущений.

Совершенно очевидно, что годовая продукция ветвистоусых рачков, продолжительность жизни которых невелика и которые за год дают несколько поколений, должна превосходить величину их максимальной за год биомассы. Мы произвольно приняли, что продукция ветвистоусых превосходит их максимальную биомассу в 2 раза, но с одним исключением. Ввиду краткости цикла развития *Diaphanosoma brachyurum* для этого вида коэффициент был принят равным 1,5 (табл. 6).

Приведенные в табл. 6 данные, несомненно, сильно занижены по сравнению с истинными величинами годовой продукции планктонных рачков в Глубоком озере, так как мы совершенно не учитывали выедания рачков. В Глубоком озере главными потребителями рачков являются *Leptodora*, личинки *Chaoborus* и молодь рыб.

Можно попытаться приблизительно оценить, какое количество рачков потребляют *Leptodora* и *Chaoborus*, так как нам известно количество этих организмов в озере.

Таблица 6

Годовая продукция планктонных рачков в Глубоком озере в 1951 г.

(в кг сырого веса на все озеро)

Организм	Биомасса			Годовая продукция
	летнего поколения	осеннего или осенне-зимнего поколения	максимальная за год	
<i>Diaptomus graciloides</i> , взрослые	1555	970	—	4145
копеподиты*	1500	120	—	
<i>Mesocyclops leuckarti</i> , взрослые	480	—	—	1320
копеподиты*	128	713	—	
<i>Cyclops strenuus</i> , все стадии	570	135	—	705
<i>Daphnia</i> (все три вида)	—	—	2789	5578
<i>Bosmina longirostris</i>	—	—	650	1300
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	—	—	1447	2215
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	—	—	458	916
<i>Leptodora kindtii</i>	—	—	109	218
Всего	—	—	—	16398

Как уже отмечалось выше, в случае копеподитов дается биомасса лишь той части популяции, которая оказывается избыточной по сравнению с популяцией взрослых рачков того же поколения во время достижения ими максимальной численности.

Если принять годовую продукцию *Leptodora* равной 218 кг (табл. 6) и кормовой коэффициент при питании *Leptodora* планктонными рачками равным 5, то получается, что общее потребление рачков составит примерно 1000 кг сырого веса. Величины годовой продукции личинок *Chaoborus* в Глубоком озере мы не знаем, но так как этот вид дает за год лишь одно поколение, то для ориентировочных расчетов можно воспользоваться данными о максимальной годовой биомассе, которая составляет примерно 500 кг сырого веса (Щербаков, 1951, 1955). Приняв и в этом случае кормовой коэффициент равным 5, получаем, что личинки *Chaoborus* потребляют за год около 2500 кг рачков.

Гораздо труднее подойти к оценке значения рыб в выедании планктонных рачков. В Глубоком озере нет настоящих планктоядных рыб; верховка — *Leucaspis delineatus* L., еще недавно довольно многочисленная, в последние годы почти совсем исчезла. Из рыб, населяющих озеро, потребляет в пищу рачков главным образом молодь окуня.

Как показал работавший на Глубоком озере Н. Н. Дислер (1950), на следующий же день после вылупления зародыши окуня оказываются в водах озера и начинают питаться зоопланктоном. Этот автор пишет: «Было отмечено, что зародыши окуня уже в течение первых суток после вылупления переходят к смешанному питанию. Вскрытие 70 зародышей... показало, что у 44 из них кишечники наполнены пищей... У 32 зародышей были обнаружены науплиусы, ортонауплиусы и копеподитные стадии циклопов...» (Дислер, 1950, стр. 95). Планктонные рачки сохраняют большое значение в питании окуня в течение всего первого лета его жизни. На Глубоком озере это было показано М. Н. Кривобоким (1952), который отмечает, что временами в пище молоди окуня рачки составляли до 90% и даже 100% (по сырому весу).

К сожалению, мы не знаем численность окуня в Глубоком озере, а без этого невозможно даже приблизительно оценить его роль как потребителя

рачкового планктона. Можно сказать одно: окунь — очень многочислен, несомненно, его молодь потребляет значительное количество рачков. Все другие рыбы Глубокого озера, если и питаются рачками, то для них этот корм имеет гораздо меньшее значение, а главное, это оказываются не пелагические рачки, а преимущественно представители зарослевой фауны, и в первую очередь различные *Chydoridae*.

Не имея возможности подойти путем расчетов к определению количества рачков, потребляемых рыбами в Глубоком озере за год, мы произвольно приняли его равным 5000 кг сырого веса. При этом мы исходили из тех соображений, что вряд ли рыбы съедают рачков меньше, чем их съедают личинки *Chaoborus crystallinus*, и вместе с тем вряд ли количество потребляемых рыбами рачков превосходит максимальную биомассу последних, составляющую, как мы видели выше (табл. 3), около 7000 кг.

Суммируя величину годовой продукции рачков, приведенную в табл. 6, и количества рачков, потребляемых *Leptodora kindtii*, личинками *Chaoborus crystallinus* и рыбами, получаем около 25 тыс. кг сырого веса.

Памятуя о том, что эта величина получена на основании ряда допущений, иногда довольно произвольных, и таким образом должна рассматриваться как сугубо ориентировочная, сравним ее с величиной годовой продукции фитопланктона в Глубоком озере. Для этого необходимо от величины годовой продукции рачков, выраженной в сыром весе, перейти к количеству заключенного в этой продукции органического вещества. Принимая среднее содержание сухого вещества в планктонных рачках (веслоногие и ветвистоусые вместе) равным 10% (см. выше, стр. 263), получаем, что годовая продукция, выраженная в сухом весе, составит 2500 кг. Если, согласно Е. И. Казакову и М. В. Прониной (1941), содержание золы в планктонных рачках принять равным в среднем 10% сухого веса, то годовая продукция рачков в Глубоком озере будет соответствовать 2250 кг органического вещества.

Чистая годовая продукция органического вещества фитопланктона в Глубоком озере, определенная нами скляночным методом (Щербаков, 1953), равнялась в 1947 г. 30 тыс. кг, а в 1948 г. — 58 тыс. кг. Таким образом, продукция рачкового планктона составляет $\frac{1}{15}$ — $\frac{1}{25}$ чистой продукции фитопланктона. Еще раз подчеркнем крайнюю приближенность всех этих расчетов и сопоставлений. Все же можно полагать, что эти расчеты намечают хотя бы порядок действительных величин.

ВЫВОДЫ

1. В пелагическом планктоне Глубокого озера массового развития достигают следующие виды рачков: *Diaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Cyclops strenuus*, *Daphnia cucullata*, *D. hyalina*, *D. cristata*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella* и *Leptodora kindtii*.

2. В зимнем планктоне из этих видов остаются — *D. graciloides*, *C. strenuus* и — в очень небольшом числе — *D. cristata* и *B. longirostris*. Господствующим видом в зимнем планктоне оказывается *D. graciloides*.

3. Оба главных представителя веслоногих *D. graciloides* и *M. leuckarti* в Глубоком озере дициклически, но характер цикличности у них разный. *Diaptomus* дает два поколения — летнее и осенне-зимнее. *M. leuckarti* тоже дает два поколения, но особи осеннего поколения проводят зиму в покоящемся состоянии, причем лишь немногие из них возвращаются следующей весной к активной жизни, а большинство погибает.

4. Все виды ветвистоусых в планктоне Глубокого озера моноцикличны, и максимум их численности приходится на лето.

5. Вертикальное распределение планктонных рачков в озере оказывается различным в разные сезоны. Оно довольно равномерно в периоды весенней и осенней циркуляций. Менее равномерно (с тенденцией к скоплению в верхних десяти метрах) — в зимний период и крайне неравномерно в период летней стагнации. Подавляющая масса планктонных рачков в летний период скапливается в эпилимнионе. Металимнион оказывается населенным гораздо беднее, а в гипolimнионе рачки единичны. Совершенно четкую тенденцию к скоплению на границе эпи- и металимниона обнаруживают науплиусы *M. leuckarti*, а из ветвистоусых — *C. pulchella*. Во вторую половину лета три вида дафний, встречающиеся в планктоне озера, оказываются в своем вертикальном распределении резко разграниченными. Основная масса *D. cucullata* сосредоточена в эпилимнионе, *D. hyalina* — в металимнионе и *D. cristata* — в гипolimнионе.

6. Биомасса планктонных рачков в Глубоком озере колеблется на протяжении года весьма значительно. Летняя суммарная биомасса 1951 г. превосходила зимнюю биомассу того же года в 7 раз, а зимнюю биомассу 1952 г. — в 14 раз. Минимум биомассы приходится на зиму, а максимум — на лето.

7. Зимняя биомасса более чем на 90% состоит из веслоногих, в подавляющей части из взрослых особей *D. graciloides*. Но и летом процент веслоногих не падает ниже 40—50. Ветвистоусые рачки в составе планктона имеют существенное значение (30—60% всей биомассы зоопланктона) лишь в период с мая по сентябрь включительно.

8. В расчете на единицу площади озера биомасса рачкового планктона, выраженная в сухом весе, составляла от 1.5 до 3 кг/га зимой и от 5 до 15 кг/га — летом. В среднем за год она равнялась 5,7 кг/га.

9. Биомасса рачкового планктона примерно равна биомассе зообентоса в зимнее время и значительно (до 7 раз) превосходит последнюю летом. Среднегодовая биомасса зоопланктона в 1951 г. была примерно в 3 раза больше, чем среднегодовая биомасса зообентоса в 1949 и 1950 гг.

10. Глубокое озеро принадлежит к водоемам, в которых зоопланктон количественно значительно богаче, чем зообентос.

11. Ориентировочный расчет годовой продукции планктонных рачков дал величину, равную 25 тыс. кг сырого веса, что при содержании сухого вещества, равном 10%, и зольности 10% соответствует 2250 кг сухого органического вещества. Эта величина составляет $1/15$ — $1/25$ чистой годовой продукции органического вещества фитопланктона Глубокого озера, определенной скляночным методом.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоров В. Г. 1940. К методике исследования планктона в море. Зоол. журн., т. XIX, вып. 1.
- Боруцкий Е. В. 1950. Сезонное вертикальное распределение планктонных Соперода в толще водной массы Белого озера в Косине по отдельным стадиям развития. Зоол. журн., т. XXIX, вып. 2.
- Боруцкий Е. В. 1951. К вопросу о цикличности и сезонных миграциях планктонных ракообразных в озерах Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. III.
- Винберг Г. Г. и Платова Т. П. 1951. Биомасса планктона и растворенное органическое вещество в воде озер. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биология, т. 56, вып. 2.
- Вовк Ф. И. 1948. Экскурсионные количественные гидробиологические приборы. Задачи научн.-исслед. организаций в 4-й сталинской пятилетке в области развития рыбного хоз-ва Сибири, Новосибирск.

- Воронков Н. 1905. Гидробиологические заметки. I. Наблюдения над планктоном Глубокого озера за 1903—1904 г. Тр. студенч. кружка для иссл. русск. природы при Моск. ун-те, кн. II.
- Воронков Н. В. 1913. Вертикальное распределение планктона в Глубоком озере в 1911—1912 гг. Рукопись. (Архив биостанции на Глубоком озере)
- Грезе Б. С. 1948. Материалы по продуктивности зоопланктона в Валдайском озере. Изв. Всес. научн.-исслед. ин-та озерного и речного рыбн. хоз-ва, т. XXVI, вып. 2
- Грезе Б. С. и Румянцев А. В. 1910. О зимней микрофауне и микрофлоре Глубокого озера. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. III.
- Дексбах Н. К. 1939. Клязьминское водохранилище канала Москва — Волга в 1937—1938 гг. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биологии, т. 48, вып. 4.
- Дислер Н. Н. 1950. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша. Тр. Ин-та морфологии животных, вып. 2.
- Зернов С. А. 1897. О суточном колебании планктона. Тр. отд. ихтиол. Русск. об-ва акклиматизации животных и растений, т. II, стр. 259—262.
- Зернов С. 1900. О планктоне Глубокого озера за июнь и июль месяцы 1897 года. Работы Гидробиол. станции на Глубоком озере, кн. 1.
- Зограф Н. Ю. 1895. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России. Изв. С.-Петерб. Акад. наук, т. III, вып. 2.
- Каврайский Ф. 1888. О фауне озер Рузского уезда Московской губ. Изв. Об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, т. IV.
- Казakov Е. И. и Пронина М. В. 1941. Химический состав различных форм планктона и бентоса. Тр. Лаборатории генезиса сапропелей, вып. 2.
- Камшилов М. М. 1951. Определение веса *Calanus finmarchicus* на основании измерения длины тела. Докл. АН СССР, т. LXXVI, № 6
- Кастальская-Карзинкина М. А. 1937. Опыт применения метода учета живых и отмерших компонентов в изучении планктона Глубокого озера. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 21.
- Корчагин А. 1887. Фауна московских окрестностей. I. Ракообразные. Изв. Об-ва любит. естествознания, антропологии и этнографии, т. II, вып. 2; Тр. лабор. при Зоол. музею Моск. ун-та, т. III, вып. 2.
- Кривобок М. Н. 1952. Питание и рост молоди окуня. Докл. по биологии, систематике и питанию рыб..., вып. 1. Пищепромиздат.
- Кузнецов С. И. и Дуплаков С. Н. 1923. Физико-химические исследования Глубокого озера и вертикальное распределение планктона в нем. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 8—10.
- Лебединцев А. 1905. Средний вес отдельных планктонных организмов и их химический состав. Вестн. рыбопромышл., № 10.
- Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон озера Севан. Тр. Севанск. гидробиол. станции, т. 13.
- Мордухай-Болтовская Э. Д. 1954. Предварительные данные о распределении и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. Докл. АН СССР, т. XCIV, № 2.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. проблемных и тематических совещаний, вып. II
- Муравейский С. Д. 1931. Морфометрия Глубокого озера. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 13—14.
- Новиков А. В. 1907. Cladocera Глубокого озера и его окрестностей. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. II.
- Петровиц П. Г. 1954. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах западных областей БССР. Уч. зап. Белорусск. ун-та, вып. 17, сер. биол.
- Рожко-Рожкевич С. И. 1940. Батометр новой конструкции. Зоол. журн., т. XIX, вып. 1.
- Романова Г. П. 1948. К методике количественного учета зоопланктона. Задачи научно-иссл. организаций в 4-й сталинской пятилетке в области развития рыбного хоз-ва Сибири. Новосибирск
- Румянцев А. В. 1923. Краткий отчет о деятельности станции в 1914—1922 годах. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. VI, вып. 1
- Рылов В. М. 1940. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera). Жизнь пресных вод СССР, т. I. Изд-во АН СССР.
- Рылов В. М. 1948. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, т. III, вып. 3. Изд-во АН СССР.
- Сабансеев П. 1938. Ревизия методов количественного изучения планктона. Тр. Гидробиол. станции АН УССР, № 16
- Уломский С. Н. 1951. Роль ракообразных в общей биомассе планктона озер. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. III

- Уломский С. Н. 1953. Новое в экологии некоторых видов веслоногих ракообразных (Copepoda). *Mesocyclops leuckarti* (Claus). Докл. АН СССР, т. XC, № 2.
- Уломский С. Н. 1955. Планктон внутренних водоемов Крыма и его биомасса. Тр. Карадагск. биол. станции, вып. 13.
- Ульянин В. 1874. Cladocera и Copepoda некоторых озер средней полосы России. Изв. Об-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии, т. X, вып. 2 (протоколы заседаний).
- Фомин В. 1900. Наблюдения над планктоном на Глубоком озере в летние месяцы 1898 и 1899 годов. Работы Гидробиол. станции на Глубоком озере, кн. 1.
- Харин Н. Н. 1948. Зоопланктон маньчжских водоемов. Уч. зап. Ростовск. н/Д ун-та, т. 12; Тр. Биол. ин-та, вып. 1.
- Щербаков А. П. 1925. О горизонтальном распределении планктона на поверхности Глубокого озера в августе 1924 г. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. VI, вып. 2—3.
- Щербаков А. П. 1935. О поглощении кислорода некоторыми планктонными ракообразными. Тр. Лимнолог. станции в Косине, вып. 19.
- Щербаков А. П. 1951. Продуктивность макробентоса Глубокого озера. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. III.
- Щербаков А. П. 1952. Соотношение размеров и веса у пресноводных планктонных рачков. Докл. АН СССР, т. LXXXIV, № 1.
- Щербаков А. П. 1953. Продукция органического вещества фитопланктона в Глубоком озере. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Щербаков А. П. 1955. Динамика численности и биомассы некоторых представителей микробентоса Глубокого озера. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. VI.
- Яблонская Е. А. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение V. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом и оценка с этой точки зрения кормности водоемов. Тр. Лимнол. станции в Косине, вып. 20.
- Arstein C. 1896. Das Süßwasserplankton. Kiel.
- Brooks I. L. 1946. Cyclomorphosis in Daphnia. I. An analysis of *D. retrocurva* and *D. galeata*. *Ecolog. monogr.*, v. 16, N 4.
- Fryer G. & Smyly W. I. P. 1954. Some remarks on the resting stages of some freshwater Cyclopoid and Harpacticoid Copepods. *Ann. a. Magaz. Natur. History*, ser. 12, v. 7, N 73.
- Geng H. 1925. Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. *Zeitsch. f. Fischerei*, Bd. 23.
- Langford R. R. 1953. Methods of plankton collection and a description of a new sampler. *Jour. Fisheries Res. Board of Canada*, v. 10, N 5.
- Naber H. 1933. Die Schichtung des Zooplanktons in holsteinischen Seen und der Einfluss des Zooplanktons auf den Sauerstoffgehalt der bewohnten Schichten. *Arch. f. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, Bd. 25, H. 1.
- Patalas K. 1954. Zespoły skorupiaków pelagicznych 28 jezior pomorskich. *Ekol. polska*, t. II, N 1.
-

ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ

Ю. И. СОРОКИН

О ПРИМЕНЕНИИ РАДИОАКТИВНОГО УГЛЕРОДА C^{14}
ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОЕМОВ*(Научно-исследовательская Биологическая станция «Борок» им. Н. А. Морозова
Академии наук СССР)*

Вопрос о круговороте соединений углерода в водоемах и, особенно, вопрос о закономерностях первичного продуцирования органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона имеет определяющее значение в решении проблемы биологической продуктивности водоемов. Между тем, многие закономерности первичного продуцирования, обусловленные внутренними физиологическими особенностями разных форм фитопланктона и характером их взаимодействия с различными физико-химическими факторами внешней среды, до сих пор еще не ясны. Причина этого заключается в том, что обычно применяемые химические методы исследования недостаточно чувствительны для того, чтобы уловить с достаточной точностью превращения форм углерода в водоеме, вызываемые жизнедеятельностью фитопланктона. Эти превращения бывают часто очень малы в объеме воды, взятой для анализа, но, тем не менее, они имеют большое значение, если их рассматривать в объеме всего водоема.

Основные данные по вопросам продуктивности фитопланктона в водоемах были получены посредством косвенного метода определения фотосинтеза по количеству выделившегося кислорода (Винберг, 1934). Кислородный метод дал и даст еще в будущем много ценного в изучении первичной продукции водоемов. Однако, являясь косвенным, этот метод, кроме своей весьма ограниченной чувствительности, имеет и другие существенные недостатки, которые признаются применяющими его исследователями (Щербаков, 1953). Другие методы определения фотосинтеза в водоемах (по приросту органического углерода, убыли углекислоты, изменению pH) еще менее надежны.

В последнее время гидробиологи получили новое мощное орудие для исследования круговорота углерода в водоеме — долгоживущий радиоактивный изотоп углерода C^{14} , позволяющий не только качественно, но и количественно определять превращения форм углерода с точностью, превосходящей чувствительность и точность обычных химических методов в десятки и сотни тысяч раз.

Для изучения фотосинтеза фитопланктона изотопную методику впервые применил датчанин Стиман Нильсен в рейсе на «Галатее» (Stemann Nielsen, 1951, 1952, а, б). Проведенные им предварительные лабораторные опыты сравнения методов определения фотосинтеза при помощи меченого карбоната ($Na_2C^{14}O_3$) и по выделению кислорода дали сравнимые

результаты, если учесть, что в процессе фотосинтеза водорослей образуются более восстановленные продукты фотосинтеза, чем сахара, например жиры, и что отношение $O_2 : CO_2$ в этом случае > 1 . Стиман Нильсен провел при помощи C^{14} определения продуктивности фитопланктона в южных морях. При этом он пришел к выводу, что общая годовая продукция органического вещества в морях приблизительно в 10 раз меньше величины, полученной Райли посредством кислородного метода, и равна примерно продукции суши.

С. И. Кузнецов (1955) определял посредством C^{14} величину фотосинтеза фитопланктона в озерах и показал, что около 10% всего фотосинтеза в пресных водоемах приходится на долю зеленых бактерий. Он же впервые применил C^{14} для определения величины хемосинтеза в воде водоемов.

Задача нашего исследования заключалась в разработке методов, позволяющих применять «меченый» углерод не только для определения суточной величины фотосинтеза, но и для изучения физиологических и экологических особенностей фитопланктона, обуславливающих его продуктивность, таких, как зависимость от распространения света и световое голодание фитопланктона, миграции фитопланктона, отмирание фитопланктона, потребность его в биогенных элементах, суточный ход фотосинтеза и другие вопросы.

Работа проводилась на Рыбинском водохранилище, где изучение экологии и продуктивности фитопланктона представляет большой интерес ввиду особых условий, которые складываются в этом обширном водоеме с низкой прозрачностью воды и крайне суровым ветровым режимом.

МЕТОДИКА

Методика определения величины фотосинтеза фитопланктона посредством радиоактивного углерода в принципе не отличалась от той, которую применяли Стиман Нильсен (Steemann Nielsen, 1952 b) и С. И. Кузнецов (1955). Сущность ее заключается в следующем.

В светлую склянку с водой, содержащей фитопланктон, добавляется 0,5—1 мл раствора, содержащего определенное количество радиоактивного натрия карбоната ($Na_2C^{14}O_3$). Допустим, что общая радиоактивность воды (R) после добавления в нее раствора $Na_2C^{14}O_3$ составила примерно 10 000 импульсов в минуту на 1 л. Если при этом параллельно определить в этой же воде содержание углерода углекислоты и карбонатов и разделить количество карбонатов (допустим, что оно равно 10 мг/л) на общую радиоактивность воды, то получим количественное соотношение меченого и немеченого углерода в карбонатах и углекислоте¹, растворенных в воде. Оно будет равно в нашем примере:

$$\frac{C_{карб}}{R} = \frac{10}{10\,000} = 0,001 \text{ мг/имп.}$$

Это и будет «цена» 1 импульса, выраженная в миллиграммах углерода на литр.

После добавления в склянку с водой радиоактивного изотопа склянку опускают в водоем или выставляют на свет. Через определенный срок воду из склянки фильтруют через мембранный фильтр, задерживающий фитопланктон, и на фильтре посредством счетчика определяют радио-

¹ Ввиду легкости обмена углерода между ионными формами угольной кислоты и свободной углекислотой углерод C^{14} , внесенный в воду, быстро и равномерно распределяется между карбонатами, бикарбонатами и свободной углекислотой.

активность органического вещества фитопланктона (r), новообразованного из углекислоты в процессе фотосинтеза. Допустим, что r равно в нашем опыте 3000 имп/мин. Учитывая, что обычный углерод C^{12} и радиоактивный углерод C^{14} усваиваются клеткой при фотосинтезе примерно с одинаковой скоростью¹, мы, зная соотношение $C^{12} : C^{14}$ («цену» импульса), можем перейти от найденной нами активности органического вещества фитопланктона к количеству органического вещества, созданного в процессе фотосинтеза. В нашем примере величина фотосинтеза C_f будет равна $0,001 \times 3000 = 3$ мг углерода на литр.

Таким образом, зная общую радиоактивность воды после добавления в нее радиоактивного карбоната, радиоактивность фитопланктона в конце опыта и суммарное содержание в воде углерода карбонатов и углекислоты, можно рассчитать количество органического вещества, которое было синтезировано в течение опыта из углерода углекислоты и карбонатов в процессе фотосинтеза по следующей формуле:

$$C_f = \frac{r \cdot C_{\text{карб}}}{K}$$

Ввиду того, что метод определения фотосинтеза с радиоактивным изотопом углерода является прямым методом, при его помощи определяется чистая продукция фитопланктона за вычетом дыхания самого фитопланктона.

Практически опыты по определению фотосинтеза фитопланктона в водоеме посредством C^{14} ставили следующим образом. Пробы воды из водоема, отобранные батометром, наливали в склянки емкостью 250—500 мл. Затем тут же на лодке или на судне в них добавляли 0,5—1 мл раствора, содержащего радиоактивный карбонат, из такого расчета, чтобы общая активность воды после добавления изотопа соответствовала 10^4 — 10^6 имп/мин/л². Величину исходной активности воды выбирали в зависимости от обилия фитопланктона в воде и продолжительности опыта. Летом применяли обычно раствор с активностью порядка $0,5$ — $1 \cdot 10^5$ имп/л; зимой, весной и осенью — порядка 1 — $2 \cdot 10^6$ имп/л. Одновременно отбирали пробы воды для анализа на содержание карбонатов и свободной углекислоты. Воду при этом наливали доверху в склянку, и углекислоту в ней фиксировали 0,1 н. щелочью, не содержащей углекислоты.

Склянки с добавленным в них изотопом опускали в водоем. По истечении определенного срока склянки вынимали и воду в них тут же фиксировали 2—3 мл 20%-ного формалина, приготовленного на растворе 0,1 н. щелочи. Щелочь добавляли для связывания радиоактивной углекислоты в воде, с тем чтобы предотвратить ее выделение из воды в атмосферу в процессе фильтрования. После добавления фиксатора склянки привозили в лабораторию³. Фитопланктон отфильтровывали через мембранные фильтры («предварительные», с фильтрующей поверхностью около 2 см²). Объемы воды, пропускаемые через фильтр, выбирали так, чтобы слой фитопланктона, оседающий на фильтре, не был слишком тол-

¹ По расчету Слимана Нильсена (Steemann Nielsen, 1952 b), C^{14} усваивается на 6% медленнее, чем C^{12} , так как атомы C^{14} несколько тяжелее атомов C^{12} .

² При такой активности чувствительность определений фотосинтеза («цена» 1 импульса в мг углерода) колебалась в пределах 10^{-4} — 10^{-5} мг С/л. Таким образом, чувствительность изотопного метода определения фотосинтеза в десятки тысяч раз превосходит чувствительность химических методов, таких, скажем, как кислородный.

³ При работе на судне воду из склянок отфильтровывали тут же на палубе с соблюдением соответствующих предосторожностей.

стым, во избежание ошибок, связанных с возникновением самопоглощения радиоактивного излучения в толще осадка.

Фильтры с осевшим на них радиоактивным фитопланктоном высушивали и затем смачивали 0,1 н. соляной кислотой для удаления с фильтра остатков радиоактивного карбоната.

После повторного высушивания фильтры помещали под торцовый счетчик Гейгера-Мюллера для определения радиоактивности новообразованного органического вещества (г).

Общую радиоактивность воды (R) определяли в каждом опыте. Ход ее определения был следующий. В пробирки наливали 3—4 мл 0,1 н. раствора КОН, не содержащего углекислоты. После нагревания на кипящей водяной бане в пробирку добавляли 0,5—1 мл анализируемой воды и 1 мл 1 м. раствора $BaCl_2 + 0,1$ мл 1%-ного раствора соды или (вместо соды) 0,5 мл водопроводной воды. После повторного нагревания на водяной бане при 80° в течение 10—15 мин. образовавшийся осадок $BaCO_3$ отфильтровывали через мембранный фильтр № 1 или № 2 с такой же фильтрующей площадью, как и фильтр, применявшийся для отфильтровывания радиоактивного фитопланктона. Вес осадка $BaCO_3$ не превышал обычно 0,5—0,7 мг на 1 см^2 площади фильтра. Этим устранялась возможная ошибка измерения величины общей радиоактивности воды, которая могла бы возникнуть из-за самопоглощения в толще препарата $BaCO_3$.

Эффект самопоглощения при работе с C^{14} очень велик, так как этот изотоп дает излучение с очень низкой энергией. Увеличение толщины препарата резко сказывается на результатах измерения радиоактивности. При весе осадка $BaCO_3$ на фильтре, равном, скажем, 4 мг, измеряемая на счетчике радиоактивность составляет около 60% истинной величины. Остальная часть излучения (40%) поглощается в толще препарата. Поэтому в опытах с C^{14} необходимо тщательно следить за толщиной препаратов и в случае необходимости вводить поправки на самопоглощение (Calvin, Heidelberger and Reid, 1948).

Измерение радиоактивности фитопланктона и общей радиоактивности воды проводили всегда одновременно и в стандартных условиях, что устраняло необходимость внесения поправок на коэффициенты счетчика.

Общее содержание карбонатов в воде определяли чаще всего путем отгонки углекислоты из подкисленной пробы воды и поглощения 0,1 н. раствором щелочи. Избыток щелочи оттитровывали 0,05 н. раствором HCl в присутствии $BaCl_2$ (Сорокин, 1954). Титрованием карбонаты определяли лишь в крайних случаях, так как вода Рыбинского водохранилища содержит много гуминовых веществ, придающих ей буферные свойства и мешающих прямому определению углекислоты. Для определения карбонатов путем титрования, пробу воды, подщелоченную в момент отбора пробы, доводили до слабощелочной реакции по фенолфталеину и затем в ней определяли бикарбонаты посредством обратного титрования 0,1 н. раствором HCl с индикатором метил-рот.

Для учета поглощения радиоактивного углерода, не связанного с фотосинтезом (гетеротрофная ассимиляция углекислоты, хемосинтез бактерий, задерживаемых фильтром), параллельно ставили опыты в склянках помещенных в черные мешочки.

Важно отметить, что большая длительность периода полураспада C^{14} (5000 лет) позволяет вести анализ радиоактивности фильтров и обработку материалов через много месяцев и даже лет после их сбора. Поэтому даже в длительных рейсах нет необходимости брать с собою на судно счетную установку для определения радиоактивности.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Как уже указывалось, задача нашего исследования состояла в отыскании способов применения высокочувствительной изотопной методики для изучения экологии и физиологии фитопланктона в связи с его главной функцией — продукцией органического вещества в водоемах в процессе фотосинтеза. Ниже приводятся результаты наших опытов, намечающие пути решения этой задачи.

1. Определение при помощи C^{14} толщины слоя, в котором наблюдается фотосинтез

Важнейшим фактором, с которым связана жизнедеятельность фитопланктона, является свет, и от глубины его проникновения в толщу воды зависит мощность слоя, в котором возможен фотосинтез. Действие этого фактора особенно резко проявляется в Рыбинском водохранилище, где вода имеет большую цветность из-за высокого содержания гуминовых веществ и малую прозрачность. Цветность, равная 60—120°, нередко для воды Рыбинского водохранилища, особенно в Моложском и Шекнинском отрогах. Прозрачность по диску Секки в среднем колеблется в пределах 0,9—1,2 м. Такая высокая цветность и малая прозрачность затрудняют проникновение света в толщу воды. Поэтому интересно было определить толщину слоя воды, в котором протекает фотосинтез.

Для определения толщины слоя, в котором идет фотосинтез, мы применили изотопную методику. Опыты ставили следующим образом. В склянки емкостью 0,15—0,5 л наливали равные объемы воды, содержащей одинаковое количество фитопланктона. Воду для этих опытов отбирали обычно батометром из поверхностного слоя. В склянки добавляли одинаковое количество раствора меченого карбоната, и их погружали в водоем на разные глубины.

Ввиду высокой чувствительности изотопного метода, который отмечает минутный фотосинтез, даже кратковременное засвечивание склянок с добавленным в них радиоактивным карбонатом при опускании их на разные глубины может привести к значительному искажению результатов. Поэтому соблюдали такой порядок постановки опытов. Склянки наполняли водой и привязывали к тросу. Затем, начиная со склянки, идущей на максимальную глубину, в них добавляли изотоп. При этом склянки вставляли в черный мешочек до горлышка, в них вносили радиоактивный раствор; склянки освобождали из мешочка в воде. Фиксирование воды в склянках в конце опыта производили также в черных мешочках, которые быстро надевали на склянки при их вынимании из водоема.

Склянки вынимали из водоема через сутки (или через более короткий промежуток времени), воду из склянок профильтровывали через мембранные фильтры и фильтры просчитывали под счетчиком. Найденные величины радиоактивности органического вещества, синтезированного при фотосинтезе, вычисляли в импульсах на литр. Эти величины характеризуют зависимость фотосинтеза от света на различных глубинах, так как единственным фактором, изменение которого влияло на скорость фотосинтеза и, следовательно, на вхождение C^{14} в органическое вещество клеток фитопланктона, при описанных выше условиях постановки опыта является свет. Нанеся на график полученные величины активности, выраженные в процентах от величины активности в поверхностной пробе, которую принимали за 100%, можно получить наглядное графическое изображение толщины фотосинтезирующего слоя.

Результаты определений толщины фотосинтезирующего слоя в Волжском отроге Рыбинского водохранилища в разные сезоны приведены на рис. 1. Эти результаты показывают, что в Рыбинском водохранилище толщина продуктивного слоя воды очень мала из-за малой светопрозрачности воды. Уже на глубине 2 м величина фотосинтеза составляет от 15% («цветение» диатомовыми) до 4% («цветение» синезелеными) этой величины в поверхностном слое. Толщина фотосинтезирующего слоя в Моложском и Шекснинском отрогах Рыбинского водохранилища, повидимому, еще меньше вследствие более высокой цветности воды, характерной для этих участков водохранилища.

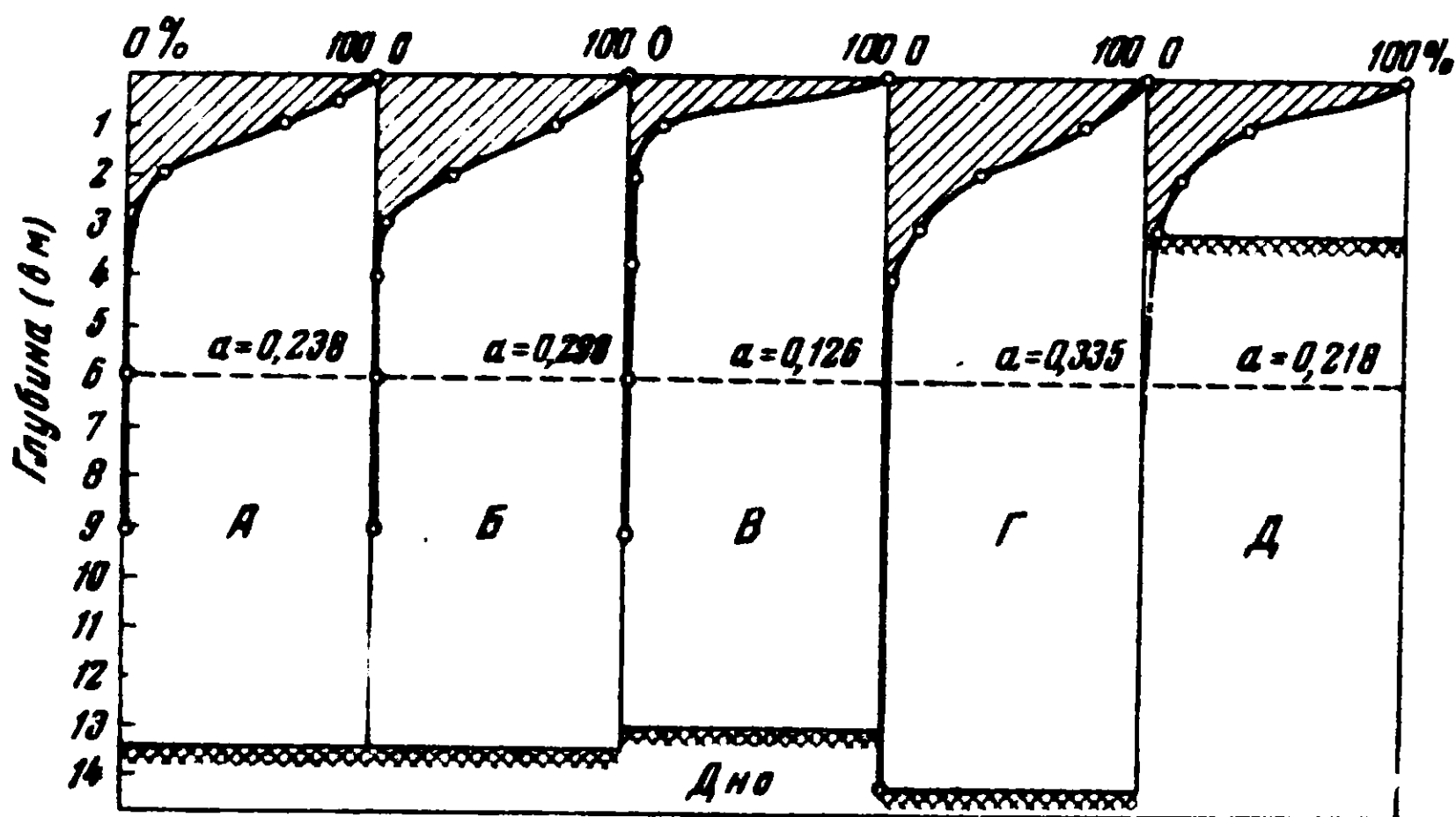


Рис. 1. Толщина фотосинтезирующего слоя в Волжском отроге Рыбинского водохранилища и в р. Волге

А — Волжский отрог, 3/VI, «цветение» диатомовыми, цветность 50°, прозрачность 1,1 м; Б — там же 28/VI, отмирание диатомовых, цветность 45°, прозрачность 1,2 м; В — там же 22/VII, «цветение» синезелеными, цветность 50°, прозрачность 1,05 м; Г — там же, 27 X, отмирание синезеленых, цветность 30°, прозрачность 1,6 м; Д — р. Волга выше г. Ставрополя, 2 IX, цветность 40°, прозрачность 0,55 м

Чтобы характеризовать количественно зависимость фотосинтеза фитопланктона от светопрозрачности воды, мы определяли величину, обозначенную нами условно как коэффициент a . Эту величину вычисляли на основании графиков, характеризующих толщину фотосинтезирующего слоя (рис. 1). Она соответствует отношению площади ограниченной кривой, заштрихованной на графике, к общей площади графика, взятой до глубины 6 м, т. е. до средней глубины Рыбинского водохранилища.

Как видно из самих графиков, соотношение указанных площадей и будет показывать, какую часть составляет продуктивность водной толщи при данных условиях светопрозрачности воды от максимальной возможной продуктивности, которая наблюдалась бы в этой толще воды при полном отсутствии поглощения света водой и равномерном распределении фитопланктона. Таким образом, рассчитывая коэффициент a , можно охарактеризовать количественно (в относительных величинах) светопрозрачность водной толщи водоема с точки зрения влияния ее на продуктивность фотосинтеза фитопланктона. Практически для нахождения коэффициента a график зависимости величины фотосинтеза от проникновения света, построенный так, как показано на рис. 1, разрезают по линии, соответствующей глубине 6 м и вдоль кривой, а затем взвешиванием на ве-

сах определяют отношение заштрихованной площади, ограниченной кривой, ко всей площади графика до глубины 6 м, принимаемой за единицу.

Вычисление коэффициента a дает возможность не только судить о зависимости фотосинтеза от светопроницаемости воды, но и позволяет (как это будет показано ниже) рассчитывать общую продуктивность водной толщи, исходя из данных о продуктивности поверхностного слоя. Величины коэффициента a , рассчитанные для графиков (на рис. 1), показывают, что основным фактором, влияющим на толщину фотосинтезирующего слоя, является цветность воды. Прозрачность, определяемая по диску Секки и зависящая главным образом от присутствия в воде взвешенных частиц, влияет на толщину фотосинтезирующего слоя в меньшей степени. Так, например, коэффициент a , вычисленный для р. Волги в 20 км выше г. Ставрополя при цветности воды 40° и прозрачности 0,55 м, был выше (и, следовательно, ее светопроницаемость больше), чем для воды Волжского отрога при цветности воды 50° и прозрачности 1,05 м. Из данных, представленных на этих графиках, видно также, что в периоды отмирания водорослей коэффициент a выше, чем в периоды «цветения воды» этими же водорослями. Этот факт указывает на то, что на светопроницаемость водной толщи влияет сам фитопланктон, поглощающий часть света.

2. Применение радиоактивного углерода для анализа вертикального распределения фитопланктона и изучения его миграций в толще воды

Для изучения экологии фитопланктона очень важно было найти способ быстрого определения вертикального распределения фитопланктона в толще воды. Применяемые в настоящее время для этой цели методы, такие, как подсчет клеток под микроскопом или анализ содержания хлорофилла в пробах воды, взятых с разных горизонтов, слишком трудоемки при массовых исследованиях. Гораздо более простым и удобным оказался в этом отношении примененный нами изотопный метод изучения вертикального распределения и миграций фитопланктона. Сущность этого метода заключается в следующем. С разных горизонтов берут пробы воды. Воду в равных объемах наливают в склянки, в которые затем добавляют равное количество радиоактивного карбоната. Склянки помещают в условия одинакового освещения. Через 1—2 часа воду из склянок профильтровывают через мембранные фильтры и на этих фильтрах определяют радиоактивность фитопланктона.

Очевидно, что в подобном опыте единственным фактором, влияющим на потребление фитопланктоном радиоактивного углерода углекислоты в процессе фотосинтеза, является количество жизнедеятельного фитопланктона в исходной воде, так как размножение фитопланктона здесь исключено из-за кратковременности опыта, и все прочие условия, могущие влиять на фотосинтез, одинаковы во всех склянках¹. Поэтому, если изобразить графически найденные активности фильтров, рассчитанные в импульсах на литр, приняв активность фильтра поверхностной пробы за 100% или за единицу, получим картину вертикального распределения жизнеспособного фитопланктона в толще воды. Сделав подобные анализы вертикального распределения фитопланктона в толще воды через каждые 2—4 часа в течение суток, что технически не представляет труд-

¹ В случае наличия вертикальной термической стратификации необходимо внести только поправку на разность в содержании карбонатов в воде в поверхностной пробе и пробах, взятых ниже температурного скачка.

ности, можно проследить за вертикальными миграциями фитопланктона в толще воды.

На рис. 2 приводятся результаты такого опыта применения C^{14} для выявления вертикальной миграции синезеленых водорослей (главным образом *Aphanizomenon* и *Microcystis*) в период цветения в конце июля 1954 г. в Волжском отроге. Пробы брали каждые 4 часа со следующих глубин: поверхность; 2; 3; 6; 9; 10,5 и 12 м, а также у дна при общей глубине 14 м. Одновременно с анализом вертикального распределения фитопланктона была определена толщина фотосинтезирующего слоя и определялась температура каждые 4 часа. Как показывает рис. 2, в 12 час. дня в штилевую погоду кривая вертикального распределения водорослей

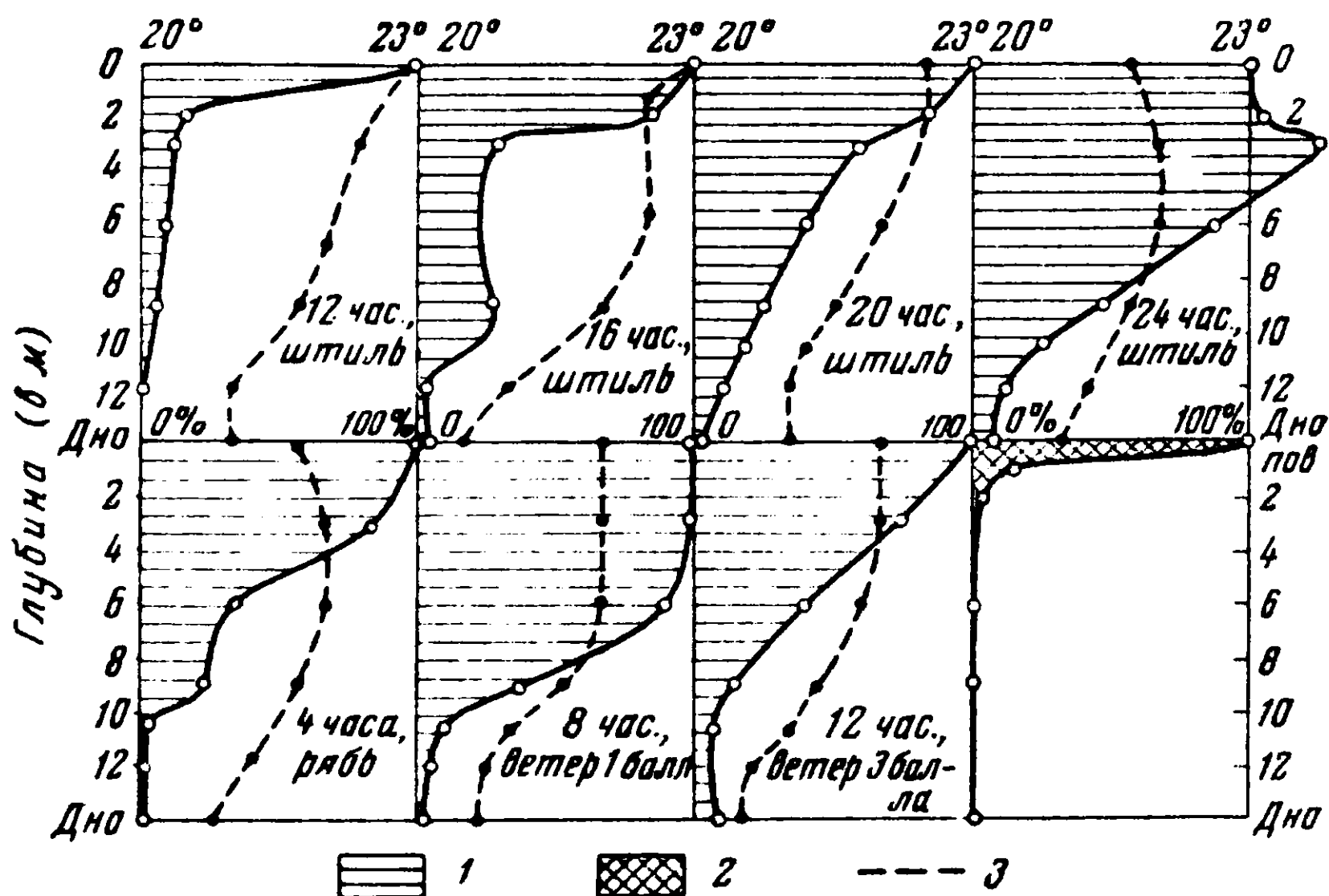


Рис. 2. Вертикальное распределение фитопланктона в разное время суток в Волжском отроге Рыбинского водохранилища 22—23/VII 1954 г.

1 — относительное количество фитопланктона; 2 — относительная величина фотосинтеза, 3 — температура воды

в толще воды очень близко следует кривой, показывающей зависимость фотосинтеза от светопроницаемости воды, т. е. толщину фотосинтезирующего слоя. Следовательно, водоросли активно поднимаются к свету, распределение которого в толще воды, очевидно, и определяет характер вертикального распределения водорослей. К вечеру водоросли постепенно мигрируют в толщу воды, причем распределение температур в это время указывает на активный характер этой миграции. Ночью максимум водорослей наблюдается на глубине 3 м и живой фитопланктон появляется ниже температурного скачка (10,5 м). Перемещению фитопланктона в это время способствует и опускание охлажденных поверхностных слоев воды. Однако в 4 часа утра, несмотря на продолжающееся опускание верхних слоев воды, водоросли активно поднимаются вверх. К 8 час. утра поднялся ветер, несколько осложнивший картину в конце опыта. Но из распределения водорослей в 12 час. дня в конце опыта видно, что если бы не влияние ветрового перемешивания воды, то кривая распределения водорослей в это время была бы такой же, как и в 12 час. предыдущего дня.

Постановка описанного опыта и обработка материалов заняли два рабочих дня, тогда как выяснение вертикального распределения путем подсчета водорослей под микроскопом (50 проб) заняло бы больше недели. Кроме того, изотопный метод имеет то преимущество, что с его помощью учитывается распределение живого продуцирующего фитопланктона.

Результаты описанных выше опытов указывают на активный характер миграции фитопланктона. Изучение миграций фитопланктона, их механизма и биологического смысла представляет большой интерес. Возможно, что эти миграции связаны с динамикой биогенных элементов и изменением соотношения различных форм углекислоты в разных слоях воды в течение суток.

Определение вертикального распределения живого фитопланктона посредством изотопного метода, будучи совмещено с учетом распределения общей биомассы фитопланктона, безусловно, поможет решению такой важной проблемы гидробиологии, как определение соотношения живого и мертвого фитопланктона и выяснение динамики его репродукции и отмирания. В наших опытах мы применили этот метод наряду с другими анализами для определения степени светового голодания фитопланктона и общей продукции фитопланктона в расчете на 1 м^2 поверхности водоема.

3. Определение степени светового голодания фитопланктона при помощи C^{14}

Для изучения взаимодействия фитопланктона с внешними факторами существенную помощь может оказать отыскание простого способа, позволяющего количественно характеризовать степень светового голодания фитопланктона.

Если бы фитопланктон был распределен равномерно в толще воды, то процент фитопланктона, испытывающего световое голодание, можно было бы определить, найдя отношение всей заштрихованной площадки на рис. 3А, ограниченной кривой зависимости фотосинтеза от светопрозрачности воды, к общей площади графика, принятой за 100%. Однако фитопланктон не распределен в толще воды равномерно. Более того, как мы видели выше, он способен активно подниматься, чтобы избежать светового голодания. Поэтому для количественной характеристики светового голодания фитопланктона необходимо определять одновременно зависимость фотосинтеза от светопрозрачности воды (толщину фотосинтезирующего слоя) и вертикальное распределение фитопланктона. Нанеся на график кривые, характеризующие обе эти зависимости, можем количественно определить процент фитопланктона, голодающего из-за недостатка света.

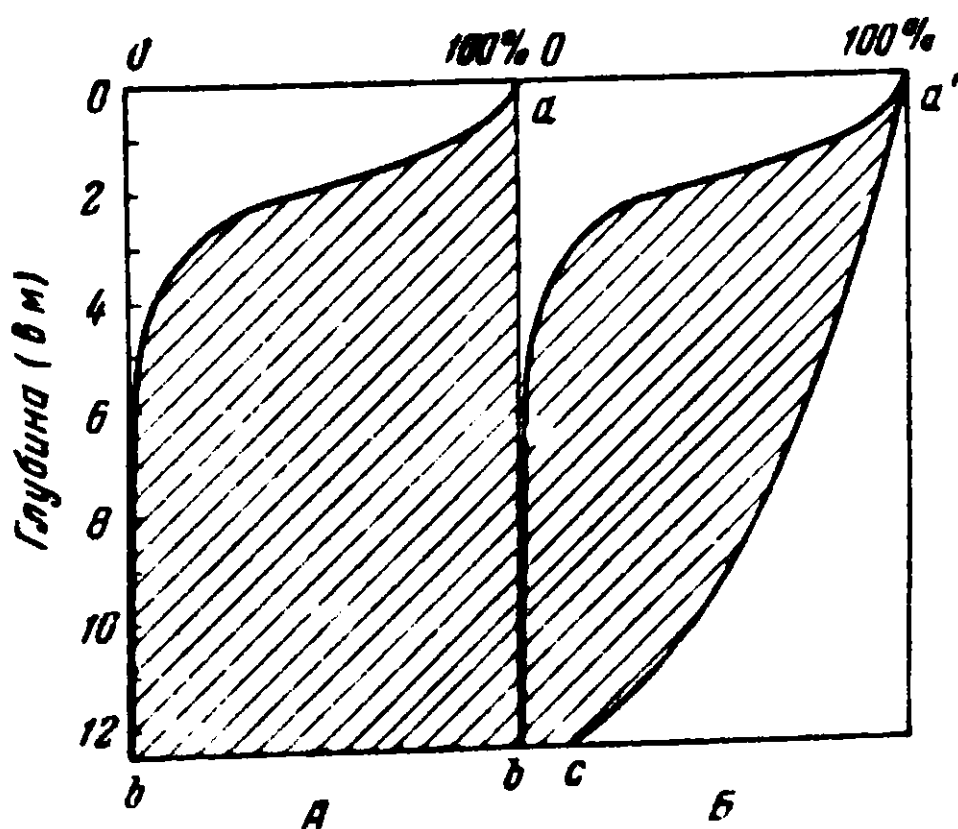


Рис. 3. Графики для определения степени светового голодания фитопланктона (схема). Объяснение в тексте

Построение такого графика схематически изображено на рис. 3Б. Процент фитопланктона, испытывающего

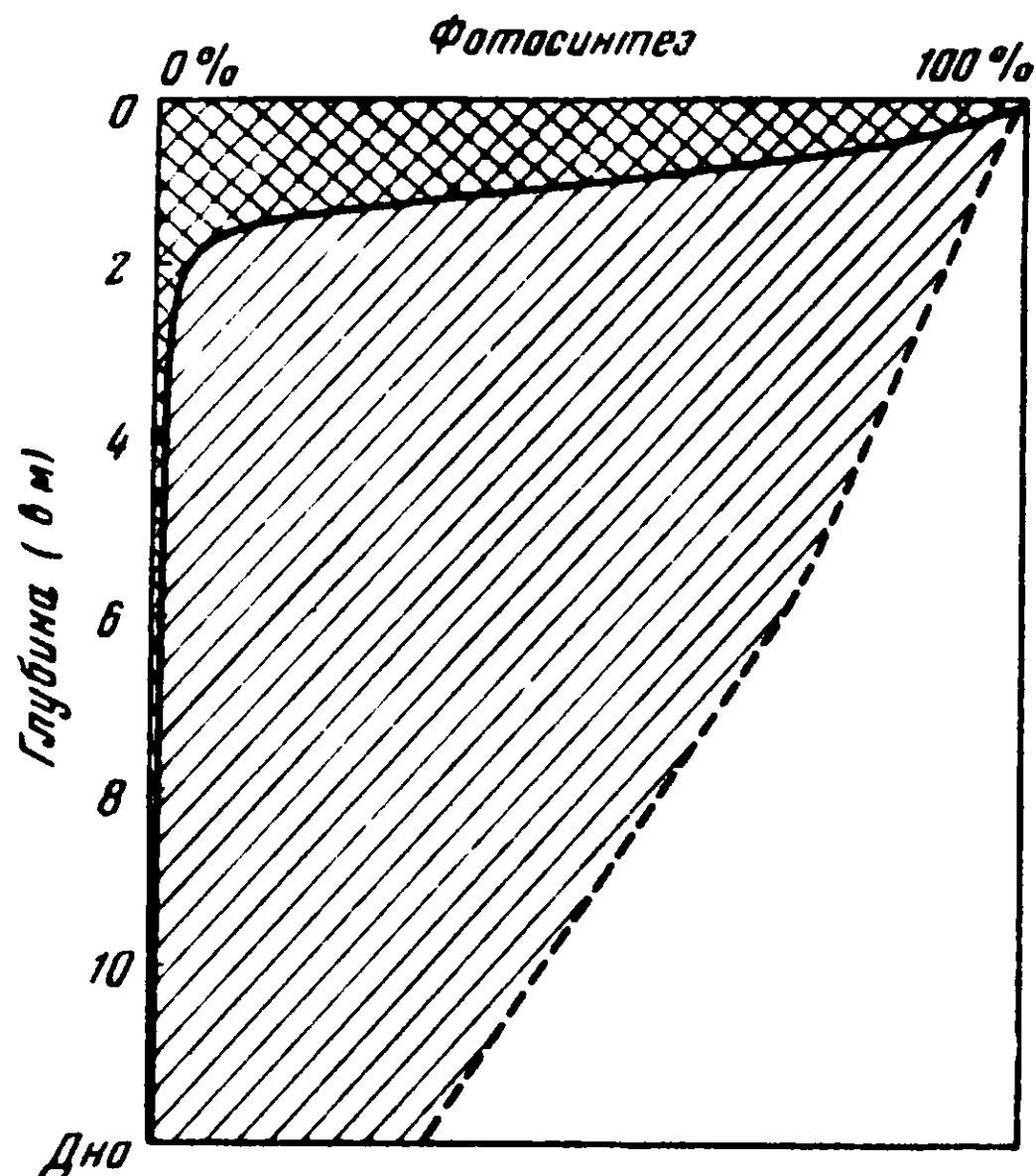


Рис. 4. График для определения степени светового голодания фитопланктона в Волжском отроге Рыбинского водохранилища 15/VII, 1954 г. Ветер — около 5 баллов

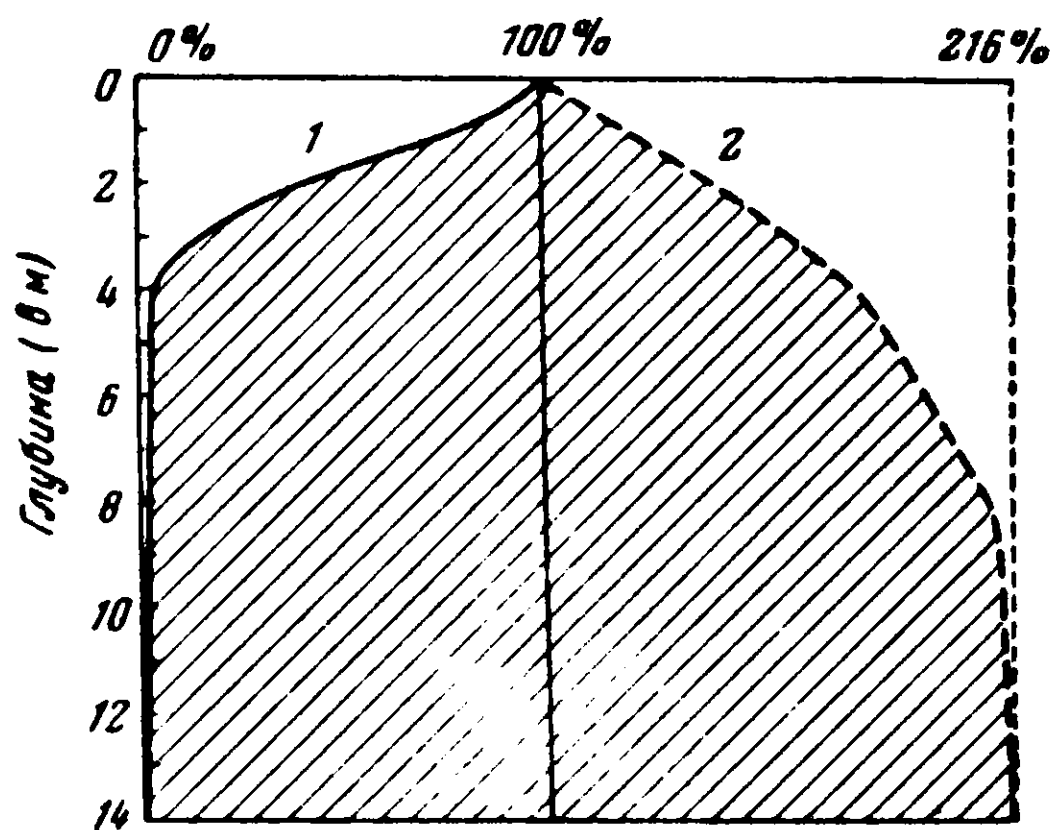


Рис. 5. График для определения степени светового голодания фитопланктона в Волжском отроге Рыбинского водохранилища 27/X 1954 г.

1 — относительная величина фотосинтеза; 2 — относительное количество фитопланктона

условиях постоянного светового голодания. При этом основным фактором, приводящим к световому голоданию, является ветровое перемешивание воды, увлекающее фитопланктон в зону полной темноты. Так, в штилевую

световое голодание, вычисляется как отношение заштрихованной площади графика, ограниченной обеими кривыми, к площади графика ($aa'sb$), ограниченной кривой вертикального распределения фитопланктона и принимаемой за 100%. Степень светового голодания фитопланктона, вычисляемая как процент фитопланктона, голодающего из-за недостатка света, определяется следующим образом. Пробы поверхностной воды с добавленным туда меченым карбонатом опускают на разные глубины в водоем на несколько часов для определения толщины фотосинтезирующего слоя. Одновременно для анализа вертикального распределения фитопланктона берут пробы воды с разных глубин. После добавления в них меченого карбоната эти пробы в склянках выставляются на свет на 1—2 часа. Затем все пробы фиксируют, фильтруют и фильтры просчитывают под счетчиком. Все найденные величины активности вычисляют в импульсах на литр и наносят на график, подобный изображенному на рис. 3Б. Отношение площадей, ограниченных кривыми, которое характеризует степень светового голодания фитопланктона, определяют путем взвешивания на весах, вырезанных частей рисунка.

Проведенные нами определения в Рыбинском водохранилище процента фитопланктона, испытывающего световое голодание, показали, что большая часть фитопланктона находится здесь в

погоду 22 июля процент фитопланктона, голодающего из-за недостатка света, составлял 62. При ветре силою около 3 баллов этот процент увеличился до 87. При ветре около 5 баллов (15 июля) процент фитопланктона, испытывающего световое голодание, составил уже 90 (рис. 4). После сильного шторма 27 октября, который вызвал обратную стратификацию фитопланктона, процент голодающего фитопланктона составил 93 (рис. 5). Для Рыбинского водохранилища характерны очень жестокий ветровой режим, постоянные штормы и, вследствие этого, почти полное отсутствие термической вертикальной стратификации в водоеме. Наши данные показывают, что сочетание высокой цветности воды и неблагоприятного ветрового режима больших искусственных водоемов является одной из важных причин, вызывающих угнетение фитопланктона, который (по данным К. А. Гусевой) в Рыбинском водохранилище беднее, чем, например, в Учинском водохранилище, в котором специально борются с «цветением».

4. Применение изотопного метода для определения общей продуктивности фитопланктона в водной толще

Гидробиологи до сих пор еще не имеют универсального и удобного метода, позволяющего определять и рассчитывать общую продуктивность фитопланктона в водоеме. Потребность в разработке такого метода возникает вследствие того, что правильное определение продукции органического вещества в водоемах, необходимое для оценки их продуктивности, неизбежно требует большого числа определений фотосинтеза фитопланктона в водной толще водоема, так как эта продукция сильно варьирует в разных точках водоема и в разные сезоны. В настоящее время существуют два способа определения общей продукции фитопланктона в водной толще. Первый способ заключается в опускании склянок с пробами воды, взятой с разных глубин, на эти же глубины с целью определения в них фотосинтеза по количеству выделенного кислорода. Существенным недостатком указанного метода является то, что для проведения подобных опытов необходимо делать длительные остановки судна. Это делает метод мало пригодным для массовых определений продуктивности в экспедиционных условиях, особенно в морских экспедициях.

Второй метод определения продуктивности фитопланктона применялся Стиманом Нильсеном (Steeman Nielsen, 1952b) в рейсе на «Галатее». При этом методе не требовались остановки судна. Расчеты величины фотосинтеза автор вел по эмпирической формуле, подобранной им для условий Индийского океана. Для других морей формула Стимана Нильсена оказалась непригодной. Следует также отметить, что в эту эмпирическую формулу не входил даже фактор зависимости фотосинтеза в толще воды от ее светопропускаемости.

Чтобы получить возможность определить общую продукцию фитопланктона в водной толще без специальной остановки судна для опускания склянок в водоем, достаточно определить величину фотосинтеза в поверхностной пробе, для чего нет необходимости опускать склянку в водоем. Затем надо рассчитать продукцию на всю толщу воды и внести поправки на убывание скорости фотосинтеза вследствие поглощения света водой и неравномерного распределения фитопланктона в толще воды. Посредством изотопного метода, как мы видели выше, можно легко вычислить обе эти поправки. Для нахождения общей поправки, в которой учитывались бы одновременно и зависимость фотосинтеза от поглощения

света водой и неравномерного распределения фитопланктона, необходимо только перемножить соответствующие поправки.

Определение общей продукции фитопланктона в водной толще с применением изотопного метода можно проводить следующим образом. На станции с судна берут пробы по горизонтам для анализа вертикального распределения фитопланктона с применением меченого карбоната, как было описано выше. Для определения фотосинтеза в поверхностном слое воду с поверхностного горизонта наливают в две склянки, одну из которых затемняют. Затем в склянки добавляют изотоп и их инкубируют на палубе в аквариуме, где поддерживают температуру, приблизительно равную температуре водоема, или буксируют за судном, если последнее имеет небольшую скорость хода. Величину фотосинтеза в склянках определяют так, как было описано выше.

Для вычисления поправок на зависимость фотосинтеза от света необходимо еще определить зависимость фотосинтеза от светопроницаемости воды. Характеристику зависимости фотосинтеза от света можно получить, опустив склянки с поверхностной водой и добавленным в нее меченым карбонатом на разные глубины на 2—4 часа, как это было описано выше (стр. 275). Однако, ввиду того, что указанная зависимость не испытывает резких колебаний во времени в определенных районах исследуемого водоема, можно не определять этой зависимости (толщину фотосинтезирующего слоя) на каждой станции, а делать это по мере необходимости, исходя из конкретной обстановки.

Результаты всех анализов вносят в расчетную таблицу (табл. 1), в которой на основании полученных данных рассчитывают поправочные коэффициенты для учета зависимости фотосинтеза от проникновения света в воду и неравномерного вертикального распределения фитопланктона, причем величины радиоактивности фильтров из поверхностных проб принимают равными единице.

Таблица 1

Расчет поправочных коэффициентов для вычисления величин фотосинтеза на разных глубинах

(22 июля 1954 г., Волжский отрог Рыбинского водохранилища. «цветение синезелеными»)

Глубина (в м)	Определение толщины фотосинтезирующего слоя		Анализ вертикального распределения фитопланктона в толще воды		Общий поправочный коэффициент для вычисления величин фотосинтеза по глубинам
	зависимость интенсивности фотосинтеза от глубины (в имп./л)	поправочный коэффициент на проникновение света в толщу воды	распределение фитопланктона в толще воды; фотосинтез в условиях одинакового освещения; (в имп./л)	поправочный коэффициент на неравномерное распределение фитопланктона	
0	2072	1,00	858	1,00	1,00
1	282	0,136	560	0,652	0,088
2	68	0,032	160	0,187	0,0059
4	29	0,014	112	0,131	0,0018
6	13	0,007	94	0,112	0,0005
9	6	0,003	58	0,063	0,00018

Потом перемножением этих коэффициентов находят величины общих поправочных коэффициентов для разных глубин, и по этим величинам строят общую поправочную кривую (рис. 6), учитывающую влияние

обоих факторов на фотосинтез. Затем, найдя путем взвешивания отношения заштрихованной площади графика, ограниченной кривой ab , к общей площади графика до того горизонта, до которого производили измерения, вычисляют поправочный коэффициент, дающий возможность рассчитать продукцию во всей водной толще, исходя из величины продукции в поверхностном слое. Обозначим суточную продукцию фитопланктона в 1 м^3 поверхностной воды через C_{ϕ} , а глубину, до которой велось измерения, через l . Тогда полную продукцию фитопланктона в граммах органического углерода под 1 м^2 поверхности водоема (C_s) можно вычислить по следующей формуле:

$$C_s = C_{\phi} K l$$

В этой формуле величина ($C_{\phi} l$) соответствует продукции фитопланктона, которая наблюдалась бы в столбе воды сечением в 1 м^2 и высотой l в том случае, если бы вода не поглощала света и фитопланктон был распределен равномерно. Коэффициент K соответствует поправке, необходимость которой вызвана неравномерным вертикальным распределением света и фитопланктона.

В качестве примера приведем результаты определения продуктивности фитопланктона под 1 м^2 поверхности водоема, произведенное в Волжском отроге Рыбинского водохранилища 22 июля 1954 г. В табл. 1 приведены расчеты поправочных коэффициентов на действие отдельных факторов, влияющих на продуктивность фитопланктона, и общие поправочные коэффициенты. По величинам этих коэффициентов построен график (рис. 6), суммирующий данные поправки. Определением отношения площади графика, ограниченной поправочной кривой ab (заштрихована), к общей площади графика (до глубины 6 м), найден основной поправочный коэффициент K , равный в этом случае 0,114. Продукция фотосинтеза в поверхностной воде за сутки оказалась равной 4,21 г углерода на 1 м^3 . Отсюда суточная продукция под 1 м^2 поверхности составила 2,87 г ($4,21 \times 6 \times 0,114$), причем продукция в верхнем слое толщиной 0,5 м составила в этом случае 66% общей продукции всей водной толщи. Это объясняется не только малой толщиной фотосинтезирующего слоя (кривая ac на рис. 6), но и тем, что наблюдение было проведено в штилевую погоду, когда фитопланктон был сконцентрирован в поверхностном слое (кривая ad на рис. 6).

Постановка подобного определения продуктивности фитопланктона и обработка материалов занимают в сумме не более 3 часов

Рис. 7 показывает величину продукции фитопланктона (фотосинтез) в поверхностном слое воды Волжского отрога Рыбинского водохранилища в разное время вегетационного периода. Изменения этой величины по месяцам довольно точно отражают смену форм фитопланктона

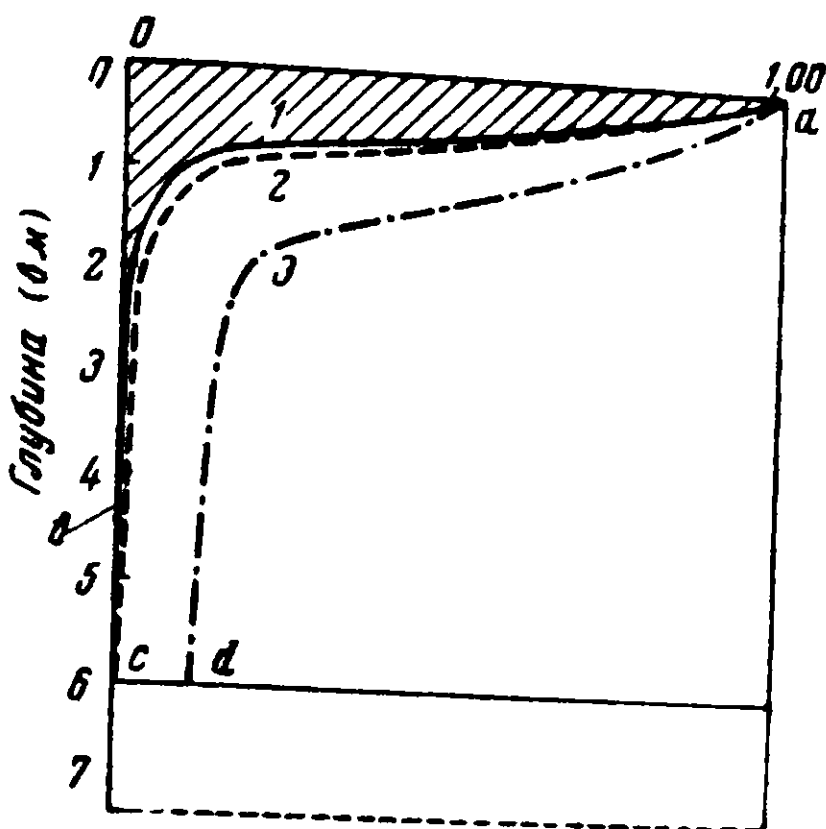


Рис. 6. График для определения величины общего поправочного коэффициента для вычисления суммарной продукции фитопланктона в столбе воды. Данные для 22/VII 1954 г., Волжский отрог Рыбинского водохранилища

1 — общий поправочный коэффициент; 2 — поправочный коэффициент на поглощение света водой; 3 — поправочный коэффициент на неравномерное вертикальное распределение фитопланктона

Первый максимум, приходящийся на начало июня, совпал с «цветением воды» диатомовыми (*Asterionella* и *Melosira*). Минимум в начале июля приходится на время отмирания синезеленых, а последующий максимум

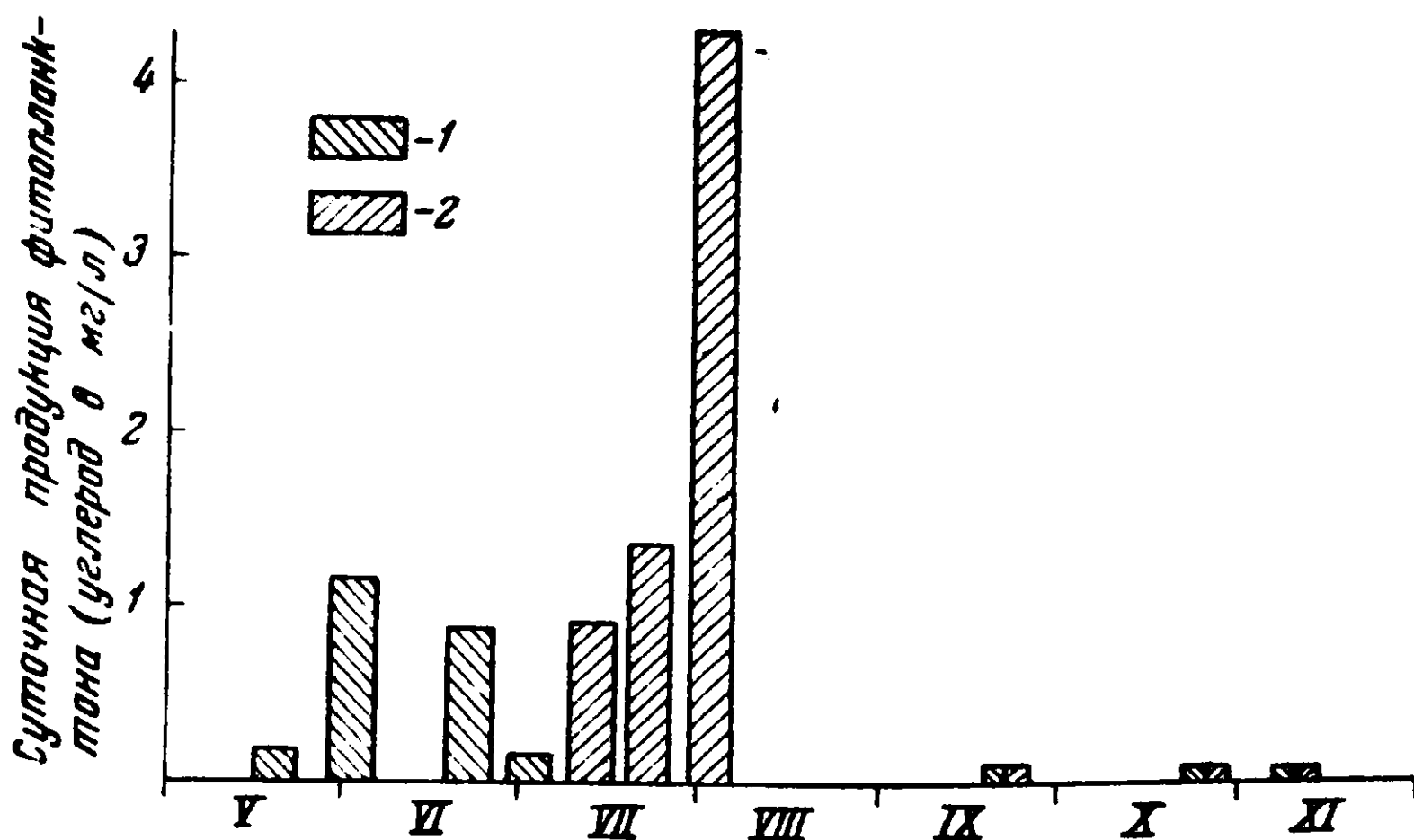


Рис. 7. Изменения суточной продукции фитопланктона (фотосинтеза) в поверхностном слое воды Волжского отрога Рыбинского водохранилища в 1954 г.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые

совпал с моментом «цветения» синезелеными (*Aphanizomenon* и *Microcystis*).

5. Определение суточного хода фотосинтеза с применением радиоактивного углерода

Высокая чувствительность изотопного метода позволяет определять величину фотосинтеза за короткие промежутки времени (порядка нескольких минут) в небольших объемах воды при естественной концентрации фитопланктона. Поэтому мы применили этот метод для определения суточного хода фотосинтеза фитопланктона в водоеме. Для постановки подобных опытов склянку емкостью 1—2 л наполняли на $\frac{3}{4}$ водой из водоема; в склянку добавляли раствор изотопа и помещали ее в водоем. Через каждые $2\frac{1}{2}$ часа из нее отбирали пробы воды объемом 30—40 мл, которые тут же фиксировали и отфильтровывали через мембранные фильтры. Активность фильтра определяли счетчиком и рассчитывали в импульсах на 1 л. Результаты опытов показывают, что ночью происходит выход C^{14} из клеток вследствие окислительного распада органических веществ, синтезированных в процессе фотосинтеза днем (рис. 8). Максимальная скорость фотосинтеза в поверхностном слое приходится на первую половину дня.

На рис. 9 приводятся результаты анализа суточного хода фотосинтеза осенью, в пасмурный день. В этом же опыте исследовалось влияние удаления свободной углекислоты на ход фотосинтеза. Свободная углекислота связывалась путем доведения реакции воды до слабощелочной по фенол-фталенину. Оказалось, что при слабощелочной реакции в отсутствии свободной углекислоты фотосинтез фитопланктона сильно угнетается. При этом, что очень важно, в отсутствии свободной углекислоты потеря органического вещества вследствие ночного дыхания (рис. 9а) сильно

возрастает по отношению к дневной его продукции в процессе фотосинтеза (рис. 9В). Без свободной углекислоты эта потеря составляет 54%

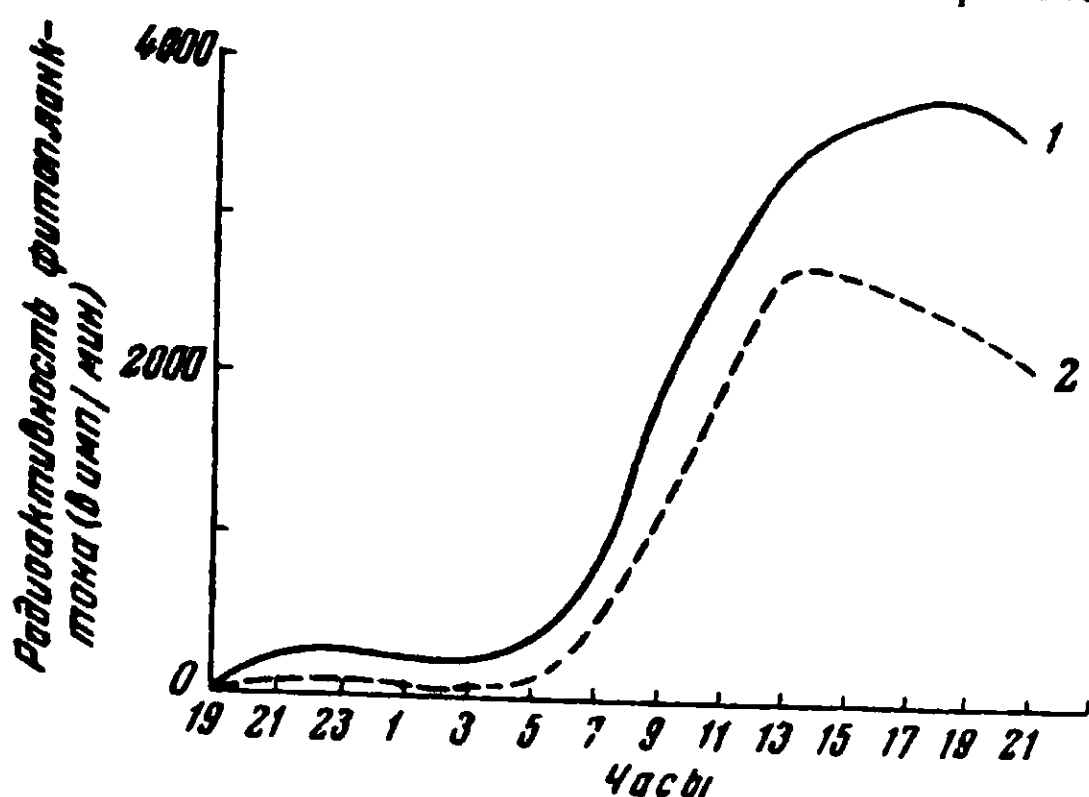


Рис. 8. Суточный ход фотосинтеза фитопланктона в Волжском отроге Рыбинского водохранилища 15/VII 1954 г

1 — на поверхности; 2 — на глубине 0,5 м

продукции, тогда как в присутствии свободной углекислоты потеря снижается до 28%. Следовательно, полное исчезновение свободной углекислоты в водоеме — явление очень частое в период «цветения» — может тормозить фотосинтез. Угнетением жизнедеятельности фитопланктона, вызванным отсутствием свободной углекислоты, можно объяснить и тот факт, что при сильном развитии нитчаток, потребляющих целиком свободную углекислоту, вегетация фитопланктона на мелководных участках водоема полностью прекращается, и нитчатки «вытесняют» фитопланктон.

Выводы

1 Разработаны приемы, позволяющие применить новый высокочувствительный метод определения фотосинтеза посредством радиоактивного углерода C^{14} для решения различных вопросов экологии и физиологии фитопланктона, связанных с его основной функцией — первичной продукцией органического вещества в водоеме. Опыты были проведены в Рыбинском водохранилище

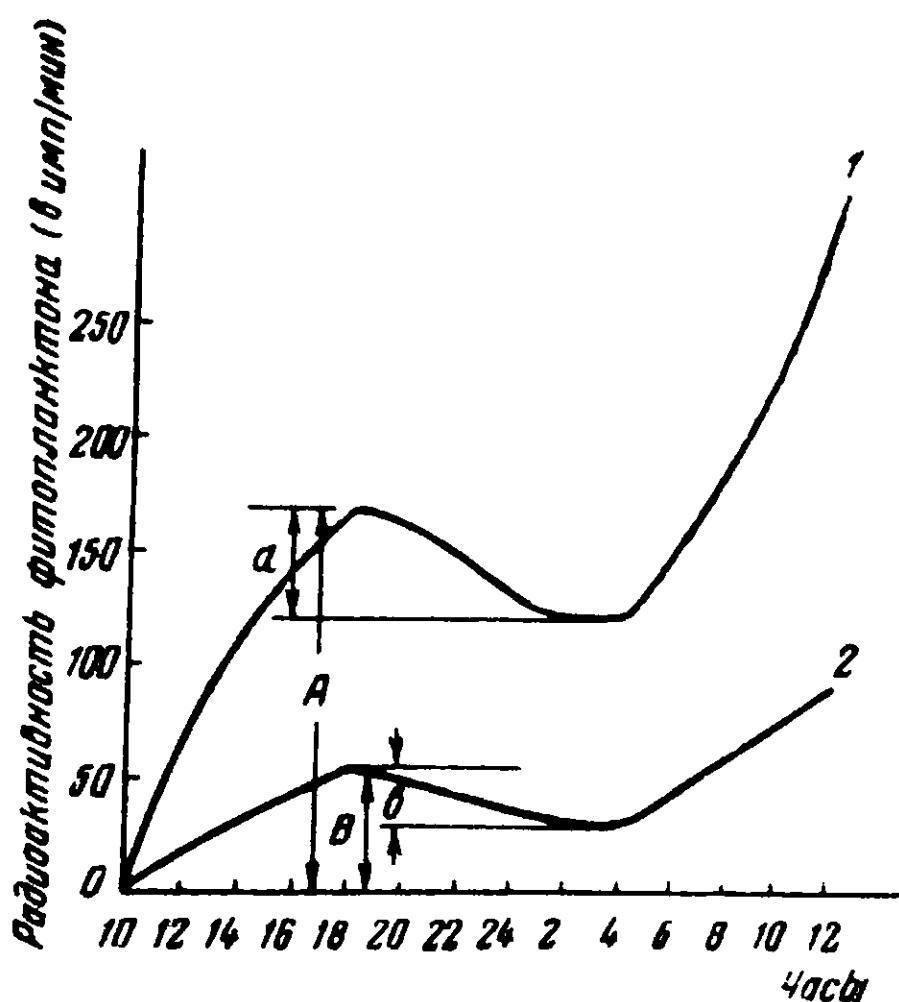


Рис. 9. Суточный ход фотосинтеза фитопланктона в поверхностном слое воды Волжского отрога Рыбинского водохранилища 22/IX 1954 г

1 — при содержании свободной углекислоты; 2 — в отсутствие свободной углекислоты

2. Установлено, что применение радиоактивного углерода дает возможность быстро и точно определять зависимость фотосинтеза фитопланктона в водоеме от светопроницаемости воды. При помощи этого метода можно анализировать вертикальное распределение жизнедеятельности фитопланктона в толще воды и его миграции, а также количественно характеризовать световое голодание фитопланктона в водоеме в разных условиях. Применение C^{14} позволяет также анализировать суточный ход фотосинтеза.

3. Определение зависимости фотосинтеза от проникновения света (толщины фотосинтезирующего слоя) и распределения фитопланктона в толще воды при помощи C^{14} позволяет рассчитать полную продуктивность фитопланктона во всей водной толще, исходя из величины фотосинтеза в поверхностном слое. Тем самым применение C^{14} дает возможность определять полную продуктивность фитопланктона без специальных остановок судна на длительное время, необходимое для выдерживания склянок в водоеме, что особенно важно в условиях морских экспедиций.

4. Описанные опыты, проведенные на Рыбинском водохранилище, позволили выяснить влияние разных экологических факторов на величину фотосинтеза фитопланктона в этом водоеме.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. Сообщение I. Тр. лимнолог. станции в Косине, вып. 18.
- Кузнецов С. И. 1955. Использование радиоактивной углекислоты C^{14} для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. Сб. «Изотопы в микробиологии». Тр. Совещ. по применению меченых атомов в микробиологии. Изд-во АН СССР.
- Сорокин Ю. И. 1954. Химизм водородной редукции сульфатов. Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, т. 3.
- Шербakov А. П. 1953. Продукция органического вещества фитопланктона в Глубоком озере. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. V.
- Calvin M., Heidelberger C. a. Reid A. F. 1948. Isotopic Carbon. N. Y.
- Steemann Nielsen F. 1951. Measurement of the production of organic matter in the sea. Nature, v. 167, No. 4252.
- Steemann Nielsen F. 1952a. Production of the organic matter in the sea. Nature, v. 169, No. 4310.
- Steemann Nielsen F. 1952b. The use of isotopic carbon for measuring organic production in the sea. Journ. Conseil Explor. Mer., v. 18, No. 2.

ПОТЕРИ НАУКИ

ПАМЯТИ НИНЫ ВАСИЛЬЕВНЫ МОРОЗОВОЙ-ВОДЯНИЦКОЙ И ТАТЬЯНЫ ФЕДОРОВНЫ ЩАПОВОЙ

В 1954 году гидробиологи понесли тяжелые утраты. 20 августа 1954 г. скончалась после тяжелой и продолжительной болезни Нина Васильевна Морозова-Водяницкая — доктор биологических наук, профессор альголог, сотрудник Севастопольской биологической станции. 27 сентября погибла при аварии самолета возвращавшаяся из экспедиции с Сахалина Татьяна Федоровна Шапова, доктор биологических наук, альголог, старший научный сотрудник Института океанологии Академии наук СССР.

Нина Васильевна и Татьяна Федоровна — ботаники, посвятившие свою жизнь изучению морских водорослей. Обе были ученицами Владимира Митрофановича Арнольди.

Исследовательские пути Нины Васильевны и Татьяны Федоровны во многом были различны, но практическая направленность и широкая биологическая основа были сходны. Оба исследователя ставили первоочередной задачей изучение прибрежных водорослей — макрофитов, играющих важную роль в продуктивности морей.

НИНА ВАСИЛЬЕВНА МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ

Нина Васильевна родилась 23 января 1893 г. в Харькове. В 1910 г. она окончила Харьковскую гимназию с золотой медалью, поступила на физико-математический факультет Харьковских высших женских курсов, и в 1915 г. получила диплом первой степени по специальности альголога-гидробиолога.

Еще студенткой (с 1912 по 1915 г.) Нина Васильевна работала при кафедре ботаники Харьковских высших женских курсов у В. М. Арнольди, а с 1915 по 1921 г. там же состояла штатным ассистентом, работая одновременно ассистентом в ботаническом кабинете Харьковского ветеринарного института у проф. В. И. Цингера.

Занимаясь с 1919 по 1922 г. преподаванием в средней школе и работая во внешкольном подотделе Харьковского отдела народного образования, Нина Васильевна вела научную работу под руководством В. М. Арнольди. В напечатанных за это время работах «Очерк рода *Pediastrum*» и «Гомологические ряды как основа классификации рода *Pediastrum*» детально анализируется в систематическом отношении род *Pediastrum*. В интересном и оригинальном труде «Гомологические ряды как основа классификации рода *Pediastrum*», Нина Васильевна на обширном материале, собранном в водоемах Тверской губ., описала не только типичные, но и переходные формы, которые помогли связать типичных представителей непре-



Нина Васильевна Морозова-Водяницкая
(1893—1954)

рывной целью. Рисунки, сделанные Ниной Васильевной, убедительно демонстрируют ясную картину гомологических рядов полиморфного рода *Pediastrum*.

Нина Васильевна принимала деятельное участие в создании Новороссийской биологической станции и вела там работы с морскими макрофитами. В период с 1922 по 1931 г. Нина Васильевна тщательно изучала видовой состав водорослей Новороссийской бухты, провела детальные исследования экологии водорослей. В этой работе Нина Васильевна установила влияние комплекса факторов среды на развитие водорослей.

Большое практическое значение имела работа Нины Васильевны по санитарно-биологическому анализу морской воды. На основании детальных исследований Нина Васильевна составила список водорослей, являющихся руководящими формами при биологическом анализе воды и характеризующих ту или иную степень ее загрязнения.

На Новороссийской биологической станции была проведена большая работа по количественному учету донной растительности Новороссийской бухты. Материалы этой работы позволили Нине Васильевне вычислить годовую продукцию многих видов водорослей Черного моря и определить для них так называемый *P/V* коэффициент (отношение продукции к биомассе).

С 1939 по 1942 г. Нина Васильевна работала профессором кафедры гидробиологии Ростовского государственного университета и одновременно — старшим научным сотрудником Новороссийской биологической стан-

ции им. В. М. Арнольди. В начале 1941 г. Высшей аттестационной комиссией Нина Васильевна была утверждена в ученом звании профессора.

В период Великой Отечественной войны Нина Васильевна работала в стационаре Института эволюционной морфологии Академии наук СССР сначала на оз. Иссык-Куль, позже — в Ташкенте. Работая на Иссык-Куле, Нина Васильевна исследовала видовой состав, сезонные изменения и продуктивность фитопланктона в Тюпском заливе оз. Иссык-Куль. Кроме того, она занималась изучением фитопланктона р. Сыр-Дарьи.

В 1944 г. Нина Васильевна по совместительству работала в Академии наук Узбекской ССР.

Но как только в 1944 г. представилась возможность, Нина Васильевна возвратилась опять на Черное море, где работала на Севастопольской биологической станции Академии наук СССР, а с января 1945 г. и на Новороссийской биологической станции им. В. М. Арнольди.

В 1934 г. Нина Васильевна приступила к изучению фитопланктона Черного моря. После перерыва, который был вызван войной, она возобновила исследования фитопланктона Черного моря, которые вела до конца жизни.

В результате этих исследований была получена картина распределения, численности и биомассы фитопланктона на разных горизонтах, для различных районов Черного моря. Особенно подробные работы были проведены в Севастопольской бухте, для чего прослежено годовое изменение видового состава, а также численности и биомассы фитопланктона по разным горизонтам.

Нина Васильевна интенсивно и увлеченно работала до последних дней. Трудоспособность ее была необыкновенна. Энергичная, радостная, она заражала своим энтузиазмом всех, кто с нею соприкасался в работе и жизни.

ТАТЬЯНА ФЕДОРОВНА ШАПОВА

Татьяна Федоровна родилась в Москве в 1902 г. Окончив в 1919 г. среднюю школу, Татьяна Федоровна поступила в 1920 г. в Московский государственный университет на естественное отделение физико-математического факультета и окончила его в 1924 г. по циклу физиологии растений.

Уже с третьего курса университета Татьяна Федоровна работала на Косинской биологической станции по изучению десмидиевых водорослей и фитопланктона Косинских озер. Пребывание на Косинской станции оказало большое влияние на Татьяну Федоровну. Соприкасаясь там с молодежью, работавшей в Пловучем морском научно-исследовательском институте, она слушала их рассказы о северных морях, мощных береговых зарослях водорослей, широкой литорали и твердо решила заняться исследованием морских макрофитов на дальнем Севере.

Мечта эта осуществилась не сразу. По окончании университета Татьяна Федоровна заболела туберкулезом и не работала, но как только здоровье ее немного поправилось, она приступила в 1925 г. к изучению водной растительности Косинских озер; в результате этой работы был дан систематический анализ растительности Косинских озер и составлена карта ее количественного распределения.

Закончив работу в Косине, Татьяна Федоровна в 1928 г. поступила на торфяную станцию (в Редькино Калининской обл.), где до 1931 г. вела работу по изучению мхов.



Татьяна Федоровна Шапова
(1902--1954)

В 1931 г. Государственный океанографический институт организовал экспедицию по обследованию запасов водорослей Баренцова и Белого морей. Участником этой экспедиции была и Татьяна Федоровна. Работа велась при участии водолазов, поэтому данные количественного учета отличались большой точностью.

Материалы по количественному учету литоральных водорослей северных морей легли в основу кандидатской диссертации Татьяны Федоровны «Донная растительность наших северных морей», которую она защитила в 1938 г.

С 1934 по 1940 г. Татьяна Федоровна работала во Всесоюзном научно-исследовательском институте морского рыбного хозяйства на Каспийском и Азовском морях. В этот период она широко обследовала макрофиты Каспийского моря, большое внимание уделяла изучению морской травы zostеры. В результате было выяснено распределение zostеры и установлены запасы ее в масштабе всего Каспийского моря. Этими исследованиями была открыта возможность увеличить заготовки zostеры в 2-3 раза. Следующие исследования в Красноводском заливе дали возможность увеличить годовую продукцию всех произрастающих там водорослей.

Еще в продолжение работ на Каспии явились исследования водорослей Средиземного моря, а также круглогодичные наблюдения за донным сообществом Азовского моря и Сиваше.

С апреля 1940 г. до октября 1941 г. Татьяна Федоровна вела педагогическую работу в Мосрыбвтузе: читала общий курс ботаники, уделяя большое внимание водорослям. Работа в Мосрыбвтузе была прервана войной. В ноябре 1941 г. Татьяна Федоровна выехала в Ташкент. В 1943 г., вернувшись в Москву, она вновь поступила во ВНИРО, а в 1944 г. перешла в докторантуру при Институте океанологии АН СССР.

Докторская диссертация Татьяны Федоровны (защищена весной 1948 г.) «Географическое распределение и пути расселения порядков *Laminariales*, *Fucales* и *Desmarestiales* в северной части Тихого океана» является подробнейшим исследованием в этой области, так как до этой работы изучением географического распространения морских водорослей занимались очень мало. В диссертации Татьяны Федоровны детально разработаны вопросы фитогеографического районирования наших и сопредельных дальневосточных морей; освещены интересные вопросы амфиоцифического, амфибореального и биполярного распространения ряда видов бурых водорослей; рассмотрены пути формирования и первичные центры распространения донной флоры в северной части Тихого океана. Татьяна Федоровна на основании анализа имевшихся в ее распоряжении материалов сделала очень важный вывод о том, что современная донная флора Арктики является молодой, сформировавшейся в послеледниковое время.

Летом 1948 г. Татьяна Федоровна возглавила Дальневосточную прибрежную экспедицию Института океанологии. В трудных условиях было обследовано побережье от корейской границы до залива Де-Кастри. На основании собранных материалов были выделены два биономических типа литорали; были сделаны биогеографические и экологические обобщения. Собранный материал имеет также большое флористическое значение. По сборам Татьяны Федоровны А. Д. Зиновой был описан новый род бурой водоросли.

С 1949 по 1952 г. Т. Ф. Шапова изучала запасы филлофоры и цистозиры Черного моря. На основании исследований филлофорового «поля Зернова» были уточнены его границы и определены запасы водорослей. Установлено, что площадь промыслового района равна 3300 км², а запасы филлофоры составляют около 4 млн. т сырого веса. В работе по филлофоре Черного моря было проведено исследование морфологических и экологических особенностей водорослей и их географического распространения, а также установлено наличие трех видов филлофоры — *Phyllophora nervosa* (D. S.) Grev., *Ph. brodinei* (Turn.) Y. Ag. и *Ph. membranifolia* (Good et Wood) Turn Ag., причем последний вид для Черного моря Татьяной Федоровной указан впервые.

Исследование по систематике цистозиры, а также по темпу ее роста, возрасту и продукции, проведенное Татьяной Федоровной совместно с Д. А. Сабининым, следует считать образцовым как по постановке вопроса, так и по тщательности выполнения. В работе установлен годовой прирост для *Cystoseira barbata*, выяснена зависимость между возрастом и длиной таллома и т. д. Результаты работ Татьяны Федоровны на Черном море очень значительны.

В 1954 г. под руководством Татьяны Федоровны возобновились работы Дальневосточной прибрежной экспедиции. Работы проводились по западному побережью Сахалина. Работы на Сахалине были очень плодотворны. Подтвердились многие соображения, высказанные ранее на основании изучения Приморья.

Возвращаясь в Москву из этой экспедиции, Татьяна Федоровна погибла.

Обаяние Татьяны Федоровны, ее доброта и чуткость покоряли всех. Татьяна Федоровна любила людей, была доброжелательной, очень общительной, веселой, с тонким юмором. Она была человеком прямых путей и не боялась сказать в глаза неприятную правду. Все ее знавшие тяжело переживают ее гибель, не забудут дорогого, верного друга и товарища.

Потеря Нины Васильевны Морозовой-Водяницкой и Татьяны Федоровны Шаповой тяжела для ботаников-альгологов, для гидробиологов, эта потеря горестна для близких людей, друзей и учеников. Но работу Нины Васильевны и Татьяны Федоровны будет продолжать «младое племя» альгологов-энтузиастов.

В разных научных учреждениях (Ботанический институт Академии наук СССР, Карело-Финский филиал Академии наук СССР) готовятся аспиранты-альгологи. В Московском государственном университете, на кафедре низших растений, воспитывается способная молодежь, увлеченная исследованиями морских водорослей. Наш долг и обязанность — помочь молодым, начинающим исследователям. Молодая смена альгологов будет продолжать, углублять и расширять дело всей жизни дорогих Нины Васильевны и Татьяны Федоровны.

М. Киреева

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ Н. В. МОРОЗОВОЙ-ВОДЯНИЦКОЙ

- Очерк рода *Pediastrum* (Protococcaceae). Работы Новоросс. биол. станции. Тр. Кубано-Черноморск. краев. научно-иссл. ин-та, т. XI, вып. 1, 1923.
- Гомологические ряды как основа классификации рода *Pediastrum*. Русск. арх. протистологии, т. IV, вып. 1—2, 1925.
- Новые формы *Pediastrum*. Там же.
- Совместно с В. А. Водяницким. Годичный цикл развития харовой водоросли *Lamprothamnium aloriscuroides* М. в Суджукской лагуне. Тр. I Всес. гидролог. съезда в Ленинграде 7—14 мая 1924 г. 1926.
- К экологии водорослей Новороссийской бухты. Дневн. Всес. съезда ботаников в Москве в январе 1926 г., Изд. Ассоц. научно-иссл. ин-тов при МГУ. М., 1926.
- Наблюдения над экологией водорослей Новороссийской бухты. Работы Новоросс. биол. станции. Тр. Кубано-Черноморск. научно-иссл. ин-та, вып. 52, 1927.
- К биологии водорослей литоральной и сублиторальной зон Новороссийской бухты. Дневн. Всесоюзн. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928.
- Материалы к санитарно-биологическому анализу морских вод. Работы Новоросс. биол. станции, вып. 4, 1930.
- Сезонная смена и «миграции» водорослей Новороссийской бухты. Там же.
- Альгологические работы на Севастопольской биологической станции АН СССР в 1935 г. Сов. ботаника, 1936, № 1.
- Водоросли окрестностей Карадага. Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР, т. V, 1936.
- Донная растительность Черного моря и ее промысловое значение. Изд-во АН СССР. М — Л, 1936.
- Задачи морской экологии. На конференции по изучению Черного и Азовского морей. Сов. ботаника, 1936, № 1.
- Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР, т. V, 1936.
- Рецензия: Е. С. Зинова. Водоросли Черного моря, окрестностей Новороссийской бухты и их использование. Сов. ботаника, 1936, № 2.
- Фитобентос Каркинитского залива. Тр. Севастоп. биол. станции АН СССР, т. V, 1936.
- Альгологические работы Севастопольской биологической станции АН СССР в 1936 г. Сов. ботаника, 1937, № 3.
- Донная флора Черного моря. Гидрологический справочник морей СССР, т. IV, вып. II Черное море. 1937.

- Некоторые данные о растительной продуктивности Черного моря. Докл. АН СССР, 1937, т. XIV, № 8.
- Промысел водорослей в Черном море. Гидрологический справочник морей СССР, т. IV, вып. II. Черное море. 1937.
- Фитопланктон Черного моря. Там же.
- Эпидемическое заболевание морской травы zostеры в Черном море. Природа, 1938, № 1.
- Альгологические работы на Севастопольской биологической станции АН СССР в 1938 г. Сов. ботаника, 1939, № 4.
- Зостера как объект промысла на Черном море. Природа, 1939, № 8.
- Некоторые результаты количественного исследования фитопланктона в Черном море. Тр. Новоросс. биол. станции, т. II, вып. 3, 1940.
- Эпифитизм и вегетативное размножение цистозир (Cystoseira barbata) в Черном море. Там же.
- К вопросу о растительной продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 2, 1941.
- Литература по фитобентосу Черного моря. Тр. Севастопол. биол. станции, т. VI, 1948.
- «Филлофорное поле Зернова» и причины его образования. Сб. «Памяти академика С. А. Зернова». М.—Л., 1948.
- Фитопланктон Черного моря, ч. I. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. Тр. Севастоп. биол. станции, т. VI, 1948.
- Численность и биомасса фитопланктона в Черном море. Докл. АН СССР, 1950, т. LXXIII, № 4.
- Фитопланктон Черного моря, ч. II. Тр. Севастоп. биол. станции, т. VIII, 1954.

Подготовлены к печати:

- Растительные обрастания («перифитон») в Туапсинском порту.
К биологической характеристике озера Нурис-Гель (в районе Батуми).

СПИСОК НАУЧНЫХ ТРУДОВ Т. Ф. ЩАПОВОЙ

- Менкель-Шапова Т. Исследование водной и прибрежно-водной растительности Косинских озер. Тр. Косинск. биол. станции, вып. II, 1930.
- М. С. Киреева и Т. Ф. Шапова. Отчет о стационарных работах по изучению водных водорослей, проведенных отделом донных водорослей Государственного океанографического института в 1931 г. Тр. Гос. океаногр. ин-та, т. III, вып. 3, 1933.
- Т. Ф. Шапова. Донная растительность северо-восточных заливов Каспийского моря. Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак. Бот. журн., 1938, т. 23, № 2.
- М. С. Киреева и Т. Ф. Шапова. Темп роста, возраст и спороношение *Laminaria saccharina* и *Laminaria digitata* Кольского залива. Тр. Всес. ин-та морск. рыбного хоз-ва и океанографии, т. VII, 1938.
- М. С. Киреева и Т. Ф. Шапова. Донная растительность восточного берега Каспийского моря. Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы, т. 48, вып. 5—6, 1939.
- М. С. Киреева и Т. Ф. Шапова. Донная растительность северо-восточной части Каспийского моря. Там же, вып. 2—3, 1939.
- М. С. Киреева и Т. Ф. Шапова. Запасы и промысел морской травы. Рыбное хоз-во, 1939, № 3.
- Т. Ф. Шапова. Амфиацифическое распространение некоторых видов бурых водорослей. Докл. АН СССР, 1946, т. LII, № 2.
- Т. Ф. Шапова. Биполярное распространение некоторых видов бурых водорослей. Там же, № 5.
- Т. Ф. Шапова. Географическое распространение представителей порядка Laminariales в северной части Тихого океана. Тр. Ин-та океанологии, т. II, 1948.
- К. И. Мейер и Т. Ф. Шапова. Донные водоросли (бурые, красные и зеленые) В «Определителе фауны и флоры северных морей СССР» под ред. Н. С. Гаевской. Изд-во «Сов. наука», 1948.
- Т. Ф. Шапова. Донные макрофиты водоемов Таманского полуострова. Сб. «Современные аналоги нефтеносных фаций». Гостехиздат, М.—Л., 1950.
- Т. Ф. Шапова. К систематике Черноморской цистозир. Тр. Ин-та океанологии, т. VII, 1953.