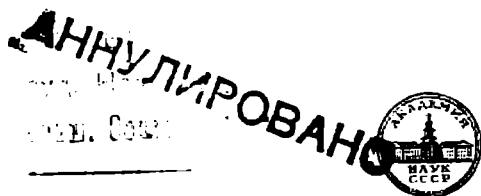
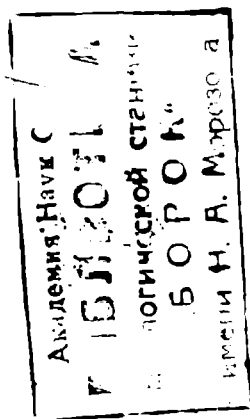


ТРУДЫ ВСЕСОЮЗНОГО ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

Том IV



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА
1952

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

проф. *Л. А. Зенкевич*

ИССЛЕДОВАНИЯ РЕК И ВОДОХРАНИЛИЩ

К. А. ГУСЕВА

«ЦВЕТЕНИЕ» ВОДЫ,
ЕГО ПРИЧИНЫ, ПРОГНОЗ И МЕРЫ БОРЬБЫ С НИМ

(По материалам Учинского водохранилища)

(Учинская лаборатория Мосводопровода)

«... в теоретическом естествознании нельзя конструировать связей и вносить их в факты, а надо извлекать их из последних и, найдя, доказать их, поскольку это возможно, опытным путем».

К. Маркс и Ф. Энгельс. Соч., т. XIV, стр. 341.

ВВЕДЕНИЕ

То зеленая, то бурая, то красная окраска воды, обусловленная массовым появлением окрашенных в эти цвета планктонных организмов, взвешенных в ней, носит не вполне удачное название «цветения».

Это явление человеку было известно давно, задолго до нашей эры. Прежде всего на «цветение» обратили внимание, заметив покраснение воды, которое, по аналогии с цветом крови, породило разные легенды и суеверные толкования; в этом часто видели предзнаменование грядущих бедствий.

С конца XVIII в. делаются попытки разгадать причины «цветения». Начало этому положили химики, но химический анализ воды, конечно, не мог открыть причины ее окраски. Только в 1797 г. во Франции Жиро Шантрон (см. Ehrenberg, 1830), исследуя под микроскопом капельку покрасневшей воды, впервые обнаружил в ней массовое количество организмов из вольвоксовых. В 1820 г. Скоресби (см. Ehrenberg, 1830), наблюдая зеленую и синюю окраску воды в Гренландском море, установил, что она вызвана мелкими организмами, число которых он подсчитал, определив количество их на 1 куб. дюйм и фут.

Ю. В. Первольф (1939) указывает, что в 1825 г. Де Кандоль (De Candolle) в Южной Швейцарии установил зависимость окраски озера от развития в нем *Oscillatoria*. После этих работ не было уж сомнения в том, чем вызвана та или иная окраска воды водоема во время «цветения». Явление это оказалось чрезвычайно распространенным. Оно наблюдается во всех частях света, ему подвержены и проточные и непроточные водоемы, как малые — лужи, пруды, так и большие — моря и океаны.

У нас в СССР «цветение» особенно часто за последнее время наблюдается на водохранилищах эвтрофного типа. Г. И. Долгов (1937) приводит

список более 50 водохранилищ, расположенных в разных районах европейской и юго-восточной частей СССР и имеющих самый разнообразный возраст и гидрологический режим; более чем в 30 из них отмечено «цветение».

На водохранилищах наших равнинных рек «цветение», по выражению В. И. Жадипа (1940), является неотъемлемой частью их режима.

В сильно проточных водоемах — реках «цветение» бывает значительно реже, что объясняется непостоянством химического состава на их протяжении и постоянным разбавлением водой притоков. В большинстве случаев появление в реках массового количества одной или нескольких форм есть следствие выноса их из заводей, бочагов и запруд притоков.

Однако отрицать возможность, при некоторых условиях, «цветения» в реках нет достаточных оснований. Указания на «цветение» рек в литературе имеются: К. И. Мейер (1923) наблюдал массовое развитие *Eudorina elegans* Ehr. и *Pandorina morum* Vogt на р. Оке. Н. Л. Чугунов (1920) в низовьях р. Волги отметил сильное развитие *Melosira distans* Kütz., *M. varians* Aq., *M. crenulata* Kütz. В Германии Будде (Budde, 1927) описал цветение воды р. Везер, вызванное диатомовой водорослью *Thalassiosira fluviatilis* Hust.

Каких количеств могут достичь в воде при «цветении» отдельные организмы, дают представление приведенные ниже данные.

Г. И. Долгов (1937) приводит следующие известные ему максимальные количества организмов, вызывающих «цветение» (в 1 см³):

	Количество клеток
<i>Anabaena flos-aquae</i>	300 000
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	20 000
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	10 000 000
<i>Scenedesmus obliquus</i>	10 000 000

Для Сениной балки (Донбасс) А. И. Березин (1936) приводит количество *Synedra delicatissima* Sm. во время максимального «цветения», равное 30 000 клеток в 1 см³.

По нашим наблюдениям, в Учинском водохранилище зарегистрированы следующие максимальные количества организмов (в 1 см³):

	Количество клеток
<i>Synura uvella</i> Ehr.	1 372
<i>Ceratium hirundinella</i> Schr.	9 460
<i>Oscillatoria Agardhii</i> Gom.	113 880
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ral.	170 440
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz.	82 400
<i>Anabaena Lemmermannii</i> Richt.	32 740
<i>A. Scheremetievi</i> Elen.	14 380
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	6 550

Несмотря, однако, на то, что «цветение» воды весьма распространено и что с момента наблюдений Шантрона прошло почти полтора столетия, мы до сего времени не знаем, какие факторы обуславливают массовое развитие водорослей, вызывающих это явление. Не знаем мы также, когда и в какой степени может появиться «цветение» в водоеме, предназначенном для тех или иных хозяйственных нужд.

В большинстве отечественных, а также и зарубежных работ, посвященных специально «цветению», можно найти лишь описание этого явления без каких-либо данных о состоянии водоема, в котором оно обнару-

жею. Изредка даются только некоторые физические определения (прозрачности, цветности, температуры). Таковы работы Б. С. Грезе и А. В. Румянцева (1910), О. В. Троицкой (1925), В. М. Рылова (1923а), Аммана (Ammann, 1917), Будде (Budde, 1927), Наумана (Naumann, 1922), Плюмке (Plümcke, 1914). Правда, эти работы довольно старые, но более новых работ в этом направлении нет.

В тех работах по гидробиологии, которые посвящены изучению в водоеме планктона вообще, но содержат указания на «цветение», если и приводятся химические данные, то они в большинстве случаев носят не систематический, случайный характер и совершенно не увязаны с физиологией организма, вызвавшего «цветение». Последнее же, как мы увидим ниже, крайне важно для выяснения причин, вызывающих это явление. Таких работ очень много — как русских, так и иностранных. Есть работы, проведенные и на водоемах Московской области. Однако использовать эти работы для выявления факторов, вызывающих «цветение», почти невозможно по указанным причинам.

Что касается работ по физиологии водорослей (а этих работ со времени разработки метода альгологических культур появилось значительное количество), то и здесь мало что можно использовать для наших целей, так как в указанных работах не содержится данных об условиях развития в природе организмов, вызывающих «цветение». Только на основании лабораторных наблюдений, не проверенных в природе, так же как и с помощью одних наблюдений в природе, не подтвержденных лабораторными опытами, не могут быть выяснены причины, вызывающие «цветение». В культуре мы создаем условия, далеко не тождественные природным. В природе же имеется много факторов, перекрещивающихся между собой, и выделить из них какой-либо один как руководящий, не проверив его в культурах, не представляется возможным. Поэтому для изучения факторов, вызывающих «цветение», необходимо одновременно с систематическим контролем за качественным и количественным составом фитопланктона в водоеме, при учете физико-химических и химических факторов окружающей среды, изучать и физиологию питания отдельных его компонентов.

Такого рода работ по данному вопросу мы не имеем, хотя этот путь изучения «цветения» наметил еще Кольквиц (Kolkwitz, 1914). Таким образом, причины «цветения» до сего времени остались не изученными, а появление и исчезновение его — неожиданным и стихийным явлением.

Данная работа является попыткой на материале, накопленном в течение нескольких лет путем наблюдений за развитием в Учинском водохранилище фитопланктона, выявить основные факторы, регулирующие его развитие.

Следуя принципу при изучении того или иного явления переходить от наблюдений в природе к лабораторным опытам и обратно, мы стремились все касающееся «цветения», замеченное в водоеме, воспроизвести в условиях лаборатории, а результатам, полученным при экспериментах в колбочках, найти объяснение в природе. В соответствии с этим и работа шла по двум направлениям:

- 1) в условиях водоема изучался качественный и количественный состав фитопланктона, его распределение и сезонное изменение в свете основных химических и физико-химических факторов среды;

- 2) в условиях лаборатории на чистых альгологических культурах выявлялась потребность в основных питательных элементах главных форм фитопланктона.

1. ХОЗЯЙСТВЕННОЕ ЗНАЧЕНИЕ «ЦВЕТЕНИЯ» ВОДЫ

С каждым годом наши города и населенные пункты требуют все большее и большее количество воды. Наряду с этим к ней предъявляются и более строгие требования в отношении качества.

За два последних десятилетия для увеличения запасов воды, а также с целью улучшить качество, в больших размерах проводится строительство новых водохранилищ запрудного типа как на малых, так и на больших реках. Не прекращалось это строительство даже в годы Великой Отечественной войны. В послевоенный же восстановительный период оно получило еще более широкий размах.

При прохождении воды через водохранилище улучшаются некоторые ее свойства. Так, повидимому, совершенно бесспорно, что при отстое воды в водохранилище снижается количество содержащихся в ней бактерий; на это указывают работы Хоустона (Houston, 1909), Тума (Thuma, 1935) и др. В некоторых случаях отмечается снижение мутности; это наблюдали Д. О. Свиренко (1934), Тума и др. Согласно работам Хоустона, Пурсела (Purcell, 1939) и др., отстой снижает также и цветность. Возможность уменьшения количества железа при этих условиях констатировали Сирп и Брунс (Sierp a. Bruns, 1929) и Пурсел.

Резкое уменьшение всех перечисленных ингредиентов происходит при отстое и в Учинском водохранилище. Однако, наряду с положительными явлениями, при отстое наблюдаются и отрицательные. Одно из них, наиболее неприятное и сводящее зачастую к нулю эффект отстоя, — это «цветение».

При «цветении» водоема в большинстве случаев ухудшаются вкусовые и физические свойства воды. Разные планктонные водоросли придают воде специфические запахи и привкусы. Уипл (Whipple, 1932) приводит список такого рода организмов с указанием запаха, им свойственного. Основных запахов он считает три: ароматический, травянистый и рыбный. Последний, наиболее неприятный, вызывается следующими организмами: *Dinobryon*, *Uroglenopsis*, *Synura*, *Peridinium*, *Mallomonas*, *Asterionella*.

Ароматическое начало этих запахов изучено очень плохо. Есть некоторые основания предполагать, что оно относится к эфирным маслам. Большинство планктонных организмов содержит масла, которые у некоторых из них являются источником запахов. Как указывает Уипл (Whipple, 1932), Калкинс, экстрагируя клетки *Uroglenopsis* эфиром, получил ароматическое вещество и причислил его к эфирным маслам, а Джаксон и Елмс (см. Whipple, 1932) выделили аналогичное вещество из *Anabaena* экстракцией газOLIном. Масло, подобное найденному в клетках *Uroglenopsis*, имеют *Asterionella*, *Mallomonas* и другие планктонные организмы. Нам удалось эфирной экстракцией получить масло с резким рыбным запахом из клеток *Synura*. Но масло содержит далеко не все организмы, сообщающие воде запах, и наоборот, продюцированное ими масло может быть без запаха. Так, некоторые виды *Melosira* (Whipple, 1932) не содержат масла, но вода при массовом появлении мелосиры приобретает запах; *Synedra pulchella* и *Stephanodiscus*, хотя и содержат масло, но без ясного запаха.

Так как эфирные масла распознаются при очень больших разведениях (так, например, гвоздичное масло хорошо определяется в разведениях 1 : 8 000 000), то иногда достаточно бывает очень небольшого количества ароматических организмов, чтобы испортить вкусовые качества воды. Так, по данным Уипла, при наличии 100 колоний *Synura* в 1 см³ воды содержание эфирного начала равно 1 : 25 000 000. Он считает, что достаточ-

по 5—10 колоний *Synura* в 1 см³ для обнаружения запаха. Мы наблюдали запах при содержании 10 колоний в 1 см³ только при нагревании, на холоду же он обнаруживался очень слабо при 100 колониях в 1 см³. Вполне ясный запах на холоду был нами зафиксирован лишь при 500 колониях в 1 см³, или при 430 стандартных единицах. В 1921 г. в Нью-Йорке запах в воде был обнаружен при 300 стандартных единицах.

Нужно отметить, что в культурах при значительно большем содержании колоний *Synura* в 1 см³ запах нами не был обнаружен. Возможно, что при различных условиях питания количество эфирного масла в организме вырабатывается далеко не одинаковое, а следовательно, и интенсивность запахов, сообщенных воде одним и тем же организмом, при одном и том же количестве его будет не всегда тождественна. Этим, вероятно, объясняется расхождение разных авторов в определении интенсивности запаха. По данным Кемна (Kemna, 1899), при 1000 клеток *Asterionella* в 1 см³ воды ему не всегда удавалось установить запах, тогда как Холти (Holtz, 1939) обнаруживал запах при 400 клетках этого организма в 1 см³.

От количества организмов в воде зависит не только интенсивность запаха, но и его характер, как это видно из следующих данных, приводимых Холти:

400—800 клеток *Asterionella* в 1 см³ придают воде землистый запах;
800—1 600 клеток *Asterionella* в 1 см³ придают воде гераниевый запах;
1 600 и более клеток *Asterionella* в 1 см³ придают воде рыбный запах.

Такое изменение запаха в связи с количеством ароматического начала в органической химии хорошо известно.

При отмирании организмов также наблюдается изменение характера запаха. Живые клетки *Synura*, например, имеют запах свежей зелени или огурцов; при отмирании он переходит в очень неприятный запах испорченного рыбьего жира. Переход этот наступает очень быстро. Если воду, содержащую большое количество колоний *Synura*, фильтровать через бумажный фильтр, то тотчас же, как только после окончания фильтрации фильтр начинает обсыхать, наблюдавшийся вначале огуречный запах сменяется рыбным. Причина этого кроется в изменении концентрации ароматического начала. При отмирании организма происходит полное освобождение из клетки ароматического вещества, содержащегося в ней.

Кроме *Synura*, рыбный запах мы наблюдали при отмирании некоторых организмов зоопланктона с жировыми включениями. *Anabaena Lemmermannii* Richt. и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs., по нашим наблюдениям, живые издают травянистый запах, *Microcystis aeruginosa* Kütz. имеет запах гороха. При гибели перечисленных организмов запах меняется на затхлый.

Иногда массовое появление планктонных организмов может быть косвенной причиной появления запахов. При отмирании эти организмы обогащают водоем органическими веществами, которые служат хорошим источником питания для грибов и бактерий, придающих воде запахи.

В 1938 г. в лондонском водопроводе наблюдалось оседание на фильтрах большого количества *Stephanodiscus Hantzschii*, который послужил источником питательных веществ для развития актиномицета, придавшего воде землистый запах (Исаченко, 1946).

Хорошо развивается на отмершем планктоне и кишечная палочка *Bacterium coli*. Мы неоднократно наблюдали, что в местах скопления планктона не только общее количество сапрофитных бактерий, но и *B. coli* значительно больше, чем на местах, свободных от скопления водорослей. В лабораторных условиях мы получали очень хороший рост *B. coli* в воде, взятой из

Учинского водохранилища во время «цветения» и простерилизованной в автоклаве. На сырой воде таких хороших результатов получить не удавалось.

О роли планктона в жизни бактериального населения водоемов дают представления работы А. А. Ворошиловой и Е. В. Диановой (1937), Хенричи (Henrici, 1937), Ваксмана (Waksman, 1941).

Усиленное развитие сапрофитных бактерий, а также и *B. coli* в связи с массовым отмиранием планктона, если и не портит вкусовых качеств воды, то сильно искажает санитарную ее оценку и может привести к неправильным выводам. Кроме того, не вполне ясно, как ведут себя патогенные бактерии кишечной группы, попав в среду, насыщенную продуктами распада водорослей.

Из физических пороков воды как следствие «цветения» водоема надо отметить повышение цветности и мутности. При массовом отмирании планктона появляется коллоидальная мутность (Prescott, 1938), которую мы неоднократно получали в лаборатории при фильтровании воды Учинского водохранилища в период его «цветения», вызванного синезелеными водорослями. Эта мутность довольно стойка и по своим свойствам аналогична мутности, получаемой при распаде высшей водной растительности.

Увеличение цветности воды при отмирании организмов, вызывающих «цветение», мы также воспроизводили в лабораторных условиях в момент массовой гибели *Ceratium*. Если насыщенную этой водорослью воду фильтровать, то первые порции фильтрата будут по цветности сходными с исходной водой, но лишь только *Ceratium* начнет отмирать, фильтрат окрашивается в бурый цвет. Из мертвой клетки растворимый в воде пигмент быстро вымывается, придавая диффузную окраску воде. То же самое происходит и в водоеме. Повышение цветности в водоеме при отмирании планктона может происходить не только из-за организмов, отдающих свой растворимый пигмент, но и из-за любой водоросли в результате бактериального разложения ее органического вещества. Образующиеся при этом гуматы придают воде окраску от желтого до коричневого тона. Эта окраска воды очень стойка, и очистительные сооружения водопроводных станций удаляют ее только частично. Кроме диффузной окраски воды, кажущийся ее цвет зависит от окраски взвешенных в ней организмов, который исчезает с удалением последних. Однако современная технология очистки может добиться далеко не полного удаления этих организмов из питьевой воды. Задерживающая способность фильтров ограничена. Только около 50% приносимого на фильтры планктона задерживается ими, а другая половина проходит с водой через фильтры (Герасимов, 1938). Хлорирование и отстой в сборном резервуаре чистой воды на уменьшение количества планктона влияют очень слабо (Гусева, 1939). До фильтрации коагуляция и последующий отстой снимают около 20% планктона.

При очистке воды Учинского водохранилища большой вынос планктона был обнаружен в 1937 г., когда во время «цветения» водохранилища поступающая вода содержала большое количество нитей *Oscillatoria Agardhii* Gom., которые благодаря своему строению очень хорошо проходили через фильтры и были видны невооруженным глазом в очищенной воде в виде тонких коротких иголок (Гусева, 1939).

Большое количество планктона в очищенной воде недопустимо для ряда производств; например, при выработке высоких сортов бумаги водоросли, попадая в бумажное полотно, дают на бумаге пятна (Никитинский, 1936). Планктон приносит и чисто механический вред в водоснабжении. Скапливаясь в конденсаторах, водоросли нарушают работу электростанций или, забивая фильтры очистных сооружений водопроводных стан-

ций, снижают их пропускную способность. Особенно часто это наблюдается осенью и весной, в период гомотермии водохранилища, когда планктон равномерно распределяется во всех слоях воды водоема, и поэтому донный водозабор не дает возможности снизить количество планктона в воде, подаваемой на фильтры.

Забивание пор фильтров может происходить иногда настолько быстро, что выводит их совершенно из строя. Такой случай произошел на водопроводах Донбасса в 1934—1935 гг. (Березин, 1936). Водоросли в этом случае снижали пропускную способность фильтров до такой степени, что фильтрованной воды хватало только на промывку фильтров.

Все изложенное выше относится к скорым фильтрам, но не меньшее затруднение водоросли вызывают и при работе медленных фильтров. С. М. Вислоух (1921) отмечает, что во время сильного развития *Gomphosphaeria Nægeliiana* Lemm. в Невской губе, на петроградском водопроводе, получавшем из нее воду, верхний слой песка фильтров очень быстро засорялся этой водорослью. Чтобы восстановить их фильтрационную способность, приходилось часто менять песок, а эта работа длительна и трудоемка.

Не менее важное значение имеет фитопланктон и в рыбном хозяйстве. При сильном развитии фитопланктона, особенно при последующем массовом отмирании его, вызывающем бактериальную вспышку, происходит обеднение водоема кислородом. Такое явление часто заканчивается замором рыбы, что отмечали В. М. Рылов (1923б), Г. П. Долгов (1937), И. Н. Короткий (1938), Амман (Amman, 1917) и др.

Сильное развитие в водоеме водорослей может причинять и чисто механические затруднения рыболовству. При «цветении» очень часто ячейки сетей забиваются настолько, что лов практически становится невозможным. Такие случаи наблюдали Н. Л. Чугунов (1920), Захарьяс (Zacharias, 1909) и др. Известен также случай, когда при «цветении» водоросли забивали жаберный аппарат мальков (Steuer — цит. по В. М. Рылову, 1923а) и даже взрослых рыб (Amman, 1917). Но, несмотря на это, роль фитопланктона в рыбном хозяйстве скорее положительная, чем отрицательная. Он является первым звеном в общей продуктивности водоема. Часть его поедается животными, большая же часть после отмирания служит источником питания для бактерий.

Опыты Н. С. Гаенской (1940) по выращиванию корма для мальков показали, что в правильный пищевой рацион рачков должны входить как бактерии, так и организмы фитопланктона.

Значение растительного корма в рыбоводстве было оценено уже давно. Ведется разработка методов повышения количества фитопланктона в рыбных прудах путем внесения удобрений — как минеральных (фосфора, калия, суперфосфата), так и органических (навоза, кровяной и костяной муки). За последнее время произведена попытка повысить этим путем продуктивность рукава залива на западном берегу Шотландии, площадью около 7,3 га, отделенного от моря дамбой. В качестве удобрения вносили азот и фосфор. Это мероприятие вызвало вспышку в развитии *Peridinium* и мелких флагеллат (Винберг, 1945).

Однако применение удобрений в рыбных прудах для повышения развития водорослей производится до сего времени очень грубо, без какого-либо метода регулирования как качественного, так и количественного состава фитопланктона и без учета физиологической специфики той или иной формы. Существующий метод химической биопитовки Цуцда и Кнауэ (Елеонский, 1932) даст лишь возможность учесть, каких химических элементов не хватает в водоеме для массового развития фитопланктона.

ций, снижают их пропускную способность. Особенно часто это наблюдается осенью и весной, в период гомотермии водохранилища, когда планктон равномерно распределяется во всех слоях воды водоема, и поэтому донный водозабор не дает возможности снизить количество планктона в воде, подаваемой на фильтры.

Забивание пор фильтров может происходить иногда настолько быстро, что выводит их совершенно из строя. Такой случай произошел на водопроводах Донбасса в 1934—1935 гг. (Березин, 1936). Водоросли в этом случае снижали пропускную способность фильтров до такой степени, что фильтрованной воды хватало только на промывку фильтров.

Все изложенное выше относится к скорым фильтрам, но не меньшее затруднение водоросли вызывают и при работе медленных фильтров. С. М. Вислоух (1921) отмечает, что во время сильного развития *Gomphosphaeria Nägeliana* Lemm. в Невской губе, на петроградском водопроводе, получавшем из нее воду, верхний слой песка фильтров очень быстро засорялся этой водорослью. Чтобы восстановить их фильтрационную способность, приходилось часто сменять песок, а эта работа длительна и трудоемка.

Не менее важное значение имеет фитопланктон и в рыбном хозяйстве. При сильном развитии фитопланктона, особенно при последующем массовом отмирании его, вызывающем бактериальную вспышку, происходит обеднение водоема кислородом. Такое явление часто заканчивается замором рыбы, что отмечали В. М. Рылов (1923б), Г. Н. Долгов (1937), И. Н. Короткий (1938), Амман (Amman, 1917) и др.

Сильное развитие в водоеме водорослей может причинять и чисто механические затруднения рыболовству. При «цветении» очень часто ячейки сетей забиваются настолько, что лов практически становится невозможным. Такие случаи наблюдали Н. Л. Чугунов (1920), Захариае (Zacharias, 1909) и др. Известен также случай, когда при «цветении» водоросли забивали жаберный аппарат мальков (Steuer — цит. по В. М. Рылову, 1923а) и даже взрослых рыб (Amman, 1917). Но, несмотря на это, роль фитопланктона в рыбном хозяйстве скорее положительная, чем отрицательная. Он является первым звеном в общей продуктивности водоема. Часть его поедается животными, большая же часть после отмирания служит источником питания для бактерий.

Опыты Н. С. Гаевской (1940) по выращиванию корма для мальков показали, что в правильный пищевой рацион рачков должны входить как бактерии, так и организмы фитопланктона.

Значение растительного корма в рыбоводстве было оценено уже давно. Ведется разработка методов повышения количества фитопланктона в рыбных прудах путем внесения удобрений — как минеральных (фосфора, калия, суперфосфата), так и органических (навоза, кровяной и костяной муки). За последнее время произведена попытка повысить этим путем продуктивность рукава залива на западном берегу Шотландии, площадью около 7,3 га, отделенного от моря дамбой. В качестве удобрения вносили азот и фосфор. Это мероприятие вызвало вспышку в развитии *Peridinium* и мелких флагеллат (Винберг, 1945).

Однако применение удобрений в рыбоводных прудах для повышения развития водорослей производится до сего времени очень грубо, без какого-либо метода регулирования как качественного, так и количественного состава фитопланктона и без учета физиологической специфики той или иной формы. Существующий метод химической бонитировки Цуцда и Киауте (Елеонский, 1932) дает лишь возможность учесть, каких химических элементов нехватает в водоеме для массового развития фитопланктона.

Поэтому внесение удобрения далеко не всегда приводило к желаемым результатам. Очень часто развивался фитопланктон, состоящий из плохо поедаемых животными форм. К таким формам относятся сине-зеленые водоросли (Kolkwitz, 1914).

Из всего изложенного видно, какое значение имеет качественное и количественное развитие фитопланктона в водоеме, предназначенном для водоснабжения или рыборазведения. С одной стороны, присутствие фитопланктона не только желательно, но и необходимо (для рыбного хозяйства), а с другой — вызывает постоянные опасения нежелательных последствий (для водоснабжения).

Использовать большие водоемы — водохранилища только для водоснабжения, хотя с этой целью они в основном и строятся, и не заниматься рыборазведением в них было бы нецелесообразно. Это лишило бы население добавочных пищевых ресурсов и снизило бы самоочищение водоема, так как многие рыбы, несомненно, выполняют в водоеме роль санитаров. Вопрос об этом поднят и широко дебатировался у нас в СССР одновременно с сооружением первых водохранилищ. В данное время сочетание интересов этих двух хозяйств разрешается во многих водохранилищах, в частности в Учинском.

Не вполне также ясно, все ли фонды фитопланктона (и в каких размерах) могут причинять затруднение при водоснабжении и есть ли возможность в случае реальной опасности не истреблять фитопланктон, а принимать лишь меры, регулирующие его нарастание. Вот круг практических вопросов, связанных с проблемой выяснения причин массового появления фитопланктона.

II. КАЧЕСТВЕННЫЙ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Учинское водохранилище построено для водоснабжения нашей столицы. Оно входит в систему канала имени Москвы и лежит на водоразделе рр. Москвы и Волги. Являясь как бы боковым отростком канала, оно отделяется плотинами от Пестовского и Пяловского водохранилищ. Последние представляют собой расширенные части того же канала. Часть площади водохранилища, с глубинами от 0 до 2 м, подверженная зарастанию высшей водной растительностью, занимает 15,7% общей площади водохранилища. Объем воды, соответствующий этой площади, составляет 2% от общего.

Местность, которая была залита при образовании Учинского водохранилища, представляла собой моренный ландшафт с пологими холмами, которые спускались к двум рекам: Уче и ее притоку Вязи, извивавшимся в своих частично заболоченных поймах. Большая часть площади, занятая теперешним водохранилищем, была покрыта смешанным лесом, около $\frac{1}{4}$ занимали полевые угодья; долины рек частично были заняты огородами.

Наполнение водохранилища было произведено не сразу, а отдельными порциями. Начатое с весны 1936 г., оно закончилось лишь весной 1938 г. В 1936 г. в водохранилище поступила почти исключительно паводочная вода местного стока, при этом в образовании озера участвовал не только его водосборный бассейн, но водосборы Пяловского и Пестовского водохранилищ и судоходного канала, т. е. бассейны верховьев рр. Учи и Вязи с их притоками.

Вторую большую порцию воды водохранилище получило в паводочный период 1937 г. С июня этого года стали работать насосные станции судоход-

ной части канала, и дальнейшее повышение уровня до проектной отметки было произведено уже волжской водой.

С момента окончательного наполнения водохранилища в нем установился следующий гидрологический режим. Основное наполнение водоема происходит весной, в течение лета идет подача небольших порций воды для поддержания постоянного уровня, в конце зимы и весной в предпаводочный период — его сработка. Поступление воды в Учинское водохранилище идет из Пестовского водохранилища. Такой режим сохранялся в 1939—1940 гг. С июля 1941 г. он был нарушен. Водохранилище стало работать на пониженном уровне, летние пополнения его были далеко не регулярными. Поэтому уровень воды в нем сильно колебался не только в течение года, но и в разные годы был не одинаков. С 1946 г. вновь начал восстанавливаться первоначальный гидрологический режим.

Наши наблюдения за Учинским водохранилищем были начаты с весны 1936 г., с момента напуска в него первых порций воды, и продолжаются до сих пор. Для взятия проб были установлены стационарные пункты. Поскольку в каждом водоеме характер планктона складывается под влиянием планктона, который приносится водой, поступающей в него, то, кроме точки, зафиксированной для выемки проб в голове Учинского водохранилища, на глубине 18 м, была установлена постоянная точка и в Пестовском водохранилище, в его несудоходной части, а также в канале, соединяющем Пестовское и Пяловское водохранилища.

Пробы брали в вегетационный период, с мая по ноябрь, еженедельно, а в остальное время — раз в месяц. Одновременно с гидробиологическими пробами брали и химические.

1. Качественный состав фитопланктона

Как уже было сказано выше, ложе Учинского водохранилища образовано поймами р. Учи и ее притока Вязи. Эти две реки до образования водохранилища не имели здесь характера типичных рек. В нескольких местах р. Уча была перестроена плотинами. Так, имелся пруд при слиянии рр. Учи и Вязи, а также на р. Уче, в нижней части теперешнего водоема. Несколько запруд имелось и на р. Вязи. Под влиянием этих рек, надо полагать, и формировался качественный состав планктона в Учинском водохранилище в 1936—1937 гг.

Наблюдений за рр. Учей и Вязью до образования водохранилища мы не вели. Но, очевидно, состав фитопланктона рр. Учи и Вязи вследствие наличия запруд имел уже тогда черты прудового планктона. Отсюда понятно, почему, приступив 26 июня 1936 г. к нашим систематическим наблюдениям за водохранилищем, мы обнаружили в нем планктон типично озерного характера. Кроме того, большинство речных форм было очень быстро вытеснено озерными. В Ивановском водохранилище (Неизвестнов, 1941) и в Днепростровском (Мельников, 1939) это наблюдалось в первый же год образования водохранилищ.

С пуском волжской воды в 1938 г. появляется новый источник поступления планктона в Учинское водохранилище — канал имени Москвы, который в основном несет планктон р. Волги, переработанный в Ивановском водохранилище.

По количеству видов фитопланктон Учинского водохранилища не богат. За весь период исследований было найдено всего 196 форм. При сопоставлении их со списками организмов, обнаруженных Е. С. Неизвестновой (1941) в Ивановском водохранилище в 1937—1938 гг. и В. И. Есыревой (1945) в р. Волге в 1935—1938 гг., оказалось, что 119 из них, т. е. 60,7%,

обнаружено также и в волжской воде. Наибольший процент от общих форм падает на группу диатомовых — 86%, из которых большинство — бентосные организмы, случайные обитатели планктона. Они встречаются в Учинском водохранилище редко, в единичных экземплярах, и далеко не ежегодно. Поэтому они не представляют для нас какого-либо существенного интереса. Форм же типично планктонных немного, но они составляют основной фон диатомового планктона как в Учинском, так и в Ивановском водохранилищах. Эти формы следующие:

Melosira granulata Ralfs.
M. italica Kütz.
Stephanodiscus astraea Grun.
Asterionella formosa Hass.
A. gracillima Heib.

Melosira Binderana Kütz.
M. distans Kütz.
Fragilaria crotonensis Kitton.
Tabellaria fenestrata Grun.
Synedra acus var. *radians* Hust.

Первые пять из этих организмов в большом количестве приносятся с водой, поступающей в Учинское водохранилище, и участвуют в его «цветении».

Следующая группа водорослей в планктоне Учинского водохранилища, стоящая на втором месте по количеству видов, общих с видами, найденными в волжской воде, — это синезеленые водоросли, которые, так же как и диатомовые, в нашем водохранилище представлены небольшим количеством видов. За все время нами было найдено 29 форм, из которых 17 известны для р. Волги и 13 указаны Е. С. Неизвестной для Ивановского водохранилища. Из синезеленых водорослей, найденных в Учинском водохранилище, 20 форм (69%) общие с формами, находящимися в Ивановском водохранилище и р. Волге. В состав этих 20 форм входит 9 организмов, принимающих участие в ежегодном «цветении» Учинского водохранилища. Аналогичные явления они вызывали и в Ивановском водохранилище. Эти формы следующие:

Anabaena Lemmermannii Richt.
A. spiroides var. *crassa* Lemm.
A. Scheremetievi var. *recta* Elenk.
Aphanizomenon flos-aquae Ralfs.

Microcystis aeruginosa Kütz.
M. flos-aquae Kirch.
M. pulverea Elenk.
M. pulverea f. *incerta* Elenk.
M. stagnalis Lemm.

Из остальных представителей синезеленых, общих с обитающими в волжской воде, наиболее часто встречается *Gomphosphaeria lacustris* Chod. и *Woronichinia Nägeliana* Elenk.; прочие же попадают в планктоне крайне редко и существенного значения не имеют, как и все остальные формы этой группы, найденные здесь, кроме *Oscillatoria Agardhii* Gom. Последняя была обнаружена в Учинском водохранилище осенью 1937 г., а в 1938 и 1939 гг. она вызвала в нем «цветение», затем исчезла и до сего времени не появляется. Для р. Волги *Oscillatoria Agardhii* не указана как в списках водорослей, приведенных В. И. Есыревой (1945), так и в более ранних данных С. Н. Строганова и Н. Г. Захарова (1927). Не была она найдена и в Ивановском водохранилище Е. С. Неизвестной (1941).

Перейдем теперь к рассмотрению группы флагеллат¹. Это самая маленькая по количеству форм группа. Из них по нашим спискам значится 20 видов эвгленид и хризомонад, из которых 14 — общие с видами, встречающимися в р. Волге и Ивановском водохранилище; 7 видов — дино-

¹ Хотя в настоящее время считают флагеллат сборной группой, состоящей из самостоятельных типов, мы все же оставляем эту группу условно, включая в нее хризомонад, эвгленид и диофлагеллат.

флагеллат, из них 3 отмечены для волжской воды. Из евгленид и хризомонад в Учинском водохранилище наиболее часто встречаются следующие формы:

<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	<i>Synura uvella</i> Ehr.
<i>T. hispida</i> Stein.	<i>Dinobryon divergens</i> Imh.
<i>Mallomonas caudata</i> Iwan.	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.

Несколько раз на очень короткий период в заметных количествах появлялся *Uroglenopsis americana* Lemm.

Однако среди этих организмов нет ни одного, вызывавшего систематические «цветения» Учинского водохранилища. Но поскольку эта группа вообще богата организмами, портящими вкусовые качества воды даже при небольшом их количестве, то она требует к себе наибольшего внимания. Из указанных организмов в Учинском водохранилище порчу воды лишь однажды вызывала *Synura uvella* Ehr.

Среди динофлагеллат за последние годы намечается некоторое увеличение числа форм, но все они встречаются в крайне малых количествах. Несколько чаще из них попадает *Peridinium cinctum* Ehr., но также в небольшом количестве. Большого внимания из группы динофлагеллат заслуживает пока только *Ceratium hirundinella* Schr., который дважды вызывал «цветение» в Учинском водохранилище.

Как *Peridium cinctum* Ehr., так и *Ceratium hirundinella* Schr. встречаются также в планктоне р. Волги и Иваньковского водохранилища.

Последняя группа фитопланктона Учинского водохранилища — зеленые водоросли — наиболее богата по количеству видов. В ней нами насчитано 111 форм. Наибольшее число их приходится на протококковые и десмидиевые; большинство последних, почти исключительно обитатели литорали, встречаются главным образом среди зарослей высшей водной растительности и в планктон попадают случайно; поэтому для нас они имеют второстепенное значение. Протококковые же — почти исключительно планктонные формы. Наиболее часто из них встречаются следующие:

<i>Scenedesmus quadricauda</i>	<i>Oocystis elliptica</i> West.
Bréb.	
<i>Coelastrum microporum</i>	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>
Naeg.	Ralfs.
<i>C. cambricum</i> Arch.	<i>A. setigerus</i> West.

Из волюксовых нередко следующие: *Chlamydomonas* (несколько видов), *Phacotus lenticularis* Ehr., *Pandorina morum* Bory., *Eudorina elegans* Ehr.

Все наиболее часто наблюдаемые в Учинском водохранилище формы зеленых водорослей найдены и в волжской воде. В «цветении» ни один из представителей этой группы участия не принимал.

Почти все основные формы фитопланктона Учинского водохранилища, играющие в нем существенную роль, появились в первый год его наполнения и сохраняются до настоящего времени.

Такое постоянство качественного состава фитопланктона зависит не только от благоприятных условий, которые его формы нашли в данном водоеме, но и от того, что они входят в состав планктона Иваньковского водохранилища и р. Волги. Если вследствие каких-либо резких временных изменений химизма Учинского водохранилища тот или иной представитель планктона, общий с волжскими формами, погибает, то при восстановлении прежних условий, принесенный вновь, он займет свое прежнее положение. Формы же, чуждые волжской воде, случайно занесенные из каких-либо

ближних водоемов, хотя и встретившие в Учинском водохранилище временно благоприятные условия для своего развития, все же в большинстве случаев обречены на исчезновение. Это очень показательно было выявлено на *Oscillatoria Agardhii* Gom. Чуждая Ивановскому водохранилищу и р. Волге, эта форма, случайно попав в Учинское водохранилище, встретила здесь благоприятные для себя условия, приведшие ее к массовому развитию, но через 2 года она исчезла. Прошло более 5 лет с этого момента, однако появления этой водоросли, даже в единичных экземплярах, не наблюдается.

Фитопланктон лежащего выше Пестовского водохранилища; из которого подается вода в Учинское водохранилище, по своему качественному составу тот же, что и в последнем. Никаких форм, характерных только для Пестовского водохранилища и не найденных в Учинском водохранилище, нами не установлено.

2. Количественный состав фитопланктона

Взятие воды для количественного учета фитопланктона производили в тихую погоду, всегда в утренние часы, не позднее 10—11 часов, с глубины не более 0,4—1 м. По поступлении в лабораторию, 1 л взятой воды мы фильтровали через мембранный фильтр с маркой «Предварительный» (изготовления Завода мембранных фильтров треста «Мосводопроход»). Осадок вместе с фильтром помещали в 50—100 см³ фильтрата, в который вносили несколько капель формалина. Фильтрацию производили не до полной сухости фильтра. В случае сильного прилипания к нему осадка последний, после перенесения его в фильтрат, счищали мягкой кисточкой. Для подсчета проб употребляли счетные камеры емкостью $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{100}$ см³, высотой 0,5—0,1 мм. Счет организмов вели под микроскопом с окуляром IV и объективом 7а Рейхерта и пресчитывали на число клеток в 1 см³ воды.

При выяснении распределения фитопланктона по вертикали брали серии проб через каждые 2 м от поверхности ко дну. Для учета фитопланктона в разных частях водохранилища делали продольные и поперечные разрезы.

При подсчете количества клеток на биомассу фитопланктона во всем водохранилище по методу, описание которого дано в работе В. И. Есырвой (1945), в летнее время, в период стагнации, принимался в расчет объем верхнего 2-метрового слоя водохранилища, а в период гомотермии — весь объем его.

Вертикальное распределение фитопланктона

Распределение планктона по глубинам в водоеме имеет большое значение при выработке мер, которые снижают его количество в воде, подаваемой на очистные сооружения водопроводных станций.

Весной и осенью, во время полной гомотермии, когда температура в верхних слоях воды и у дна, на глубине не менее 16—18 м, устанавливается одна и та же, планктон распределяется довольно равномерно во всей толще воды, а если и намечается увеличение его у самой поверхности, то весьма незначительное. Но с середины мая, лишь только прогреются верхние слои воды, наблюдается ясное концентрирование планктона в слое с наивысшей температурой. Убывая постепенно ко дну, параллельно снижению температуры, планктон претерпевает резкое количественное уменьшение в зоне термического скачка (табл. 1). В период установившейся стратификации наиболее населенный слой Учинского водохранилища,

как показали наши наблюдения за ряд лет, ограничен верхними 2—4 м от поверхности. Это вполне совпадает с данными В. М. Рылова (1941) и К. И. Мейера и В. И. Есыревой (1941), работавших на Учинском водохранилище в 1937 г.

Однако и в этом наиболее продуктивном слое распределение организмов далеко не одинаково. Оно зависит от качественного состава планктона. Не все организмы при одних и тех же условиях концентрируются в верхних слоях водоема. Наибольшей способностью занимать самый ближайший к поверхности слой обладают синезеленые водоросли.

Таблица 1

Распределение общего количества фито-
планктона по глубинам
(18 июня 1938 г.)

Глубина, м	Температура воды, °С	Число клеток в 1 см ³
0,25	18,1	115 620
2,0	18,1	179 220
4,0	18,1	148 420
6,0	17,9	47 560
8,0	17,5	40 700
10,0	15,4	5 980
12,0	13,1	5 610
14,0	12,0	550

Из числа организмов с активным движением также не все стремятся к поверхности. Так, *Pandorina* и *Peridinium* были найдены в наибольшем количестве в слое 0,2 м, *Ceratium* же — от 0,5 до 1 м. Эти слои предпочитает и *Trachelomonas*.

Синезеленые водоросли, обладая исключительной способностью всплывать к самой поверхности воды, образуют в тихую, теплую погоду сплошные ковры, занимающие иногда большие пространства зеркала водоема.

Наблюдая за суточной миграцией синезеленых водорослей в Учинском водохранилище, мы установили, что при безветрии наибольшее количество их концентрируется у поверхности в предутренние часы (от 3 до 6 часов). К этому времени они образуют наиболее плотную пленку. С восходом солнца, лишь только появится слабый утренний ветерок, вызывающий едва заметную рябь на зеркальной поверхности воды, пленка разрывается и скатывается в рыхлые шарики, которые постепенно разбиваются полнами, и к 12 часам дня от пленки не остается и следа. К вечеру, при абсолютном затишье, вновь начинается более энергичное концентрирование планктона в поверхностном слое.

О. В. Троицкая (1925), наблюдавшая «цветение» одного из детскосельских прудов в окрестностях Ленинграда, считает, что распределение синезеленых водорослей — как горизонтальное, так и вертикальное — зависит от силы ветра. Ветер имеет, конечно, колоссальное значение в распределении этих организмов. Чем больше сила ветра, тем, понятно, глубже идет перемешивание, тем дальше от поверхности уносятся водоросли током воды и дольше не появляются на поверхности после вновь наступившего затишья. Но отсутствие ветра не всегда способствует образованию пленки.

Необходимо еще, чтобы температуры воздуха и воды были близки. Чем больше разность этих температур, тем менее резко идет уменьшение количества планктона с глубиной. Почти полное концентрирование синезеленых водорослей на поверхности, как видно из табл. 2, наступает лишь тогда, когда температура воды равна температуре воздуха. Влияние не только света, но и температуры на миграцию планктона отмечал и А. В. Румянцев (1912).

Таблица 2

Распределение организмов фитопланктона по глубинам в зависимости от соотношения температуры воздуха и воды

(Учинское водохранилище)

Название организмов	Дата	Температура воздуха, °C	Температура воды на глубине 20 см, °C	Разность температур	Количество клеток в 1 см³			% снижения количества планктона на глубине 1 м по сравнению с поверхностью
					у поверхности	на глубине 1/2 м	на глубине 1 м	
<i>Anabaena</i>	3/VII	22,2	21,9	0,3	40 200	4 400	1 400	98
<i>Aphanizomenon</i>					81 600	5 820	4 080	93
<i>Anabaena</i>	20/VII	25,0	23,6	1,4	22 140	9 840	5 740	74
<i>Aphanizomenon</i>					14 500	12 620	7 360	49
<i>Anabaena</i>	10/VIII	10,0	19,3	0,7	5 760	—	200	96
<i>Aphanizomenon</i>					7 140	—	980	87
<i>Anabaena</i>	11/VIII	22,0	21,1	0,9	4 620	780	500	88
<i>Aphanizomenon</i>					21 400	3 580	1 400	91
<i>Anabaena</i>	17/VIII	12,6	16,2	3,6	3 740	1 760	1 800	52
<i>Aphanizomenon</i>					13 760	3 540	3 200	76
<i>Anabaena</i>	28/VIII	18,4	18,4	0	7 920	1 000	0	100
<i>Aphanizomenon</i>					17 560	4 200	0	100
<i>Anabaena</i>	31/VIII	18,2	18,2	0	1 040	20	0	100
<i>Aphanizomenon</i>					11 060	5 700	0	100

Образование сплошных ковров из синезеленых водорослей на поверхности воды заканчивается обычно массовой их гибелью, если продолжительное время держится тихая и ясная погода. Гибель их происходит по тем же причинам, что и гибель всплывших лепешек нитчаток (*Cladophora*, *Mougeotia* и др.).

В теплую погоду, при ярком свете водоросли начинают очень энергично ассимилировать, усиленно поглощая растворенную углекислоту, и вскоре начинают страдать от ее недостатка.

Вторая причина, вызывающая гибель водорослей, — это непосредственное действие солнечного света. В результате скопления большого количества газов между нитями водорослей они становятся легче воды и выталкиваются из нее. В таком состоянии лепешки нитчаток частично остаются не прикрытые слоем воды, а лишь смачиваются ее капиллярными токами. Если в таком состоянии они подвергаются прямому солнечному свету, то очень быстро погибают и белеют.

Аналогичное только что описанному происходит и со скоплениями синезеленых водорослей в тихую солнечную погоду. Мы неоднократно наблюдали, что только в затененной части водохранилища пленка ярко окрашена, на солнце же она белеет и хлопьями оседает на дно. В тихую, но пасмурную погоду массового отмирания пленки не наблюдалось.

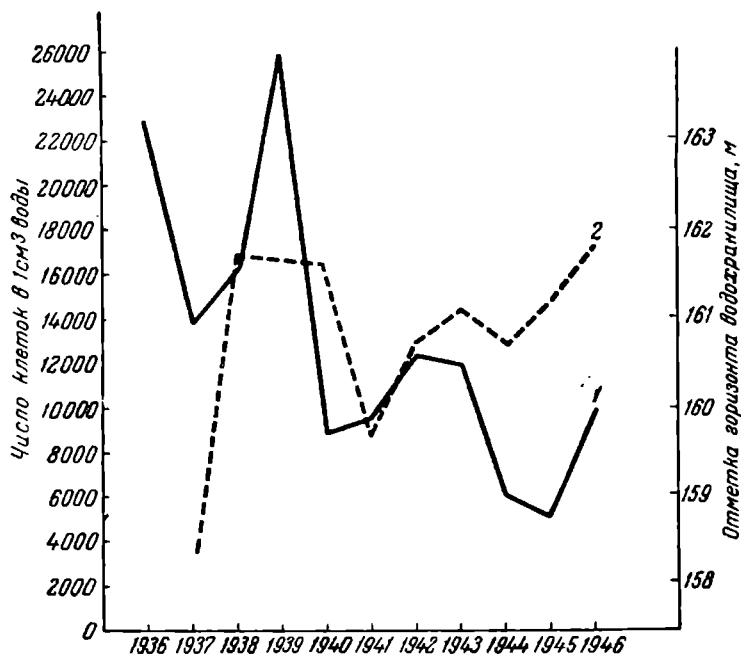


Рис. 1. Колебания среднего количества фитопланктона (1) в период вегетации (май — ноябрь) и годовые колебания уровня (2) в Учинском водохранилище по годам

Мы остановились на плавании синезеленых водорослей не потому, что организмы других групп водорослей не могут образовывать пленки на поверхности водоемов, а лишь потому, что «цветение» вызывается чаще всего именно этими водорослями. Поэтому указанная группа водорослей имеет наибольшее практическое значение вообще и в частности для Учинского водоема.

Годовые колебания общего количества фитопланктона в связи с гидрологическим режимом водоема

Как среднегодовые, так и средние за вегетационный период (май — ноябрь) количества фитопланктона Учинского водохранилища за исследованный период колеблются довольно сильно и стоят в тесной зависимости от гидрологического режима.

Во время наполнения (1936—1938 гг.) водохранилище было наиболее богато фитопланктоном (рис. 1). В этот период с каждым годом заливались все новые и новые площади почвы, из которых извлекались биогенные вещества, обогащавшие водоем.

В 1938 г. уровень водохранилища достиг проектной отметки. С этого момента установился в нем и постоянный гидрологический режим, а вместе с этим прекратилось и поступление в него добавочных количеств биогенных веществ из почв затопленных участков. Поэтому, хотя в 1939 г.

абсолютное количество фитопланктона было максимальное, однако это связано лишь с большим его поступлением из Пестовского водохранилища; прирост же его в самом Учинском водохранилище сильно снизился. Вместо 64%, установленных в 1938 г., в 1939 г. мы наблюдали увеличение фитопланктона в Учинском водохранилище лишь на 37—36%, по сравнению с количеством, поступающим из Пестовского (табл. 3). С июня 1941 г., как было уже сказано выше, водохранилище стало сильно срабатываться, так как подача воды в него прекратилась. К осени уровень его снизился почти до отметки 1937 г. По характеру гидрологического режима водохранилище из отстойного превратилось в скопное.

Таблица 3

Увеличение количества фитопланктона в Учинском водохранилище по сравнению с Пестовским в разные годы
(в %)

Годы		Годы	
1938	64,2	1943	212,3
1939	37,5	1945	27,6
1940	36,1	1946	35,8
1942	240,8		

К концу вегетационного периода все осушенные мелководья оказались сильно заросшими наземной растительностью. Особенно бурно по таким местам разливался *Polygonum tomentosum* Schrk.

Но в 1942 г., а затем в 1943 г. возобновилась подкачка воды из Волги, и уровень вновь резко поднялся (рис. 1), однако далеко не достигнув проектной отметки. Все же большая часть площадей, заросших в предыдущем году высшей растительностью, была залита, что, вероятно, дало водохранилищу некоторое количество добавочных питательных веществ, так как это повышение уровня тотчас же отразилось на количестве планктона. Нарастание количества фитопланктона при отстое достигло в эти годы рекордной величины: общее количество фитопланктона в водохранилище возросло на 212—240% от поступающего (табл. 3).

Конечно, нужно также принять во внимание, что уровень в эти годы, несмотря на подъем, все же почти на метр был ниже нормального, что, несомненно, облегчало в летний период, при ветровом перемешивании, обогащение верхних слоев воды питательными веществами, накопившимися в придонных слоях.

В последующие два года (1944 и 1945) колебание уровня было незначительное и не превышало такового по отметкам двух предыдущих лет. Поэтому и количество планктона в эти годы было минимальным, с незначительным нарастанием при отстое (табл. 3, рис. 1). В 1946 г. произошло последнее поднятие уровня, после чего водохранилище заняло свой прежний объем. Уровень в этом году был поднят всего на 50—60 см. Поступление дополнительных питательных веществ из затопленной зоны было ничтожное, и нарастание количества планктона при отстое воды в водохранилище с этого года стало нормальным для установившегося гидрологического режима водоема и не превышало 35—40%.

Из изложенного видно, что если за вегетационным периодом с сильно пониженным уровнем следует период, когда уровень в водохранилище заметно повышается, то это вызывает более усиленное развитие планктона.

Количественное соотношение разных групп водорослей в фитопланктоне Учинского водохранилища

Как видно из рис. 2, преобладающей группой фитопланктона в поверхностных слоях воды Учинского водохранилища являются синезеленые водоросли. Из основных форм этой группы количественный перевес до

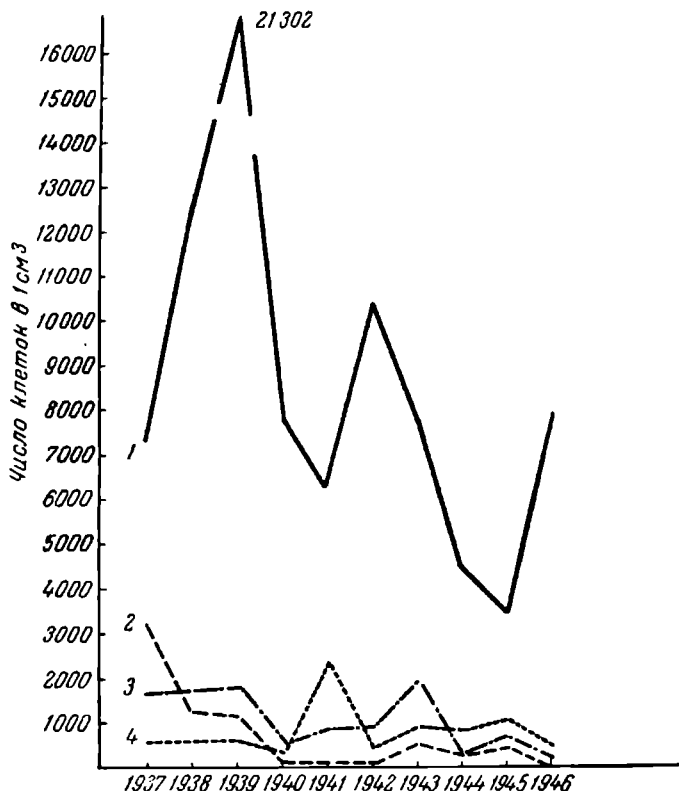


Рис. 2. Колебания средних количеств основных групп фитопланктона в поверхностной воде в вегетационный период (май — ноябрь) по годам

1 — синезеленые; 2 — жгутиковые; 3 — зеленые; 4 — диатомовые

1943 г. приходился на *Microcystis*. Эта форма появилась в 1937 г.; бурно развиваясь в последующие годы, она дала максимумы в 1939—1940 и 1942 гг., выражавшиеся величинами 7—9 тыс. клеток в 1 см³ воды (табл. 4), но за последние 2—3 года ее количество сильно снизилось. Особенно мало было *Microcystis* в 1944 г. Следующие две формы из основных представителей синезеленых водорослей Учинского водохранилища — *Anabaena Lemmermannii* Richt. и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs. — довольно устойчивы. Появившись в первый год существования водохранилища (1936), они и в настоящее время не имеют тенденции к резкому количественному снижению. Средние за вегетационный период количества *Aphanizomenon* с 1937 по 1948 г. колеблются в пределах от 4 тыс. до нескольких сотен клеток в 1 см³ воды (табл. 4). *Anabaena* встречается в меньших количествах.

Ее средний за вегетационный период максимум — 1,5—2 тыс. клеток в 1 см³ воды (табл. 4).

Таблица 4

Среднее количество клеток различных синезеленых водорослей в 1 см³ поверхностной воды Учинского водохранилища за вегетационный период (май — ноябрь) в разные годы

Год	<i>Oscillatoria</i>	<i>Anabaena</i>	<i>Aphanizomenon</i>	<i>Microcystis</i>
1937	0	524	1 070	3 818
1938	9 019	182	939	2 162
1939	6 749	1 463	4 606	9 037
1940	0	108	231	7 528
1941	0	129	344	4 185
1942	0	139	2 211	7 946
1943	0	2 081	3 939	1 452
1944	0	665	3 243	80
1945	0	764	2 406	461
1946	0	2 473	8 535	141
1947	0	2 193	7 175	172
1948	0	1 674	6 247	461

Нельзя здесь не упомянуть еще об одной форме этой группы — *Oscillatoria Agardhii* Gom., которая, правда, встречалась в нашем водоеме лишь 2 года (1938 и 1939), но в оба эти года вызывала обильное «цветение» со средними за период вегетации количествами 6—9 тыс. клеток в 1 см³.

Второе место после синезеленых водорослей в планктоне занимают диатомовые (рис. 2). В поверхностной воде они значительно уступают группе синезеленых. Но поскольку, как мы увидим ниже, максимум развития диатомей приходится на весну, на период гомотермии, а синезеленых — на период стагнации, то в то время как последние концентрируются в верхних слоях, первые распределяются по всей толще воды. Поэтому, если учитывать количество этих двух групп не только в верхнем слое, но во всем

Таблица 5

Среднее за вегетационный период количество преобладающих форм диатомовых и синезеленых водорослей в Учинском водохранилище

год	Диатомовые водоросли			Синезеленые водоросли		
	число клеток в 1 см ³ воды	вес живых водорослей, мг/л	биомасса на все водохранилище, т	число клеток в 1 см ³ воды	вес живых водорослей, мг/л	биомасса на все водохранилище, т
1938	688	1,09	159,2	12 302	0,644	21,8
1939	660	1,18	172,4	21 855	0,953	33,7
1940	155	0,21	31,18	7 867	0,129	4,66
1941	2 153	3,96	438,37	3 658	0,072	2,12
1943	824	1,24	158,29	7 467	0,448	14,19
1944	690	0,78	99,57	9 607	0,261	8,26
1945	1 038	1,88	240,0	3 651	0,320	10,13

водохранилище, то количественная разница в планктоне между этими двумя группами сглаживается. Если же принять еще во внимание, что клетки диатомовых водорослей значительно крупнее, чем синезеленых, и выразить количество этих двух групп не в клетках на 1 см^3 воды, а в весовых единицах на весь объем водохранилища, то количественное превосходство диатомей выступит с бесспорной ясностью (табл. 5). Так, биомасса синезеленых за вегетационный период колебалась в среднем от 2 до 33 т, а диатомовые дали минимум 31 т и максимум 438 т живых водорослей.

Основных форм группы диатомовых три: *Stephanodiscus astraea* Grun., *Asterionella formosa* Hass., *Melosira granulata* Ralfs. и *M. italica* Kütz. Их количественные взаимоотношения указаны в табл. 6. Первое место в большинстве случаев занимает *Stephanodiscus*. Он в большом количестве приносится волжской водой. Затем идут *Melosira* и *Asterionella*.

Таблица 6

Среднее за вегетационный период количество
клеток диатомовых в 1 см^3 поверхностной воды
Учинского водохранилища

Год	<i>Melosira</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Stephanodiscus</i>
1938	91	182	404
1939	82	102	476
1940	69	48	38
1941	696	218	1 239
1942	23	54	123
1943	45	164	615
1944	234	373	83
1945	726	58	254
1946	237	75	9
1947	210	41	246
1948	287	105	702

Перехожу теперь к последним группам — зеленым водорослям и флагеллатам. Кривые среднего за период вегетации количества этих групп за исследованные годы изменялись более или менее одинаково. Хотя здесь не так ясно, как у синезеленых, выражена количественная зависимость от колебания уровня водоема, все же можно отметить, что максимумы их развития падают на годы наполнения водохранилища и 1942—1943 гг. (рис. 2).

Из группы зеленых водорослей ни одна форма не дала в течение всего периода исследований массового развития и, как мы увидим из дальнейшего изложения, вряд ли сможет дать его и в дальнейшем, а поэтому не представляет особого интереса в этом отношении. Но поскольку эта группа имеет наибольшее количество форм, то ее значение в общей продуктивности все же не второстепенно.

По годам средние за период вегетации количества этой группы колеблются в следующих пределах: в годы максимального развития зеленых водорослей число их было около 2 тыс. клеток в 1 см^3 воды (1937—1939 и 1943 гг.), в остальные годы — максимально 900 и минимально 359 клеток в 1 см^3 .

Группа флагеллат количественно представлена наиболее слабо. Лишь в 1937 г. среднее за период вегетации количество их достигло 3 тыс. клеток

водохранилище, то количественная разница в планктоне между этими двумя группами сглаживается. Если же принять еще во внимание, что клетки диатомовых подорослей значительно крупнее, чем синезеленых, и выразить количество этих двух групп не в клетках на 1 см^3 воды, а в весовых единицах на весь объем водохранилища, то количественное превосходство диатомей выступит с беспорной ясностью (табл. 5). Так, биомасса синезеленых за вегетационный период колебалась в среднем от 2 до 33 т, а диатомовые дали минимум 31 т и максимум 438 т живых водорослей.

Основных форм группы диатомовых три: *Stephanodiscus astraea* Grun., *Asterionella formosa* Hass., *Melosira granulata* Ralfs. и *M. italica* Kütz. Их количественные взаимоотношения указаны в табл. 6. Первое место в большинстве случаев занимает *Stephanodiscus*. Он в большом количестве приносится волжской водой. Затем идут *Melosira* и *Asterionella*.

Таблица 6

Среднее за вегетационный период количество
клеток диатомовых в 1 см^3 поверхностной воды
Учинского водохранилища

Год	<i>Melosira</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Stephanodiscus</i>
1938	91	182	404
1939	82	102	476
1940	69	48	38
1941	696	218	1 239
1942	23	54	123
1943	45	164	615
1944	234	373	83
1945	726	58	254
1946	237	75	9
1947	210	41	246
1948	287	105	702

Перехожу теперь к последним группам — зеленым водорослям и флагеллатам. Кривые среднего за период вегетации количества этих групп за исследованные годы изменялись более или менее одинаково. Хотя здесь не так ясно, как у синезеленых, выражена количественная зависимость от колебания уровня водоема, все же можно отметить, что максимумы их развития падают на годы наполнения водохранилища и 1942—1943 гг. (рис. 2).

Из группы зеленых водорослей ни одна форма не дала в течение всего периода исследований массового развития и, как мы увидим из дальнейшего изложения, вряд ли сможет дать его и в дальнейшем, а поэтому не представляет особого интереса в этом отношении. Но поскольку эта группа имеет наибольшее количество форм, то ее значение в общей продуктивности все же не второстепенно.

По годам средние за период вегетации количества этой группы колеблются в следующих пределах: в годы максимального развития зеленых водорослей число их было около 2 тыс. клеток в 1 см^3 воды (1937—1939 и 1943 гг.), в остальные годы — максимум 900 и минимально 359 клеток в 1 см^3 .

Группа флагеллат количественно представлена наиболее слабо. Лишь в 1937 г. среднее за период вегетации количество их достигло 3 тыс. клеток

в 1 см³; в последующие годы (1938 и 1939) оно спустилось до 1 тыс., а позднее их максимум был не более 600 клеток на 1 см³. Систематическое ежегодное развитие в больших количествах какой-либо одной формы из этой группы организмов также редко. Только *Ceratium hirundinella* Schr., *Synura uvella* Ehr. и *Uroglenopsis americana* Lemm. за все время дали 1—2 очень кратковременные вспышки.

Сезонные колебания планктона в Учинском водохранилище, как показали наблюдения за ряд лет, те же, что и в большинстве водоемов наших широт: начиная с декабря, жизнь в нем замирает, возрождаясь вновь в конце апреля, с освобождением его от ледяного покрова.

Кривая развития фитопланктона поверхностной воды за негостационный период (май—ноябрь) имеет довольно определенный характер, повторяющийся из года в год. В ней имеется один наибольший подъем, падающий на лето (июнь—сентябрь), и два более слабых, непродолжительных, из которых один приходится на весну (вторая половина мая — начало июня), а второй, еще более слабо выраженный, — на осень (сентябрь — ноябрь). Высота этих трех максимумов в различные годы разная и изменяется соответственно количеству организмов, вызывающих «цветение» водоема.

Весенний максимум вызывают диатомовые, к которым в годы наполнения водохранилища присоединялись жгутиковые. Летний же максимум почти исключительно вызывают синезеленые водоросли, а в осеннем вновь участвуют диатомеи. Зачастую совместно с ними сохраняются сильно сократившиеся в числе синезеленые водоросли.

Влияние приносимого с поступающей водой фитопланктона на продуктивность Учинского водохранилища

Для абсолютной величины общего количества фитопланктона в Учинском водохранилище имеет большое значение количество фитопланктона, принесенного с водой, которая поступает из Пестовского водохранилища. В Пестовском водохранилище максимальное количество фитопланктона было обнаружено в 1939 г., а минимальное — в 1945 г.; соответственно и в Учинском водохранилище эти годы отмечены как годы максимального и минимального количества фитопланктона. Однако процент увеличения количества планктона при отстое воды в Учинском водохранилище по сравнению с таковым Пестовского был все же далеко не одинаков и колебался в пределах от 27 до 240% (табл. 3). Это стоит в связи с качественным составом планктона подаваемой воды. Если химический режим Учинского водохранилища соответствует потребностям организмов из Пестовского водохранилища, то можно ожидать не только их сохранения, но и увеличения их числа. В противном случае положение будет другое. Это с отчетливой ясностью выступает при количественном учете фитопланктона этих двух водоемов по разным группам водорослей. Из Пестовского водохранилища поступает обычно большее количество диатомей, чем мы обнаруживаем в Учинском водохранилище (табл. 7). Это указывает на то, что данная группа не находит в нем нужных условий. Количество же синезеленых водорослей заметно нарастает в Учинском водохранилище по сравнению с Пестовским водохранилищем (табл. 7).

Что касается зеленых водорослей и флагеллат, то их нарастание в Учинском водохранилище (правда, очень незначительное) отмечено только в 1938—1939 и 1943 гг., когда поднимался уровень; в остальное время в обоих водоемах количество водорослей было почти одинаковым. Следовательно,

Таблица 7

Среднее за период вегетации количество фитопланктона (число клеток в 1 см³ воды) в Учинском и Пестовском водохранилищах

Год	Пестовское водохранилище		Учинское водохранилище	
	диатомовые	синезеленые	диатомовые	синезеленые
1938	2 618	4 607	670	12 302
1939	1 512	12 190	660	21 876
1940	1 516	4 490	350	7 867
1942	407	2 045	360	10 342
1943	1 067	1 610	877	7 785
1944	1 121	8 158	1 052	3 607
1946	682	6 263	463	8 047

количество зеленых водорослей и флагеллат в Учинском водохранилище зависит от количества их в Пестовском водохранилище.

III. ПОТРЕБНОСТЬ ОРГАНИЗМОВ ФИТОПЛАНКТОНА В ОСНОВНЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВАХ И МЕТОДЫ ЕЕ ВЫЯВЛЕНИЯ

1. Метод гидробиологической производительности

Для выявления факторов, регулирующих развитие организмов фитопланктона, кроме прямого наблюдения в природе за их размножением и сопоставления этого процесса с химизмом окружающей среды, нами был применен лабораторный метод гидробиологической производительности.

Этот метод дает возможность в каждом отдельном случае решать, каких основных элементов недостает в водоеме для полного развития того или иного организма фитопланктона или целой группы и какой степени может достигнуть размножение исследуемых организмов при добавках азота, фосфора, железа.

Такого рода задачи давно и с успехом решила агрономия путем применения вегетационных опытов. Несмотря на однородность цели, в гидробиологии аналогичного метода не было. А. В. Францев (1932) впервые для пресных водоемов предложил и разработал метод применения вегетационных опытов для гидробиологии, который он назвал методом гидробиологической производительности. Сохранив название метода, введенное Шрейбером при работе на море, Францев сильно изменил метод сообразно с иными заданиями. В то время как Шрейбер пытался биологическим путем определить в водоеме химический состав его воды, Францев поставил себе целью установить степень продуктивности водоема. Определяя максимальное развитие организма в определенном объеме взятой воды, Шрейбер исходил из одной клетки. Вследствие этого его опыты были очень длительны. Францев, в силу необходимости быстро решать практические вопросы, наблюдал за развитием культуры водоросли (*Scenedesmus*), внесенной в испытываемую воду в титре соответственно с количеством организмов фитопланктона в водоеме, подлежащем обследованию.

Несмотря на большую чувствительность биологических методов, они пока не могут заменять более точных химических анализов; поэтому метод Шрейбера не получил применения. Метод же гидробиологической производительности А. В. Францева был использован во многих лабораториях (Кузнецов, 1945; Мудрецова, 1938, и др.). А. В. Францев (1932) дал вполне реальный прогноз количества планктона в Москве-реке после

предполагаемого закрытия Рублевской плотины, который впоследствии подтвердился.

Сохраняя все основное в методе А. В. Францева, мы для наших целей его упростили. В нашей модификации испытуемую воду мы не фильтровали через асбестовый фильтр и не засекали чистой культурой какой-либо определенной водоросли, а по принесении в лабораторию со всем имеющимся в ней планктоном, за исключением крупных зоопланктеров (коловраток и рачков), которых удаляли простым вылавливанием пипеткой, разливали по колбочкам. Колбочки брали емкостью 50 см³. В каждую из них наливали по 25 см³ воды, после чего вносили следующие добавки: 0,4 мг/л Fe в форме Fe₂(SO₄)₃; 0,4 мг/л N в форме Ca(NO₃)₂ и 0,05 мг/л P₂O₅ в форме KН₂PO₄. Добавки вносили по следующей схеме: N; P; Fe; Fe + P; Fe + N; N + P; N + P + Fe. Параллельно колбочкам с добавками ставили колбочки без добавок. Все колбочки выставляли на северное окно на 4—5 дней. В начале и в конце опыта производили подсчет основных организмов фитопланктона. Наилучший прирост при добавке того или иного элемента, по сравнению с контролем, указывал на то, что внесенного элемента в водоеме для учитываемого организма нехватает. Для того чтобы решить, в каких количествах тот или иной элемент необходим для максимального развития данного организма, этот элемент вносили в ряде концентраций, встречающихся в аналогичных водоемах. В тех случаях, когда нам было необходимо установить значение силиката для диатомовых водорослей или выяснить токсическое действие марганца на разные группы водорослей, мы также использовали метод гидробиологической производительности.

2. Метод чистых культур основных организмов фитопланктона Учинского водохранилища

Чтобы установить для интересовавших нас организмов фитопланктона концентрации основных элементов, дающие максимальные приросты, недостаточно было вести наблюдения только в природе и использовать данные, полученные методом гидробиологической производительности. Поэтому все полученные наблюдения проверялись и в опытах с чистыми культурами. Для этого почти все основные организмы, вызывающие «цветение» нашего водохранилища, были выделены в чистые культуры. Применяемый нами метод выделения их довольно прост. Нужный организм вылавливали под душой с помощью стеклянных капилляров, промывали в стерильном питательном растворе и пересаживали в колбочки с той же средой. Состав питательной среды, используемой для этих целей, был следующий:

CaO — 20 мг	N в форме Ca(NO ₃) ₂ — 0,2 мг
1% KН ₂ PO ₄ — 0,5 см ³	Fe в форме Fe ₂ (SO ₄) ₃ — 0,2 мг
5% MgSO ₄ — 0,5 см ³	бидистиллированной воды — 1 л

Все соли были несколько раз перекристаллизованы. Приготовление среды производили следующим образом. Навеску CaO растворяли в горячей воде, раствор остужали, после чего в него пропускали CO₂ до полного растворения кальция. Затем вносили все соли, кроме Fe₂(SO₄)₃, и питательный раствор, хорошо взболтанный, разливали по колбочкам.

Стерилизацию производили в автоклаве, под давлением в 1½ атмосферы, в течение 15 минут. При этом колбочки ставили в аппарат в момент закипания в нем воды. Это делалось для того, чтобы, сокращая длительность нагрева, предотвратить выпадение кальция. Но все же и после такой пре-

досторожности раствор обычно слегка мутнеет. Поэтому до посева раствор должен постоять 3—4 дня, чтобы эта муть исчезла. Значение pH установившегося питательного раствора обычно было 7,3—7,6. Железо добавляли перед самым посевом. Мы его употребляли нестерильным, так как кислый раствор его исключал возможность загрязнения.

Получение чистой культуры большинства интересовавших нас организмов удавалось после первого же посева. Обычно из десятка засеянных колбочек всегда можно было найти такую, в которой через неделю-полторы развивалась альгологически чистая культура нужного организма. Одина два последующих пересева это вполне гарантировали.

Выбранная нами среда имеет существенные преимущества перед другими, применяемыми для культур водорослей; по своему химическому составу она близка к естественным водам, малые же концентрации в ней азота затрудняют в большинстве случаев развитие протококковых водорослей, являющихся бичом альгологических культур, а отсутствие органического вещества предохраняет от бактериальных загрязнений.

В чистые культуры нами были выделены следующие формы:

Диатомовые	Синезеленые водоросли	Зеленые водоросли
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	<i>Anabaena Lemmermannii</i>	<i>Chlamydomonas</i> sp.
<i>Synedra acus</i> Kütz.	Richt.	<i>Scenedesmus quadricauda</i>
<i>Tabellaria fenestrata</i> Grun.	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Bréb.
<i>Melosira granulata</i> Ralfs.	Ralfs.	<i>Kirchneriella lunaris</i> Moeb.
<i>Melosira varians</i> Ag.	<i>Oscillatoria Agardhii</i> Com.	<i>Ankistrodesmus falcatus</i>
<i>M. italica</i> Kütz.	<i>Woronichinia Nägeliana</i>	Ralfs.
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Elenk.	<i>Dictyosphaerium Ehrenbergianum</i> Naeg.
Kitton.	<i>Gomphosphaeria lacustris</i>	<i>Pandorina morum</i> Bory
	Chod.	<i>Eudorina elegans</i> Ehr.

В дальнейшем для нахождения доз азота, фосфора, железа, дающих максимальные приросты указанных организмов, мы брали основную среду ту же, что и для выделения культур, но исключали из нее тот элемент, для которого нужно было найти эту дозу. Отдельно простерилизованную испытуемую соль вносили в таком случае перед постановкой опыта в разных количествах каплями из пипетки. Объем капли определяли заранее. Испытуемый элемент вносили в количествах, встречающихся в водоемах, аналогичных Учинскому водохранилищу.

Получив чистые культуры водорослей, мы приступили к опытам. Но первые же результаты заставили нас задуматься о правильности их постановки. Так как мы пользовались не проточными культурами, то по мере нарастания количества организмов и потребления ими испытуемого элемента концентрация его изменялась. Кроме того, мы не вполне были уверены, что установленная концентрация не смещается влиянием ряда факторов: силы света, температуры, состояния культуры, взятой для опыта, посевного титра и т. д. Поэтому, прежде чем окончательно решить, какие дозы того или иного элемента являются благоприятными, мы сочли необходимым проверить, насколько они не зависят от этих факторов.

Оказалось, что основные физические факторы — свет и температура — не смещают концентрации азота, дающей наилучший прирост водоросли *Scenedesmus quadricauda* (рис. 3 и 4). При любой силе света и при любой температуре, при которых может происходить развитие данного организма, максимальный прирост его падает на одну и ту же концентрацию азота, но абсолютные величины приростов находятся в тесной зависимости от этих факторов.

Однако это может быть отнесено только к азоту. На такие же элементы, как фосфор и, особенно, железо, растворимость которых стоит в связи с рН, температура и свет будут оказывать влияние, так как реакция среды тесно связана с последними. Поэтому оптимальные дозы железа и фосфора для одного и того же организма будут сдвигаться в зависимости от рН.

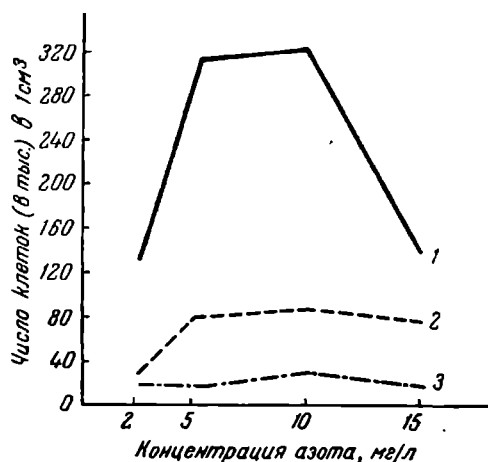


Рис. 3. Зависимость прироста числа клеток *Scenedesmus quadricauda* от концентрации азота

1 — при силе света 1200 люкс; 2 — 2500 люкс; 3 — 5000 люкс

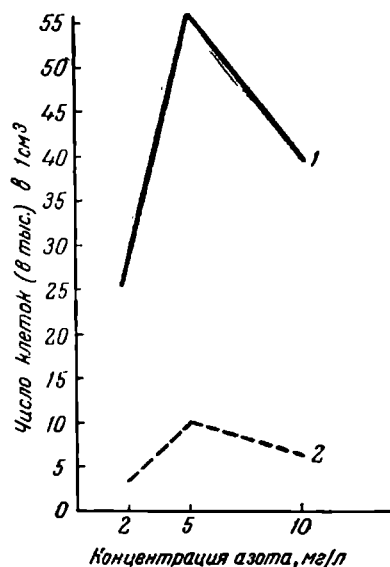


Рис. 4. Зависимость прироста числа клеток *Scenedesmus quadricauda* от концентрации азота

1 — при температуре 16°; 2 — при температуре 5°

Для установления оптимальной для данного организма дозы того или иного элемента не имеет значения состояние культуры и ее возраст. Если взять старую культуру *Ankistrodesmus* и культуру, омоложенную рядом пересевов, то максимальный прирост всегда будет падать на одну и ту же концентрацию испытуемого элемента как у предварительно упитанной,

Таблица 8

Прирост *Ankistrodesmus* при разных дозах азота (в форме нитрата) в старой (I серия) и в предварительно омоложенной (II серия) культурах (начало опыта 18/VI)

№ колб	Азот, мг/л	Количество клеток в 1 см ³ в тыс.					
		I серия			II серия		
		20/VI	23/VI	28/VI	20/VI	23/VI	28/VI
1	0,0	1,6	2	7	7	60	62
2	1,0	2,0	14	18	9	140	213
3	2,0	3,0	19	25	15	130	199
4	5,0	2,0	25	58	33	224	271
5	10,0	2,0	24	45	23	147	314
6	15,0	2,0	14	33	23	49	62

так и у истощенной культуры. Но скорость выявления оптимальной дозы, несомненно, зависит от состояния посевного материала. В омоложенной культуре прирост больше и оптимальная доза испытуемого элемента выявляется быстрее, чем в старой культуре (табл. 8). Также и только что выделенная из водоема культура будет отзываться быстрее на данное ей вещество и давать лучший рост, чем культура, прошедшая несколько пересевов, но оптимум будет падать и в том и другом случае на одну и ту же концентрацию элемента (табл. 9).

Таблица 9

Прирост Ankistrodesmus за 8 дней при разных концентрациях азота (в форме нитрата) в только что выделенной культуре (серия I) и в культуре, существовавшей более 5 лет (серия II)

N, мг/л	Количество клеток в 1 см ³	
	I серия	II серия
1,0	95 500	21 600
2,0	120 500	21 600
5,0	139 000	34 000
10,0	107 000	28 000

Поэтому при определении оптимальной дозы элемента недостаточно ограничиваться какой-либо произвольной, хотя бы всегда одинаковой, подготовкой подопытной культуры, важны еще и сроки учета приростов. Необходимо уловить первоначальный момент, когда оптимальная доза начинает лишь выявляться. Не лишне, конечно, всегда соблюдать одни и те же условия опыта, но основное — это наиболее частый учет результата опыта. При этом за оптимальную дозу нужно принимать ту, которая дает раньше остальных максимальный прирост. По мере истощения среды максимум прироста будет, конечно, смещаться в сторону большей концентрации испытуемого элемента, и смещение будет происходить тем быстрее, чем больше титр водорослей, взятой для посева. Поэтому брать для опыта большой титр рискованно, так как слишком быстрое поглощение испытуемого элемента может настолько быстро сместить оптимум, что можно упустить первоначальный момент его проявления. При слишком же малых титрах, как это отмечает А. В. Францев (1932), увеличивается ошибка при подсчете прироста.

Наиболее удобным посевным титром А. В. Францев считал 20 тыс. клеток в 1 см³. На основании ряда опытов мы пришли к выводу, что для мелких водорослей величиной до 50 м посевной титр должен быть не более нескольких десятков тысяч, а для более крупных планктонных форм — не более нескольких сотен клеток в 1 см³.

Все вышеприведенное устраняет также и сомнение в точности определения оптимальных доз испытуемого элемента при использовании для этой цели непроточных культур.

Однако для проверки мы все же поставили несколько опытов, хотя и не в проточной среде, но в сменяемой не менее 4 раз в сутки. В таких опытах во избежание потерь организмов, посев производили не в колбочки, а в трубочки, вставленные в них. Погруженный в среду конец трубочки плотно

так и у истощенной культуры. Но скорость выявления оптимальной дозы, несомненно, зависит от состояния посевного материала. В омоложенной культуре прирост больше и оптимальная доза испытуемого элемента выявляется быстрее, чем в старой культуре (табл. 8). Также и только что выделенная из водоема культура будет отзываться быстрее на данное ей вещество и давать лучший рост, чем культура, прошедшая несколько пересевов, но оптимум будет падать и в том и другом случае на одну и ту же концентрацию элемента (табл. 9).

Таблица 9

Прирост Ankistrodesmus за 8 дней при разных концентрациях азота (в форме нитрата) в той-же что выделенной культуре (серия I) и в культуре, существовавшей более 5 лет (серия II)

N, мг/л	Количество клеток в 1 см ³	
	I серия	II серия
1,0	95 500	21 600
2,0	120 500	21 600
5,0	139 000	34 000
10,0	107 000	28 000

Поэтому при определении оптимальной дозы элемента недостаточно ограничиваться какой-либо произвольной, хотя бы всегда одинаковой, подготовкой подопытной культуры, важны еще и сроки учета приростов. Необходимо уловить первоначальный момент, когда оптимальная доза начинает лишь выявляться. Не лишне, конечно, всегда соблюдать одни и те же условия опыта, но основное — это наиболее частый учет результата опыта. При этом за оптимальную дозу нужно принимать ту, которая дает раньше остальных максимальный прирост. По мере истощения среды максимум прироста будет, конечно, смещаться в сторону большей концентрации испытуемого элемента, и смещение будет происходить тем быстрее, чем больше титр водоросли, взятой для посева. Поэтому брать для опыта большой титр рискованно, так как слишком быстрое поглощение испытуемого элемента может настолько быстро сместить оптимум, что можно упустить первоначальный момент его проявления. При слишком же малых титрах, как это отмечает А. В. Францев (1932), увеличивается ошибка при подсчете прироста.

Наиболее удобным посевным титром А. В. Францев считал 20 тыс. клеток в 1 см³. На основании ряда опытов мы пришли к выводу, что для мелких водорослей величиной до 50 μ посевной титр должен быть не более нескольких десятков тысяч, а для более крупных планктонных форм — не более нескольких сотен клеток в 1 см³.

Все вышеприведенное устраняет также и сомнение в точности определения оптимальных доз испытуемого элемента при использовании для этой цели непроточных культур.

Однако для проверки мы все же поставили несколько опытов, хотя и не в проточной среде, но в сменяемой не менее 4 раз в сутки. В таких опытах во избежание потерь организмов, посев производили не в колбочки, а в трубочки, вставленные в них. Погруженный в среду конец трубочки плотно

прикрывали мембранным фильтром, укрепленным при помощи марли. При смене среды трубочки вынимали, и питательный раствор из них отфильтровывали, после чего их переносили в новую среду. Результаты одного из таких опытов сведены в табл. 10. Как видно из этой таблицы, прирост при разных концентрациях азота в сменяемой среде через 4 дня был такой же, как в несменяемой. Соппали и дозы, обеспечивающие максимальное развитие.

Таблица 10

Прирост Ankistrodesmus при разных концентрациях нитратного азота в культурах с сменяемой и несменяемой средой

Концентрация. мг/л N	Число клеток в 1 см ³	
	среда сменялась	среда не сменялась
1,0	21 600	14 400
2,0	21 600	20 400
5,0	38 000	36 400
10,0	24 000	22 400

Мы установили, с учетом всех изложенных методических указаний, оптимальные дозы азота для большинства форм фитопланктона, дающих массовое развитие в Учинском водохранилище. Для таких же элементов, как железо и фосфор, непостоянство активности которых связано с рядом факторов, установить такие дозы весьма трудно, но выявить относительную потребность в этих элементах как для отдельных организмов, так и для целых групп водорослей удалось вполне определенно.

3. Потребность организмов фитопланктона в азоте

Потребность в азоте резко различна не только у отдельных форм фитопланктона, но и у разных групп водорослей, как это выяснилось из опытов с чистыми культурами (рис. 5—8, табл. 11—12).

Наименее требовательны к азоту диатомей, наиболее — зеленые водоросли и из них особенно — протококковые. Синезеленые водоросли занимают промежуточное положение между этими двумя группами (табл. 11—12).

Для планктонных диатомей, занимающих особое положение среди водорослей по чрезвычайно малой потребности в азоте, оптимальные дозы нитратного азота лежат в пределах от 0,01 до 0,4 мг/л, аммонийного же — раз в десять меньше. Из форм, выделенных нами в чистые культуры, наибольших доз азота требует *Synedra acus* Kütz., наименьших — *Tabellaria fenestrata* Grun. Для первой максимальное развитие отмечается при дозе нитратного азота 0,4—0,8 мг/л, для второй — при дозе 0,01 мг/л.

Для зеленых водорослей оптимальные дозы нитратного азота падают не на сотые и десятые доли миллиграмма, а на целые миллиграммы. Максимальное развитие протококковых отмечается при содержании нитратного азота не ниже 5 мг/л, а вольвоксовых (*Eudorina*, *Chlamydomonas*) — не ниже 2—5 мг/л. В случае аммонийного азота максимум развития наблюдается у протококковых при дозе азота 0,5 мг/л, а у вольвоксовых — при 0,2—0,5 мг/л. В этой группе водорослей, как мы видим, протококковые

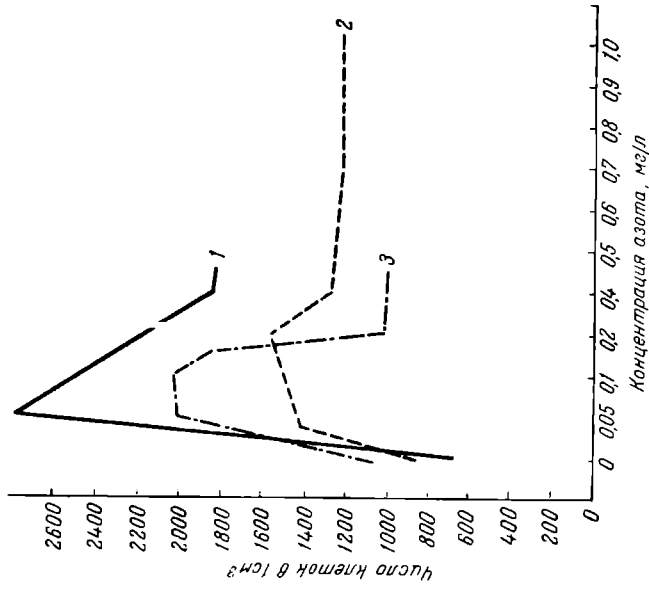


Рис. 5. Количество диатомовых водорослей, развивающихся при разных дозах азота в форме NO_3
1 — *Stephanodiscus*; 2 — *Asterionella*; 3 — *Melosira*

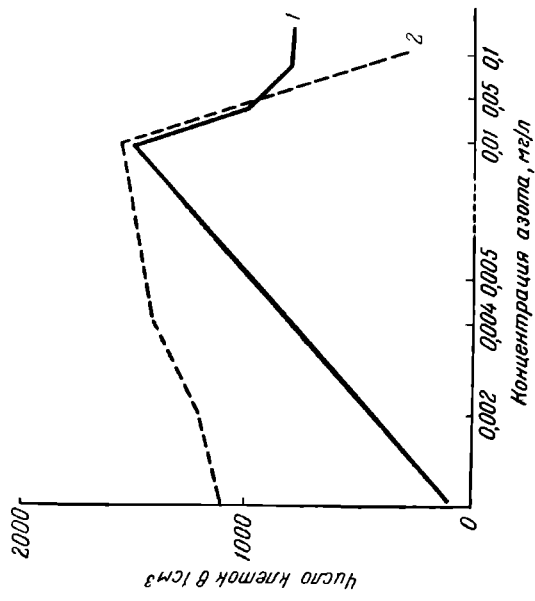


Рис. 6. Количество диатомовых водорослей, развивающихся при разных дозах азота в форме NH_4
1 — *Asterionella*; 2 — *Melosira*

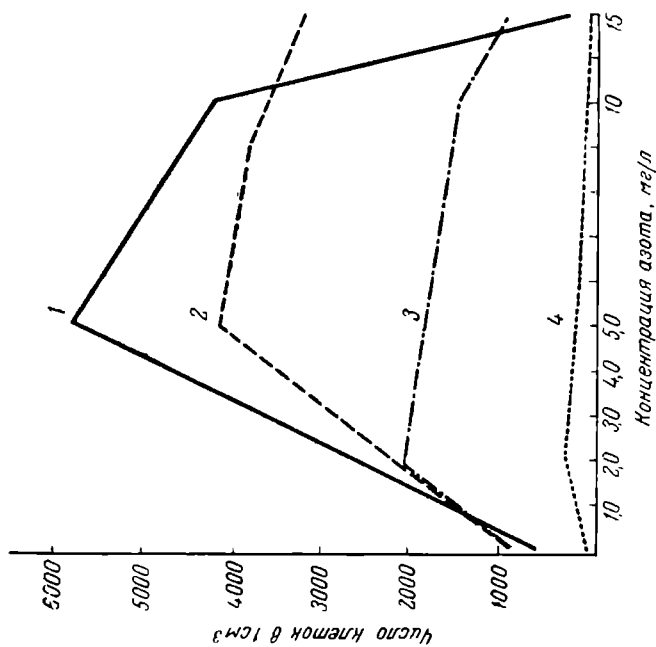


Рис. 7. Количество зеленых водорослей, развивающихся при разных дозах азота в форме NO_3
 1 — *Ankistrodesmus*; 2 — *Kirchneriella*; 3 — *Chlamydomonas*; 4 — *Eudorina*

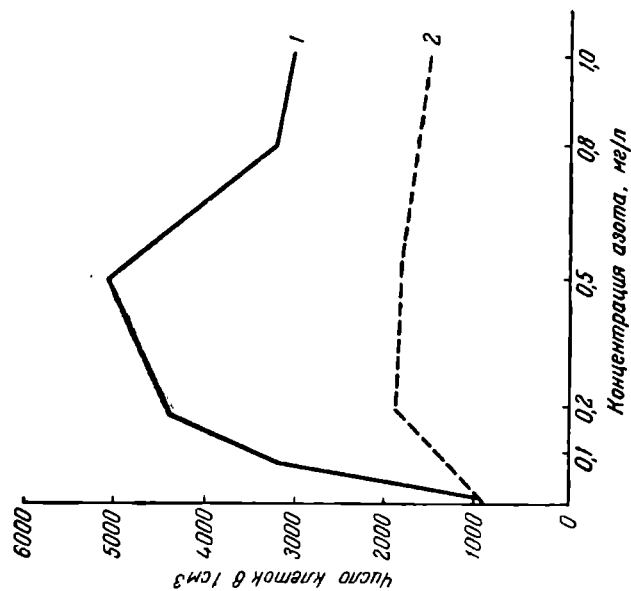


Рис. 8. Количество зеленых водорослей, развивающихся при разных дозах азота в форме NH_4
 1 — *Kirchneriella*; 2 — *Chlamydomonas*

являются наиболее азотолюбивыми организмами и представляют наиболее резкий контраст с диатомовыми. Это весьма наглядно видно из опыта, результаты которого приведены на рис. 9. В этом опыте одновременно были произведены посевы *Asterionella* и *Ankistrodesmus* на одну и ту же среду с разными добавками азота. При концентрации азота 0,4 мг/л развитие *Asterionella* достигает максимума, а с повышением концентрации ее размножение задерживается, количество же *Ankistrodesmus* продолжает нарастать параллельно повышению взятых концентраций азота (до 5 мг/л).

Синезеленые водоросли дают максимальный прирост при дозах нитратного азота от 0,6 до 2,0 мг/л и при дозах аммонийного азота от 0,06 до 0,2 мг/л. В этой группе водорослей амплитуда доз азота, в пределах которой происходит наилучший рост, значительно шире. Здесь мы имеем такие организмы, как *Anabaena Lemmermannii* Richt. и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs., для которых оптимальные дозы близки к таковым для диатомовых водорослей и не выходят за пределы десятых долей миллиграмма азота на литр. Но наряду с ними есть и такие формы, которые по потребности в азоте близки к представителям зеленых водорослей, с оптимумом развития при 2 мг/л и более азота в форме NO_3 . Такова — *Oscillatoria Agardhii* Gom. (табл. 11).

Как видно из проведенных нами опытов (рис. 5—8), аммиачный азот, так же как и нитратный, вполне доступен водорослям, но поступает он в клетку, вероятно, быстрее, чем последний. Поэтому, чтобы произвести тот же эффект, его требуется раз в десять меньше. Это единственная отличительная черта аммонийного питания по сравнению с нитратным. Абсолютные же приросты будут почти одинаковы при этих двух формах азота.

Различие в потреблении азота у трех приведенных групп водорослей вполне подтвердилось и при исследовании методом гидробиологической производительности. Прибавляя к учинской воде азот [в форме $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$] в концентрациях от 0,2 до 5 мг/л, мы установили, что даже в том случае,

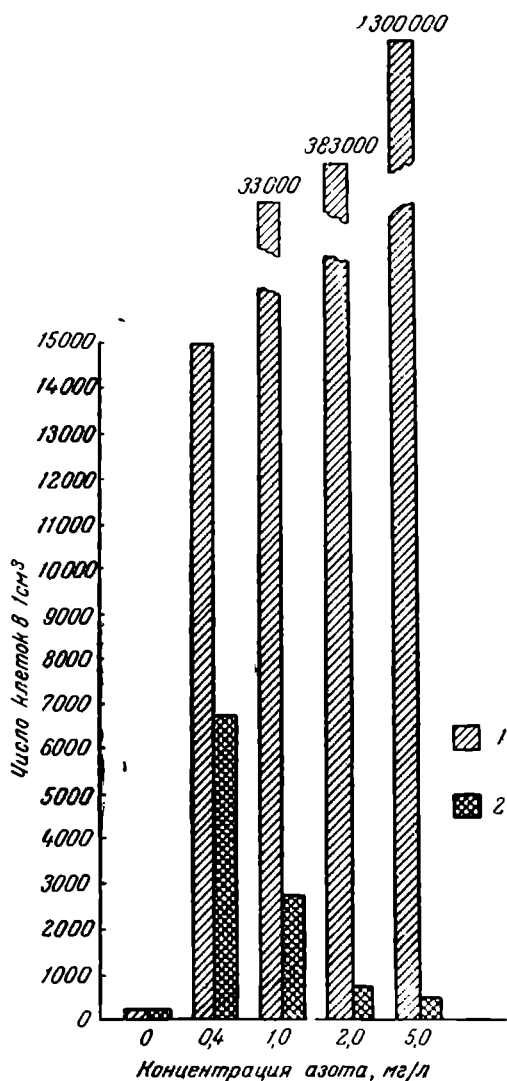


Рис. 9. Количество клеток *Ankistrodesmus* (1) и *Asterionella* (2), развивающихся при разных дозах азота в форме NO_3

Таблица 11

Развитие синезеленых водорослей при разных дозах азота
в форме нитрата

<i>Oscillatoria Agardhii</i>		<i>Anabaena Lemmermannii</i>		<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>		<i>Gomphosphaeria lacustris</i>	
N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³
0,0	900	0,0	770	0,0	736	0,0	320
0,4	3 740	0,2	1 680	0,2	799	0,4	1 360
1,0	11 692	0,4	1 510	0,4	790	0,8	1 820
1,5	12 405	0,6	1 910	0,6	1 030	1,0	2 740
2,0	13 642	0,8	1 400	1,0	820	1,5	2 720
2,5	17 932	1,0	1 270	2,0	336	2,0	1 660
—	—	2,0	1 150	—	—	—	—

Таблица 12

Развитие синезеленых водорослей при разных дозах азота
в форме аммиака

<i>Oscillatoria Agardhii</i>		<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>		<i>Gomphosphaeria lacustris</i>		<i>Woronichinia Nägeliiana</i>	
N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³	N, мг/л	число клеток в 1 см ³
0,0	2 015	0,04	445	0,04	180	0,1	750
0,15	5 223	0,06	1 010	0,08	240	0,2	1 600
0,20	7 497	0,08	750	0,1	880	0,4	2 000
0,25	5 809	0,1	350	0,15	760	0,6	2 350
0,4	4 762	0,2	280	—	—	0,8	2 500
—	—	0,6	25	—	—	1,0	1 100

когда в водохранилище отсутствовали нитраты, а азота в форме аммиака было всего лишь 0,03 мг/л, добавка 0,2 мг/л азота в форме NO₃ для диатомей является оптимальной. Количество же клеток *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs. и *Scenedesmus quadricauda* Bréb. резко возрастало при добавках нитратного азота до 5 мг/л даже и в тех случаях, когда испытуемая вода имела 0,1—0,14 мг/л азота в форме NH₄ и 0,3 мг/л азота в форме NO₃ (табл. 13).

Для синезеленых водорослей (*Anabaena* и *Aphanizomenon*) добавки азота оказывали благоприятное действие лишь в тех случаях, когда в испытуемой воде нитраты отсутствовали, а азота в форме аммиака было не более 0,1 мг/л. Оптимальные дозы здесь те же, что и в опытах с синезелеными водорослями в чистых культурах (табл. 14).

Доказательством различной потребности в азоте этих трех основных групп фитопланктона может служить также и тот факт, что и накапливают они его разные количества (соответственно потреблению).

Таблица 13

Развитие диатомовых водорослей в воде Учинского водохранилища с добавками азота в форме нитрата

Название организма	Дата	Содержание азота в исходной утинской воде		Число клеток в 1 см³ воды						
		N-NO ₃ , мг/л	N-NH ₄ , мг/л	в исходной утинской воде	контроль	через 5 дней * после добавки разных количеств азота				
						0,2 мг/л	0,4 мг/л	1,0 мг/л	2,0 мг/л	5,0 мг/л
<i>Asterionella</i>	12/V	0,0	0,2	80	1 080	—	1 008	1 083	600	—
<i>Melosira</i>				560	4 680	—	2 260	1 640	2 080	—
<i>Asterionella</i>	16/V	0,3	0,1	240	1 580	—	480	980	1 240	780
<i>Melosira</i>				980	2 760	—	1 460	1 920	1 820	820
<i>Scenedesmus</i>				150	3 920	—	4 720	8 880	9 320	10 400
<i>Ankistrodesmus</i>	22/V	0,0	0,19	185	1 550	2 110	2 410	3 220	4 380	—

* Для *Ankistrodesmus* — через 3 дня.

Таблица 14

Развитие синезеленых водорослей в воде Учинского водохранилища с добавками азота в форме нитрата и аммиака через 3 дня

Название организма	Дата	В исходной воде, мг/л		контроль	Число клеток в 1 см ³ воды					
		N в виде NO ₃	N в виде NH ₄		с добавкой N в виде NO ₃			с добавкой N в виде NH ₄		
					0,2 мг/л	0,4 мг/л	0,8 мг/л	0,02 мг/л	0,04 мг/л	0,08 мг/л
<i>Anabaena</i>	} 4/VII	0,02	0,04	72	78	80	23	147	67	50
<i>Aphanizomenon</i>				110	134	10	7	50	33	12
<i>Anabaena</i>	} 12/VII	0,06	0,1	376	163	144	—	—	—	—
<i>Aphanizomenon</i>				1 530	990	1 390	1 320	—	—	—
<i>Anabaena</i>	} 21/VII	0,04	0,1	2 854	1 604	1 512	604	1 908	1 494	848
<i>Aphanizomenon</i>				1 212	1 364	920	—	1 508	1 576	948
<i>Anabaena</i>	} 23/VII	0,00	0,1	164	1 504	1 164	908	432	360	—
<i>Aphanizomenon</i>				644	1 840	1 840	960	804	956	896

Наименьшее количество азота содержат диатомовые. В их клетках найдено максимально 3% азота, минимально — 1,5% (в процентах к сухому весу); зеленые же водоросли имеют минимально 2,5% азота, максимально — 8,3%. Синезеленые водоросли содержат азота несколько больше, чем зеленые, для них максимум 9,3% и минимум — 6% (табл. 15).

Общее количество азота в разных водорослях
(по данным разных авторов)

Название организма	Количество азота (в % к сухому весу)	Автор
Диатомовые		
<i>Asterionella</i>	2,2	} Whipple (1932)
<i>Chaetoceros</i>	1,56	
<i>Diatomeae</i>	2,49	} Виноградов (1944)
<i>Asterionella</i>	2,2	
<i>Asterionella</i>	3,1	} Данные Учинской лаборатории
<i>Melosira</i>	2,0	
Зеленые водоросли		
<i>Volvox</i>	7,6	} Birge a. Juday (1922)
<i>Ankistrodesmus</i>	8,3	
<i>Ankistrodesmus</i>	6,4—2,4	
Данные Учинской лаборатории		
Синезеленые водоросли		
<i>Microcystis</i>	9,2—6,3	} Birge a. Juday (1922)
<i>Anabaena</i>	8,27	
<i>Aphanizomenon</i>	9,3	
<i>Oscillatoria</i>	9,0—7,9	} Whipple (1932)
<i>Microcystis</i>	8,15—7,78	
<i>Aphanizomenon</i>	8,01—0,1	} Виноградов (1944)
<i>Microcystis</i>	7,27	
<i>Aphanizomenon</i>	8,3—7,0	} Данные Учинской лаборатории
<i>Gomphosphaeria</i>	8,34	

Приведенные данные заимствованы из ряда анализов, произведенных разными исследователями на материале, который был взят из природы. Аналогичные результаты мы получили, анализируя чистые культуры водорослей.

Материал для химических анализов, выращенный нами в условиях чистых культур, дал возможность отметить еще одну характерную особенность диатомовых водорослей: они накапливают примерно одно и то же количество азота при любой его концентрации. Клетки же протококковых водорослей содержат азота тем больше, чем больше его было дано, но, конечно, в определенных пределах.

Тот факт, что синезеленые водоросли накапливают азота не меньше, а в некоторых случаях даже несколько больше, чем зеленые, достигают же максимального развития при концентрациях значительно меньших, чем последние, наводит на мысль, что они имеют еще какой-то побочный источник получения азота, кроме того, который дается в виде солей.

В настоящее время имеется достаточно литературных данных по фиксации атмосферного азота синезелеными водорослями. Основные работы в этом направлении проводили: Аллисон и Моррис (Allison a. Morris, 1930), Дреус (Drews, 1928), Бортелс (Bortels, 1940), Де (De, 1939) и в последнее

время Хериссе (Herisset, 1946), Буррис и др. (Burris и др., 1943). Все эти исследователи, работая как с бактериально чистыми культурами, так и с альгологически чистыми, но не содержащими азотфиксирующих бактерий (Бортеле), пришли к заключению, что ряд синезеленых водорослей из порядка Nostocaceae утилизирует атмосферный азот. Сюда относятся: *Anabaena variabilis*, *A. gelatinicola*, *Nostoc commune*, *N. muscorum* и др. Из Oscillatoriaceae в этом направлении изучен был *Phormidium joveolarum*, но этот вид оказался неспособным к фиксации азота.

Перечисленные формы — все почвенные, кроме *Anabaena variabilis*, которая встречается не только на земле, но и в стоячих водоемах (Pascher, 1925). Бортеле выделил культуры *Nostoc* и *Anabaena* из прудовой воды, к сожалению, не указав, с какими видами он работал. Повидимому, способностью фиксировать атмосферный азот обладают не только почвенные синезеленые водоросли, но и обитатели водоемов. Однако эта способность присуща, вероятно, по преимуществу представителям порядка Nostocaceae, а не всем представителям этой группы водорослей.

Мы не имели бактериально чистых культур синезеленых водорослей, поэтому не можем утверждать, что выделенные нами формы способны утилизировать атмосферный азот. Но, следя за скоростью поглощения нитратов, внесенных в культуру *Anabaena Lemmermannii* и *Aphanizomenon flos-aquae*, мы наблюдали, что в культуре первого организма вначале идет очень быстрое исчезновение азота, а по мере нарастания числа клеток количество его начинает увеличиваться. В культурах же *Aphanizomenon* это констатировать нам не удалось ни разу.

Делая посевы из культур *Anabaena* на среду для выращивания бактерий, фиксирующих азот (на среду Бейерника, Мазэ, Эшби и Виноградского), мы не наблюдали накопления азота. На основании этого надо полагать, что культура *Anabaena* не была загрязнена бактериальными азотфиксаторами, а увеличение содержания азота здесь шло за счет жизнедеятельности данной водоросли.

4. Потребность организмов фитопланктона в фосфоре

Является ли фосфор одним из основных элементов, регулирующих развитие водорослей, или нет, — это остается пока спорным. Обследование более 88 озер в штате Висконсин, произведенное Джудей и др. (Juday и др., 1928), показало, что при значительном развитии фитопланктона заметного снижения содержания фосфора в верхних слоях не наблюдалось. В озере Мари даже отмечено развитие фитопланктона, несмотря на отсутствие фосфора в верхних слоях. На основании этого упомянутые авторы пришли к выводу, что фосфор не является фактором, регулирующим развитие водорослей.

Совершенно противоположного взгляда придерживается Йошимура (Yoshimura, 1932), изучавший динамику фосфора в ряде озер Японии. Он считает, что фосфор является элементом, могущим влиять на развитие фитопланктона в водоеме. К его мнению присоединяется С. И. Кузнецов (1934), наблюдавший за динамикой фосфора в подмосковных озерах.

Большое значение фосфору в весенней вспышке развития диатомей придавали Аткинс (Atkins, 1926), Пирсалл (Pearsall, 1930, 1932), Мортимер (Mortimer, 1939) и др., которые связывали максимальное появление диатомей в этот период с увеличением количества фосфора в водоеме. По приведенные Мортимер кривые количества фосфора и общего количества планктона для озера Уиндериб показаны, что максимум фитопланктона совпадает с минимумом фосфора. Это, конечно, может быть

объяснено быстрым поглощением фосфора водорослями. Аткинс (Atkins, 1926) подсчитал, что водоросли могут за год потребить из 1 м³ воды до 30 мг Р₂О₅. Имеются расчеты потребления фосфора отдельными клетками некоторых морских диатомей. *Skeletonema*, например, потребляет за сутки 1·10⁻⁸ мг фосфора, *Nitzschia closterium* — 0,52·10⁻⁹ мг, а *Lauderia borealis* — 22·10⁻⁸ мг (Виноградов, 1944). Но, по сравнению с азотом, фосфора водоросли как потребляют, так и откладывают значительно меньше.

Таблица 16

Количество фосфора в планктонных водорослях
(в % к сухому весу)

Название организма	P, %	Автор
Морские виды		
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0,69	Виноградов (1944)
» » 	0,70	
» » 	0,75	
» » 	0,80	
» » 	1,61	
» » 	1,03	
» » 	0,75	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1,20	
<i>Rhizosolenia calcar avis</i>	0,61	
» » » 	0,53	
» » » 	0,31	
» » » 	0,90	
» » » 	0,45	
» » » 	0,59	
» » » 	0,60	
Пресноводные виды		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0,49	Данные Учинской лабора- тории
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0,55	
» sp.	0,52	Birge a. Juday (1922)
<i>Anabaena</i> sp.	0,54	
<i>Asterionella formosa</i>	0,19	Данные Учинской лабора- тории
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,33	
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,27	

Как видно из табл. 16, составленной по данным А. П. Виноградова (1944), а также и по анализам, произведенным в нашей лаборатории, содержание фосфора у пресноводных форм не достигает и 1% от сухого веса, морские же формы в некоторых случаях имеют несколько больше 1%. Наличие такого малого количества фосфора в клетках водорослей можно считать следствием малого содержания его в водоеме. В верхних слоях большинства водоемов фосфора бывает не более сотых долей миллиграмма на литр. Приведенные нами в табл. 16 анализы *Asterionella formosa* Ralfs. и *Scenedesmus quadricauda* Gréb. были произведены на материале, взятом из культур, где фосфор был внесен в количестве 1,14 или 2,61 мг/л Р₂О₅. Эти количества более чем в 100 раз превышают те, которые мы обычно встречаем в водоеме, и несмотря на это фосфора в исследованных водорослях накопилось не более, чем в водорослях, взятых из водоема.

Повидимому, потребность в фосфоре у водорослей незначительная и меньше, чем потребность в азоте. Нет также резких различий в накопле-

объяснено быстрым поглощением фосфора водорослями. Аткинс (Atkins, 1926) подсчитал, что водоросли могут за год потребить из 1 м³ воды до 30 мг Р₂О₅. Имеются расчеты потребления фосфора отдельными клетками некоторых морских диатомей. *Skeletonema*, например, потребляет за сутки 1·10⁻⁸ мг фосфора, *Nitzschia closterium* — 0,52·10⁻⁹ мг, а *Lauderia borealis* — 22·10⁻⁸ мг (Виноградов, 1944). Но, по сравнению с азотом, фосфора водоросли как потребляют, так и откладывают значительно меньше.

Таблица 16

Количество фосфора в планктонных водорослях
(в % к сухому весу)

Название организма	Р, %	Автор
Морские виды		
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0,69	Виноградов (1944)
» » 	0,70	
» » 	0,75	
» » 	0,80	
» » 	1,61	
» » 	1,03	
» » 	0,75	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1,20	
<i>Rhizosolenia calcar avis</i>	0,61	
» » »	0,53	
» » »	0,31	
» » »	0,90	
» » »	0,45	
» » »	0,59	
» » 	0,60	
Пресноводные виды		
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0,49	Данные Учинской лабора- тории
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0,55	
» sp.	0,52	Birge a. Juday (1922)
<i>Anabaena</i> sp.	0,54	
<i>Asterionella formosa</i>	0,19	Данные Учинской лабора- тории
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,33	
<i>Ceratium hirundinella</i>	0,27	

Как видно из табл. 16, составленной по данным А. П. Виноградова (1944), а также и по анализам, произведенным в нашей лаборатории, содержание фосфора у пресноводных форм не достигает и 1% от сухого веса, морские же формы в некоторых случаях имеют несколько больше 1%. Наличие такого малого количества фосфора в клетках водорослей можно считать следствием малого содержания его в водоеме. В верхних слоях большинства водоемов фосфора бывает не более сотых долей миллиграмма на литр. Приведенные нами в табл. 16 анализы *Asterionella formosa* Ralfs. и *Scenedesmus quadricauda* Bréb. были произведены на материале, взятом из культур, где фосфор был внесен в количестве 1,14 или 2,61 мг/л Р₂О₅. Эти количества более чем в 100 раз превышают те, которые мы обычно встречаем в водоеме, и несмотря на это фосфора в исследованных водорослях накопилось не более, чем в водорослях, взятых из водоема.

Повидимому, потребность в фосфоре у водорослей незначительная и меньше, чем потребность в азоте. Нет также резких различий в накопле-

нии фосфора у представителей разных групп водорослей. Как видно из данных А. П. Вишгорова (1944), средние количества фосфора у диатомовых, синезеленых и динофлагеллат одного и того же порядка.

Среднее количество фосфора
(в % к сухому весу)

Диатомовые	0,69
Динофлагеллаты	0,57
Синезеленые	0,83

Это подтверждают и лабораторные опыты с чистыми культурами. В них также не удавалось подметить резкого различия в потреблении фосфора какой-либо группой водорослей и выделить фосфоролюбивые организмы. Наилучшее развитие организмов трех основных групп (диатомовые, синезеленые и зеленые водоросли) мы наблюдали при концентрациях фосфора от 0,08 до 0,32 мг/л. Чу (Chu, 1942) наблюдал хорошее развитие ряда водорослей в культурах при концентрации фосфора от 0,1 до 2 мг/л, в то время как наиболее благоприятные дозы азота для тех же организмов были 1—7 мг/л. При концентрации же фосфора 0,05 мг/л водоросли развивались слабо.

Опыты по методу гидробиологической производительности, которые были поставлены нами с учинской водой, содержащей незначительные количества фосфора (не более 0,008 мг/л), показали, что внесение фосфора в количестве 0,2 мг/л при условии недостаточного количества железа (менее 0,15 мг/л) может действовать даже отрицательно. Особенно это показано на диатомовых, требующих железа больше представителей других групп водорослей. Это объясняется тем, что фосфор может вступать с железом в труднорастворимое соединение. Это не только снижает количество фосфора, доступное для растительного организма, но также переводит железо в неактивную форму.

В растворах фосфор может выполнять роль буфера, предотвращающего смещение pH в ту или иную сторону. Таково его назначение отчасти и в наших питательных растворах. В условиях же водоема, при наличии малых количеств фосфора, его буферная способность вряд ли может проявиться.

Поскольку фосфор входит в состав белка и находится в любой клетке организма, его значение бесспорно. Но необходим он для водорослей в количествах значительно меньших, чем азот, — не более десятых долей миллиграмма на литр. Аналогичное явление наблюдается и у высших растений. Фосфор влияет скорее на их плодоношение, чем на прирост их биомассы.

В условиях нашего водохранилища в большинстве случаев фосфора недостаточно для полного развития водорослей, но при малых количествах железа увеличение количества фосфора в большинстве случаев не оказывает положительного действия на развитие планктона.

5. Потребность организмов фитопланктона в железе

Изучать действие железа на развитие водорослей чрезвычайно сложно и трудно вследствие большой подвижности этого элемента. Вероятно поэтому мы и не имеем никаких литературных указаний о значении этого элемента в альгологии, кроме работы Е. Е. Успенского (1925), который первый обратил внимание на роль железа в развитии водорослей. Он считал, что чувствительность их к железу значительно выше, чем к другим

химическим ингредиентам. Влияние концентраций железа на распределение водорослей Е. Е. Успенскому удалось установить на ряде очень разнообразных по содержанию железа притоков Москвы-реки, в районе Рублевской насосной станции.

Е. Е. Успенский придавал большое значение влиянию реакции среды на растворимость железа и не отрицал прямого значения реакции среды как фактора, влияющего на проницаемость плазмы и поступление железа в клетку. Однако непосредственному воздействию водородных ионов и ионов OH^- на распределение водорослей он придавал меньшее значение, чем роли железа, считая, что рН не может иметь прямого существенного значения. Опытным путем ему удалось показать, что подщелачивание очень ускоряет выпадение железа, изменение же проницаемости плазмы при этом происходит значительно слабее.

В щелочных водах водоросли, требующие много железа, страдают от его недостатка, а не от избытка щелочности. В кислой среде снижается проницаемость плазмы, но становится больше растворимость железа. Поэтому в кислых водах все же возможно отравление организмов железом.

Кроме реакции среды в связи с действием железа, Е. Е. Успенский уделял должное внимание и внутриклеточной реакции организма. Водоросли, которые имеют щелочную реакцию, предпочитают, по его наблюдениям, щелочные воды, избегая, таким образом, избытка железа. И наоборот, водоросли с наиболее кислой внутриклеточной реакцией требуют сравнительно много железа.

Водоросли могут утилизировать железо только в ионной форме, связанное же в органический комплекс железо для них становится недоступным, хотя дольше остается в растворе. Оптимальные концентрации неорганического железа для отдельных форм, по данным Е. Е. Успенского, лежат между 0,14 и 1,4 мг/л. Концентрации, в 2—3 раза превышающие оптимальные, оказываются сильно ядовитыми.

По нашим экспериментальным данным на искусственной среде, разные представители основных групп фитопланктона Учинского водохранилища дают наилучший рост в пределах концентрации железа от 0,4 до 2,0 мг/л. При более высокой концентрации наблюдается резкое замедление развития водорослей. В естественной воде, взятой из водохранилища, с добавками к ней разных концентраций железа, наилучший рост был отмечен при концентрации железа от 0,2 до 1,0 мг/л. Установить для каждого организма дозы железа, наиболее благоприятно действующие на их развитие, — дозы, которые соответствовали бы природным, — почти невозможно, так как удерживать нужную концентрацию железа можно лишь при применении буферно-нитратных смесей, как это делал Е. Е. Успенский. Но эта среда вследствие низкого значения рН не соответствовала природным условиям Учинского водохранилища, а кроме того, введение органического вещества требовало бактериально чистых культур.

Все же в наших опытах при разных концентрациях железа приросты были различны. Следовательно, полное выпадение железа происходит не тотчас же после его добавления, и, вероятно, бывает достаточно первых часов его действия до выпадения.

Выдерживание водорослей несколько более часа при разных концентрациях железа оказывает на них соответствующее действие. В этом мы убедились из следующих опытов: культуру *Synedra acus* Kütz. в течение 7 дней выдерживали в среде без железа, затем хорошо промывали и переносили на $\frac{1}{2}$ часа — 1 час — $1\frac{1}{2}$ часа — 2 часа в раствор с концентрацией железа 0,4 мг/л, после чего вновь отмывали и переносили в среду без железа. Оказалось, что уже после часового пребывания в среде с железом

приросты через 3 дня были больше, чем после 30-минутного действия жезла и чем в контроле.

Железо необходимо всем организмам в небольшом количестве, но далеко не для всех оно является основным фактором, обуславливающим их развитие.



Рис. 10. Среднее за вегетационный период количество синезеленых водорослей (1), азота (2) и железа (3) в поверхностной воде Учнинского водохранилища

Наиболее требовательны к железу диатомей. Их появление и интенсивное развитие отмечается весной и осенью, когда в водоеме имеется наибольшее количество активного железа в связи с более низким значением pH в этот период.



Рис. 11. Среднее за вегетационный период количество клеток диатомей (1), азота (2) и железа (3) в поверхностной воде Учнинского водохранилища

Если сравнить среднегодовые количества железа с количеством клеток диатомей и синезеленых водорослей, то, как видно из рис. 10 и 11, вторые развиваются лучше в те годы, когда железа меньше, первые же, наоборот, давали лучшее развитие в годы с большим содержанием в водоеме железа. Несколько снижает вспышки развития диатомей наличие больших

доз азота, которые, как мы увидим ниже, тормозят развитие этих водорослей. Доказательством того, что диатомеи являются железолубивыми организмами, может служить также и тот факт, что в Пестовском водохранилище всегда больше железа, чем в Учинском, и — соответственно — в первом больше диатомовых водорослей (табл. 17).

Таблица 17

Число диатомовых водорослей и содержание железа (в мг/л)

Пестовское водохранилище			Учинское водохранилище		
дата	число клеток в 1 см ³	Fe, мг/л	дата	число клеток в 1 см ³	Fe, мг/л
15/V	7 080	0,16	13/V	3 764	0,12
23/VI	308	0,16	21/VI	280	0,06
16/VIII	2 040	0,12	15/VIII	0	0,08
4/IX	3 500	0,28	3/IX	280	0,07
2/X	3 760	0,28	19/IX	180	0,14
22/X	1 360	0,2	3/X	80	0,08
31/X	1 160	0,13	26/X	140	0,05

Относительное представление о потребности в железе представителей разных групп могли бы дать химические анализы этих водорослей. Но отмыть от клетки прилипающий к ее поверхности гидрат железа нет никакой возможности. Поэтому имеющиеся немногие данные о количестве железа в клетках водорослей весьма разноречивы. Так, по нашим данным, количество железа у синезеленых в 20—40 раз меньше, чем приведено у Берджи и Джудей (Birge a. Juday, 1922).

Таблица 18)

Развитие *Asterionella* и *Anabaena* при
добавках к искусственной среде
аспарагина

Концентрация аспарагина, мг/л	Число клеток в 1 см ³ среды	
	<i>Asterionella</i>	<i>Anabaena</i>
0,00	158	1 998
0,01	154	3 626
0,1	90	4 865
1,0	70	4 304

Мы уже говорили, что водоросли могут утилизировать железо только в ионной форме; соединенное в комплекс с органическим веществом, оно становится для них малодоступным. Поэтому в присутствии органического вещества водоросли, требующие больших доз железа, начинают страдать от недостатка железа. Это видно из опыта, результаты которого сведены в табл. 18 и 19; в этом опыте при одном и том же содержании железа (0,1 мг/л) вносились разные дозы глюкозы и аспарагина. Диатомея — *Asterionella formosa* Hass. при внесении этих веществ в количестве 0,1 мг/л уже заметно страдает; развитие синезеленых водорослей угнетается только при концентрации 1,0 мг/л (*Anabaena Lemmermannii* Richt.), зеленые же водоросли (*Scenedesmus quadricauda* Bréb.) повышают рост пропорционально увеличению концентрации данных веществ.

Таблица 19

Развитие водорослей при добавках к искусственной среде глюкозы

Концентрация глюкозы, мг/л	Число клеток в 1 см ³ среды		
	<i>Asterionella</i>	<i>Anataena</i>	<i>Scenedesmus</i>
0,00	207	454	210
0,01	183	499	218
0,1	42	862	270
1,0	32	7	417

Но соединение железа с органическим веществом предохраняет его от выпадения, а после распада комплекса оно может быть вновь доступно для водоросли.

Задерживают выпадение железа в водоеме и силикаты. Железо, образуя с последними гель, уже не выпадает, но становится менее активным.

Таблица 20

Число клеток *Asterionella* и *Ankistrodesmus* в 1 см³ среды, развивающихся при различных дозах кремнекислого железа и железо-аммиачных квасцов

Fe, мг/л	Кремнекислое железо		Fe(NH ₄)(SO ₄) ₂	
	<i>Asterionella</i>	<i>Ankistrodesmus</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Ankistrodesmus</i>
0,0	245	440	245	440
0,2	1 308	1 390	350	1 560
0,4	2 595	1 505	1 138	1 570
0,6	2 874	1 515	1 639	1 530
0,8	2 260	1 680	1 360	1 416
1,2	1 888	1 865	1 384	715
1,6	1 942	1 575	1 388	585

Из табл. 20 видно, что дозы Fe(NH₄)(SO₄)₂, соответствующие концентрации Fe 1,2—1,6 мг/л, угнетают развитие *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs., в то время как те же концентрации кремнекислого железа такого действия не производят. Для *Asterionella formosa* Hass. кремнекислое железо дает несколько большие приросты, чем Fe(NH₄)(SO₄)₂.

При совместном действии железа и кремния приросты очень незначительно снижаются по сравнению с суммой приростов при действии этих элементов порознь (табл. 21).

В связи с действием железа на водоросли, надо коснуться его активности в зависимости от температуры.

Довольно широко распространено мнение, что одни водоросли предпочитают холодные, другие — теплые воды. К первым относятся в первую очередь диатомеи, развитие которых происходит главным образом песной и осеью; ко вторым — синезеленые водоросли, массовое появление

Таблица 19

Развитие водорослей при добавках к искусственной среде глюкозы

Концентрация глюкозы, мг/л	Число клеток в 1 см ³ среды		
	<i>Asterionella</i>	<i>Anataena</i>	<i>Scenedesmus</i>
0,00	207	454	210
0,01	183	499	218
0,1	42	862	270
1,0	32	7	417

Но соединение железа с органическим веществом предохраняет его от выпадения, а после распада комплекса оно может быть вновь доступно для водоросли.

Задерживают выпадение железа в водоеме и силикаты. Железо, образуя с последними гель, уже не выпадает, но становится менее активным.

Таблица 20

Число клеток *Asterionella* и *Ankistrodesmus* в 1 см³ среды, развивающихся при различных дозах кремниекислого железа и железно-аммиачных квасцов

Fe, мг/л	Кремниекислое железо		Fe(NH ₄)(SO ₄) ₂	
	<i>Asterionella</i>	<i>Ankistrodesmus</i>	<i>Asterionella</i>	<i>Ankistrodesmus</i>
0,0	245	440	245	440
0,2	1 308	1 390	350	1 560
0,4	2 595	1 505	1 138	1 570
0,6	2 874	1 515	1 639	1 530
0,8	2 260	1 680	1 360	1 416
1,2	1 888	1 865	1 384	715
1,6	1 942	1 575	1 388	585

Из табл. 20 видно, что дозы Fe(NH₄)(SO₄)₂, соответствующие концентрации Fe 1,2—1,6 мг/л, угнетают развитие *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs., в то время как те же концентрации кремниекислого железа такого действия не производят. Для *Asterionella formosa* Hass. кремниекислое железо дает несколько большие приросты, чем Fe(NH₄)(SO₄)₂.

При совместном действии железа и кремния приросты очень незначительно снижаются по сравнению с суммой приростов при действии этих элементов порознь (табл. 21).

В связи с действием железа на водоросли, надо коснуться его активности в зависимости от температуры.

Довольно широко распространено мнение, что одни водоросли предпочитают холодные, другие — теплые воды. К первым относятся в первую очередь диатомеи, развитие которых происходит главным образом весной и осенью; ко вторым — синезеленые водоросли, массовое появление

Таблица 21

Число клеток *Asterionella* в 1 см³ среды, развивающихся при разных концентрациях кремния и железа

SiO ₂ , мг/л	Fe, мг/л			
	0,0	0,2	0,4	1,2
0,0	126	187	181	652
0,2	186	193	246	992
0,4	186	205	238	1 204
1,2	282	282	410	1 498

которых приурочено к теплomu периоду. По диатомей мы можем встретить в определенных водоемах и в жаркий период лета, что мы не раз наблюдали на притоках Москвы-реки. В одном из них — Чачинке — весной и осенью обильно развивалась *Melosira varians* Ag.; летом она обычно исчезала, но если лето было дождливое, она развивалась без перерыва в течение всего вегетационного периода. Как потом выяснилось, летом пересыхало болото, дававшее сток в Чачинку, но как только подток железистой воды восстанавливался, содержание железа в притоке повышалось, и развитие *Melosira* возобновлялось.

Synura uvella Ehr., которая также появляется в большинстве водоемов весной, была обнаружена мною в количестве, окрашивающем воду в коричневый цвет, в жаркий летний период в торфяном карьере с большим содержанием железа.

Из этих примеров видно, что если температура и имеет значение, то только косвенное, а не прямое. При более низкой температуре снижается рН, что тормозит выпадение железа, поэтому его больше остается в воде. При повышении рН увеличивается выпадение железа, и организмы, требующие больших его доз, не развиваются.

Для доказательства того, что температура имеет значение только как фактор, смещающий рН в ту или другую сторону, что, в свою очередь, изменяет активность железа, можем привести следующий опыт.

Культуры диатомовых (*Asterionella formosa* Hass. и *Synedra acus* Kütz.) и синезеленой водоросли (*Woronichinia Nägeliana* Elenk.) были поставлены в термостаты при двух температурах: 20 и 14°. Часть колбочек при той и другой температуре помещали в эксикаторы с 5% CO₂, остальные помещали рядом вне эксикатора. Из табл. 22 видно, что в среде без CO₂ диатомей дали больший прирост при температуре 14°, а синезеленые водоросли — при температуре 20°. В атмосфере же CO₂ приросты при обеих температурах у диатомей одинаковы. Если проследить изменения рН в этом опыте, то можем отметить следующее: чем выше щелочность среды, тем прирост диатомей меньше, а синезеленых водорослей — больше, а чем кислее среда, тем лучше протекает развитие первых и слабее — вторых. Растворимость же железа обратно пропорциональна величине рН.

Этот опыт подтверждает, что неправы те авторы, которые температурный фактор выдвигали как первопричину появления весной диатомей.

Но из всего сказанного, конечно, не следует, что температура, как таковая, не играет абсолютно никакой роли в развитии водорослей. Их развитие, как и всякого живого существа, может идти лишь в определенном температурном интервале.

Таблица 22

Число клеток разных водорослей в 1 см³ среды, развивающихся через 4 дня при разных температурах, с углекислотой и без нее

Дата	Название организма	20°C				14°C			
		без CO ₂		с CO ₂		без CO ₂		с CO ₂	
		pH	число клеток в 1 см ³	pH	число клеток в 1 см ³	pH	число клеток в 1 см ³	pH	число клеток в 1 см ³
10/V	<i>Asterionella</i>	8,0	72	7,8	192	7,8	264	6,4	104
10/V	<i>Synedra</i>	8,0	24	7,8	243	7,8	68	6,6	226
14/V	<i>Asterionella</i>	7,9	296	6,6	682	7,4	567	6,6	650
14/X	<i>Synedra</i>	7,9	110	6,6	289	7,4	369	6,6	248
10/V	<i>Woronichinia</i>	8,0	294	7,0	68	7,8	78	6,4	44
14/V	»	7,9	58	6,6	13	7,4	35	6,6	21

6. Роль марганца в развитии организмов фитопланктона

Действие на водоросли марганца в концентрациях, имеющихся в Учинском водохранилище, двойное: малые дозы его повышают развитие фитопланктона, большие — действуют токсически. Ранее нами (Гусева, 1937) было установлено, что дозы марганца — как оказывающие стимулирующее действие, так и токсические — не одинаковы для разных форм. Организмы, требующие больших доз железа, выдерживают значительно большие концентрации марганца, чем формы, удовлетворяющиеся малыми дозами железа.

Количество марганца, повышающее развитие водорослей, лежат в пределах от тысячных до одной сотой доли миллиграмма на литр, десятые же доли его в большинстве случаев тормозят развитие, как это видно из опытов, результаты которых сведены в табл. 23. В этих опытах мы брали

Таблица 23

Увеличение числа клеток по сравнению с исходным (принятым за 1) при разных дозах марганца

Mn, мг/л	<i>Scenedesmus</i>	<i>Chlamydomonas</i>	<i>Synedra</i>	<i>Aphanizomenon</i>	<i>Eudorina</i>
	14/I—17/I	19/II—25/II	7/III—4/IV	1/VII—8/VII	28/I—4/II
0,001	2,37	56,5	56	6,3	94
0,005	3,18	60,7	66	4,7	33
0,01	4,0	61,0	88	1,4	35
0,02	3,3	29,2	—	—	32
0,04	3,4	45,0	53	1,0	36
0,1	3,0	45,2	36	1,2	33
0,2	3,0	41,0	18	1,2	33
0,000	2,1	34,5	25	1,5	66

искусственную среду, величина pH которой было 7,3—7,6. Если же брать среду более щелочную, с pH выше 8,0, то как стимулирующие, так и токсические дозы будут сдвинуты в сторону увеличения. Это иллюстрирует опыт, приведенный в табл. 24, где для установления определенного pH

Таблица 24

Приросты числа клеток *Scenedesmus* в 1 см³ среды при разных концентрациях марганца и разном значении pH за 6 дней

Mn, мг/л	pH		
	6,4	7,0	8,2
0,001	127	217	234
0,005	93	187	302
0,01	92	184	380
0,02	87	186	428
0,1	84	168	282
0,000	89	210	230

добавляли буферную смесь фосфатов нужного pH (1 см³ на 50 см³ среды). Поэтому приведенные в табл. 23 концентрации марганца, стимулирующие и тормозящие развитие водорослей, нельзя считать абсолютными для любого pH среды.

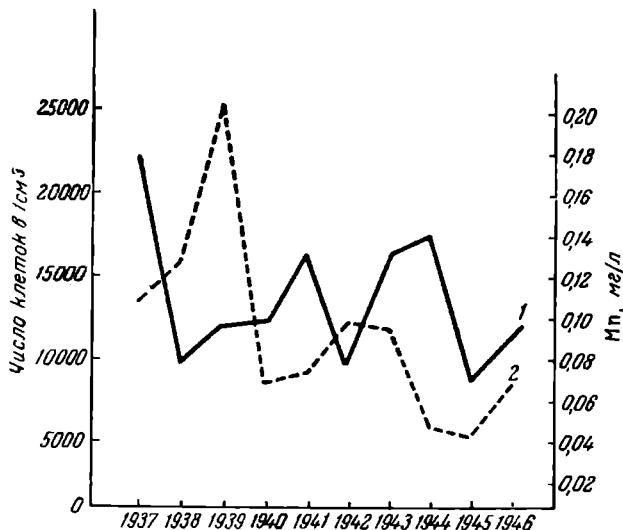


Рис. 12. Годовые колебания средней за вегетационный период концентрации Mn (1) и количества фитопланктона (2) в поверхностной воде Учинского водохранилища

В воде Учинского водохранилища в жаркий летний период мы получали иногда приросты для таких чувствительных к марганцу организмов, как *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs., при концентрации Mn 0,3 мг/л, тогда как на искусственной среде *Aphanizomenon* не давал прироста уже при 0,01 мг/л Mn. Это становится понятным, если принять во внимание, что развитие *Aphanizomenon* в водоеме падает на летний период, когда pH бывает не ниже 8,0, и начинается выпадение марганца.

Уловить в водоеме стимулирующее действие марганца трудно, но его токсическое действие выявляется довольно отчетливо. Как видно из рис. 12,

на котором приведены средние за период вегетации количества марганца и клеток фитопланктона за все время существования Учинского водохрани-



Рис. 13. Средние за период вегетации количества синезеленых водорослей (1) и концентрации Мп (2) в поверхностной воде Учинского водохранилища

нилища, большие количества фитопланктона соответствуют меньшим количествам марганца, и наоборот, малые количества планктона — большому содержанию марганца.

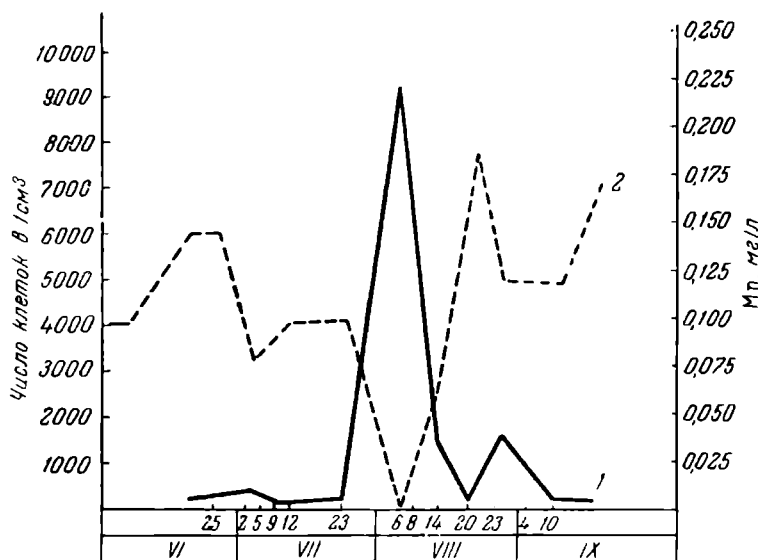


Рис. 14. Количество клеток *Ceratium* (1) и концентрации Мп (2) в поверхностной воде Учинского водохранилища летом 1943 г.

Выше было уже сказано, что не все организмы одинаково реагируют на марганец. Синезеленые водоросли наиболее чувствительны к марганцу. Это подтверждают наблюдения в природе и опыты, поставленные по методу гидробиологической производительности.

Внезапное появление марганца со дна в поверхностной воде после ветрового перемешивания может иногда вызывать катастрофическую гибель синезеленых водорослей. Так было в 1938 г., когда за одни сутки было ликвидировано сильное «цветение», вызванное *Oscillatoria Agardhii* Gomt. Приведенные на рис. 13 кривые дают ясное представление о развитии организмов всей группы синезеленых водорослей в присутствии марганца. Только в тех случаях, когда количество марганца спускалось в водоеме ниже 0,1 мг/л, мы наблюдали массовое появление синезеленых водорослей.

Не менее чувствителен к марганцу и *Ceratium hirundinella* Schr., вызвавший «цветение» Учинского водохранилища в 1943 г. Его максимум совпал с моментом, когда марганец в поверхностной воде почти совсем исчез (рис. 14).



Рис. 15. Колебания средних за период вегетации количеств диатомовых (1) и концентрации Mn (2) в поверхностной воде Учинского водохранилища по годам

В противоположность синезеленым водорослям и динофлагеллатам, диатомеи довольно стойки к марганцу. Угнетающего действия его на их развитие в водохранилище не заметно (рис. 15). На различие в потреблении марганца представителями диатомовых и синезеленых водорослей указывает и химический анализ этих водорослей.

В клетках *Microcystis aeruginosa* Kütz. найдены сотые доли процента марганца, у *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs. — тысячные, а в клетках диатомей марганец встречается в количестве до 0,1—0,2% (табл. 25). Из синезеленых наиболее чувствителен к марганцу *Aphanizomenon*, в котором откладывается наименьшее его количество (0,006—0,008%).

Марганец не является основным элементом плазмы и оболочки клеток водорослей. Какова же его роль в жизни водоросли? За последнее время накопилась довольно большая литература (см. сводку Ф. Я. Беренштейна, 1948), из которой видно, что марганец играет большую роль в действии ферментов, витаминов, гормонов, принимает участие в углеводном обмене. По наиболее широко распространено мнение об участии марганца в окислительно-восстановительных процессах клетки. Из сводки М. Я. Школьника (1947) по этому вопросу мы видим, что еще в 1930 г. Гопкинс на основании своих исследований с водорослью *Chlorella* пришел к заключению, что марганец регулирует отношение $Fe^{++} \rightleftharpoons Fe^{+++}$ в питательном растворе и клетке растений. Позднее было показано, что активно-функциональное же-

железо в клетках находится в виде закисного железа; к этой форме оно приводится мощной восстановительной системой, если нет марганца, играющего роль в данном случае контрагента, так как, обладая более высоким окислительным потенциалом, чем железо, он способствует окислению закисного железа в окисное. По мнению Шайна (см. Школьник, 1947), последнее осаждается в форме окисного органофосфорного железа. Если марганец отсутствует в растении, то уже небольшие количества закисного железа могут оказать сильное токсическое действие и организм может страдать

Таблица 25

Количество марганца в водорослях

Название организма	% к сухому весу	Автор
Морские формы		
<i>Rhizosolenia</i> sp.	4·10 ⁻⁵	Виноградов (1944)
»	5·10 ⁻⁵	
»	4·10 ⁻⁵	
»	7·10 ⁻⁵	
<i>Coscinodiscus</i> sp.	2,4·10 ⁻²	
<i>Microcystis</i> sp.	3·10 ⁻⁵	Данные Учинской лаборатории
Пресноводные формы		
<i>Microcystis</i>	5·10 ⁻²	
<i>Cladophora</i> sp.	0,18	
»	0,05	
»	0,03	
» <i>fracta</i> Kütz.	0,023	
<i>Spirogyra dubia</i> Kütz.	0,33	
» <i>crassa</i> Kütz.	0,27	
» » »	0,199	
» » »	1,29	
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz.	0,041	
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs.	0,006	
» » »	0,008	
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	0,18—0,2	
<i>Ceratium hirundinella</i> Schr.	0,8	

не только от недостатка марганца, но и от избытка железа. При избыточном количестве марганца железо переходит в окисную форму органофосфорного железа, и в организме будет ощущаться недостаток железа.

Выводы о взаимоотношении железа и марганца подтвердились и нашими опытами с диатомовой водорослью *Asterionella formosa* Hass. В присутствии небольших доз марганца (0,01 мг/л) действие токсических доз железа (более 1,0 мг/л) смягчается, а при некотором повышении количества марганца при этой же дозе железа можно даже получить приросты больше, чем при благоприятных дозах одного железа. Но действие малых доз марганца (0,01 мг/л) при дозах железа 0,4—0,8 мг/л дает приросты ниже, чем с одним железом. В этом последнем случае водоросль, вероятно, ощущала уже недостаток железа.

7. Роль кремния в развитии организмов фитопланктона

Кремний для водорослей имеет значение как элемент, входящий в состав оболочек некоторых из них, и как элемент, удерживающий железо в растворе.

Наибольшее количество кремния откладывается в оболочках кремневых водорослей, отсюда и значение его для этих организмов становится вполне очевидным. Возникает лишь вопрос, в каких количествах кремний необходим для этих водорослей.

Рихтер (Richter, 1909) культивировал *Nitzschia palea* W. Sm. и *Navicula minuscula* Grun. на средах без силиката и с силикатом. В последнем случае, когда силикат вносился в виде $\text{Si}_2\text{O}_5\text{K}_2$ в количестве 0,01 мг/л, Рихтер находил, что рост с добавкой кремния был значительно лучше. Майнхольд (Meinhold, 1911), кроме упомянутых водорослей, имел и альгологически чистую культуру *Nitzschia dissipatae* Grun., внося в среду лишь следы $\text{Si}_2\text{O}_5\text{K}_2$. Из работ с культурами диатомей можно указать также на работу Чу (Chu, 1942). Им культивировалась *Asterionella formosa* Hass., с добавкой SiO_2 9,8—19,6 мг/л и *Fragilaria crotonensis* Kitt. — с SiO_2 19,6—39 мг/л. Концентрация же 54 мг/л в его опытах действовала на диатомей явно угнетающе.

В нашей лаборатории уже много лет ведутся вполне нормальные культуры разных диатомей (*Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Tabellaria fenestrata* Kütz., *Synedra acus* Kütz., *Melosira granulata* Ralfs. и др.) без добавок солей кремния. Повидимому, для них достаточно и тех количества кремния, которые выщелачиваются из стекла. Не абсолютно свободны, конечно, от него и вносимые в среды реактивы даже лучших марок. Анализируя диатомовые водоросли наших культур, нам удалось определить в них в одних случаях следы окиси кремния, в других — до 36% окиси кремния от сухого веса водорослей.

Бахрах и Лофери (цит. по Conger, 1941) выращивали диатомей, изолируя их от кремния, поступающего из стекла. В этом случае кремний не откладывался в клетках диатомей, но развивались они нормально.

В природных условиях размножение диатомей идет соответственно количеству кремния в водоеме. Весенняя вспышка развития диатомей в большинстве водоемов приурочена к весеннему максимуму кремния, так же как осенняя вспышка — к осеннему максимуму. Летом, с падением количества кремния, исчезают и диатомей. Аналогичное явление наблюдалось и в Учинском водохранилище. Такая связь развития диатомей с наличием кремния привела Пирсела (Pearsall, 1930) к мысли, что кремний является одним из основных факторов, регулирующих весеннее развитие водорослей.

В Учинском водохранилище, хотя максимум SiO_2 и доходит до 4 мг/л, но ко времени наибольшего развития диатомей его бывает уже не более 2—3 мг/л. В Пестовском водохранилище концентрация SiO_2 более высокая, чем в Учинском водохранилище (6—8 мг/л), но эти большие концентрации здесь также приходится на ранневесенний период, когда жизнь в водоеме начинается только пробуждаться от зимнего покоя и диатомей лишь приступают к вегетации. Поэтому трудно судить о положительном или отрицательном действии на водоросли наибольших концентраций силикатов, имеющихся в водоеме. В большинстве случаев мы застаем развитие диатомей — как в Пестовском, так и в Учинском водохранилище — при 1,0 мг/л SiO_2 .

По наблюдениям Сторэй (Storey, 1944), произведенным в одном из водоемов Англии (в северной части бассейна Уиндермир), развитие *Asterionella* шло пропорционально содержанию окиси кремния и замедлялось при снижении его до 0,3—0,5 мг/л.

Применение метода гидробиологической производительности показало, что потребность диатомей в кремнии не велика. Если к поверхностной

воде, взятой в летний период, когда кремний в ней отсутствует, прибавлять различные количества Na_2SiO_3 , то максимальное количество диатомей приходится на концентрацию SiO_2 0,4 мг/л. В том же случае, когда концентрация SiO_2 в учинской воде была 1,0 мг/л, добавки кремния в большинстве случаев не усиливали развития диатомей (табл. 26). Добавки Na_2SiO_3 в культуры диатомей также показывали, что наилучшая концентрация для диатомей не превышает 0,6 мг/л SiO_2 .

Таблица 26

Количество водорослей, развившихся в естественной воде водохранилища и при разных добавках к ней кремния
(число клеток в 1 см³)

Название организма	Концентрация SiO_2 в исходной воде, мг/л	Добавлено SiO_2 , мг/л				
		0,0	0,2	0,4	0,6	1,0
9/VI—12/VI						
<i>Asterionella</i>	} 0,0	50	500	2 370	1 570	
<i>Melosira</i>		40	110	230	370	
12/VI—15/VI						
<i>Asterionella</i>	} 0,0	670	1 020	2 750	620	
<i>Melosira</i>		150	—	280	50	
17/VII—20/VII						
<i>Asterionella</i>	1,0	230	—	120	—	120

Очевидно, даже такие наиболее нуждающиеся в кремнии организмы, как диатомовые, предпочитают сравнительно небольшие его концентрации. Но кремний в водоеме является элементом, роль которого, как было сказано выше, не ограничивается одним лишь непосредственным действием на водоросли. Кремний, несомненно, участвует в сохранении железа в растворе в форме, доступной для растения.

IV. «ЦВЕТЕНИЕ» УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ФАКТОРЫ, ЕГО ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ

В предыдущем разделе мы разобрали значение главных химических факторов среды для развития основных организмов фитопланктона. Теперь рассмотрим случаи «цветения» воды Учинского водохранилища с момента возникновения этого водоема до настоящего времени в свете полученных нами данных.

1. «Цветение», вызываемое диатомовыми

Диатомовые являются одними из основных организмов, вызывающих постоянное «цветение» Учинского водохранилища в той или иной степени, весной и осенью. Из этой группы «цветение» обуславливают следующие формы: *Stephanodiscus astraea* Grun., *Melosira granulata* Ralfs., *M. italica* Kütz., *Asterionella formosa* Hass.

Stephanodiscus появляется в Учинском водохранилище в массовом количестве вскоре после паводка, в период напуска в водохранилище волжской воды. Форма эта в основном приносная. В зимних илах нашего водоема она встречается в весьма малом количестве. В канале имени Москвы, около Витенева, *Stephanodiscus* появляется обычно в конце апреля, когда Учинское водохранилище еще не освободилось окончательно от льда. К моменту массового напуска воды в Учинское водохранилище *Stephanodiscus* достигает в канале почти максимального развития; в Пестовском же водохранилище количество этой формы значительно снижается. Это снижение продолжается в большинстве случаев и в Учинском водохранилище (табл. 27), где развитие *Stephanodiscus* никогда не достигает той

Таблица 27

Среднее за вегетационный период количество
клеток *Stephanodiscus* в 1 см³ воды в разные годы

Год	Судоходный канал	Пестовское водохранилище	Учинское водохранилище
1939	2 938	611	477
1940	1 361	808	249
1941	—	—	1 237
1948	1 363	1 237	702

степени, какая наблюдается в канале. Среднее за вегетационный период количество *Stephanodiscus* в Учинском водохранилище за все время его существования (за исключением 1941 г.) далеко не доходило до тысячи клеток в 1 см³. В канале же в отдельных пробах оно доходило до 13,5 тыс. В разовых пробах Учинского водохранилища количество клеток *Stephanodiscus* не превышало 2—3 тыс., и только в 1941 г. оно достигло более 11 тыс. клеток в 1 см³ воды. При таком количестве этих водорослей очистные сооружения водопроводных станций испытывают затруднения. *Stephanodiscus* не придает воде никаких запахов, но мелкие его клетки быстро забивают поры фильтра, что сильно отражается на пропускной способности очистного сооружения.

Для *Stephanodiscus*, как и для большинства планктонных диатомей, основным фактором, обуславливающим его развитие, является железо.

Наиболее резко вода канала отличается от воды водохранилища по содержанию железа. В канале его всегда больше, чем в Пестовском и Учинском водохранилищах, при сравнительно малом различии других химических показателей. Это и обуславливает наибольшее содержание *Stephanodiscus* именно в канале, а не в водохранилищах. По этой же причине клеток данного организма меньше и в Учинском водохранилище, чем в Пестовском, в котором железа обычно больше, чем в первом.

Кроме железа, эти два водохранилища различаются между собой и по содержанию азота. В Пестовском водохранилище его бывает иногда боль-

ше, а в воде канала — еще больше. Но, как мы видели в разделе III, потребность в азоте у диатомовых очень незначительна, и наличие больших доз азота для них фактор скорее отрицательный, чем положительный. Это подтверждают и сравнительные данные, полученные при сопоставлении количества *Stephanodiscus* с количеством азота и железа в Учнинском водохранилище (рис. 16).

За все время наших наблюдений наибольшее количество *Stephanodiscus* в Учнинском водохранилище было отмечено в 1941 и 1948 гг. при максимальном количестве железа 0,22—0,27 мг/л. С уменьшением количества железа и увеличением содержания азота развитие *Stephanodiscus* снижается. Тормозящая роль азота особенно наглядно проявилась в 1940 г., когда количество железа в течение всего вегетационного периода почти не менялось и его кривая на графике (рис. 16) приближалась к прямой. Кривая же азота была зеркальным изображением кривой количества клеток *Stephanodiscus*.

Осенней вспышки развития у *Stephanodiscus* почти не наблюдается. Это объясняется тем, что в большинстве случаев железа осенью в воде бывает меньше, чем весной (1941, 1942, 1947, 1948 гг.), а если железа иногда и бывает несколько больше (1945 г.), то тогда выше и pH, что снижает активность железа, а следовательно, и эффект его действия на клетку. Не меньше, чем pH, отражается на активности железа и концентрация фосфора. Осенью содержание фосфора также значительно больше, чем весной. Исключения представляют лишь 1942—1944 гг. с особенно большими количествами фосфора весной. Эти годы, как уже упоминалось выше, не характерны для эксплуатации водохранилища, но по ним отчетливо видно, как даже при сравнительно достаточных количествах железа и при обычном для весеннего периода pH (7,6—7,9) развитие *Stephanodiscus* задерживается присутствием P_2O_5 в количествах 0,03—0,065 мг/л.

Наиболее благоприятна для *Stephanodiscus* доза P_2O_5 в 0,01 мг/л при средних концентрациях Fe (0,1—0,05 мг/л). Но доза 0,002 мг/л P_2O_5 даже при концентрации Fe 0,1 мг/л явно недостаточна (рис. 16). Из приведенных на рис. 16 кривых видно, что развитие *Stephanodiscus* обуславливается не только наличием железа, но и активностью последнего. Интенсивность «цветения», вызванного данным организмом в Учнинском водохранилище, зависит, кроме химизма воды, и от количества этого организма, приносимого с поступающей водой. При благоприятном химизме воды здесь вызывает больший его процент, и наоборот.

Основная масса *Stephanodiscus*, приносимая волжской водой, гибнет в Пестовском водохранилище, и меньшая часть — в Учнинском. Следовательно, Пестовское водохранилище является хорошим предохранительным барьером. После прохождения обоих водохранилищ от первоначального (в волжской воде) количества *Stephanodiscus* сохраняется от 3 до 30%. Так как вспышка развития этого организма в судоходном канале очень кратковременна, всего несколько дней (6—7), то как меру борьбы со *Stephanodiscus* в Учнинском водохранилище можно предложить, в случае угрожающих прогнозов, задерживать напуск воды на 2—3 дня. Последняя регулировка подачи воды из Учнинского водохранилища в водопроводный канал не может дать в этом случае эффекта, так как период «цветения» *Stephanodiscus* приходится на момент полной гомотермии, и этот организм распределяется равномерно по всем слоям до самого дна.

Melosira. Со второй половины мая на смену *Stephanodiscus* появляется *Melosira*. Так же как и *Stephanodiscus*, она обнаруживается в канале раньше, чем в водохранилищах, и количество ее здесь бывает заметно больше (табл. 28). Однако на Учнинском водохранилище это в большинстве случаев

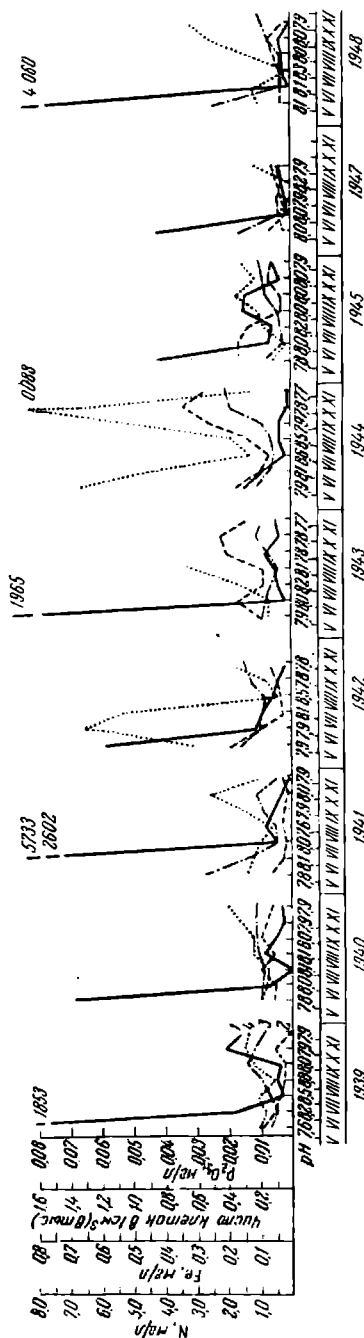


Рис. 16. Среднемесличные количества клеточек *Stephanodiscus* (1), количества N (2), Fe (3) и P_2O_5 (4) в поверхностной воде Учинского водохранилища с 1939 по 1948 г.
(N — означает сумму $NO_3 + NH_4$ в пересчете на NO_3 ; при этом принято, что физиологический NH, в 10 раз активнее. То же относится к рис. 17—19, 21, 22 и 23)

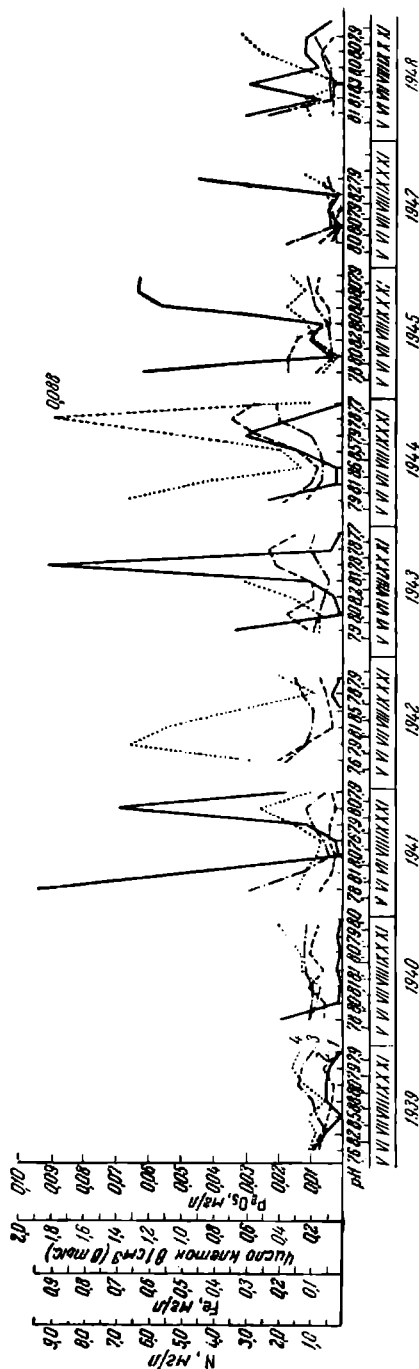


Рис. 17. Среднемесличные количества клеточек *Melosira* (1), количества N (2), Fe (3) и P_2O_5 (4) в поверхностной воде Учинского водохранилища с 1939 по 1948 г.

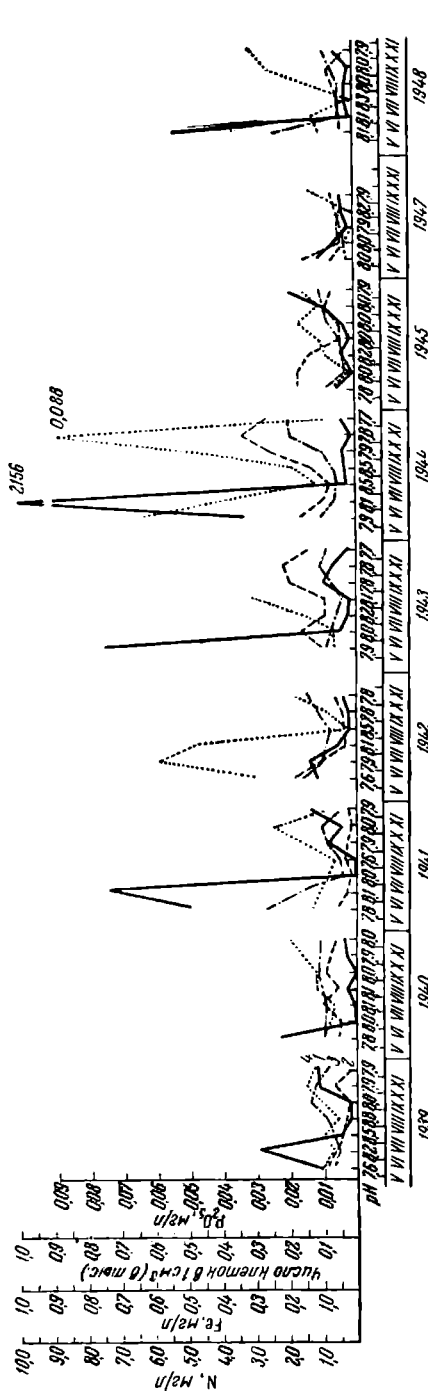


Рис. 18. Среднемесячные количества клосток *Asterionella* (1), количества N (2), Fe (3) и P_2O_5 (4) в поверхностной воде Учинского водохранилища с 1939 по 1948 г.

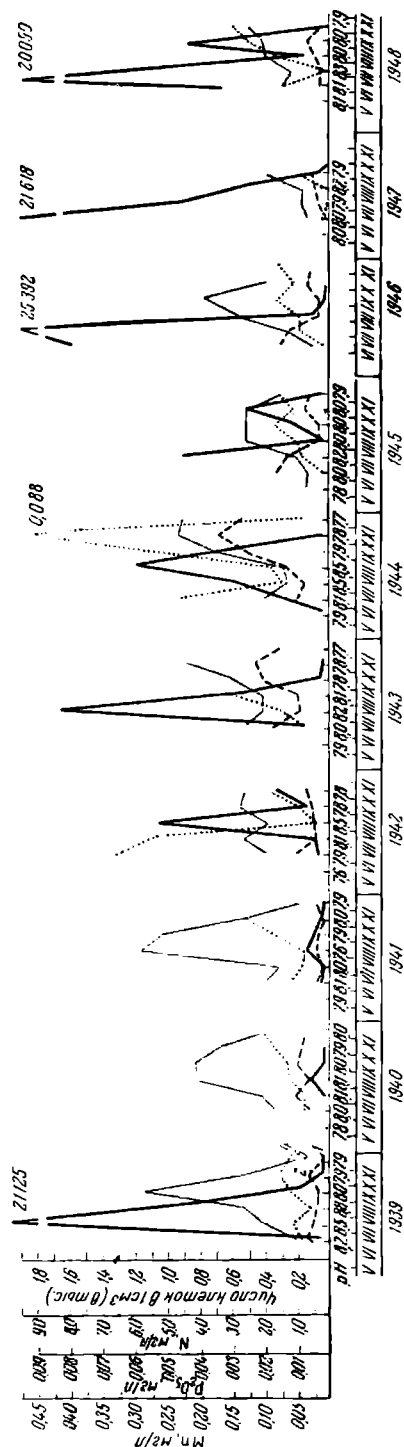


Рис. 19. Среднемесячные количества клосток *Arhanizotelon* (1), количества N (2), P_2O_5 (3) и Mn (4) в поверхностной воде Учинского водохранилища с 1939 по 1948 г.

Таблица 28

Среднее за вегетационный период количество клеток
Melosira в 1 см³ воды в разные годы

Год	Судоходный канал	Пестовское водохранилище	Учинское водохранилище
1939	1 576	816	81
1940	887	640	61
1943	—	687	387
1948	833	603	287

сильно не отражается, так как к моменту появления *Melosira* основной напуск воды в него бывает уже прекращен. Поэтому развитие этого организма в Учинском водохранилище зависит не столько от принесенных в него количеств *Melosira*, сколько от количеств, перезимовавших в нем.

Зимой в илах Учинского водохранилища *Melosira*—преобладающая форма, что ускоряет весеннюю вспышку ее развития. Период массового развития *Melosira* более длительный, чем у *Stephanodiscus*, особенно в канале, где наблюдается большее ее количество не только весной, но и летом (в июне — июле). С августа начинается вторая вспышка развития *Melosira*, и часто более интенсивная как в канале, так и в водохранилищах, чего у *Stephanodiscus* не наблюдалось.

Среднее за вегетационный период количество *Melosira* в Учинском водохранилище колеблется от 23 до 726 клеток в 1 см³ воды. В отдельных пробах оно достигало 4 тыс. клеток в 1 см³. Развитие этой формы также стоит в тесной зависимости от наличия железа, но потребность в нем у нее несколько меньше, чем у *Stephanodiscus*. На это указывает осенняя вспышка развития, которой нет у *Stephanodiscus*.

Melosira менее чувствительна к повышенным дозам азота чем *Stephanodiscus*. Осенью 1943, 1944 гг. и весной 1945 г., как видно из графика (рис. 17), *Melosira* развивалась хорошо при концентрации азота (суммарно NO₃ + NH₄ в пересчете на NO₃) более 1,5 мг/л, но дозы выше 2,0 мг/л уже явно тормозят ее развитие.

В 1947 г. развитие *Melosira*, как и *Stephanodiscus*, тормозилось недостатком фосфата. В этом году вода была исключительно бедна фосфором. Только в сентябре его количество дошло до обычной средней нормы (0,01 мг/л). Большие дозы фосфора не оказывают такого тормозящего действия на размножение *Melosira*, как это было отмечено для *Stephanodiscus*, что также указывает на меньшую потребность *Melosira* в железе.

К концу весенней вспышки своего развития *Melosira* обычно начинает очень сильно мельчать. Тонкие ее нити в это время очень часто попадают с аукоспорами, которые прорастают без периода покоя, и все стадии этого прорастания можно наблюдать в Учинском водохранилище. Молодые нити, выросшие из аукоспор, имеют уже нормальную величину. В илах Учинского водохранилища аукоспор мы не находили, но нити с крупными клетками, в которых хроматофоры темно окрашены, встречаются постоянно не только зимой, но и летом, когда в верхних слоях *Melosira* или совершенно отсутствует, или бывает лишь в небольших количествах. Вероятно, на дне *Melosira* переживает неблагоприятные для нее условия летнего периода и с наступлением осенней гомотермии вновь выносятся током воды в верхние слои.

Осенний принос этой водоросли в Учинское водохранилище из Пестовского почти исключен, так как в течение второй половины летнего периода и осени происходит сработка Учинского водохранилища, и только в конце октября — в ноябре производится напуск воды. Осенняя же вспышка развития *Melosira* падает на сентябрь — октябрь. Для водоснабжения *Melosira* малоопасный организм. Запахов воде она не придает. Работу фильтров нарушает слабо. Снизить количество этой водоросли в воде, подаваемой на очистные сооружения, можно путем забора донной воды, так как развитие этого организма весной приходится на период уже начавшейся стратификации, а осенью — в большинстве случаев — лишь на начало гомотермии; в обоих случаях *Melosira* довольно хорошо концентрируется в верхних слоях. Но эта мера может быть эффективной лишь в безветренную погоду.

Asterionella развивается как в канале, так и в водохранилищах значительно хуже, чем *Stephanodiscus* и *Melosira*. Среднее за вегетационный период количество *Asterionella* во все исследованные годы не достигало 200 клеток в 1 см³ воды. Максимум ее не доходил в Учинском водохранилище до 1000 клеток в 1 см³, за исключением 1944 г., когда он дошел до 6000 клеток в 1 см³. В канале и Пестовском водохранилище *Asterionella* обычно встречается в меньшем количестве, чем в Учинском.

Появляется *Asterionella* в заметных количествах обычно позднее, чем *Melosira*. Это объясняется отчасти тем, что *Asterionella* очень плохо сохраняется зимой в илах. Ее там значительно меньше, чем *Melosira*, и встречается она только отдельными клетками со слабо окрашенными хроматофорами. Максимум *Asterionella*, в отличие от максимума двух предыдущих форм, приходится иногда и на июнь (рис. 18—1939, 1941 и 1944 гг.), а не только на май. Это указывает на то, что *Asterionella* может удовлетворяться меньшими дозами железа, чем *Melosira* и *Stephanodiscus*, но и она при концентрации железа менее 0,05 мг/л и pH 8,0 и выше почти не развивается (рис. 18). Поскольку *Asterionella* менее требовательна к железу, то и тормозящая роль повышенных доз фосфора сказывается на ее развитии слабее, но все же чрезмерно большие дозы его (выше 0,04 мг/л P₂O₅ в 1942 и 1944 гг.), как и чрезмерно малые (0,001 мг/л P₂O₅ в 1945 и 1947 гг.), снижают прирост. По потребности в азоте *Asterionella* близка к *Melosira*.

Из всех диатомей, вызывающих «цветение» в Учинском водохранилище, *Asterionella* — наиболее опасный организм. Она включена в список ароматических организмов (Whipple, 1932), придающих воде запахи. Количество ароматического вещества, выделяемого 50 тыс. клеток этой водоросли в 1 см³, равно, по данным Уиппла (Whipple, 1932), количеству эфирного масла в разведении 1 : 20 000 000. Интенсивность запаха зависит от количества клеток *Asterionella*.

Кемпа (Kemna, 1899) дает следующие градации запаха в зависимости от количества клеток *Asterionella* в 1 см³ воды:

Количество клеток в 1 см ³		
от 0 до 1 000	Запаха нет	
» 500 » 2 000	Запах очень слабый	
» 1 000 » 5 000	» слабый	
» 3 000 » 15 000	» отчетливый	
» 10 000 и более	» резкий	

Характер запаха изменяется в зависимости от его интенсивности. По наблюдениям Холти (Holtje, 1939), *Asterionella* при приведенных ниже

концентрациях придает воде нью-йоркского водопровода следующие запахи:

Количество клеток в 1 см ³	
400—800	Землистый запах
800—1 600	Гераниевый »
1 600 и больше	Рыбный »

Мы даже в 1944 г., при исключительно хорошем развитии *Asterionella* (6—10 тыс. в 1 см³), на холоду никаких особых запахов в натуральной воде не отмечали. При нагревании же отмечался лишь болотный запах, не более 1—1¼ балла, обычный для учинской воды.

Несмотря на то, что за продолжительный период наших наблюдений за Учинским водохранилищем очистные сооружения ни разу не испытывали неприятностей из-за *Asterionella*, необходимо быть все же настороже. При появлении этой водоросли, особенно в весенне-летний период, нельзя производить забор воды из верхних слоев, так как *Asterionella* концентрируется главным образом в них. Надо не допускать большого скопления этой водоросли на фильтрах. Поэтому необходимо в период развития *Asterionella* не только не сокращать числа промывок фильтров, но даже при хорошей работе фильтров по возможности увеличивать число промывок в зависимости от количества этой водоросли.

2. «Цветение», вызываемое синезелеными водорослями

В отличие от диатомовых водорослей, синезеленые находят более благоприятные условия для развития в Учинском водохранилище, а не в Пестовском и не в канале. Появляются они обычно в начале июня сначала в канале, а позднее, через неделю-полторы, их можно встретить уже в больших количествах и в водохранилищах. Однако, за очень немногими исключениями, в Пестовском водохранилище, и особенно в канале, максимум их не достигает тех размеров, которые наблюдаются в Учинском водохранилище. Это объясняется не недостатком основных питательных веществ в первых двух водоемах, а наличием в них больших доз марганца, чем в Учинском водохранилище. Марганец — это основной фактор, который регулирует развитие синезеленых водорослей в данных водоемах.

Из синезеленых водорослей ежегодное «цветение» исследованных нами водоемов вызывают: *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs., *Anabaena Lemmermannii* Rich. и *Microcystis aeruginosa* Kütz.

Aphanizomenon появился в Учинском водохранилище с первого года существования водоема и попал сюда, вероятно, из затопленных прудов и бочагов р. Учн.

В илах *Aphanizomenon* сохраняется в виде спор, но встречаются эти споры в Учинском водохранилище в небольшом количестве.

Среднее за вегетационный период количество *Aphanizomenon* в Учинском водохранилище колеблется от нескольких сотен до 6—8 тыс. в 1 см³ воды. Максимум развития *Aphanizomenon* приходится на июль — август со среднемесячным количеством 33—34 тыс.; в отдельных пробах оно доходило до 44—45 тыс. клеток в 1 см³.

За исключением 1940 и 1945 гг., количество *Aphanizomenon* в Учинском водохранилище было больше, чем в канале и Пестовском водохранилище (табл. 29). *Aphanizomenon* чрезвычайно чувствителен к марганцу. Как видно из кривой (рис. 19), его максимум приходится всегда на период минимального содержания в воде марганца. Концентрации марганца выше 0,1 мг/л уже тормозят развитие *Aphanizomenon*.

Таблица 29

Среднее за вегетационный период количество клеток
Aphanizomenon в 1 см³ воды в разные годы

Год	Судоходный канал	Пестовское водохранилище	Учинское водохранилище
1939	928	2 711	5 374
1940	500	954	266
1942	745	140	2 580
1945	—	7 568	2 807
1946	—	6 231	8 535
1947	—	1 687	7 175
1948	2 723	2 844	6 143

Летом появление больших количеств марганца в верхних слоях Учинского водохранилища связано с ветровым перемешиванием воды. Поэтому годы с сильными ветрами в период развития синезеленых водорослей являются наиболее неблагоприятными для *Aphanizomenon*. В такие годы в Учинском водохранилище марганца бывает не меньше, а даже больше, чем в канале и Пестовском водохранилище, как это было в 1940 и 1945 гг. Соответственно с этим в данные годы количество *Aphanizomenon* в Пестовском водохранилище и канале больше, чем в Учинском водохранилище.

К основным питательным элементам *Aphanizomenon* очень не требователен. Хотя его развитие и приходится на период понижения количеств железа, фосфора и азота до минимальных в этом водоеме, но все же этих количеств, по видимому, для *Aphanizomenon* вполне достаточно. Железо удовлетворяет эту водоросль даже в количестве менее 0,1 мг/л. Не велики потребности *Aphanizomenon* также в азоте и фосфоре. Во время появления *Aphanizomenon* концентрация нитратов иногда снижается до нескольких сотых долей миллиграмма на литр, чаще же они совершенно отсутствуют. Содержание аммиачного азота колеблется от 0,01 до 0,16 мг/л.

За последние три года (1946—1948) мы наблюдали хорошее развитие *Aphanizomenon* при количестве азота от 0,03—0,16 мг/л в форме NH₄.

Aphanizomenon относится к ароматическим организмам с травянисто-гераниевым запахом (Whipple, 1932). При наблюдавшихся нами количествах данной водоросли мы отмечали слабый болотный запах, доходящий при нагревании пробы до 2 баллов.

Как и все синезеленые водоросли, *Aphanizomenon* очень хорошо всплывает. Поэтому подачу воды на очистные сооружения во время «цветения», вызванного этой водорослью, нужно производить через донный водозабор. Но это будет эффективно, конечно, только в тихую погоду. При сильных ветровых перемешиваниях это не снижает количества *Aphanizomenon* в воде, подаваемой на очистные сооружения. Но тогда свойство его всплывать на поверхность воды может быть использовано на самой очистной станции. Скопление *Aphanizomenon* на фильтрах нежелательно из следующих соображений: нити живого *Aphanizomenon* собраны в пучки, и поэтому не могут забивать поры фильтра, но при отмирании водоросли эти пучки распадаются, и тогда отдельные нити могут проникнуть в поры фильтра и мешать фильтрации.

Кроме того, эта водоросль богата азотом и при отмирании может служить хорошим питательным субстратом для ароматических бактерий и, следовательно, стать косвенной причиной порчи воды.

Отмирающий *Aphanizomenon* может также влиять на мутность и цветность воды, так как его пигмент, как и у всех синезеленых водорослей, хорошо растворим в воде.

Anabaena в исследованных нами водоемах—постоянная спутница *Aphanizomenon*. При первом беглом взгляде на пробы воды, которые взяты в период «цветения», вызванного этими двумя организмами, создается впечатление, что *Anabaena* развивается в большем количестве, чем *Aphanizomenon*. Но это ложное впечатление. Подсчеты обычно показывают обратное. Это кажущееся количественное превосходство *Anabaena* объясняется тем, что она образует очень рыхлые комочки, в то время как *Aphanizomenon* собран в плотные пучки.

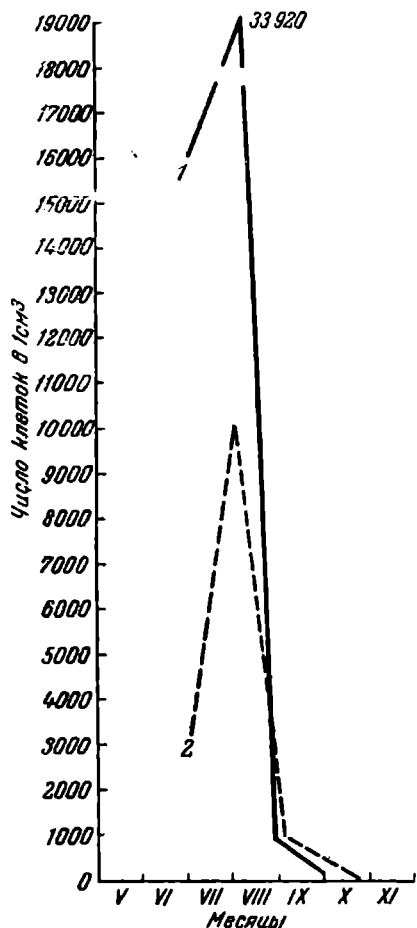


Рис. 20. Количество клеток *Aphanizomenon* (1) и *Anabaena* (2) в поверхностной воде Учинского водохранилища в 1946 г.

Среднее за вегетационный период количество *Anabaena* не доходит до 3 тыс., а среднемесячный максимум лишь в 1946 г. дошел до 9 тыс. клеток в 1 см³; в остальные же годы он был не выше 5—7 тыс. В отдельных пробах количество этой водоросли доходило до 23 тыс. Однако по своему характеру кривая развития *Anabaena* в точности копирует аналогичную кривую *Aphanizomenon*, но в меньшем масштабе (рис. 20). Так же как и у *Aphanizomenon*, лучшее развитие *Anabaena* приходилось на 1939, 1943 и 1946—1948 гг., т. е. на годы и периоды с меньшим содержанием в воде марганца (рис. 21). Следовательно, и на эту форму большие дозы марганца действуют токсически.

Потребность в основных питательных элементах у *Anabaena*, так же как и у *Aphanizomenon*, не велика.

Поскольку *Anabaena* — организм типично олигосапробный, а *Aphanizomenon* при массовом развитии считается β-мезосапробом, то у *Anabaena* потребность в азоте, особенно в форме аммиака, должна быть меньше, чем у *Aphanizomenon*. Поэтому можно было бы предположить, что обычные в Учинском водохранилище дозы азота (0,01—0,12 мг/л в форме NH_4) тормозят развитие *Anabaena*. В действительности мы этого отметить не могли. Хорошее ее развитие мы наблюдаем в Учинском водохранилище как при содержании азота 0,02

мг/л, так и при 0,12 мг/л (в форме NH_4). В культурах, как мы видели, *Anabaena* накапливает азот. Если она действительно может фиксировать атмосферный азот, то, не нуждаясь сама в минеральном азоте, она может служить поставщиком добавочных его количеств для *Aphanizomenon*. Этим, может быть, и объясняется их совместное развитие. Как и все организмы, не

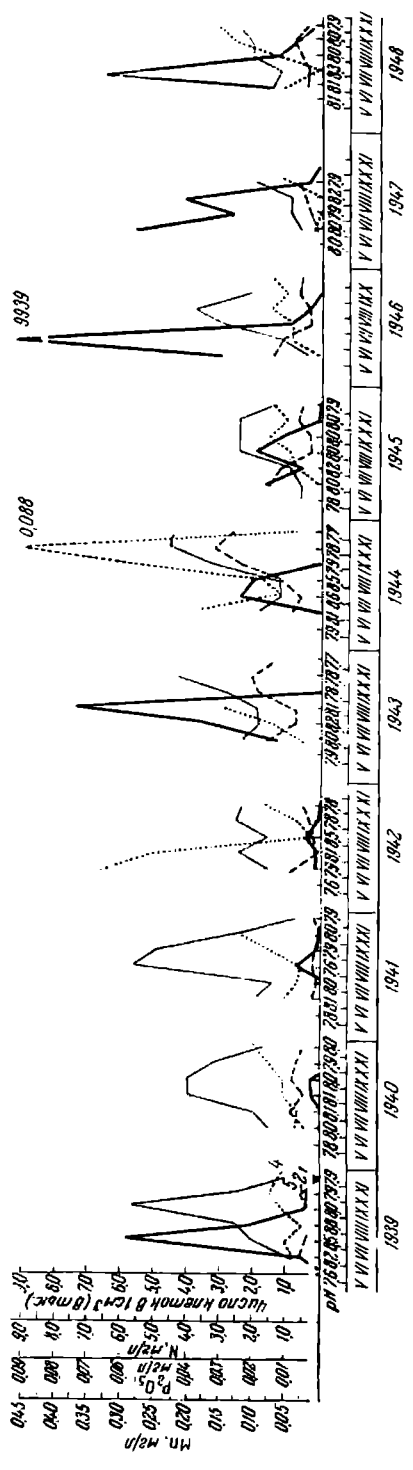


Рис. 21. Среднемесячные показатели количества клеток *Anabaena* (1), количества N (2), P_2O_5 (4) и Mn (5) в поверхностной воде Учинского водохранилища в 1939—1948 гг.

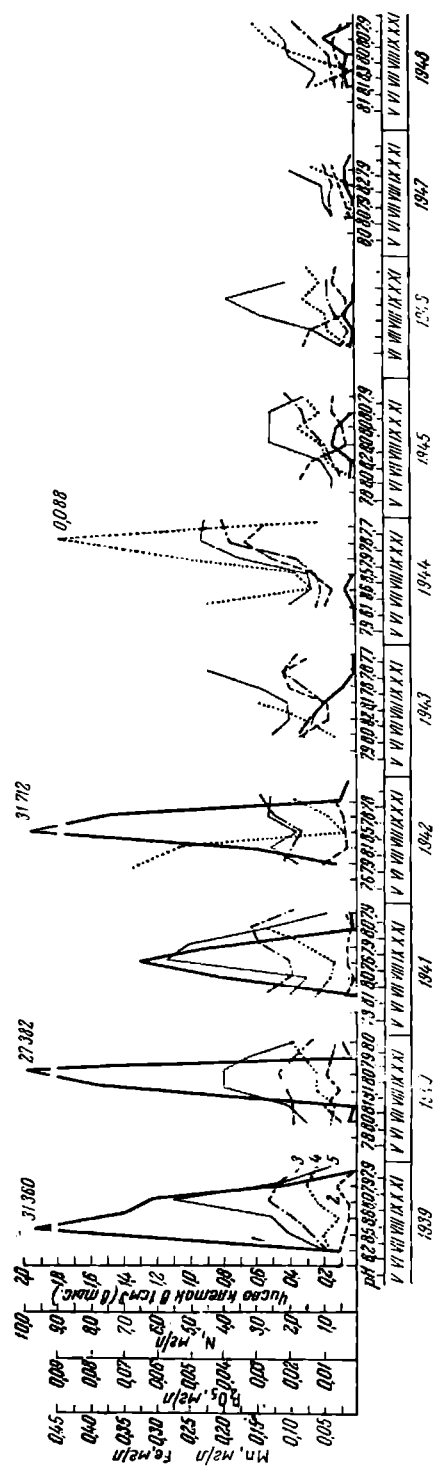


Рис. 22. Среднемесячные показатели количества клеток *Microcystis* (1), количества N (2), Fe (3), P_2O_5 (4) и Mn (5) в поверхностной воде Учинского водохранилища в 1939—1948 гг.

переносящие больших доз марганца, *Anabaena* не требует больших доз железа и развивается при концентрации железа 0,1 мг/л, когда рН бывает 8,0—8,3. Невелико и количество P_2O_5 в период ее развития; оно колеблется от 0 до 0,03 мг/л.

Anabaena относится к той же группе ароматических организмов с травянистым запахом, что и *Aphanizomenon*. Мы этого запаха не наблюдали; при ее массовом появлении отмечался лишь слабый болотный запах: менее 1 балла в сырой воде и 2—3 балла — в нагретой. Все меры, предлагаемые для избежания затруднений в очистке воды при «цветении», вызванном *Aphanizomenon*, могут быть рекомендованы и при массовом развитии *Anabaena*.

Microcystis в Учинское водохранилище был занесен из лежащих выше водоемов и появился здесь осенью 1937 г. Постепенно, год от года нарастая, он достиг максимального развития в 1939—1942 гг. Затем его количество резко снизилось, и с 1943 г. эта форма уже не принимала участия в «цветении».

Среднее за вегетационный период количество *Microcystis* за исследованные годы колебалось от 100 клеток до 7 тыс. клеток в 1 см³ воды. Максимум развития *Microcystis* обычно наступает несколько позднее, чем максимум развития *Anabaena* и *Aphanizomenon*, и приходится не на июль—август, как у последних, а на август—сентябрь. Исключение составляют 1939 и 1942 гг. В эти годы *Microcystis* дал максимальное развитие в июле. Среднемесечное количество в периоды максимального развития у *Microcystis* было не более 32 тыс., но в отдельных пробах оно доходило до 75 тыс. клеток в 1 см³.

По отношению к марганцу *Microcystis* резко отличается от других синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» Учинского водохранилища: токсическое действие марганца на нем не сказывается (рис. 22). Наоборот, при больших дозах марганца мы отмечали даже лучшее развитие *Microcystis* (1939—1941 гг.). Это объясняется, вероятно, не стойкостью этой формы к марганцу, а тем, что слизь, окружающая клетки этой водоросли, предохраняет их от вредного действия марганца.

Так как кривая, отражающая содержание в воде железа, идет обычно параллельно с аналогичной кривой для марганца, то лучшее развитие *Microcystis* приходится также и на период большего содержания железа в воде (около 0,1 мг/л, при концентрации P_2O_5 0,01 мг/л и меньше).

Слабое развитие *Microcystis* в Учинском водохранилище, начиная с 1943 г., происходило в основном, вероятно, вследствие малого его поступления из Пестовского водохранилища, где он почти отсутствовал с 1943 по 1945 г. и только с 1946 г. начал вновь там появляться, временами в количествах больших, чем в Учинском водохранилище.

Зимой в илах Учинского водохранилища *Microcystis* встречается довольно редко. Этим и объясняется запаздывание этой формы при вступлении в вегетацию. В те годы, когда эта водоросль оставалась осенью в водохранилище до ледостава и перезимовывала во льду, как это было в 1938 и 1942 гг., она давала наилучшее развитие в июне—июле.

Каких-либо специфических запахов при «цветении», вызванном данной формой, мы не наблюдали. Нет *Microcystis* и в списке ароматических организмов, который дает Уиппл (Whipple, 1932). В местах сгона по берегам Учинского водохранилища, а также в бочагах и углублениях, где *Microcystis* остается после сработки водохранилища, он образует студенистые скопления, до 5—8 см толщины, хорошо режущиеся пластами, с сильным запахом разлагающегося белка.

Microcystis, так же как *Anabaena* и *Aphanizomenon*, хорошо всплывает.

Поскольку фактор приноса этой водоросли в Учинское водохранилище играет несомненную роль в массовом ее появлении в нем, то необходимо следить за напуском воды из Пестовского водохранилища и не допускать подачи из него воды, когда в месте забора воды образуются нагоны планктона.

Колонии *Microcystis* даже при отмирании очень слабо распадаются на отдельные клетки, поэтому наличие этой водоросли не может заметно влиять на фильтрацию. По скоплению ее на фильтрах все же нежелательно, так как *Microcystis* содержит, так же как *Anabaena* и *Aphanizomenon*, до 9% азота (от сухого веса).

***Oscillatoria*.** Из всех синезеленых водорослей развитие этой водоросли в Учинском водохранилище оказалось наиболее кратковременным. Случайно занесенная, она продержалась здесь всего лишь 1938 и 1939 гг. Эта водоросль значительно чувствительней к марганцу, чем *Anabaena* и *Aphanizomenon*, что и послужило основной причиной быстрого исчезновения *Oscillatoria*.

Появившись осенью 1937 г. в Пестовском водохранилище, *Oscillatoria* была обнаружена в это же время в очень небольшом количестве в верхней части Учинского водохранилища. С весны же следующего года она начала бурно развиваться в Учинском водохранилище, достигнув в середине июня уже максимального своего развития—113 880 клеток в 1 см³.

В весенний период 1938 г. марганец почти отсутствовал в Учинском водохранилище, но 29 июня сильный ветер поднял нижние слои воды и вынес придонные скопления марганца на поверхность. Такое резкое повышение концентрации марганца за одни сутки погубило эту водоросль. От «цветения» не осталось и следа. После 28 июня *Oscillatoria* в планктоне попадалась лишь в единичных экземплярах. Вероятно, в каких-то частях водохранилища, в неглубоких заливах, не затронутых этим бурным перемешиванием, *Oscillatoria* сохранилась и понемногу выносилась из них, но развиваться в водохранилище уже не могла, так как количество марганца с августа стало вновь резко повышаться (рис. 23). Переживав в илах заливов, *Oscillatoria* появлялась вновь с весны 1939 г., но, так как концентрация марганца в этом году в июне—июле была 0,1 мг/л, то такого бурного развития *Oscillatoria*, как в предыдущем году, мы не отмечали. Максимальное ее количество в июле было всего лишь 59 420 клеток в 1 см³ (рис. 24). В середине августа, с увеличением концентрации марганца, эта форма встречалась уже реже, в сентябре совершенно исчезла и больше в Учинском водохранилище не появлялась. Не было ее и в Пестовском водохранилище и судоходном канале.

Основных питательных элементов в Учинском водохранилище для *Oscillatoria* вполне достаточно, и если бы на нее не действовали токсические концентрации марганца (более 0,1 мг/л), то она, вероятно, продолжала бы здесь развиваться.

Наилучшее развитие *Oscillatoria* в Учинском водохранилище наблюдалось при количестве железа около 0,1 мг/л, P_2O_5 —0,01 мг/л и азота (в форме NH_4)—0,05—0,06 мг/л. В 1938 г. мы наблюдали максимальное развитие *Oscillatoria* при концентрации азота (в форме NH_4) 0,12 мг/л. Следовательно, эта форма более требовательна к азоту, чем остальные синезеленые водоросли, вызывающие «цветение» в Учинском водохранилище.

С точки зрения интересов водоснабжения *Oscillatoria* — нежелательный организм. Хотя мы не отмечали каких-либо особых запахов в воде при развитии этой водоросли, но так как она плохо всплывает, то очень часто забор донной воды мало помогает снижению ее количества в подаваемой воде. Кроме того, *Oscillatoria* очень плохо коагулируется и вследствие

Поскольку фактор приноса этой водоросли в Учинское водохранилище играет несомненную роль в массовом ее появлении в нем, то необходимо следить за напуском воды из Пестовского водохранилища и не допускать подачи из него воды, когда в месте забора воды образуются нагоны планктона.

Колонии *Microcystis* даже при отмирании очень слабо распадаются на отдельные клетки, поэтому наличие этой водоросли не может заметно влиять на фильтрацию. Но скопление ее на фильтрах все же нежелательно, так как *Microcystis* содержит, так же как *Anabaena* и *Aphanizomenon*, до 9% азота (от сухого веса).

***Oscillatoria*.** Из всех синезеленых водорослей развитие этой водоросли в Учинском водохранилище оказалось наиболее кратковременным. Случайно занесенная, она продержалась здесь всего лишь 1938 и 1939 гг. Эта водоросль значительно чувствительней к марганцу, чем *Anabaena* и *Aphanizomenon*, что и послужило основной причиной быстрого исчезновения *Oscillatoria*.

Появившись осенью 1937 г. в Пестовском водохранилище, *Oscillatoria* была обнаружена в это же время в очень небольшом количестве в верхней части Учинского водохранилища. С весны же следующего года она начала бурно развиваться в Учинском водохранилище, достигнув в середине июня уже максимального своего развития—113 880 клеток в 1 см³.

В весенний период 1938 г. марганец почти отсутствовал в Учинском водохранилище, но 29 июня сильный ветер поднял нижние слои воды и вынес придонные скопления марганца на поверхность. Такое резкое повышение концентрации марганца за одни сутки погубило эту водоросль. От «цветения» не осталось и следа. После 28 июня *Oscillatoria* в планктоне попадалась лишь в единичных экземплярах. Вероятно, в каких-то частях водохранилища, в неглубоких заливах, не затронутых этим бурным перемешиванием, *Oscillatoria* сохранилась и понемногу выносилась из них, но развиваться в водохранилище уже не могла, так как количество марганца с августа стало вновь резко повышаться (рис. 23). Переживав в плах заливов, *Oscillatoria* появлялась вновь с весны 1939 г., но, так как концентрация марганца в этом году в июне—июле была 0,1 мг/л, то такого бурного развития *Oscillatoria*, как в предыдущем году, мы не отмечали. Максимальное ее количество в июле было всего лишь 59 420 клеток в 1 см³ (рис. 24). В середине августа, с увеличением концентрации марганца, эта форма встречалась уже реже, в сентябре совершенно исчезла и больше в Учинском водохранилище не появлялась. Не было ее и в Пестовском водохранилище и судоходном канале.

Основных питательных элементов в Учинском водохранилище для *Oscillatoria* вполне достаточно, и если бы на нее не действовали токсические концентрации марганца (более 0,1 мг/л), то она, вероятно, продолжала бы здесь развиваться.

Наилучшее развитие *Oscillatoria* в Учинском водохранилище наблюдалось при количестве железа около 0,1 мг/л, P_2O_5 —0,01 мг/л и азота (в форме NH_4)—0,05—0,06 мг/л. В 1938 г. мы наблюдали максимальное развитие *Oscillatoria* при концентрации азота (в форме NH_4) 0,12 мг/л. Следовательно, эта форма более требовательна к азоту, чем остальные синезеленые водоросли, вызывающие «цветение» в Учинском водохранилище.

С точки зрения интересов водоснабжения *Oscillatoria* — нежелательный организм. Хотя мы не отмечали каких-либо особых запахов в воде при развитии этой водоросли, но так как она плохо всплывает, то очень часто забор донной воды мало помогает снижению ее количества в подаваемой воде. Кроме того, *Oscillatoria* очень плохо коагулируется и вследствие

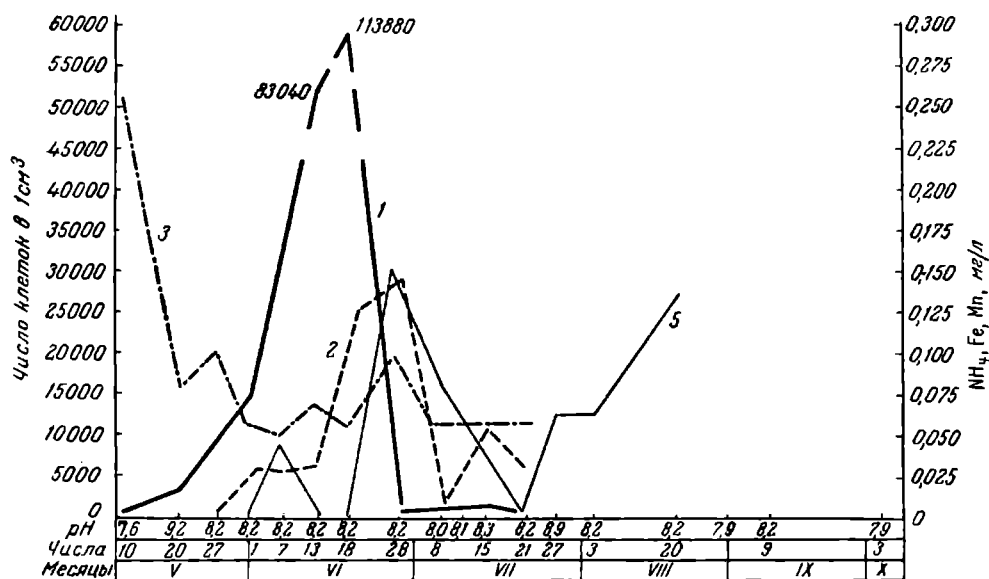


Рис. 23. Количество клеток *Oscillatoria* (1), количество NH_4 (2), Fe (3) и Mn (5) в поверхностной воде Учинского подхранилища в 1938 г.

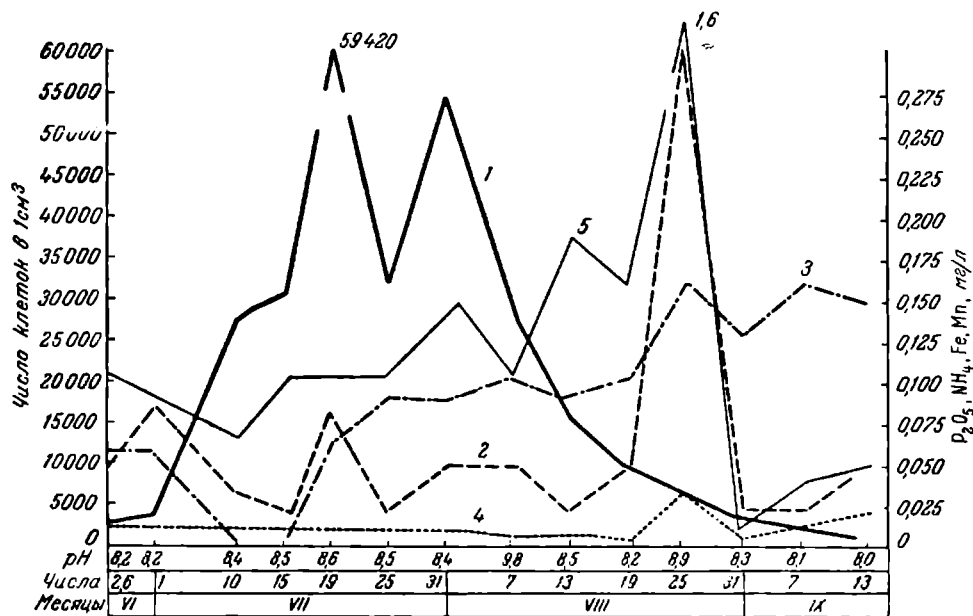


Рис. 24. Количество клеток *Oscillatoria* (1), количество NH_4 (2), Fe (3), P_2O_5 (4) и Mn (5) в поверхностной воде Учинского подхранилища в 1939 г.

своей формы легко забивает поры фильтра, а также может в заметных количествах выпоситься из них.

3. «Цветение», вызываемое динофлагеллатами

Из динофлагеллат «цветение» в Учинском водохранилище было вызвано только одним организмом — *Ceratium hirundinella* Schr.

Ceratium в единичных экземплярах появился в Учинском водохранилище с момента его наполнения. В 1939 г. количество *Ceratium* заметно увеличилось, а с 1942 г. он уже стал вызывать «цветение». В 1943 г. «цветение», вызванное *Ceratium*, было наиболее сильным. Среднемесячное количество его достигало более 3 тыс. клеток в 1 см³. Для такого крупного организма это очень большое количество. Вода водохранилища в это время

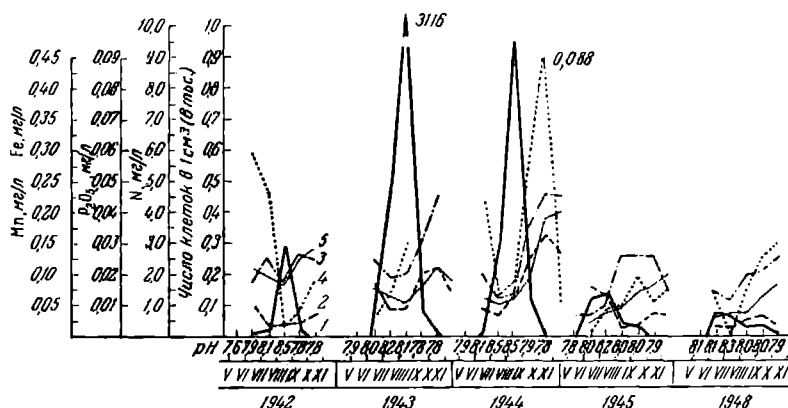


Рис. 25. Среднемесячные количества клеток *Ceratium* (1), количества N (2), Fe (3), P₂O₅ (4) и Mn (5) в поверхностной воде Учинского водохранилища в 1942—1948 гг.

имела ясный коричневый оттенок. Максимум развития этого организма обычно приходится на вторую половину лета (июль—август). Весной он очень редко появляется в уловимых количествах. Перезимовывает *Ceratium* в илах в стадии цист, которые очень хорошо прорастают в чистой воде в лабораторных условиях. Цисты *Ceratium* характеризуются чрезвычайной жизнестойкостью. По наблюдениям Губера (Huber, 1935), проследившего весь процесс их прорастания, взятые из отложений Цюрихского озера 6½-летней давности, они хорошо прорастали.

Основные количества *Ceratium* в планктоне Учинского водохранилища местного происхождения. В Пестовском водохранилище этой формы значительно меньше, и там она не вызывала «цветения» в период сильного «цветения» в Учинском водохранилище. В Пестовском водохранилище *Ceratium* в заметных количествах появился лишь в июле 1945 г. (590 клеток в 1 см³).

Такое слабое развитие этой формы в Пестовском водохранилище объясняется тем, что в нем значительно больше, чем в Учинском, марганца, к которому, как мы уже упоминали, *Ceratium* очень чувствителен (рис. 14). По тем же причинам не развивался *Ceratium* сильно и в Учинском водохранилище до 1942 г. С 1939 по 1941 г. в Учинском водохранилище было значительно больше марганца, чем в последующие годы.

В годы наилучшего развития этого организма (1942—1944) максимум его падает также на минимальное содержание в воде марганца (рис. 25).

ной в нем было достаточное для развития *Synura* количество азота при небольшом количестве фосфора, не снижавшем активности железа.

В упомянутой выше работе нам удалось опровергнуть мнение об этом организме как о холодолюбивом. Температура, как выяснилось, в определенных пределах не оказывает непосредственного действия на клетку *Synura*. В водоемах Болшевского торфяника (Московская область) мы застали очень сильное «цветение», вызванное этим организмом в самый жаркий период лета потому, что этот водоем имел низкий показатель рН (7,6) при общем количестве Fe — 1,5 мг/л.

В большинстве наших водоемов лишь весной вода имеет показатель рН, наиболее благоприятный для поддержания активности железа. Таково положение и в Учинском водохранилище. Наиболее благоприятные условия для активности железа в нем весной и осенью. При сравнительно малом количестве железа в Учинском водохранилище факторы, повышающие его активность, имеют, конечно, решающее значение. Это и есть основная причина появления *Synura* в Учинском водохранилище в весенне-осенний период.

Выделяется в культуру, даже бактериально чистую, *Synura* довольно легко, но она не дает в ней специфического рыбного запаха. В природных же условиях в присутствии 60 колоний в 1 см³, или 700 клеток в 1 см³, вода Учинского водохранилища имеет ясный рыбный запах. Живые клетки *Synura* пахнут свежими огурцами, при отмирании же этот запах переходит в запах рыбьего жира, наиболее опасный в технологии очистки воды как трудноустраняемый. Поэтому из всех организмов, вызывающих «цветение» Учинского водохранилища, *Synura* наиболее вредна. Поскольку *Synura* — приносная форма, то единственная мера борьбы с ней в наших условиях — это временное прекращение напуска воды из Пестовского водохранилища в тех случаях, когда химизм Учинского водохранилища указывает на возможность ее развития. Если из хозяйственных соображений это невозможно, то можно рекомендовать более сложную меру борьбы: хлорирование или купоросование воды, поступающей в Учинское водохранилище.

V. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА С ЗООПЛАНКТОНОМ И БАКТЕРИЯМИ В ВОДОЕМЕ

Вопрос о роли планктона в жизни сапрофитных бактерий и *Bacterium coli* является далеко не второстепенным для водоснабжения. Планктон, особенно фитопланктон, служит хорошим питательным резервом для бактерий.

Еще в 1941 г. мы показали, что сапрофитные бактерии, а также *B. coli* дают хороший рост на убитом фитопланктоне. Производя посев *B. coli* на сырую и кипяченую воду Учинского водохранилища, мы наблюдали сильное развитие этой бактерии только в последней. В сырой воде кишечная палочка или совсем не развивалась, или развивалась очень слабо: ее количество увеличивалось не более чем в 10 раз, в кипяченой же воде оно увеличивалось до 10 000 раз.

Предположив, что замедленное развитие *B. coli* в сырой воде обуславливается антагонизмом других бактерий, присутствующих в ней, мы повторили опыт в следующей модификации. Были взяты две культуры водоросли *Ankistrodesmus* на минеральной среде: одна — бактериально чистая, другая — лишь альгологически чистая. От каждой культуры была отлита половина ее и нагрета до кипения. После этого все культуры, сырые и кипяченые, были засеяны кишечной палочкой. Через 3 дня во всех

колбочках с живой водорослью развитие *B. coli* не было отмечено, в то время как в прокипяченных количество ее увеличилось в 1000 раз.

Развитие *B. coli* в культурах с убитой водорослью было обычно тем больше, чем больше был титр водоросли.

Аналогичные результаты были получены и с рядом сапрофитных бактерий.

Для этого брали воду из водоема и фильтровали через крупнопористый фильтр, после чего $\frac{1}{2}$ ее заражали какой-либо культурой водоросли, а вторую треть ее вносили то же количество этой же культуры, но предварительно прокипяченной; оставшаяся часть фильтрата служила контролем. Наибольший прирост бактерий в таких опытах также наблюдался в тех колбочках, в которые были внесены убитые водоросли. Для этих опытов были взяты следующие культуры водорослей: из диатомовых — *Synedra acus*, из синезеленых — *Anabaena Lemmermannii* и из зеленых — *Scenedesmus quadricauda*.

В периоды сильного «цветения» Учинского водохранилища очень часто приходится наблюдать, что в местах скопления планктона количество кишечной палочки и сапрофитных бактерий значительно больше, чем в местах, свободных от него.

При скоплении планктона в местах скопления происходит частичная гибель его, за счет чего и идет нарастание числа бактерий. Из сказанного видно, что отмирающий планктон — хороший источник питательных веществ для сапрофитных бактерий.

Оставалось решить, сколь велико действие веществ, поступающих от отмершей клетки водоросли, на интенсивность бактериального размножения. Об этом дает представление следующий опыт. Беря воду из Учинского водохранилища в середине августа, с содержанием фитопланктона 1500—2000 клеток в 1 см³, почти исключительно состоящего из синезеленых водорослей (*Anabaena*, *Aphanizomenon*), мы фильтровали ее через мембранный фильтр. Собранный с фильтра планктон переносили в небольшой объем воды и кипятили. После такой обработки планктон вновь вносили в фильтрат. Для контроля брали ту же воду в том же объеме, но нефилтрованную. Опыт велся при комнатной температуре (18—20°). Через 2 дня был произведен подсчет бактерий. Прирост числа клеток в натуральной воде был равен 10, а в фильтрованной воде с добавкой убитого планктона — 389. На следующие сутки в обоих случаях началось снижение количества бактерий. Следовательно, за счет гибели каждых 1000 клеток фитопланктона за 2 суток одна бактерия дает примерно 23 генерации. Это весьма грубый подсчет, но все же дающий какое-то количественное представление о размножении бактерий при использовании ими питательных веществ фитопланктона.

Но развитие бактерий может происходить как в водоеме, так и в изолированной пробе воды и без поступления питательных веществ из планктона, за счет уже имеющихся в воде растворенных органических веществ иного происхождения.

Повышение числа бактерий в изолированных пробах воды в отсутствии живого планктона отмечали А. А. Ворошилова и Е. В. Дианова (1937); в воде Клязьминского водохранилища это же наблюдал А. С. Разумов (1948).

Вода Учинского водохранилища содержит, судя по небольшой ее окисляемости (8—7 мг/л O₂), очень незначительные количества растворенных органических веществ, и все же их бывает достаточно для развития бактерий, которое протекает заметно энергичнее, если отсутствует живой планктон. Так, при сравнении развития бактерий в фильтрованной и нефиль-

трованной воде, постоянно приходилось наблюдать, что в первой оно идет значительно лучше (табл. 30).

Таблица 30

Количество бактерий, развивающихся в натуральной и фильтрованной воде

Дата		Число клеток в 1 см ³ воды							
		натуральной				фильтрованной			
		в начале опыта	через 2 дня	через 4 дни	через 6 дней	в начале опыта	через 2 дня	через 4 дни	через 6 дней
19/VII	Бактерии	83	84	74	25	47	10 900	35 100	2 950
	Фитопланктон	9 000	—	—	9 725	—	—	—	—
5/VIII	Бактерии	90	191	—	29	16	17 400	1 000	392
	Фитопланктон	2 182	—	—	8 372	—	—	—	—
8/IX	Бактерии	34	62	18	—	15	625	15	—
	Фитопланктон	13 420	—	—	21 560	—	—	—	—
18/X	Бактерии	34	192	145	37	55	4 608	295	79
	Фитопланктон	1 389	—	—	9 504	—	—	—	—
20/VIII	Бактерии	91	252	13	—	20	230	28	—
	Фитопланктон	1 000	—	1 000	—	—	—	—	—

Из приведенных данных видно, что мертвый планктон усиливает развитие бактерий, тогда как живой — тормозит его. Каково же действие живой клетки водоросли в этом последнем случае? Напрашиваются два предположения: первое — водоросль выделяет вещества, действующие токсически на бактерии; второе — водоросль является конкурентом бактерий в потреблении легкоусвояемых веществ водоема.

Пратт (Pratt a. Fong, 1940), экстрагируя хлороформом фильтраты из-под культур *Chlorella*, получил вещество с антибиотическими свойствами, которое он назвал хлореллином. Аналогичных работ с другими водорослями пока нет.

Мы пытались обнаружить антибиотические вещества у водорослей *Scenedesmus quadricauda*, *Chlorella* sp., имевшихся у нас в бактериально чистых культурах, и у синезеленых водорослей (*Anabaena*, *Aphanizomenon*), взятых из водохранилища, но безуспешно. Натуральные фильтраты, в разных разведениях из-под культур водорослей и их экстракты, а также и экстракты из водорослей, развития бактерий не угнетали. Совместное выращивание водорослей и бактерий на твердой среде также не дало ясной картины.

Как видно, антибиотические вещества у водорослей, если они существуют, обнаружить не так-то легко. Неудачные же наши попытки их выделить, конечно, не дают еще права отрицать их существование.

Оставив пока вопрос об антибактериальных веществах у водорослей открытым, мы приступили к проверке второго нашего предположения о причине, тормозящей развитие бактерий в присутствии живых водорослей: являются ли водоросли конкурентами бактерий в потреблении веществ, необходимых для развития бактерий. По способу питания водоросли резко отличаются от бактерий. Для последних необходимо органическое питание, а первые могут обходиться без него, удовлетворяясь минеральным. Однако большинство водорослей не отказывается и от органического питания [опыты А. П. Артари (1913) и наши данные].

Поскольку органическое вещество водоема несколько иное, чем брали А. П. Артари и мы для наших прежних опытов, то, желая приблизить те-

перь наш эксперимент к природным условиям, мы добавляли к минеральной безазотистой среде отвары из *Elodea*. Взятые в очень небольших количествах эти отвары резко повышали развитие протококковой водоросли *Scenedesmus quadricauda*.

Чтобы получить представление о том, как велика способность водорослей поглощать органическое вещество по сравнению с таковой у бактерий, нами был проведен следующий опыт. Мы приготавливали обычную минеральную среду для водорослей, в нее вносили 1 см³ (на 50 см³ среды) 1%-ного раствора мясо-пептонного бульона с глюкозой. Окисляемость такой среды была 158,0 мг/л O₂. Простерилизованную среду засеивали одновременно бактериально чистой культурой водоросли *Scenedesmus quadricauda* и бактерией — *Sarcina*. До посева 2—3 дня выдерживали посевной материал в минеральной среде без азота. Посевные титры были: водоросли 100 000 клеток в 1 см³, бактерии — 2000 клеток в 1 см³. Следовательно, первоначальное количественное соотношение бактерий к водорослям было 1 : 50. В контрольные колбочки производили посев только бактерий. О поглощении органического вещества этими организмами мы судили по снижению окисляемости. Это, конечно, не совсем правильно, так как в результате жизнедеятельности они могли и выделять органические вещества. Но поскольку наши опыты были кратковременны и посевные титры относительно невелики, то думаем, что это допущение не искажало основного результата.

Через 2 дня производили подсчет организмов и определяли окисляемость. Оказалось, что при совместном пребывании водорослей и бактерий количество последних снизилось в 2 раза, а водорослей — возросло в 6 раз. Окисляемость при этом с 158 мг/л O₂ снизилась до 126,4 мг/л O₂, т. е. на 32 мг/л. В колбочках с *Sarcina* без водорослей ее количество возросло в 2 раза, а окисляемость снизилась с 158 до 153 мг/л, т. е. на 5 мг/л O₂. Следовательно, каждые 1000 клеток *Sarcina* за 2 дня утилизируют 1,2 мг/л органического вещества. Учитывая поглощение органического вещества клетками *Sarcina* в колбочках, где она культивировалась совместно со *Scenedesmus*, мы установили, что каждые 1000 клеток водорослей потребляют за 2 суток 0,053 мг/л этого вещества.

Повторяя данный опыт с различными титрами бактерий и водорослей и беря другую водоросль — *Chlorella*, мы всегда получали, что 1000 клеток водорослей снижают окисляемость в пределах сотых долей миллиграмма, а 1000 клеток бактерий — от 1,2 до 0,5 мг/л O₂.

Однако, несмотря на то, что одна бактерия потребляет органического вещества в 10—25 раз больше, чем за это же время одна клетка водоросли при совместном культивировании этих двух организмов, при имевшемся в нашем опыте количественном соотношении их, основная убыль органического вещества шла за счет водорослей.

В Учинском водохранилище в период массового развития фитопланктона соотношение бактерий и водорослей обычно таково, что на одну бактерию приходится в среднем 100 клеток водорослей. Поэтому ясно, что в этом водохранилище водоросли должны использовать легкоусвояемые органические вещества в 5—10 раз быстрее, чем бактерии. Это и есть одна из существенных причин замедленного развития сапрофитных бактерий в присутствии живых водорослей.

На поверхности планктонных водорослей бактерии очень часто отсутствуют (Разумов, 1948). Это может быть объяснено, кроме упомянутого соотношения бактерий и водорослей, также слишком малой возможностью прилипания к клетке водоросли, так как эта клетка испытывает постоянное трение о воду.

Но все же надо отметить, что присутствие бактерий на клетке водоросли не исключено. Особенно часто бактерии встречаются в тех случаях, когда в клетке водоросли (судя по ее внешнему виду) наблюдается какое-либо отклонение от нормы. Чаще бактерии обнаруживаются на бентосных формах, чем на планктонных.

В природных условиях соотношение количества бактерий и водорослей в исследованных нами водоемах в отдельные вегетационные периоды может быть весьма различно (рис. 26 и 27).

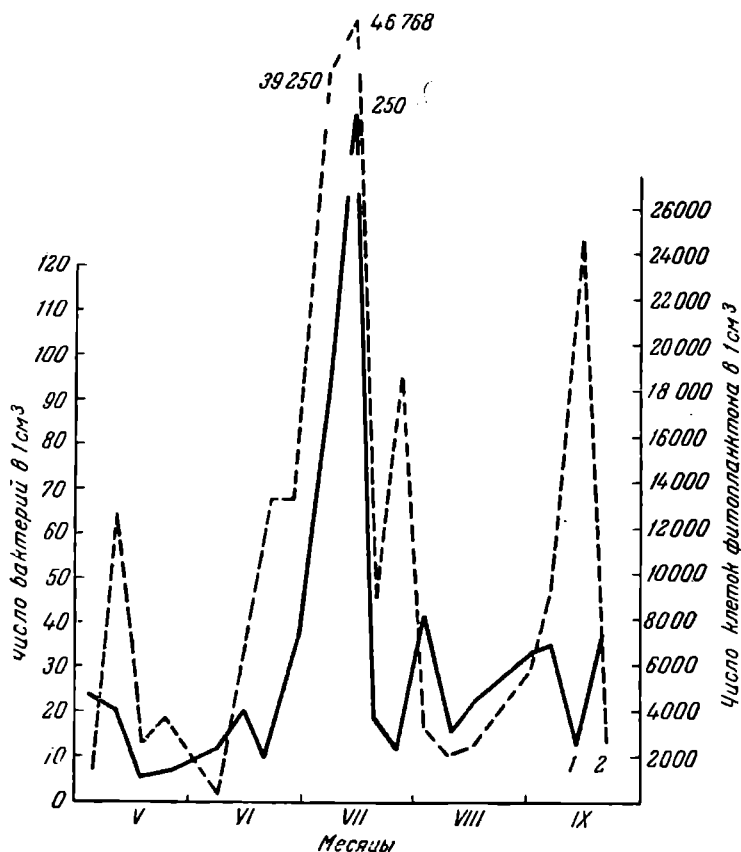


Рис. 26. Развитие сапрофитных бактерий (1) и фитопланктона (2) в воде Учинского водохранилища в 1948 г.

Чаще всего большему количеству фитопланктона соответствует и большее количество бактерий (рис. 26).

Цо-Белл (Zo-Bell, 1946) также отмечает, что количество бактерий в морской воде прямо пропорционально степени развития фитопланктона. Причиной такого соотношения бактерий и фитопланктона он считает вещества, выделяемые водорослями и используемые бактериями. Такое же предположение высказал ранее Хенричи (Henrich, 1937). Выделяют ли водоросли в окружающую среду органические вещества при жизни — это пока окончательно не доказано. Я. Я. Никитинский (1930), Б. С. Алеев и К. А. Мудрецова (1937) наблюдали накопление такого рода веществ в бактериально чистых культурах водорослей, но они считали это результатом посмертного автолиза клеток. К этому мнению склоняется и Крог (Krog и др.,

1930). С. В. Горюнова же считает, что эти вещества выделяются живой клеткой! (1948). Однако, так или иначе, но накопление органического вещества в присутствии водорослей отмечено как в лабораторных опытах, так и в природе.

В Учинском водохранилище, как нам удалось отметить, усиление развития бактерий связано с частичным отмиранием планктона.

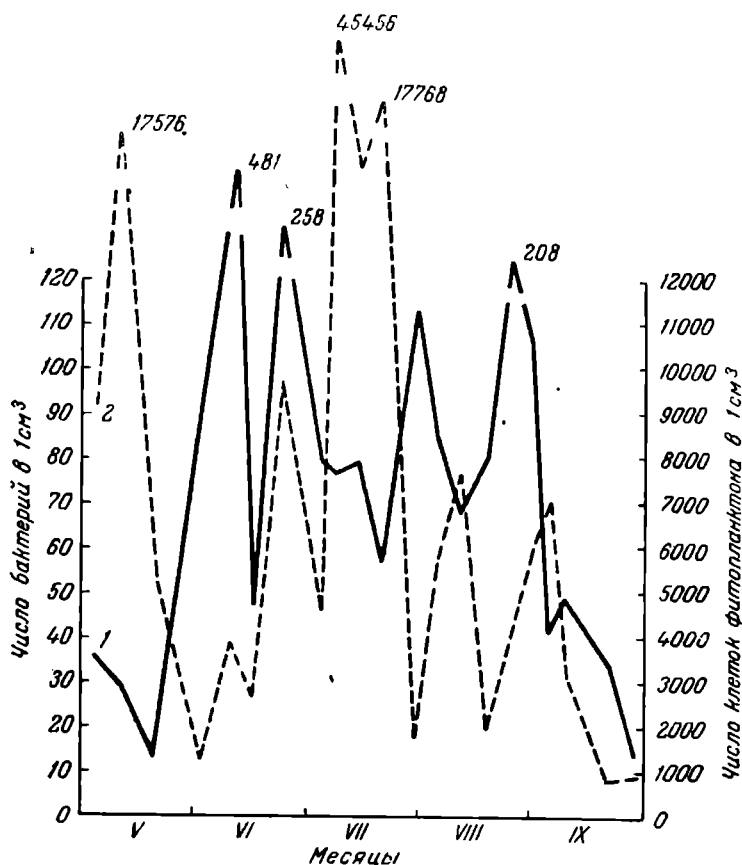


Рис. 27. Развитие сапрофитных бактерий (1) и фитопланктона (2) в воде Пестовского водохранилища в 1948 г.

В летний период в Учинском водохранилище происходят два взаимно противоположных процесса: бурное нарастание синезеленых водорослей и неизбежная частичная гибель их в местах скопления. При максимальном «цветении» в мелких заливах под действием прямых солнечных лучей, о чем говорилось выше (стр. 16), происходит массовое отмирание синезеленых водорослей, которое сопровождается бактериальной вспышкой. Приведу здесь несколько подсчетов, произведенных в таких заливах, сопоставив их с количеством бактерий в средней части водохранилища.

Дата	Число бактерий в 1 см³	
	в заливах	в середине водохранилища
20/VIII	246	14
23/VIII	318	20
27/VIII	167	15

В периоды несильных ветров, дующих в одном и том же направлении в течение продолжительного времени, в любой части водохранилища могут образоваться в направлении ветра довольно мощные пагоны водорослей. В таких местах катастрофической гибели планктона может и не произойти, но частичная гибель его все же наблюдается, что подтверждает и более интенсивное развитие бактерий в толще сгона, чем на несколько метров в стороне от него (табл. 31).

Таблица 31

Развитие В. coli и сапрофитных бактерий в местах сгона синезеленых водорослей в Учинском водохранилище

Дата	Место взятия проб	Число бактерий 1 см ³	Число В. coli в 1 л
22/VIII	В толще сгона	340	1000
2/IX	» » »	363	142
22/VIII	В редком сgone	200	100
2/IX	» » »	99	65
22/VIII	На расстоянии 100 м от сгона . . .	23	22
2/IX	» » 100 » » » . . .	18	4

Таким образом, во время «цветения» Учинского водохранилища при энергичном нарастании планктона идет одновременно частичная его гибель, а вместе с этим и обогащение водоема органическими веществами, стимулирующими размножение бактерий.

Другой наблюдаемый случай соотношения бактерий и водорослей — большое количество бактерий при малом количестве водорослей. Такие соотношения отмечены при катастрофической гибели планктона во всем водохранилище, которая обуславливается обычно резкими химическими изменениями в водоеме в результате сильных ветровых перемешиваний; встречаются они значительно реже и приурочены ко второй половине лета (рис. 27). Причина бактериальных всплесков в эти периоды ясна. Они вызываются поступлением питательных веществ из клеток отмерших водорослей.

Наконец, третье соотношение, когда большому количеству планктона соответствует малое количество бактерий (рис. 27). Этот случай приводит А. С. Разумовым (1948) как одно из доказательств существования у водорослей антибиотических веществ. Такое соотношение бактерий и фитопланктона приходится в большинстве случаев на период интенсивного нарастания в Учинском водохранилище количества синезеленых водорослей и может быть объяснено не только накоплением антибиотических веществ, но и конкуренцией за питательные вещества этих двух групп организмов. Что такого рода конкуренция возможна при определенном соотношении водорослей и бактерий, уже указывалось выше.

Из сказанного видно, что интенсивность развития бактерий в присутствии водорослей в водоеме будет зависеть главным образом от того, поступают или не поступают в водоем питательные вещества в результате гибели планктона. Наличие питательных веществ имеет, как видно, перевес над остальными факторами, могущими влиять на развитие бактерий.

Доказательством правильности наших предположений может служить и следующее наблюдение. Если взять среднемесячные количества бактерий

и фитопланктона в Учинском и Пестовском водохранилищах за ряд лет и сравнить их, то можно установить довольно ясную закономерность. В Учинском водохранилище в большинстве случаев большему количеству планктона соответствует и большее количество бактерий, в Пестовском же водохранилище бактериальный максимум не совпадает с максимумом фитопланктона.

Такое различие находит объяснение в неодинаковом развитии планктона этих водоемов. В Учинском водохранилище нарастание планктона преобладает над его гибелью, в Пестовском положение обратное. В Пестовском водохранилище, как мы видели, всегда меньше синезеленых водорослей — основного компонента летнего планктона, чем в Учинском; поступает же их в него больше.

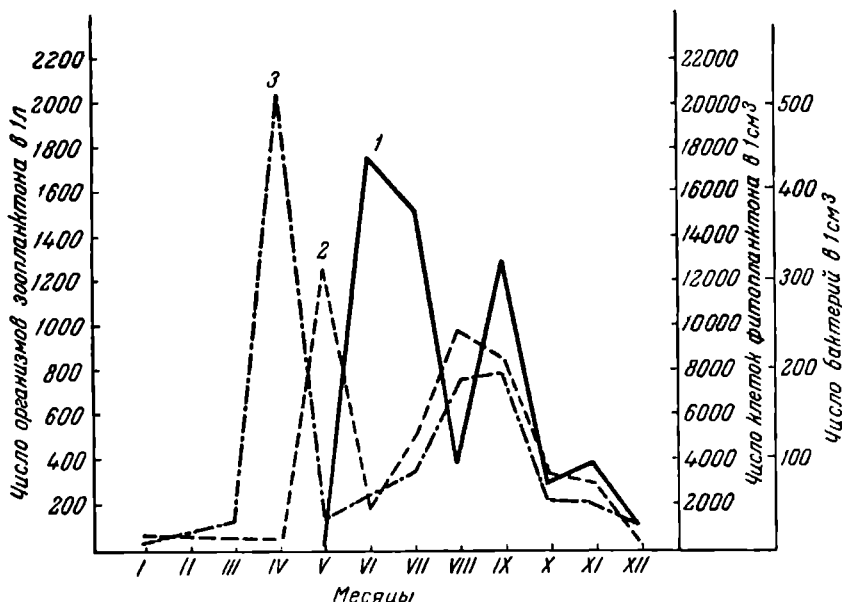


Рис. 28. Количество зоопланктона (1), фитопланктона (2) и сапрофитных бактерий (3) в воде судоходного канала

Все наблюдения, произведенные нами на Учинском водохранилище, приводят нас к следующим выводам: если антибиотические вещества и выделяются водорослями в окружающую среду, то их накапливается настолько мало в водоеме, что их действие отступает на второй план по сравнению с действием органического вещества, поступающего в водоем в результате отмирания планктона. Иными словами, водоросли в водоеме как резерв питательных веществ для бактерий имеют большее значение, чем как источник антибиотических веществ. Поэтому присутствие водорослей в водоеме нельзя расценивать в санитарном отношении как фактор положительный, несмотря на временное снижение количества бактерий при жизни фитопланктона, так как в конечном результате органическое вещество фитопланктона идет на питание бактерий.

Рассматривая взаимоотношение фитопланктона и бактерий, мы принимали во внимание только сапрофитных бактерий, растущих на МПА и *B. coli*, так как они являются показателями санитарного состояния водоема и имеют прямое отношение к водоснабжению. Вопрос об остальных груп-

пах бактерий нами не был затронут еще и потому, что А. А. Ворошилова и Е. В. Дианова (1937), наблюдая развитие бактерий в изолированных пробах воды, отмечали, что интенсивное размножение наблюдается только в группе сапрофитных бактерий, количество которых увеличивалось в их опытах в 13—10 000 раз, в то время как общее количество бактерий возрастало только в 1,5—2 раза. Прямой счет бактерий по методу Холодного — Вишegradского, произведенный нами в Учинском водохранилище, показал,

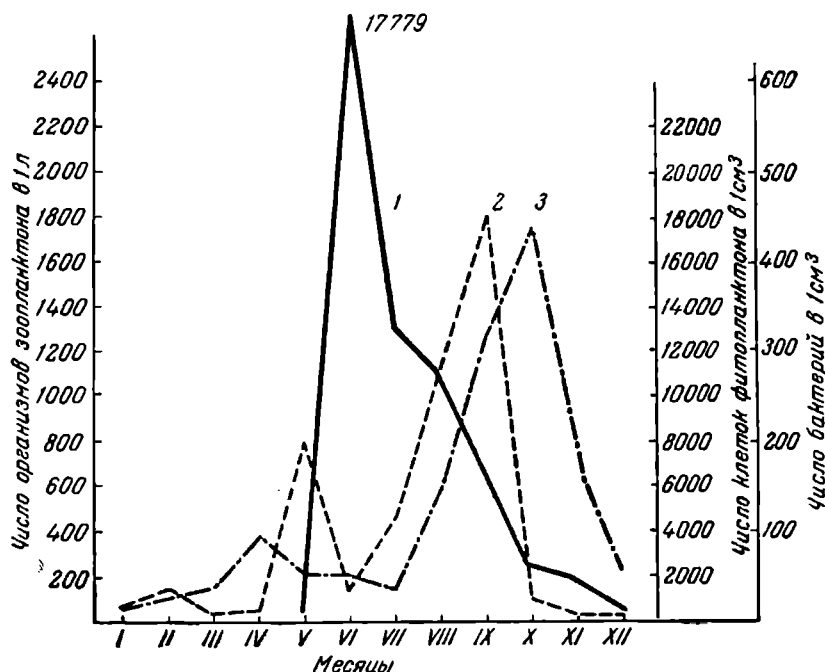


Рис. 29. Количество зоопланктона (1), фитопланктона (2) и сапрофитных бактерий (3) в воде Пестовского водохранилища

что в середине водоема, в поверхностном слое воды, общее количество бактерий по сезонам колеблется очень незначительно. Найти связь их с фитопланктоном, которую мы установили для санитарной группы бактерий, не удастся.

Остановимся еще на взаимоотношении фитопланктона и зоопланктона.

После работ Н. С. Гаевской (1938, 1940, 1946) не вызывает сомнения, что пищевой рацион планктонных фильтровальщиков должен включать не только бактерии, но и водоросли. Следовательно, поедание фитопланктона зоопланктоном может быть одной из причин снижения количества водорослей в водоеме. Но, как видно из кривых (рис. 28—30), в исследованных нами водоемах влияния зоопланктона на количественный состав фитопланктона подметить не удастся. Вспышка развития зоопланктона в большинстве случаев не совпадает с вспышкой развития фитопланктона. Основной максимум зоопланктона падает на весенний период, с середины мая до половины июня, т. е. на время, когда в наших водоемах происходит отмирание всеннего (диатомового) планктона. В летний период количество зоопланктона резко снижается и только иногда вновь незначительно возрастает к осени. Поэтому влияние его на количество летнего фитопланкто-

на не может иметь какого-либо существенного значения. Кроме того, летний фитопланктон состоит почти исключительно из синезеленых

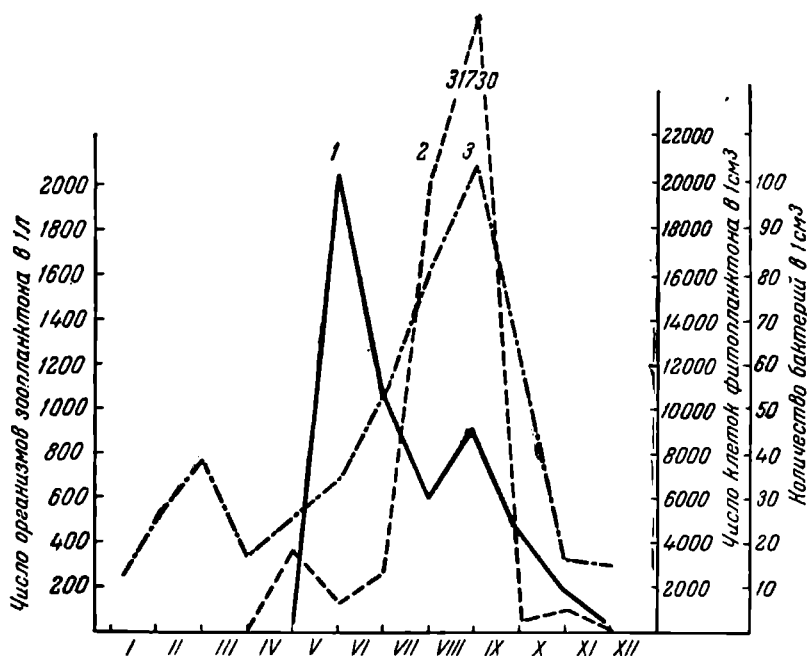


Рис. 30. Количество зоопланктона (1), фитопланктона (2) и бактерий (3) в воде Учинского водохранилища

водорослей, которые считаются плохим кормом для зоопланктона, так как, согласно наблюдениям Н. С. Гаевской, почти им не усваиваются.

VI. ПРОГНОЗ «ЦВЕТЕНИЯ» ВОДОЕМОВ

Своевременная сигнализация о надвигающемся «цветении» воды в питьевом водохранилище чрезвычайно важна в водопроводном деле не только для подготовки очистных сооружений к предстоящим осложнениям фильтрации и очистки, но и для купоросования водоема.

Ниже мы увидим, как плохо еще изучены последствия купоросования, что заставляет очень осторожно подходить к этой мере борьбы с «цветением», и применять ее лишь в случаях действительной необходимости.

Но как предвидеть такого рода случай и дать хотя бы на ближайшее время прогноз надвигающегося «цветения»? Каких-либо методов для этого до сего времени не существовало. В 1935 г., когда мы начали заниматься вопросами «цветения» водоемов и стали изучать причины смены одних форм другими, нами, наряду с изучением физиологии организмов, вызывавших «цветение», был использован и метод гидробиологической производительности. Систематически беря воду из Учинского водохранилища и ставя опыты по методу гидробиологической производительности, мы одновременно вели наблюдения за химическим составом воды водоема, а также за качественным и количественным изменениями его планктона. Сопоставляя количественные подсчеты фитопланктона в водохранилище и в опытах «гидробиологической производительности» за один и тот же пери-

од, мы заметили, что кривая развития организмов учинской воды в лабораторных условиях повторяет ход кривой развития этих же организмов в водохранилище, опережая последнюю на 4—5 дней. В лабораторных условиях, при постоянном освещении и повышенной температуре, развитие организмов Учинского водохранилища ускорялось. Это навело нас на мысль использовать данный факт для краткосрочных прогнозов.

На ряде примеров, приведенных в ранее опубликованных работах (Гусева, 1938, 1941), показано, что метод гидробиологической производительности для этих целей вполне применим. Данные нами прогнозы подтвердились за исключением тех случаев, когда в период постановки опытов «гидробиологической производительности» проходили резкие химические изменения в водохранилище, вызванные такими метеорологическими факторами, как резкое повышение или понижение температуры и сильные петровые перемешивания. Зная, как они отражаются на химизме водоема и как организмы реагируют на эти химические изменения, можно всегда предвидеть эти несовпадения прогноза и их направленность.

Остановлюсь еще несколько на условиях взятия проб для опытов «гидробиологической производительности» в целях прогноза «цветения».

При выяснении вопроса о том, каких химических элементов не хватает для развития того или иного организма, мы брали воду для опытов «гидробиологической производительности» в одной определенной точке на середине водохранилища, однако в целях прогноза это допустимо далеко не всегда.

Планктон распределяется не всегда одинаково по длинной оси Учинского водохранилища. Он очень часто сгоняется господствующим ветром в нижнюю или в верхнюю часть его. В таких случаях, конечно, необходимо брать среднюю пробу по всему водохранилищу, иначе данные опытов «гидробиологической производительности» могут совершенно не совпасть с действительным ходом развития организмов в водохранилище, а дальнейшие пробы искажат действительную картину. В тех же случаях, когда большого сгона планктона не наблюдается, средней пробы по длине водоема можно не брать. Также при взятии воды для опытов «гидробиологической производительности» имеет значение и вертикальное распределение планктона. В период стратификации, когда планктон сосредоточивается в верхнем 2-метровом слое, надо брать среднюю пробу из него. В период, когда наступает перемешивание, организмы, не обладающие активным движением, распределяются довольно равномерно почти по всей глубине, и в это время совершенно безразлично, конечно, брать ли воду с первого метра или среднюю с верхних 2 м. Но при переходе от периода перемешивания воды к периоду расслоения нужно иметь в виду, что в первом случае учитываемые организмы распределяются по всей толще, во втором же — они сосредоточиваются в первых 2 м. Поэтому в таких случаях приходится вносить соответствующие поправки в результаты опытов «гидробиологической производительности».

В 1937—1938 гг. возможность использования метода гидробиологической производительности для прогноза «цветения» проверяла К. А. Мудрецова (1938, 1941) в Институте водоснабжения и инженерной гидрогеологии с подой разных подмосковных водоемов. Данные ею прогнозы также совпадали с развитием фитопланктона в исследованных ею водоемах за исключением осеннего периода, т. е. момента осенней циркуляции.

Поскольку К. А. Мудрецова вела наблюдения на небольших, непроточных водоемах, проведенные ею опыты еще более показательны.

Используя метод гидробиологической производительности, она смогла предвидеть не только степень развития форм, уже имеющих в заметно

од, мы заметили, что кривая развития организмов учинской воды в лабораторных условиях повторяет ход кривой развития этих же организмов в водохранилище, опережая последнюю на 4—5 дней. В лабораторных условиях, при постоянном освещении и повышенной температуре, развитие организмов Учинского водохранилища ускорялось. Это наводило нас на мысль использовать данный факт для краткосрочных прогнозов.

На ряде примеров, приведенных в ранее опубликованных работах (Гусева, 1938, 1941), показано, что метод гидробиологической производительности для этих целей вполне применим. Данные нами прогнозы подтвердились за исключением тех случаев, когда в период постановки опытов «гидробиологической производительности» происходили резкие химические изменения в водохранилище, вызванные такими метеорологическими факторами, как резкое повышение или понижение температуры и сильные ветровые перемешивания. Зная, как они отражаются на химизме водоема и как организмы реагируют на эти химические изменения, можно всегда предвидеть эти несовпадения прогноза и их направленность.

Остановлюсь еще несколько на условиях взятия проб для опытов «гидробиологической производительности» в целях прогноза «цветения».

При выяснении вопроса о том, каких химических элементов не хватает для развития того или иного организма, мы брали воду для опытов «гидробиологической производительности» в одной определенной точке на середине водохранилища, однако в целях прогноза это допустимо далеко не всегда.

Планктон распределяется не всегда одинаково по длинной оси Учинского водохранилища. Он очень часто сгоняется господствующим ветром в нижнюю или в верхнюю часть его. В таких случаях, конечно, необходимо брать среднюю пробу по всему водохранилищу, иначе данные опытов «гидробиологической производительности» могут совершенно не совпасть с действительным ходом развития организмов в водохранилище, а дальнейшие пробы исказят действительную картину. В тех же случаях, когда большого сгона планктона не наблюдается, средней пробы по длине водоема можно не брать. Также при взятии воды для опытов «гидробиологической производительности» имеет значение и вертикальное распределение планктона. В период стратификации, когда планктон сосредоточивается в верхнем 2-метровом слое, надо брать среднюю пробу из него. В период, когда наступает перемешивание, организмы, не обладающие активным движением, распределяются довольно равномерно почти по всей глубине, и в это время совершенно безразлично, конечно, брать ли воду с первого метра или среднюю с верхних 2 м. Но при переходе от периода перемешивания воды к периоду расслоения нужно иметь в виду, что в первом случае учитываемые организмы распределяются по всей толще, во втором же — они сосредоточиваются в первых 2 м. Поэтому в таких случаях приходится вносить соответствующие поправки в результаты опытов «гидробиологической производительности».

В 1937—1938 гг. возможность использования метода гидробиологической производительности для прогноза «цветения» проверяла К. А. Мудрецова (1938, 1941) в Институте водоснабжения и инженерной гидрогеологии с водой разных подмосковных водоемов. Данные ею прогнозы также совпадали с развитием фитопланктона в исследованных ею водоемах за исключением осеннего периода, т. е. момента осенней циркуляции.

Поскольку К. А. Мудрецова вела наблюдения на небольших, непроточных водоемах, проведенные ею опыты еще более показательны.

Используя метод гидробиологической производительности, она смогла предвидеть не только степень развития форм, уже имеющих в заметно

количестве в водоеме, но и появление новых организмов. Следовательно, этот метод дает возможность предвидеть и смену форм.

К. А. Мудрецовой было также показано, что прогнозы можно давать уже через 2 дня после взятия пробы, а подсчет, сделанный в этой же пробе, через 4—5 дней показывает, насколько будет длителен процесс нарастания или снижения интенсивности развития того или иного организма.

Предлагаемый нами метод прогноза не требует никакого особого оборудования и настолько прост, что вполне может быть предложен лабораториям водопроводных станций.

В данное время наша лаборатория разрабатывает метод более длительного прогноза, который дал бы возможность до вскрытия водоема предвидеть качественный и количественный состав его фитопланктона в предстоящем вегетационном периоде. Он основан на наблюдениях за перезимовкой организмов в илах и во льду.

В работе «Причины периодичности в развитии фитопланктона в водоеме» (Гусева, 1947) мы привели примеры, указывающие на возможность такого рода прогнозов, но для полной уверенности необходимо иметь материалы за ряд лет. Такого рода материалы пока только накапливаются.

Длительные прогнозы более сложны, они требуют знаний как химизма воды водоема и сезонного его изменения, так и физиологии организмов, заселяющих его; поэтому данный метод может быть доступен только квалифицированным работникам водопроводных станций.

VII. МЕРЫ БОРЬБЫ С «ЦВЕТЕНИЕМ»

Методы борьбы с «цветением» могут быть физические, химические и биологические.

К физическим методам надо отнести искусственное увеличение мутности в водоеме путем внесения в него глины. Этим ухудшается инсоляция и снижается фотосинтез организмов, взвешенных в воде. Кроме того, частицы глины, оседая на дно, увлекают за собой бактерии и планктон. Метод этот основан на сопоставлении продуктивности водоема с его мутностью. Мутные воды всегда более бедны организмами, чем воды с большей прозрачностью (Harris a. Silvey, 1940). По этой причине, возможно, водохранилища Кавказа не подвержены «цветению». Г. И. Долгов (1941) описал случай прекращения «цветения» Новотажильского водохранилища, вызванного синезелеными водорослями, с момента устройства на впадающей в него р. Тагил промышленных установок, со сбросом в водохранилище отработанных глинистых вод. Однако, помешав развитию синезеленых водорослей, глинистые взвеси не помешали развитию в водохранилище диатомовой водоросли (*Synedra delicatissima*), которая появилась в больших количествах (до 7000 клеток в 1 см³). Это явление было вызвано, надо полагать, увеличением содержания в Новотажильском водохранилище силикатов и железа, которые входят в состав глин.

Метод борьбы с «цветением» путем увеличения мутности воды широкого применения не нашел, так как он очень громоздок и трудоемок. Кроме того, частое применение этого метода вызывает заиливание водоема.

Рекомендовать этот метод нельзя и по той причине, что он может, как мы видели на примере Новотажильского водохранилища, вызвать вспышку развития диатомей.

Химический метод основан на внесении в водоем каких-либо альгисидов: медного купороса, газообразного хлора, хлорной извести, для маленьких водоемов — катодиновое серебра и др.

Наиболее широкое распространение получили купоросование и хлорирование.

Купоросование в практике эксплуатации водохранилищ — широко распространенное и популярное средство борьбы с массовым появлением планктонных организмов и чрезмерным развитием высших водных растений. Особенно широко оно стало применяться на водохранилищах Донбасса.

Техника внесения медного купороса в водоем может быть различна. Наиболее старый способ — это купоросование при помощи мешка из редкой материи, наполненного медным купоросом и привязанного к борту лодки (весельной или моторной). В 1936 г. был разработан и предложен метод внесения непосредственно в воду мелко раздробленных кристаллов медного купороса из специально сконструированного приспособления, установленного на корме моторной лодки. Во время хода лодки медный купорос падает в струю воды за винтом мотора, хорошо и быстро смешивается с ней. Этот способ оказался более эффективным и рентабельным, чем первый. Расход медного купороса при этом способе купоросования сокращается на 50%. Третий способ купоросования — распыление его по поверхности воды. На больших водохранилищах распыление производится с аэроплана, а на маленьких — вручную с лодки. Описание мельницы для размала кристаллов и аппаратов для распыления дано в статье П. А. Дорфман (1940).

Авиакупоросование, по данным Б. М. Яснова и П. А. Дорфман (1941), дает прекрасные результаты и имеет много преимуществ перед другими методами. Этим способом возможно равномерно и быстро произвести купоросование больших водоемов при меньшей затрате реактива и рабочей силы. Общая же стоимость всего процесса купоросования не превышает затрат при старых способах. Купоросование методом распыления особенно эффективно для борьбы с синезелеными водорослями, которые вызывают «цветение» водохранилища в летний период, когда весь планктон, и особенно эта группа водорослей, концентрируется в самом верхнем слое.

Дозировка медного купороса для проведения купоросования в каждом отдельном случае должна быть предварительно эмпирически установлена хотя бы в лабораторных условиях, так как эффективность медного купороса, с одной стороны, зависит от химических и физических свойств воды водоема (Prescott, 1938; Гусева, 1940, и др.), ее окисляемости, жесткости, pH, температуры, а с другой стороны — от чувствительности организмов к меди.

Уипл (Whipple, 1932) приводит таблицу токсических доз меди для разных организмов, из которой видно, что эти дозы колеблются в очень большом интервале — от нескольких сотых миллиграмма на литр до 10 мг/л. При проверке этой таблицы в нашей лаборатории мы получили для ряда приведенных в ней организмов токсические дозы несколько ниже указанных, а в лаборатории Института водоснабжения и гидрогеологии (ВОДГЕО), где они также проверялись А. М. Аренштейн, наоборот, несколько выше. Эти расхождения объясняются различиями в условиях, при которых велась проверка.

Однако на основании всех этих данных можно считать, что большинство форм гибнет при концентрации медного купороса от 0,1 до 0,6 мг/л. Исключение составляют протококковые водоросли, которые стойки к меди. Для них токсическая доза медного купороса не ниже 1,0 мг/л. Еще большие дозы медного купороса выдерживают, по данным, которые приводит Уипл, *Pandorina* и *Eudorina*; их гибель наступает при концентрации 10 мг/л. Но эту высокую дозу медного купороса приходится поставить под

сомнение, так как в наших опытах движение у этих форм прекращалось при концентрации 0,01 мг/л, а начиная с концентраций 0,04—0,1 мг/л, отмечалась гибель указанных форм. Для остальных организмов таких больших расхождений мы не отмечали. Правда колонии этих двух организмов окружены толстым слоем слизи, которая, адсорбируя на себе медь, смягчает ее действие на клетку; но и колонии *Microcystis* также одеты слизью, а для этой водоросли Уипл дает токсическую дозу только 0,2 мг/л, которая примерно совпадает и с установленной нами.

В 1932 г. в лаборатории Донбассводтреста было найдено, что для гибели большинства организмов фитопланктона вполне достаточная доза — 0,75 мг/л. Как сообщает А. И. Березин (1937), эта доза была испытана в 1934 г. на балке Сенной при массовом развитии *Synedra delicatissima* (3 000 000 клеток в 1 см³) и дала хороший результат. Ранее, в 1932 г., дозой 0,8 мг/л медного купороса было прекращено также «цветение», которое вызвал *Aphanizomenon* в одном из водохранилищ Донбасса; по его же словам, при применении Л. А. Шкорботовым дозы 0,3 мг/л медного купороса при «цветении» прудов, вызванном *Microcystis*, отмирание наступало через 4 дня.

П. А. Герасимов (1937) считает, что наиболее эффективные дозы медного купороса — 0,5—0,8 мг/л. Наша лаборатория для Клязьминского водохранилища (система канала имени Москвы) установила примерно ту же дозу медного купороса: 0,3—0,75 мг/л. Длительность действия внесенного в водоем медного купороса будет, вероятно, зависеть от химических и физических условий.

А. И. Березин (1937) в отношении водохранилищ Донбасса не указывает продолжительности действия медного купороса, подчеркивая лишь его кратковременное действие. П. А. Герасимов (1937) в отношении этих же водохранилищ считает, что действие доз медного купороса 0,3—0,8 мг/л прекращается через 15—20 дней.

Выпадение меди происходит уже при значении pH, равном 5,0—6,0. Следовательно, в щелочных водах медь должна выпадать быстрее. Однако Б. А. Скопинцев и М. Г. Голубева (1939) в своих опытах показали, что количество меди, прибавленное к «нецветущей» природной воде, уменьшалось лишь на 5% за трое суток и на 20% за 30 суток; при внесении меди в «цветущую» воду количество ее за трое суток снижалось на 30—50% при pH воды около 8,0. Эти опыты не согласуются с данными о растворимости при таком высоком pH, но Б. А. Скопинцев данный случай объясняет тем, что в присутствии свободной уголекислоты образуются растворимые бикарбонатные соединения меди. Есть также предположение, что медь, подобно железу и марганцу, может образовывать коллоидные соединения (Малюга, 1946). Однако в таких случаях роль меди как альгисида отпадает, так как, по аналогии с железом, активность ее должна резко снизиться, хотя медь и будет удерживаться в растворе.

Все же рано или поздно основная масса внесенного в водоем медного купороса выпадает. В опытах Д. П. Малюга из поды, постоявшей год, выпадало в осадок 90% внесенной в нее меди. Какова дальнейшая судьба меди на дне водоема и как медь влияет здесь на микробиологические процессы, пока неизвестно. Возможно, что часть меди при пониженном pH, подобно железу, вновь вступает в раствор в количествах, далеко уже не ядовитых для планктона, если отложения меди не велики. По данным Рилей (Riley, 1939), круговорот меди в водоеме совершается подобно круговороту железа и марганца. В период стратификации (зимой и летом) медь накапливается у дна, а в период гомотермии выносится в верхние слои.

Вопрос о влиянии меди на бактериальные процессы как дна, так и

всего водоема в случае использования последнего как питьевого весьма существен. Влияние меди на бактерии может быть прямым и косвенным.

При отмирании водоросли обычно отдают воде питательные вещества, хорошо усвояемые бактериями. Эти вещества, как видно из приведенных выше данных, повышают развитие не только сапрофитных бактерий, но и *B. coli*.

Следовательно, эффективное купоросование неизбежно должно вызвать улучшение питательного режима бактерий. Но поскольку эти питательные вещества будут поступать одновременно с медным купоросом, было необходимо установить действие на бактерии (сапрофитные и *B. coli*) медного купороса в концентрациях, применяемых при борьбе с «цетением».

По данным О'Мера и Месуин (О'Меара и Maesween, 1937), *B. coli* довольно стойка к меди и выносит концентрации ее в 1,0—2,0 мг/л. Но упомянутые исследователи вводили медь в органическую среду, которая, надо полагать, снижает активность медного купороса. В наших опытах медный купорос мы вносили в простерилизованную учинскую воду, в которой было очень небольшое количество фитопланктона, после чего производили посев *B. coli*. Оказалось, что кишечная палочка далеко не стойка к меди. Концентрация 0,04 мг/л уже через сутки заметно снижает ее количество, а при концентрации меди 0,1 мг/л наблюдалось полное отмирание *B. coli*, в то время как в контроле количество *B. coli* возрастало более чем в 7 раз.

Если же посев *B. coli* производить в сырую воду с большим количеством фитопланктона, то токсическая доза меди будет значительно выше; при концентрации 0,2 и 0,4 мг/л мы имели тот же бактериальный титр, что и в контроле. Сапрофитные же бактерии выдерживают значительно большие концентрации меди. При внесении сернокислой меди в нестерильную воду, в которой в это время присутствовал *Microcystis* в количестве 200 клеток в 1 см³, при концентрации меди 0,04 мг/л отмечалось даже стимулирующее действие меди на развитие бактерий, которое снижалось при концентрации 0,1 мг/л. Но даже и при дозе меди 1,0 мг/л мы не наблюдали резкого уменьшения количества бактерий по сравнению с контролем. Резкое же снижение количества клеток водоросли наступает при содержании меди 0,4 мг/л. При большем количестве *Microcystis* в учинской воде (2000 клеток в 1 см³) наибольший прирост бактерий мы получали при концентрации меди 0,1—0,2 мг/л. Одновременно наблюдалось резкое снижение количества клеток *Microcystis*. Повидимому, органические вещества, поступающие в воду при гибели водорослей, не только улучшают питание бактерий, но и снижают активность меди.

Из сказанного видно, что при купоросовании даже дозой 1,0 мг/л едва ли можно избежать бактериальной вспышки. Это является существенным недостатком купоросования. Кроме того, присутствие в воде меди, даже в небольших количествах, вредно отражается на рыбах. Начиная с дозы 0,12 мг/л медного купороса личинки большинства рыб гибнут (Строганов и Пажитков, 1941).

Малые дозы меди могут вызвать стимуляцию вымета молок у окуня и карася, но не вызывают одновременной стимуляции созревания икры у самок. Это может создать дисгармонию в размножении рыб. Пагубно действует медь и на зоопланктон: некоторые дафнии не выдерживают концентрации меди выше 0,005 мг/л (Строганов и Пажитков, 1941). Согласно данным, приведенным этими авторами, допустимая доза меди при рыбохозяйственном использовании водоема не должна быть выше 0,01 мг/л.

Помимо указанных отрицательных сторон купоросования, эта мера не дает длительного эффекта и очень часто вызывает вторичную вспышку

всего водоема в случае использования последнего как питьевого весьма существен. Влияние меди на бактерии может быть прямым и косвенным.

При отмирании водоросли обычно отдают воде питательные вещества, хорошо усвояемые бактериями. Эти вещества, как видно из приведенных выше данных, повышают развитие не только сапрофитных бактерий, но и *B. coli*.

Следовательно, эффективное купоросование неизбежно должно вызвать улучшение питательного режима бактерий. Но поскольку эти питательные вещества будут поступать одновременно с медным купоросом, было необходимо установить действие на бактерии (сапрофитные и *B. coli*) медного купороса в концентрациях, применяемых при борьбе с «цветением».

По данным О'Мера и Месуип (О'Меара и Maesween, 1937), *B. coli* довольно стойка к меди и выносит концентрации ее в 1,0—2,0 мг/л. Но упомянутые исследователи вводили медь в органическую среду, которая, надо полагать, снижает активность медного купороса. В наших опытах медный купорос мы вносили в простерилизованную утинскую воду, в которой было очень небольшое количество фитопланктона, после чего производили посев *B. coli*. Оказалось, что кишечная палочка далеко не стойка к меди. Концентрация 0,04 мг/л уже через сутки заметно снижает ее количество, а при концентрации меди 0,1 мг/л наблюдалось полное отмирание *B. coli*, в то время как в контроле количество *B. coli* возрастало более чем в 7 раз.

Если же посев *B. coli* производить в сырую воду с большим количеством фитопланктона, то токсическая доза меди будет значительно выше; при концентрации 0,2 и 0,4 мг/л мы имели тот же бактериальный титр, что и в контроле. Сапрофитные же бактерии выдерживают значительно большие концентрации меди. При внесении сернокислой меди в нестерильную воду, в которой в это время присутствовал *Microcystis* в количестве 200 клеток в 1 см³, при концентрации меди 0,04 мг/л отмечалось даже стимулирующее действие меди на развитие бактерий, которое снижалось при концентрации 0,1 мг/л. Но даже и при дозе меди 1,0 мг/л мы не наблюдали резкого уменьшения количества бактерий по сравнению с контролем. Резкое же снижение количества клеток водоросли наступает при содержании меди 0,4 мг/л. При большем количестве *Microcystis* в утинской воде (2000 клеток в 1 см³) наибольший прирост бактерий мы получали при концентрации меди 0,1—0,2 мг/л. Одновременно наблюдалось резкое снижение количества клеток *Microcystis*. Повидимому, органические вещества, поступающие в воду при гибели водорослей, не только улучшают питание бактерий, но и снижают активность меди.

Из сказанного видно, что при купоросовании даже дозой 1,0 мг/л едва ли можно избежать бактериальной вспышки. Это является существенным недостатком купоросования. Кроме того, присутствие в воде меди, даже в небольших количествах, вредно отражается на рыбах. Начиная с дозы 0,12 мг/л медного купороса личинки большинства рыб гибнут (Строганов и Пажитков, 1941).

Малые дозы меди могут вызвать стимуляцию вымета молок у окуня и карася, но не вызывают одновременной стимуляции созревания икры у самок. Это может создать дисгармонию в размножении рыб. Пагубно действует медь и на зоопланктон: некоторые дафнии не выдерживают концентрации меди выше 0,005 мг/л (Строганов и Пажитков, 1941). Согласно данным, приведенным этими авторами, допустимая доза меди при рыбохозяйственном использовании водоема не должна быть выше 0,01 мг/л.

Помимо указанных отрицательных сторон купоросования, эта мера не дает длительного эффекта и очень часто вызывает вторичную вспышку

в развитии фитопланктона. После ликвидации «цветения», вызванного каким-либо организмом, нестойким к данной дозе меди, ему на смену появляется более стойкий. Это явление наблюдал П. А. Герасимов (1937) в водохранилищах Донбасса. После гибели синезеленых и диатомовых водорослей при купоросовании этих водоемов дозой медного купороса 0,5—0,75 мг/л через несколько дней в них была зарегистрирована вторичная вспышка «цветения», но вызванная уже другими организмами — протококковыми водорослями, которые для водоснабжения весьма неблагоприятны, так как в большинстве случаев развиваются мелкие их формы, хорошо проходящие через поры скорых фильтров, плохо коагулирующиеся и стойкие к действию хлора. Иногда возвращаются и первоначальные формы. Такие случаи приводит Уипл (Whipple, 1932).

Применение профилактического купоросования, т. е. купоросования малыми дозами до момента сильных вспышек развития фитопланктона, может смягчить перечисленные отрицательные стороны этого метода, но далеко не всегда позволяет избежать их.

Нельзя также забывать, что существует довольно большая литература, указывающая на стимулирующую роль меди в процессах жизнедеятельности организма. Медь повышает окислительные процессы, способствует образованию хлорофилла и влияет на другие процессы (Хализов, 1934). Из сводки А. В. Зенюка (1939) видно, какое большое значение медь имеет в агрономии. В 1933 г. во Всесоюзном институте сельскохозяйственной микробиологии было установлено увеличение микрофлоры почвы при внесении в нее меди. Проверая возможность стимулирующего действия малых доз меди на водоросли, мы в ряде случаев получали незначительные приросты (до 2,5 раза) по сравнению с контролем, но далеко не всегда для одних и тех же организмов. Может быть, дозы меди, с которыми мы оперировали (0,0001 мг/л и выше), были слишком велики.

Для человека дозы меди, употребляемые при купоросовании, не вредны. Хотя, по американским водопроводным справочникам, допустимой считается концентрация меди 0,2 мг/л, но на вкус ощущается лишь доза меди около 2 мг/л, и, по данным, приведенным Г. Клюттом (1931), даже и эта доза какого-либо предного действия на человека не оказывает. Только при приеме 1—2 г солей меди обнаруживается отравление. Кроме того, медь хорошо адсорбируется песком фильтров, углем и коагулируется глиноземом (Скопинцев и Голубева, 1939). Ядовитое действие меди может быть парализовано также хлором, так как медь и хлор — антагонисты. Поэтому в случае купоросования питьевая вода после очистки если и будет содержать медь, то лишь ничтожные ее следы.

Из всего изложенного видно, что, несмотря на временный положительный эффект купоросования, применять его в целях борьбы с «цветением» следует с большой осторожностью и прибегать к нему лишь при крайней необходимости, так как данных, гарантирующих безвредность всех последствий этого мероприятия, пока нет.

Второй способ химической борьбы с «цветением» — это хлорирование.

В России для бактериальной стерилизации воды на водопроводе хлор стали применять с 1910 г. в б. Нижнем Новгороде, а с 1913 г. — в б. Петербурге. Для борьбы с «цветением» хлор стали применять позднее.

Хлорирование можно производить жидким хлором или хлорной известью. Действие хлора еще более кратковременно, чем действие медного купороса, но его преимущество в том, что он очень быстро расходуется и не остается в водоеме. Однако для борьбы с «цветением» хлор применяется значительно реже, чем купоросование, так как для больших водоемов это мероприятие слишком сложно.

Для хлорирования газообразным хлором «цветущих» водоемов существуют переносные хлораторы, которые устанавливаются на моторной лодке. Хлор вводят в воду за винтом лодки, где он и смешивается с водой. Доза активного хлора, задерживающая развитие планктона, по данным Уиппла (Whipple, 1932), равна 1 мг/л. По данным нашей лаборатории, она может быть снижена до 0,5 мг/л для многих водорослей (синезеленых и диатомовых). Протококковые водоросли к хлору оказались так же стойки, как и к меди. Для них доза активного хлора должна быть не менее 1,0 мг/л.

Действие хлора на сапрофитных бактерий и *B. coli* в дозах, необходимых для ликвидации «цветения», аналогично действию медного купороса.

B. coli к хлору, так же как и к меди, чрезвычайно чувствителен. Для воды Учинского водохранилища доза хлора 0,05—0,1 мг/л (остаточного хлора через 3 минуты — 0,00) вызывает полное отмирание *B. coli*. Иначе относятся к хлору сапрофитные бактерии. В наших опытах при дозе хлора 0,1 мг/л, в присутствии большого количества планктона, развитие этих бактерий не угнеталось, а при дозе 1,0 мг/л рост их был наилучшим и прямо пропорционален гибели планктона. В производственных условиях бактериальная вспышка при хлорировании наблюдалась на Сталинской водопроводной станции г. Москвы. Применение в 1939 г. хлорирования воды небольшими дозами хлора перед поступлением ее на очистные сооружения вызвало такую сильную вспышку в развитии бактерий, что хлорирование пришлось прекратить.

Орнштейн и Крое (Ornstein и. Kroke, 1930) предложили применять хлор в комбинации с медным купоросом, находя, что при этом эффективность выше, чем при действии хлора и медного купороса порознь. Для этой цели они сконструировали особый прибор, состоящий из хлоратора и баллона, наполненного раствором медного купороса. Хлорная вода из смесителя хлоратора поступала в баллон с купоросом, из которого она выходила с той или иной концентрацией хлора и медного купороса. Количество меди в выходящей хлорной воде регулировалось скоростью прохождения последней через баллон. Подробное описание и чертеж прибора приведены в указанной работе.

Наши лабораторные опыты по совместному действию хлора и медного купороса на водоросли не показали четкого преимущества комбинированного действия перед действием этих реагентов отдельно. Совершенно иная картина получилась при применении этого метода к бактериям: одновременное действие меди и хлора дало несравнимо более сильный токсический эффект, чем последовательное действие хлора и меди. Следовательно, при этом способе можно получить желаемый результат с меньшей затратой реактивов.

Однако этот метод технически еще более сложен, чем простое хлорирование.

Катодное серебро было в опытно-попытке использовано в Германии, во Франкфурте-на-Майне, в открытом бассейне (Долгов, 1941). Оно дало удовлетворительные результаты, но сложность его применения и большая стоимость не дали возможности его широкого практического использования.

Все описанные химические и механические методы борьбы с «цветением» — это лишь мероприятия, цель которых ликвидировать уже существующее «цветение». Задача же работников водоснабжения — не нарушать грубо биологические процессы в водоеме, а направлять их в русло наиболее эффективного улучшения качества воды в нем.

Мы уже указывали выше, что присутствие водорослей тормозит развитие бактерий. Следовательно, фитопланктон в водоеме, пока он жив,

пришмает участие в бактериальном самоочистительном процессе водоема, и из этих соображений не должен быть изъят из него. Однако не все формы фитопланктона и не в любом количестве допустимы в питьевом водохранилище. Некоторые организмы уже в небольшом количестве могут влиять на качество воды, другие же, даже при массовом их развитии, не вызывают в ней никаких пороков, но могут осложнить фильтрацию на очистных сооружениях; третьи не вызывают и этого осложнения.

Поэтому не любое «цветение» должно вызывать опасение у работников водоснабжения. При применении же мер борьбы с ним необходимо учитывать специфику организма и характер осложнений при очистке воды, которые этот организм вызывает.

В отношении организмов, не вызывающих порчу вкусовых качеств воды в водоеме, но затрудняющих фильтрацию, можно использовать способность их к всплыванию.

Концентрирование водорослей в верхних слоях учтено при постройке Учинского и других водохранилищ. Последний забор воды можно регулировать. Эта мера избавляет от подачи больших количеств планктона на очистные сооружения в период стагнации, но она применима только для глубоких водоемов, и то далеко не всегда. При ветровых перемешиваниях это не облегчает положения. Кроме того, при пользовании донным водозабором вода подается с большей цветностью, жесткостью и более железистая. Поэтому данная мера ставит перед работниками водопровода задачу выбора, какое из зол в данный момент меньшее. Но в тихую погоду, особенно при «цветении», вызванном синезелеными водорослями (*Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Microcystis*), это мероприятие даст снижение количества планктона в 300 и более раз.

Концентрируясь в верхних слоях водоема, водоросли, особенно из группы синезеленых, образуют в направлении господствующих ветров нагоны планктона. Поэтому забор воды на очистные сооружения не следует располагать в этих местах. При проектировании Учинского водохранилища это не было учтено. Вследствие этого в периоды господствующих ветров водопроводный канал получает воду с резко повышенным содержанием планктона.

Для снижения количеств планктона в воде, идущей на очистные сооружения, желательно устройство сеток для задерживания планктона. Заметно снижает количество планктона в воде, подаваемой на фильтры, коагуляция повышенными дозами глинозема. Так, количество клеток *Oscillatoria Agardhii* при дозе 80 мг/л глинозема снижается в два и более раз. Большой эффект в этом отношении может оказать и отстой. Мы наблюдали на Сталинской водопроводной станции в период приноса на ее очистные сооружения большого количества колоний синезеленой водоросли *Microcystis*, как она почти полностью собиралась на поверхности в отстойниках, образуя плотную пленку. Куски этой пленки разной величины приносились затем из отстойников на фильтры. Конечно, надо бы не допускать приноса их на фильтры, но никаких приспособлений в отстойниках для этого не предусмотрено.

Приноса больших количеств планктона на фильтры нужно избегать не только потому, что это затрудняет фильтрацию. На примере с *Ceratium* мы видели (стр. 64), как его отмирание на фильтрах отразилось на качестве воды. Поэтому во избежание таких случаев необходимо в период «цветения» следить за бактериальным населением фильтров и не допускать на них развития таких организмов, как актиномицеты.

Перечисленные выше мероприятия пригодны лишь для водорослей, не портящих вкусовых качеств воды. Значительно сложнее борьба с аро-

матическими организмами. Их присутствие в определенном количестве вызывает порчу воды в самом водохранилище. В Учинском водохранилище за все время его существования мы столкнулись только однажды с таким случаем, когда появляющаяся обычно весной и осенью в небольшом количестве *Synura* вызвала «цветение». *Synura* — организм, придающий воде селёдочный запах. В Учинском водохранилище она не зимует, а приносится из Пестовского водохранилища и капала, но не развивается, так как требует железа и азота больше, чем имеется в воде Учинского водохранилища. Однако в 1945 г. под влиянием особо сложившихся условий в Учинском водохранилище создавалась благоприятная среда для этого организма, и он вызвал «цветение».

Зная теперь потребности этого организма, мы можем заранее предвидеть подобный случай и как меру борьбы с «цветением», вызываемым *Synura*, рекомендовать при массовом поступлении ее из Пестовского водохранилища и благоприятном для нее химизме Учинского водохранилища прекратить временно подачу воды из Пестовского водохранилища или перейти на забор ее из Пыловского водохранилища. Это нужно провести в течение очень короткого срока, так как в условиях Учинского водохранилища «цветение», вызываемое данным организмом, очень кратковременно (не более 6—7 дней).

Считая заселение планктоном водоема, предназначенного для водоснабжения, желательным биологическим фактором, мы все же не должны забывать, что массовая гибель любого планктона влечет за собой бактериальную вспышку. В Учинском водохранилище массовое отмирание происходит главным образом в результате резких метеорологических воздействий, влекущих за собою изменение химизма в верхних слоях водоема. При сильных ветровых перемешиваниях из донных слоев к поверхности поступает марганец, губительно действующий на ряд организмов (синезеленые, *Ceratium*). Сильная инсоляция также вызывает отмирание планктонных пленок, образующихся в теплую и абсолютно безветренную погоду.

Трудно бороться с метеорологическими факторами в водоеме, который спроектирован без учета их, но у нас есть пути для регулирования развития в нем планктона. Поскольку размножение организмов связано с химизмом окружающей их среды, то, чтобы ослабить это размножение, необходимо понизить прежде всего доступ питательных веществ в водоем и их накопление в нем.

В этом, прежде всего, может оказать помощь соблюдение правил охранных зон. Распашка берегов с внесением минеральных удобрений, произведенная в 1942—1944 гг., ясно показала, что это вызывает повышение содержания фосфора и азота в Учинском водохранилище, усиливающее развитие синезеленых водорослей.

Конечно, большие пространства земель, отведенные под охранные зоны, могут быть использованы, но для этого необходимо разработать агротехнические мероприятия, которые не только не нарушали бы самоочистительную работу водохранилища, но и способствовали бы ей. Вероятно, вполне допустимо внесение и минеральных удобрений, в частности суперфосфата, но нужно не допускать выноса фосфора в водохранилище. Этого можно достигнуть, применяя известкование почв. Культуры для охранных зон также должны быть подобраны с учетом назначения водохранилища. Наиболее целесообразно использовать земли охранных зон под лесонасаждения или для луговодства, но ни в коем случае нельзя отводить их под огороды, однолетние зерновые культуры, ягодники и фруктовые сады.

Большое количество питательных веществ поступает в водоем и из высшей водной растительности при ее отмирании, но в период вегетации она является серьезным конкурентом водорослей в поглощении питательных веществ. Поэтому нужно не только приветствовать появление высшей водной растительности в водохранилище, но даже, может быть, искусственно заселять ею мелководья с тем, чтобы к концу вегетационного периода она была изъята и использована для хозяйственных надобностей (на корм и подстилку для скота).

Правильно поставленное рыбное хозяйство также может сыграть немалую роль в улучшении качества воды в водоеме. Зоопланктон и рыбы — потребители водорослей и могут влиять на их количество. Харрис и Сильвей (Harris a. Silvey, 1940) считают, что сохранение естественного равновесия между планктоном и его потребителями (конечным — рыбой) может предохранить воду от запахов и привкуса, придаваемого планктоном.

Во время войны, в 1941–1945 гг., вопрос об использовании питьевых водохранилищ для рыбного хозяйства, в связи с продовольственными затруднениями, широко обсуждался в Англии; большинство специалистов, высказывавшихся по указанному вопросу, считало такое использование допустимым и даже видело в нем санитарную целесообразность. Опыты, проведенные на Учинском водохранилище в данном направлении, подтвердили это.

Из всего сказанного видно, что широко применяемые меры борьбы с «цветением» водоемов — купоросование и хлорирование весьма паллиативны, как это отметил уже Я. Я. Никитинский (1938). Эти мероприятия прежде всего весьма кратковременны по своему эффекту и неизбежно влекут за собой бактериальную вспышку. Наша лаборатория встала на иной путь борьбы с «цветением»; она предлагает, не нарушая биологического режима водоема, предохранить водоем от «цветения» путем правильного ухода за ним как за очистным сооружением и стремиться повысить самоочистительную его способность рядом намеченных мероприятий.

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

20 лет назад о положении вопроса, освещенного в этой работе, Я. Я. Никитинский (1938) писал: «Цветение воды — явление, давно известное, но очень мало изученное; природа и сущность его во многих отношениях для нас еще совершенно неясны, так же как и факторы, его обуславливающие. Незнание же не дает возможности выработать научно-обоснованные рациональные меры борьбы с ним. А между тем оно имеет большое значение в технике водоснабжения» (стр. 18).

Каково хозяйственное значение этого явления, мы видели из приведенных нами литературных данных: оно, бесспорно, в одних случаях может быть положительным, в других — отрицательным, вызывая немало затруднений.

Однако, несмотря на большое значение этого явления, гидробиологи до сего времени не только не выработали мер, дающих возможность его регулировать, направляя на пользу человеку, но не установили даже причин, вызывающих «цветение» воды. Поэтому «цветение» воды оставалось непонятным и стихийным явлением. Это произошло не потому, что «цветение» воды не интересовало ученых, а потому, что не было правильного, диалектического подхода к изучению данного вопроса.

«Цветение» не изучалось как проявление жизни водоема, а лишь описывалось как изолированное явление, без какой-либо связи с экологией и физиологией организма, вызывающего «цветение», и без связи с химиче-

скими и физико-химическими условиями среды, в которых оно протекает. Кольквиц (Kolkwitz, 1914) наметил правильный путь к изучению «цветения» воды. Он считал, что для установления его причин необходимо, одновременно с качественными и количественными наблюдениями за развитием фитопланктона и его экологией, проводить и физиологические опыты с культурами организмов, вызывающих «цветение». Однако это указание не только не было принято во внимание гидробиологами, но даже, несмотря на большое количество работ по физиологии водорослей и их культурам, вышедших за последние 30 лет, почти нет подробных исследований по физиологии питания организмов, вызывающих «цветение».

Поэтому, приступая к данной работе, мы не могли использовать материалы, накопленные нашими предшественниками, но, следуя принципу, все отмеченное в природе воспроизводить в лаборатории, а полученному в эксперименте — найти объяснение в природе, мы старались всесторонне охватить данный вопрос и наметить не паллиативные, а рациональные меры борьбы с этим явлением. Конечно, нельзя расценивать данную работу как полностью разрешившую все стороны этого сложного явления в жизни водоема. Ряд затронутых здесь вопросов в дальнейшем будет, вероятно, детализирован и уточнен.

Конечно, не все замеченное нами в Учинском водохранилище — своеобразном, малопроточном водоеме — можно будет перенести и на озера с большой проточностью и иным гидрологическим режимом. Однако мы уверены, что нашли правильный подход к поставленной цели.

Прежде всего, нам удалось разрушить представление о «цветении» воды как о стихийном явлении. «Цветение», вызванное определенным организмом, не возникает внезапно, оно подготавливается в течение довольно продолжительного времени, иногда в течение двух и более вегетационных периодов, как это мы видели на примере «цветения», вызванного синезелеными водорослями *Microcystis aeruginosa* и *Oscillatoria Agardhii*. Эти обе формы не были обнаружены в Учинском водохранилище в первый год его существования (1936). Появившись к осени следующего года (1937), *Oscillatoria* вызвала «цветение» лишь в 1938 г.; развитие *Microcystis* достигло степени «цветения» в 1939 г.

Скорость появления организма в водоеме и темпы нарастания его численности зависят: 1) от условий, благоприятных для организма в данном водоеме; 2) от способности организма к размножению; 3) от приноса того или иного количества организмов в данный водоем с поступающей в него водой; 4) от того, в каком состоянии и в каких количествах организм, вызывающий «цветение», провел зиму в данном водоеме.

Формы, хорошо зимующие, могут сохраняться в водоеме из года в год, и их появление может не зависеть от приноса в водоем извне. Такие формы закрепляются в водоеме. К ним в Учинском водохранилище относятся все основные формы, вызывающие «цветение» (*Melosira*, *Asterionella*, *Staphanodiscus*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*).

По количеству и составу форм водорослей, зимующих в илах, можно уже в конце зимы до некоторой степени предвидеть количественный и качественный состав фитопланктона предстоящего вегетационного периода. Формы, плохо зимующие и не поступающие ежегодно в Учинское водохранилище с водой из лежащих выше водоемов (Пестовского водохранилища и канала имени Москвы), а случайно занесенные, обречены на гибель, хотя бы они и нашли здесь временно благоприятные для себя условия. После первой же катастрофической гибели, как это мы видели на примере с *Oscillatoria*, эти формы исчезают и в дальнейшем могут больше не появиться, если не будут вторично занесены.

Для кратковременных прогнозов размера и длительности надвигающегося «цветения» нами разработана методика, дающая возможность, если это необходимо, принять предупредительные меры для избежания или снижения отрицательных сторон этого явления.

Основным фактором, вызывающим массовое появление тех или иных организмов в водоеме, является химизм водной массы, в которой обитают планктонные организмы.

Физические факторы, свет и температура, в вегетационный период не бывают в первом минимуме; поэтому, если они и имеют значение, то только косвенное как факторы, изменяющие активность таких элементов, как железо, фосфор, марганец.

В зимний период свет и температура оказываются в первом минимуме и имеют уже не только косвенное, но и прямое значение для развития водорослей. Поэтому зимой, несмотря на более благоприятный химический состав воды водоема, жизнь водорослей замирает.

Из этих двух физических факторов свет имеет большее значение, чем температура. Это подтверждают как экспериментальные наблюдения, так и наблюдения в природе. В начале зимы, когда нет снегового покрова, а ледяной покров еще тонок, жизнь водорослей не прекращается (такой пример наблюдался с *Melosira* в 1945 г.).

На одни и те же питательные элементы — азот, фосфор, железо — разные организмы реагируют различно.

Азот, фосфор и железо, эти три основных элемента питания водорослей, являются и основными факторами, регулирующими развитие фитопланктона в водоеме в вегетационный период. Все три эти элемента необходимы всем водорослям, но далеко не в одних и тех же количествах.

Сопоставляя данные химического анализа воды и химического состава организма с данными опытов, проведенных в лабораторных условиях с чистыми культурами ряда планктонных водорослей, вызывающих «цветение» водоема, нам удалось установить, что зеленые водоросли (из них особенно протококковые) резко всего отзываются на повышенное содержание в среде азота. Наилучший их прирост в культурах отмечен при концентрации азота (в форме NO_3) 5—10 мг/л. Концентрации выше названных замедляют развитие зеленых водорослей.

Приведенное не противоречит хорошим результатам выращивания зеленых водорослей в культурах при концентрациях азота, значительно больших, чем установленные нами как наиболее благоприятные. В наших культурах мы получаем максимальные темпы развития в первые же дни посева; затем, если не добавлять азота, развитие замедляется, и от недостатка азота торможение размножения водоросли будет ощутимее, чем от его избытка. Поэтому для наращивания больших количеств этой группы водорослей в длительных культурах с непроточной средой выгоднее брать первоначальную концентрацию азота больше нами установленной.

Действие благоприятной дозы азота на клетку, находящуюся в различном состоянии азотного голода, различно: водоросль, взятая из старой культуры, отзывается на азот значительно позднее, и прирост ее меньше, чем водоросль молодой культуры.

Азот в форме аммиака поглощается раз в 10 быстрее, чем в форме нитрата. Поэтому, чтобы получить тот же эффект, как и при нитратном азоте, аммонийного надо брать раз в 10 меньше. В больших чистых водоемах мы не встречаем таких концентраций азота, которые необходимы для максимального развития этой группы водорослей, поэтому они очень редко вызывают «цветение» таких водоемов.

Те из зеленых водорослей, которые требуют больших доз азота и благоприятно отзываются на органическое вещество, не требуют повышенных доз железа; требующие же больших доз железа, как, например, *Volvox*, по данным Е. Е. Успенского и В. И. Успенской (1925), относятся к органическому веществу отрицательно.

Планктонные диатомовые водоросли не требуют много азота. В их клетках и накапливается его меньше, чем у зеленых водорослей. Основной фактор, регулирующий развитие этой группы организмов, — железо. Но так как железо может быть утилизировано ими только в ионном состоянии, то имеет значение не столько общее количество железа в водоеме, сколько его состояние. Связанное в органический комплекс, оно становится недоступным для водорослей, если этот комплекс необратим. Кроме органического вещества, железо может вступать в соединение с фосфором и кремнием. Соединения железа с кремнием для водорослей более доступны.

Вступление железа в комплексные соединения для водорослей более выгодно, чем его окисление. В первом случае оно остается в водоеме и рано или поздно может быть использовано водорослями. При окислении же, если оно не восстанавливается, то оседает на дно и таким образом становится недоступным для водорослей. Закисная и окисная формы железа весьма неустойчивы и могут переходить одна в другую. Этот переход зависит от pH, значение которого, в свою очередь, зависит от температуры и растворенной углекислоты.

Весной и осенью pH ниже, чем летом. Это повышает активность железа. Поэтому в большинстве водоемов развитие диатомовых водорослей и приурочено к этому периоду.

Что значение имеет не температура как таковая, а повышение активности железа при снижении pH, нами было экспериментально доказано и этим опровергнуто представление о ведущей роли температуры в развитии диатомовых. Нахождение весенних организмов в летнее время в водах, богатых железом, это подтверждает. Вероятно также, что в водоемах северных широт диатомовые водоросли будут развиваться лучше при меньшем количестве железа, чем в южных широтах при большем содержании его.

Необходимо также учитывать, что со снижением pH повышается проницаемость плазмы для железа.

В последнее время активность железа стали связывать с наличием в среде и клетке марганца. Все эти факторы, обуславливающие активность железа, необходимо учитывать при оценке значения его для клетки водоросли.

Синезеленые водоросли по потребности в азоте занимают промежуточное положение между зелеными водорослями и диатомовыми, но накапливают они его несколько больше, чем первые. Это может быть объяснено способностью синезеленых водорослей использовать атмосферный азот; некоторые данные для этого имеются.

К железу синезеленые водоросли менее требовательны, чем диатомовые, но очень чувствительны к марганцу. Дозы марганца более 0,1—0,2 мг/л тормозят развитие большинства из них.

Потребность в фосфоре у всех трех разобранных нами групп организмов очень не велика и значительно ниже потребности в азоте и железе. Требовательные к железу организмы обычно меньше нуждаются в фосфоре, чем те, которые удовлетворяются малым количеством железа.

У отдельных представителей каждой группы водорослей требования к одному и тому же элементу могут быть различны, но они укладываются в пределы потребности данной группы.

Установив потребность в азоте, фосфоре и железе трех основных групп фитопланктона, мы смогли разобраться и в причинах его периодичности.

Ритм смены форм фитопланктона в водоеме обуславливается периодическими изменениями в химическом составе воды в водоеме и тем состоянием, в котором организм проводит зиму. Формы, зимующие в вегетационном состоянии, как диатомовые водоросли, первые вступают в вегетационный период: формы же, проводящие зиму в стадии покоя (в виде спор, цист и т. п.), несколько запаздывают, им необходимо время для перехода из состояния покоя в стадию вегетации.

Периоды «цветения» в Учинском и Пестовском водохранилищах не совпадают с максимумом развития зоопланктона (крупных фильтровальщиков). Поэтому последний не влияет на снижение интенсивности «цветения».

Влияние «цветения» на санитарную группу бактерий бесспорно.

Фитопланктон является хорошим питательным резервом для бактерий, и при отмирании легко усвояемые его вещества быстро утилизируются последними, вызывая вспышку их развития. Предположение о существовании у водорослей антибиотических веществ, тормозящих развитие бактерий, по нашим наблюдениям в исследованных водоемах, не нашло подтверждения. При имеющемся в чистых водоемах количественном соотношении водорослей и бактерий фитопланктон как резерв питательных веществ для бактерий имеет большее значение, чем как источник антибиотических веществ. В чистом водоеме количество планктонных водорослей во много раз больше количества сапрофитных бактерий. Поэтому присутствие большого количества водорослей в водоеме нельзя расценивать в санитарном отношении как положительный фактор.

Для водоснабжения «цветение» водоема — нежелательный фактор. С ним можно мириться, если оно не портит вкусовых качеств воды и не нарушает работы очистных сооружений; но необходимо учитывать, что при катастрофической гибели планктона кратковременная бактериальная вспышка неизбежна.

Учинское водохранилище имеет то преимущество перед другими аналогичными водоемами, что в него можно не допускать поступление нежелательных для водоснабжения организмов, а при стратификации — снижать их подачу на очистные сооружения, работая на донном водозаборе. Применение купоросования и хлорирования для борьбы с «цветением» мы, как и Я. Я. Никитинский (1938), считаем мерами паллиативными, приводящими в большинстве случаев лишь к временному, кажущемуся улучшению.

Для таких отстающих водохранилищ, как Учинское, вполне возможно избежать «цветения» путем правильного ухода за этим природным очистным сооружением, очистительная способность которого может конкурировать с таковой очистных сооружений подопроводных станций.

Чтобы облегчить очистительную работу Учинского водохранилища, необходимо не допускать в него с окружающей его территории подтока биогенных питательных веществ, а также накопления и отложения органических веществ. Основные меры для этого — агротехнические мероприятия в береговой зоне, правильно налаженное рыбное хозяйство и изъятие зарослей макрофитов к концу вегетационного периода.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Б. С. и Мудрецова К. А. 1947. Роль фитопланктона в динамике азота в воде цветущего водоема. Микробиология, т. VI, вып. 3.
Артари А. П. 1913. Физиология и биология хламидомонад. М.

- Березин А. И. 1936. Случай нарушения работы фильтров из-за цветения водоема. Водоснабж. и сан. техника, № 2.
- Березин А. И. 1937. Работа фильтров при цветении воды и борьба с ним путем применения медного купороса. Водоснабж. и сан. техника, № 7.
- Беренштейн Ф. Я. 1948. О биологической роли марганца. Успехи совр. биологии, т. XXV, № 2.
- Винберг Г. Г. 1945. Опыт искусственного повышения продуктивности моря. Успехи совр. биологии, т. XX, № 3.
- Виноградов А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря. Часть III. Тр. биогеохим. лабор. АН СССР, т. VI.
- Вислоух С. М. 1921. К познанию организмов Невской губы и восточной части Финского залива. Исследование р. Невы и ее бассейна. Изв. Росс. гидрол. ин-та, № 1—3.
- Ворошлова А. А. и Дианова Е. В. 1937. Роль планктона в размножении бактерий в изолированных пробах морской воды. Микробиология, т. VI, вып. 6.
- Гаевская Н. С. 1938. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. Части I и II. Зоол. журн., т. XVII, вып. 1 и 6.
- Гаевская Н. С. 1940. О методах выращивания живого корма для рыб. Тр. Ин-та рыбн. промысл. и хоа. имени А. И. Микояна, вып. 3.
- Гаевская Н. С. 1946. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. Ч. IV. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. LI, вып. 2.
- Герасимов Н. А. 1937. О влиянии сернокислой меди на водоросли группы *Protozoocales*. Микробиология, т. VI, вып. 1.
- Герасимов Н. А. 1938. О флоре и фауне питьевых вод центрального водоснабжения. Гигиена и санитария, № 2.
- Горюнова С. В. 1948. Растворенные органические вещества в открытых водоемах. Микробиология, т. XVII, вып. 3.
- Гресе Б. и Румянцев А. 1910. О зимней микрофлоре и микрофауне Глубокого озера и других водоемов окрестностей г. Москвы. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. 3.
- Гусева К. А. 1935. Условия массового развития и физиология питания *Synura*. Микробиология, т. IV, вып. 1.
- Гусева К. А. 1937. Действие марганца на развитие водорослей. Микробиология, т. VI, вып. 3.
- Гусева К. А. 1938. Гидробиологическая производительность и прогноз цветения водоема. Микробиология, т. VII, вып. 3.
- Гусева К. А. 1939. Прохождение фитопланктона через фильтры. Гигиена и санитария, № 3.
- Гусева К. А. 1940. Действие меди на водоросли. Микробиология, т. IX, вып. 3.
- Гусева К. А. 1941. «Цветение» Учинского водохранилища. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Гусева К. А. 1947. Причины периодичности в развитии фитопланктона в водоеме. Бюлл. Моск. Об-ва испыт. природы, сер. биол., т. LII, вып. 6.
- Долгов Г. И. 1937. Вопросы эксплуатации водохранилищ. Гигиена и санитария, № 2.
- Долгов Г. И. 1941. Учет гидробиологических факторов при проектировании, строительстве и эксплуатации водохранилищ. Водохранилища для водоснабжения промышленных предприятий и населенных мест. Стройиздат.
- Дорфман П. А. 1940. Ручные купоросаторы для обработки цветущих водоемов. Водоснабж. и сан. техника, № 12.
- Елеонский А. Н. 1932. Основы рыбоводства. М.
- Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до Горького. Труды Ботан. сада. Изд. МГУ, книга пятая.
- Жадин В. П. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Зенюк А. В. 1939. Медные удобрения. Изд. ВАСНХИЛ.
- Исаченко Б. Л. 1946. Запахи и привкусы воды. Природа, № 10.
- Клют Г. 1931. Исследование воды на месте. Научно-техн. изд-во.
- Короткий П. П. 1938. О причинах гибели рыбы в р. Самаре (Днепропской). Тр. Гидробиол. станции АН УССР, вып. 16.
- Кузнецов С. П. 1934. Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режима Глубокого и Белого озер. Тр. Эмбол. станции в Косине, вып. 17.
- Кузнецов С. П. 1945. Биологический метод оценки богатства водоема биогенными элементами. Микробиология, т. XIV, вып. 4.
- Малюга Д. П. 1946. К геохимии рассеянных никеля и кобальта в биосфере. Тр. биохим. лабор. АН СССР, т. VIII.

- Мейер К. И. 1923. Фитопланктон р. Оки под Муромом по сборам 1919—1921 гг. Работы Окской биол. станции, т. II, вып. 2.
- Мейер К. И. и Есырева В. И. 1941. Альгологические наблюдения на Учинском водохранилище в 1937 г. Тр. Ботан. сада. Изд. МГУ, книга четвертая.
- Мельников Г. В. 1939. Зоопланктон водохранилища. Висл. Дніпропетр. гідроб. ст., т. V. Дніпр. водосховища, т. II, вып. 2.
- Мудрецова К. А. 1938. Прогноз цветения воды водохранилища. Тезисы доклада совещания по проектированию, строительству и эксплуатации водохранилищ. Изд. Всес. научн.-иссл. ин-та водоснабжения, канализации и инженерной гидрогеологии. М.
- Мудрецова К. А. 1941. Прогноз цветения воды водохранилищ. Водохранилища для водоснабжения промышленных предприятий и населенных мест. Стройиздат.
- Неизвестная Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Никитинский Я. Я. 1930. *Stigeoclonium tenue* Kg. Физиология, морфология, биология. М.
- Никитинский Я. Я. 1936. Гидробиология и техника. Природа, № 7.
- Никитинский Я. Я. 1938. Некоторые итоги санитарно-технической гидробиологии. Микробиология, т. VII, вып. 1.
- Перволюф Ю. В. 1939. Старинные данные о цветении озер. Природа, № 6.
- Разумов А. С. 1948. Взаимоотношение между сапрофитными бактериями и планктонными водорослями. Вопросы санит. бактериол. Изд-во Акад. мед. наук.
- Румянцев А. В. 1912. Некоторые наблюдения над вертикальными миграциями планктонных организмов в небольших водоемах. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере, т. IV.
- Рылов В. М. 1923а. Заметки о цветении *Anabaena Scheremetievi* и *Euglena sanguinea* в прудах окрестностей старого Петергофа. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 5—7.
- Рылов В. М. 1923б. О заморе рыбы в Велетьминском пруде Нижегородской губ. Изв. Росс. гидролог. ин-та, № 6.
- Рылов В. М. 1941. Зоопланктон Учинского водохранилища. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Свиренко Д. О. 1934. Исследования Днепровского водохранилища им. Ленина. Водохранилища для промышленного и питьевого водоснабжения. Изд. МОНТИ.
- Скопицел Б. А. и Голубева М. Г. 1939. Удаление меди из вод, обогащенных медными солями, при борьбе с цветением. Водоснабж. и сан. техника, № 9.
- Строганов С. П. и Захаров Н. Г. 1927. Волга, Ока и Москва-река в качестве источников водоснабжения. Тр. Комиссии по изыск. новых источников водоснабжения г. Москвы, вып. III.
- Строганов С. П. и Пажитков А. Т. 1941. Экспериментальные исследования по установлению физиологических границ иодантого действия ионов меди и аммиака на рыб и некоторых беспозвоночных. Уч. зап. МГУ, вып. 60. Тр. Лабор. гидробиол., вып. 4.
- Троицкая О. В. 1925. Наблюдения над синезелеными «цветениями» одного из детекосельских прудов. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, т. II.
- Успенский Е. Е. 1925. Железо, как фактор распределения водорослей. Тр. Ботан. ин-та МГУ.
- [Успенский Е. Е. и Успенская В. И.] Uspensky E. E. u. Uspenskaja W. I. 1925. Reinkultur und ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Volvox minor* und *Volvox globator* in einer Synthetischen Nährlösung. Zeit. f. Bot., Bd. 17.
- Францев А. В. 1932. Опыт оценки гидробиологической производительности московской воды. Микробиология, т. I, вып. 2.
- Хализов А. А. 1934. Химические стимуляторы. Сельхозгиз.
- Чугунов Н. П. 1920. К вопросу о цветении. Астрах. рыбоводство, № 1—3.
- Школьник М. Я. 1947. Проблема микроэлементов в свете новейших данных. Природа, № 9.
- Яснов Б. М. и Дорфман П. А. 1941. Об авиакупоросовании водохранилищ. Водоснабж. и сан. техника, № 1.
- Allison F. E. a. Morris H. J. 1930. Nitrogen fixation by soil algae. Proceedings and Papers of the Second International Congress of Soil Science, July 20—31 1930.
- Ammann H. 1917. Die Geschichte einer Wasserblüte. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XI.
- Atkins W. R. G. 1926. The Phosphate content of fresh and salt waters in its relationship to the growth of the algal plankton. Journ. Mar. Biol. Ass., N. S., v. XIV.

- Birge E. a. Juday Ch. 1922. The Inland Lakes of Wisconsin, the Plankton. I. Its quantity and chemical composition. Wiscons. Geol. a. Natural. History Survey Bull., v. 64.
- Bortels H. 1940. Über die Bedeutung des Molybdäns für stickstoffbindende Nostocaceen. Archiv f. Mikrobiol., Bd. 11, N 2.
- Budde E. 1927. Eine Wasserblüte der Weser. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XVIII.
- Burris R. H., Eppling F. J., Wahlm H. B. a. Wilson P. W. 1943. Detection of nitrogen fixation with isotopic nitrogen. Journ. Biol. Chemistry, v. 148, N 1.
- Chu S. P. 1942. Growth of planktonic algae. Journ. of Ecology, v. 30, N 2.
- Conger P. S. 1941. Fixation of silica by Diatoms. A symposium on hydrobiology. University of Wisconsin Press.
- De P. K. 1939. The role of blue-green algae in nitrogen fixation in rice fields. Proc. Roy. Soc. London, Bd. 127.
- Drewes K. 1928. Über die Assimilation des Luftstickstoffs durch Blaualgen. Centralb. f. Bakt. Abt. 11, Bd. 76, № 1-7.
- Ehrenberg C. G. 1830. Neue Beobachtungen über Blutartige Erscheinungen Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 18, N 34.
- ✓ Harris B. B. a. Silvey G. J. K. 1940. Limnological investigations on Texas reservoir lakes. Ecol. Monogr., v. 10, N 1.
- Henrici A. E. 1937. Seasonal fluctuation of Lake Bacteria in relation to plankton production. Journ. Bact., v. 34.
- Herisset A. 1946. Fixation de l'azote par le Nostoc commune Vouch. Comptes Rendus Ac. Sci. Paris, v. 222.
- Holtye R. 1939. Some trouble-makers in reservoir. J. Am. W. W. Ass., v. 31.
- Houston A. C. 1909. Das Aufstauen von Flusswasser. Wass. u. Abw., Bd. 11.
- Huber G. 1935. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung von Ceratium. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XXIX, N 2.
- Juday C., Birge E., Kammerer G., Robinson E. 1928. Phosphorus content of lake waters of North-eastern Wisconsin Trans. Wisc. Am. Sci., v. 23.
- Kenna A. 1899. Travaux americains recents sur la biologie des eaux potables. Bull. Soc. Belge de Geologie, v. XIII.
- Kolkwitz R. 1914. Über Wasserblüten. Bot. Jahrb., Bd. 50.
- Krogh A. a. Lange E., 1930. On the organic matter, given off by algen. Bioch. Journ., v. XXIV.
- Meinhold Th. 1911. Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Beit. z. Biol. d. Pflanz., Bd. 10.
- Mortimer C. H. 1939. Physical and chemical aspects of organic production in lakes. Ann. of Appl. Biol., v. XXVI, N 1.
- ✓ Naumann E. 1922. Die Sestonfärbungen des Süßwassers: Archiv f. Hydrobiol., Bd. 13.
- O'Meara R. A. a. Macswen J. C. 1937. The influence of copper in peptones; on the growth of certain pathogens in peptone broth. Journ. of Patholog. a. Bact. v. 44.
- Ornstein G. u. Kroke R. 1930. Chlorkupferung und Chlorsilberung in der Wasser und Abwasserbehandlung. Gesundheits Ingenieur, v. 10.
- Pascher A. 1925. Die Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz, H. 12.
- Pearsall W. H. 1930. Phytoplankton in the English lakes. I. Journ. Ecolog., v. XVIII.
- Pearsall W. H. 1932. Phytoplankton in the English lakes. II. Journ. Ecolog., v. XX.
- Plümcke O. 1914. Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Volvocaceen. Ber. d. Deut. Bot. Ges., Bd. 32.
- Pratt R. a. Fong J. 1940. Studies on *Chlorella vulgaris*. Am. Journ. Bot., v. 27.
- Prescott G. W. 1938. Objectionable algae and their control in Lakes and Reservoirs. Journ. Am. W. W. Ass., v. 3, N 5.
- Purcell L. T. 1939. The aging of reservoir water. Journ. Am. W. W. Ass., v. 31, N 10.
- Richter O. 1909. Zur Physiologie der Diatomeen. Sitzber. k. Akad. Wien math.-natur. Kl., B. 118.
- Riley O. 1939. Limnological studies in Connecticut. Ecological monographs, v. 9, N 1.
- Schreiber E. 1927. Reinkultur von marinem Phytoplankton. Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Helgoland, Bd. XVI, N 10.
- ✓ Sierp F. u. Bruns H. 1929. Die Bedeutung der Stauseen für die Reinhaltung der Ruhr., Gesund. Ingenieur, Bd. 57, N 16.

- Storey J. E. 1944. Algae. Freshwater Biol. Ass. of the British Empire, v. XII.
- Thuma K. A. 1935. Effect of passing river water through chain of Lakes. Water Works, Eng., v. 88, N 16—18.
- Waksman S. A. 1941. Aquatic bacteria in relation to the cycle of organic matter in lakes. A symposium on hydrobiology. University of Wisconsin Press.
- Whipple G. Ch. 1932. The microscopy of drinking water. New York.
- Yoshimura S. 1932. Seasonal Variation in content of nitrogenous compounds and phosphate in the water of Takasuka Pond, Saitama. Archiv f. Hydrobiol., Bd. XXIV.
- Zacharias O. 1909. Über Algenanhäufungen in Seen und Flüssen. Archiv f. Hydrobiol., Bd. IV, N 4.
- ZoBell C. E. 1946. Marine Microbiology. Waltham, Mass, USA, Chronica Bot. Co.

С. Н. УЛОМСКИЙ

ВЛИЯНИЕ БОЛОТНОГО ВОДОСБОРА И ГРЭС НА РАЗВИТИЕ ОЗЕРНОГО ПЛАНКТОНА

(на примере оз. Исетского Свердловской области)

(Уральское отделение Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства)

Оз. Исетское (Среднеуральский район Свердловской области) относится к группе неглубоких, хорошо прогреваемых летом, умеренно теплых водоемов Горного Урала. Обширная водосборная площадь озера (61 700 га) почти на 30% покрыта болотами. Болотные воды, поступающие в водоем с водосбора, оказывают заметное дистрофирующее влияние на озеро. По данным З. М. Балабановой (1948), вода озера бедна растворенными солями (прокаленный остаток — 47—73,2 мг/л), цвет воды — буроватых оттенков вследствие присутствия гуминовых веществ, окисляемость воды повышенная (13,5—24,2 мг/л O_2).

Развитая сеть рек (226 км течения) обеспечивает озеру хорошую проточность. Незначительные глубины, не превышающие 3 м, благоприятствуют развитию высшей водной растительности, встречающейся почти повсеместно на дне.

Болотные воды, поступающие в оз. Исетское с водосбора и, особенно, проникающие сюда по рекам из разрабатываемых торфяных карьеров, уже сами по себе бедны питательными солями. Но, кроме того, эти кислые воды, смешавшись с озерной водой, берут из нее основные биогенные элементы (кальций, азот, фосфор) и переводят их в гуминовые соединения, почти не усвояемые водорослями. Это понижает продуктивность и отрицательно сказывается на рыбохозяйственной ценности озера, в частности на развитии кормовой базы в водоеме.

Незначительное развитие в оз. Исетском планктона, в частности водорослевого планктона, находится в связи с низкими трофическими свойствами водной среды. Гумины препятствуют нормальному развитию здесь бактериальной флоры и тормозят развитие низших растений и простейших. Нарушение пищевых взаимоотношений приводит в первую очередь к снижению в планктоне количества рачков-фильтраторов, а затем отражается и на хищниках.

Вторым фактором, тормозящим развитие планктона в оз. Исетском, является постоянный и мощный ток воды, поступающей из озера на электростанцию (СУГРЭС) для охлаждения силовых установок и снова в горячем виде изливающейся в озеро. Если учесть, что электростанция за год пропускает через себя объем воды, равный 6 объемам всей водной массы

озера, то станет очевидным, какая потеря планктона происходит в оз. Исетском из года в год. Поступление же транзитного планктона по рекам, несущим болотные воды, естественно, не велико. В связи с этим интересно отметить, что курья «Теплая вода», куда вливается основной поток остывающей после прохождения через электростанцию воды, по сравнению с другими заливами озера, имеет наименьшую плотность планктонных организмов и наименьшую биомассу (по сырому весу) планктона. Приводим в качестве примера количество и биомассу планктонных организмов в разных заливах озера на 15 июля 1948 г.:

Курья «Теплая вода»	2 700 экз./м ³ .	или 450 мг/м ³
» «Лебяжья»	32 050 »	» 700 »
» «Исетская»	28 560 »	» 914 »

10 июня, когда биомасса всего планктона на центральных участках последних двух плесов была равна 650—720 мг/м³, в курье «Теплая вода» она не превышала 340 мг/м³.

По материалам 1948 г., даже в летние месяцы водорослевый планктон озера был развит слабо и так называемое «цветение» воды, столь обычное для многих уральских озер, здесь не наблюдалось.

Зоопланктон оз. Исетского состоит почти исключительно из ракообразных и имеет кладоцерно-коцеподный характер. Особенно был беден планктон озера в подледный период (в январе), когда планктон состоял почти исключительно из коловраток (*Asplanchna priodonta*), немногочисленных особей веслоногих рачков (*Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops strenuus*) и их личинок. Численность ракообразных достигала около 100 экз./м³ воды. Сырой вес этих организмов составлял всего лишь 7 мг/м³. С середины апреля в озере начинается цикл развития летнего вида циклона (*Mesocyclops leuckarti*), появляется много личинок веслоногих рачков и соответственно повышается биомасса планктонных ракообразных, достигая к 5 мая 127 мг/м³. С этого времени, в связи с началом летних циклов развития других видов ракообразных планктона (*Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus sphaericus*), биомасса планктона быстро растет вплоть до октября (Уломский, 1951).

В октябре начинается новое затухание циклов развития большинства форм планктона, и биомасса ракообразных снова понижается: в северном плесе озера — до 127 мг/м³, в южном — до 365 мг/м³ (см. табл. 1).

Таблица 1

Количество и биомасса планктонных ракообразных оз. Исетского по сезонам года (1948 г.)

Дата	Число экз./м ³		Биомасса, мг/м ³	
	северное плесо	южное плесо	северное плесо	южное плесо
29/I	190	—	7	—
6/IV	1 280	220	91	22
5/V	6 760	4 540	127	47
16/VII	37 650	38 700	706	583
19/VII	28 350	33 460	996	1025
20/VIII	33 470	33 500	621	620
8/X	2 050	10 250	127	365

Так как в оз. Исетском нет ясно выраженной глубинной области и вся площадь водоема представляет собой по сути дела литораль, то различие между величиной биомассы планктона центральных участков водоема и побережья здесь сглажено.

Наибольшая продукция планктонных ракообразных была отмечена для оз. Исетского в июле, когда она достигала 20,9 кг/га¹. В июле и августе на центральных участках водоема она не превышала 15—13 кг/га. Годовой размах колебания биомассы планктона в целом (ракообразные, коловратки, водоросли), отмеченный для оз. Исетского, в 1948 г. был равен 35—3700 мг/м³, причем последняя цифра отвечала времени павольшего развития водорослевого планктона, а первая — зимнему периоду.

В заключение подведем итог сказанному и дадим оценку планктической продуктивности оз. Исетского путем сравнения ее с таковой других озер Горного Урала. Контрастом оз. Исетскому может служить другой водоем окрестностей Свердловска — оз. Шарташ (эвтрофное), наиболее кормный водоем Среднего Урала по планктону. Роль ракообразных в общей биомассе планктона здесь особенно велика. Сырой вес планктонных ракообразных оз. Шарташ достигает в зимний период 164 кг/га и составляет 96% сырого веса всего планктона. Летняя биомасса планктонных ракообразных колеблется в пределах 39—167 кг/га (45—76%).

Влияние гуминовых веществ, постоянно и в значительных количествах присутствующих в оз. Исетском, а также постоянный и существенный расход планктона, гибнущего в токе озерной воды, проходящей через электростанцию, отрицательно сказываются на развитии планктона и уменьшают его продукцию. Биомасса планктонных ракообразных оз. Исетского, чрезвычайно низкая зимой (0,15—1,9 кг/га), и в открытый период жизни водоема не превышала в 1948 г. 21—22 кг/га (65% веса всего планктона; см. табл. 2).

Таблица 2

Биомасса планктонных ракообразных (в кг/га) в озерах Исетском и Шарташ (1948 г.)

Название озера	Открытая часть		Прибрежье	
	зима	лето	зима	лето
Шарташ	1,1—163,6	38,5—167,0	4,5—43,8	24,8—71,1
Исетское	0,15—1,9	0,9—21,5	0,1—0,26	0,3—6,7

Продолжая сравнение биомассы планктона оз. Исетского с ее величиной в других озерах Горного Урала, расположенных для наглядности по степени нарастания их продуктивности по планктону (табл. 3), мы видим, что наиболее низкокормным водоемом будет оз. Тургойк, которым и начинается трофический ряд озер.

Оз. Тургойк, больше всего приближающееся к типу олиготрофного (малокоормного) озера, имеет наименьшую летнюю биомассу планктона, состоящую почти исключительно из форм зоопланктона. Следующее за ним оз. Исетское (миксотрофное), испытывающее сильное влияние подтока гуминовых веществ, по величине биомассы планктонных ракообразных приближается к оз. Сипара, которым начинается группа среднекоормных озер.

¹ Здесь и в дальнейшем изложении под обозначением кг/га подразумевается вес планктона (в кг) в толще воды, под 1 га поверхности озера.

Таблица 3

Сравнительная величина биомассы планктона некоторых озер Горного Урала

Название озера	Дата	Биомасса, мг/га		Тип водоема (преобладающие черты)
		планктонные ракообразные	фито- и зоопланктон	
Тургояк	28/VIII 1947 г.	5,6	7,2	Олиготрофный
Исетское	29/I 1948 г.	0,15	2,1	Миксотрофный
	19/VII 1948 г.	20,9	32,3	
Синара	8/I 1948 г.	10,1	12,0	Мезотрофный
	29/VII 1947 г.	19,1	159,8	
Балтым	31/I 1948 г.	18,7	22,9	Мезотрофный
	26/VIII 1948 г.	39,6	40,5	
Чебаркуль	20/III 1948 г.	21,2	25,5	Мезотрофный
	30/VI 1947 г.	72,2	95,0	
	20/VIII 1947 г.	42,1	137,3	
Шарташ	30/III 1948 г.	163,6	170,2	Эвтрофный
	23/VI 1948 г.	167,0	367,4	
	29/VIII 1948 г.	88,0	126,5	

Однако оз. Синара и зимой продуцирует достаточное количество планктонных ракообразных, а летом «цветет» вследствие развития диатомей и синезеленой водоросли *Gloeotrichia*. Продукция планктонных ракообразных оз. Балтым близка к таковой другого средnekормного, но более эвтрофированного водоема — оз. Чебаркуль. Ряд заканчивается оз. Шарташ — водоемом, который близко стоит к типу эвтрофных (высококормных) озер, характеризующимся как летом, так и зимой наивысшей продукцией планктонных ракообразных и наибольшим развитием водорослевого планктона летом.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а л а б а н о в а З. М. 1948. Физико-химические свойства озер, как результат ландшафтных условий и воздействия человека. Тр. Уральск. отд. Всес. ин-та озерно-речного рыбного хоз-ва, т. IV.
- У л о м с к и й С. Н. 1951. К вопросу о методе определения сырого веса ракообразных планктона. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. III.

Э. Л. ШТИН

МИКРОФЛОРА НЕКОТОРЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ
КИРОВСКОЙ ОБЛАСТИ*(Кировский сельскохозяйственный институт)*

Создание и освоение новых искусственных водоемов, сооружаемых по Сталинскому плану преобразования природы, требует всестороннего изучения их биологии. В связи с этим приобретает значительный интерес изучение биологии существующих искусственных водоемов, многочисленных и крайне разнообразных в различных природных зонах СССР.

Исследование биологического режима старых прудов и водохранилищ даст материал для ответа на вопрос, к чему приводит в различных конкретных условиях процесс формирования биоценозов водохранилищ, который в начальных своих стадиях изучался и изучается гидробиологами на ряде больших и малых водоемов.

В предлагаемой работе приводятся материалы по исследованию (в 1947 г.) микрофлоры старых заводских водохранилищ на малых реках Кировской области. Кроме того, были использованы данные, полученные при исследовании в 1939 г. некоторых уральских водохранилищ экспедицией Свердловского санитарно-гигиенического института.

Старые водохранилища северной зоны Советского Союза неоднократно привлекали внимание исследователей, но микрофлора этого типа водоемов оставалась неизвестной. Так, Всесоюзный научно-исследовательский институт водоснабжения, канализации и инженерной гидрогеологии проводил обследование 53 водохранилищ, в том числе Кирсинского, Омутнинского и Чернохолуницкого (Кировская область); изучались вопросы практического использования водохранилищ. Данные опубликованы в виде таблицы, в которой отмечено только наличие «цветения», зарастания, заиления и т. д. (Долгов, 1937).

Некоторое число водохранилищ на малых реках исследовано В. И. Жадиным (1940), который приводит материалы по химизму и биологии некоторых водохранилищ Кировской области — Омутнинского, Песковского, Кирсинского и Волосницкого. Однако, говоря о биологии водохранилищ, автор останавливается лишь на животном населении; в отношении флоры водорослей имеются только указания на наличие «цветения».

Ввиду важнейшей роли микрофлоры в жизни водоема и необходимости изучения биоценозов водорослей для биологической и производственной характеристики водоема в настоящей работе были поставлены следующие задачи:

1. Выяснить микрофлору старых водохранилищ, в частности состав, количество и распространение фитопланктона и основные группировки фитобентоса.

2. Дать флористическую характеристику искусственных водоемов севера европейской части СССР, сравнить микрофлору этих водоемов с микрофлорой молодых водохранилищ и на результатах сравнения показать, какие изменения претерпевает с течением времени биологическая картина нового водохранилища, в каком направлении идет его развитие.

Описание исследованных водохранилищ. Для исследования были выбраны наиболее крупные пруды — водохранилища: Белохолуницкое, Омутнинское, Чернохолуницкое и Кирсинское, расположенные в верхних рр. Вятки и Камы. В Свердловской области исследовались Туринское и Кушвинское водохранилища. Все они сооружены на малых реках 170—220 лет назад (например, Кирсинское в 1729 г.) для обслуживания металлургических заводов. Самое крупное из них имеет длину около 20 км и наибольшую ширину — 3 км; площадь зеркала при высшем уровне воды — 1700 га (но при наименьшем уровне она снижается до 1100 га); самое меньшее водохранилище имеет длину 5,5 км, ширину — 0,8 км, зеркало — 400 га. Наибольшие глубины в водохранилищах достигают 10 м.

Питающие речки невелики. Так, р. Омутная выше пруда имеет ширину 25 м, площадь водосборного бассейна — 534 км². Реки Черная и Белая Холуницы имеют ширину 16—18 м, глубину — 2—3 м, водосборную площадь — 1700 км². Все они протекают по лесистой, местами заболоченной местности. Кирсинское водохранилище соединено каналом с Волосницким прудом и собирает воду с торфяных болот.

Накопление воды в водохранилищах совершается главным образом весной, за счет талых вод. Поэтому весной наблюдается наибольшая площадь водного зеркала. В остальное время убыль воды, происходящая вследствие систематического спуска воды для нужд производства, пополняется питающей рекой, мелкими речками и ручьями.

Методика работы. Экспедиционное обследование перечисленных водохранилищ проведено в августе 1947 г. Оно включало биологический осмотр водохранилищ, сбор сетного и отстойного планктона, сбор фитобентоса и макрофитов и простейшие гидрологические наблюдения. Были использованы материалы по гидрологии и гидрохимии, имеющиеся в заводоуправлениях.

Однако эти материалы оказались отрывочными, исследования были проведены в разное время, а поэтому данные мало сравнимы и мало помогли при составлении характеристики водоемов.

Сетной планктон и фитобентос использовались для выяснения состава микрофлоры, отстойный — для определения количества фитопланктона в разных точках и на разных глубинах. Количество фитопланктона выражено в числе клеток на 1 л воды.

Состав фитопланктона. Данные исследования показывают, что основным биоценозом водорослей во всех водохранилищах является планктон. Количественно обильный, планктон не отличается качественным разнообразием. Он состоит преимущественно из диатомей, синезеленых и хризомонад, причем для каждого водохранилища можно отметить свой особый комплекс преобладающих видов водорослей. Преобладают следующие формы:

В Омутнинском водохранилище — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melosira granulata*, *Anabaena spiroides*, *A. Schermerlievi*.

В Белохолуницком водохранилище — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melosira granulata*, *M. italica*, *Asterionella formosa*.

В Туринском водохранилище — *Stephanodiscus astraea*, *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*.

В Кушвинском водохранилище — *Anabaena spiroides* f. *Meyeriana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*.

В Чернохолуницком водохранилище — *Asterionella formosa*, *Dinobryon divergens*, *D. stipitatum*, *Anabaena flos-aquae*.

В Кирсинском водохранилище — *Anabaena Lemmermannii*, *Dinobryon divergens*, и меньше: *Melosira italica*, *Synura uvella*.

Наиболее общая форма, в изобилии встречающаяся в большинстве водохранилищ, — *Aphanizomenon flos-aquae*; только в Кирсинском водохранилище эта форма не была встречена, а в Чернохолуницком и Кушвинском не вошла в состав преобладающих видов. Во всех водохранилищах широко распространен род *Anabaena*, но разные его виды.

Кроме этих форм, участвуют в формировании планктона: из диатомей — *Synedra acus* v. *angustissima* — в Кушвинском водохранилище, *Attheya Zachariasii* — в Белохолуницком, *Cyclotella* sp. sp. — в Кушвинском и Белохолуницком, *Rhizosolenia longiseta* — в Кирсинском; из синезеленых: *Microcystis aeruginosa* — в Кушвинском, *Woronichinia Nägeliana* — в Туринском; из перидиней: *Ceratium hirundinella* — в Туринском, Омутнинском и Белохолуницком, *Peridinium cinctum* — в Туринском, *P. tabulatum* — в Кушвинском; из протококковых: виды *Scenedesmus* — в Белохолуницком и Омутнинском, виды *Ankistrodesmus* — в Белохолуницком и Кирсинском, *Dictyosphaerium pulchellum* — в Кирсинском, *Gloeococcus Schroeteri* — в Кушвинском; десмидиевые — в Кушвинском водохранилище. В планктоне всех водохранилищ найдено 120 видов, но в отдельных пробах встречаются всего от 12 до 32 видов.

Количество фитопланктона. В момент исследования во всех прудах, кроме Чернохолуницкого, наблюдалось заметное невооруженным глазом «цветение» воды, вызываемое массовой вегетацией синезеленых водорослей. Количество фитопланктона в разных водохранилищах показывает табл. 1.

Отсутствие «цветения» в Чернохолуницком водохранилище объясняется, повидимому, его незначительной глубиной и, в связи с этим, массовым разрастанием бентоса и макрофитов. Что касается данных по Белохолуницкому водохранилищу, то незначительное количество планктона связано с поздним сроком исследования этого водохранилища — в конце августа. Экспедиция 1946 г., проведенная в июле, обнаружила и здесь массовое «цветение», вызванное *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena*. К сожалению, тогда не были проведены количественные исследования.

Для оценки степени «цветения» в исследованных водохранилищах целесообразно сравнить приведенные цифры с данными по другим стоячим водоемам. Сравнение, правда, затрудняется тем, что в одних исследованиях определяется число клеток, а в других — число экземпляров или «счетных единиц».

А. В. Францев (1937) приводит такие цифры для «цветения» Учинского водохранилища: общее число клеток фитопланктона доходит до 171 тыс. в 1 см³ (или 171 млн. в 1 л), в том числе *Aphanizomenon flos-aquae* — 170 млн. в 1 л. Подобные цифры К. А. Гусева (1939) приводит для *Aphanizomenon flos-aquae* и *Asterionella formosa*.

Г. И. Долгов (1934), определяя количество организмов в Магнитогорском водохранилище, насчитывает у плотины 20 тыс. экз. в 1 см³ и указывает, что при «цветении» *Melosira* количество последних достигает 5 млн. экз. на 1 л.

В. Н. Кононов (1934) в Сталиногорском водохранилище наблюдал развитие *Cyclotella* до 11 млн. экз. в 1 л. В Днепропетровском водохранилище,

Таблица 1

Количество фитопланктона в водохранилищах
(в тыс. клеток на 1 л)

	Диато- мовые	Синие- лениые	Зеленые	Хризомо- нады	Общее число клеток	Общее число организмов (экземпля- ров)
Кирсинское						
Верхний конец	47	2 810	181	401	3 439	145
Восточный залив	100	3 883	395	75	4 452	104
У плотины	265	427	553	744	1 990	195
Канал	118	3 771	307	217	4 413	133
Омутнинское						
Средина	891	26 045	59	—	27 005	1 151
Залив Песчанка	416	141 940	92	—	142 465	4 172
Река Омутная	42	11 406	31	—	11 480	465
Чернохолуницкое						
Средина	1 152	304	10	105	1 571	332
Залив Двойница	1 296	770	24	104	2 194	329
Выше Двойницы	1 709	169	23	296	2 202	407
Белохолуницкое						
У с. Шитова	251	246	233	9	741	289
У плотины	499	705	445	11	1 660	532
Кушвинское						
Слияние рукавов	3 868	4 878	—	—	9 367	—
Средина	4 273	5 525	—	—	10 176	—
У плотины	—	4 655	—	—	9 266	—
Туринское						
Слияние рукавов	1 045	6 192	780	63	8 149	—
Средина	1 303	10 230	890	—	12 457	—
У плотины	1 452	4 708	460	4	6 652	—

по данным Д. О. Спиренко (1938), максимальное количество фитопланктона доходит до 11,5 млн. экз. в 1 л. П. И. Вертебная (1939) для Клязьминского водохранилища приводит цифру — 1,5 млн. клеток в 1 см³ (в августе 1938 г.).

П. А. Герасимов (1936) в «цветущих» водохранилищах Донбасса наблюдал развитие протоккокковых в количестве 167 млн. клеток в 1 л.

Все эти цифры значительно превосходят цифры численности фитопланктона в рассматриваемых водохранилищах. Только Омутнинское водохранилище из всех шести (и то в отдельных пунктах) дает цифры, близко стоящие к приведенным. В остальных водохранилищах «цветение» далеко не достигает значительной степени и может быть названо умеренным.

Вертикальное распределение фитопланктона. Пробы, взятые с разных глубин, позволили получить некоторые данные о неравномерности вертикального распределения фитопланктона (табл. 2).

Таблица 2

Вертикальное распределение фитопланктона
(в тыс. клеток на 1 л)

	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые	Периди- нен	Общее количество
Кушвинский пруд					
Место слияния рукавов:					
Поверхность	3 867	4 878	—	—	9 367
Глубина 3 м	1 869	2 550	—	—	5 233
Средина пруда:					
Поверхность	4 273	5 525	—	—	10 176
Глубина 1,7 м	5 925	7 125	—	—	13 580
У плотины:					
Поверхность	—	4 655	—	—	9 266
Глубина 6,5 м	—	1 728	—	—	5 713
Туринский пруд					
Место слияния рукавов:					
Поверхность	1 045	6 192	575	70	8 149
Глубина 3 м	1 037	1 874	1 290	33	4 381
Средина пруда:					
Поверхность	1 303	10 230	891	33	12 457
Глубина 4 м	1 194	3 779	514	39	5 533
Место водозабора					
Поверхность	1 777	11 996	783		14 628
Глубина 2 м	2 813	7 329	679		10 862
У плотины:					
Поверхность	1 452	4 708	336	24	6 652
Глубина 6 м	1 511	1 000	158	3,3	2 722

На глубине 3 м количество клеток составляет лишь половину того, что имеется на поверхности. Однако на глубине 1,7 м наблюдается не снижение, а наоборот, повышение количества планктона. Повидимому, слой воды до 1,5—2 м глубины охватывается «цветением» более или менее равномерно, а ниже этой глубины идет резкое снижение количества фитопланктона. Особенно уменьшается количество синезеленых, которые вегетируют преимущественно в верхних слоях. Количество диатомей с глубиной лишь незначительно уменьшается или даже увеличивается до глубины 2 м (например, *Cyclotella* и *Stephanodiscus*). Протококковые тоже в большом количестве содержатся на некоторой глубине (до 3 м), и лишь на глубине 6,5 м наблюдается значительное уменьшение их численности. Эти данные подтверждают выводы А. В. Францева (1937) и С. Д. Муравейского (1937) о вертикальном распределении планктона в водохранилищах.

Горизонтальное распределение фитопланктона. В основном фитопланктон равномерно распределен по всему водохранилищу, но есть три случая нарушения этой равномерности:

1. Сгон планктона ветром, что приводит к скоплению планктона в отдельных местах пруда, у берегов, в заливах (например, залив Песчанка в Омутнинском, восточный залив в Кирсинском водохранилище).

2. Сброс поверхностного слоя воды через плотину, приводящий к уменьшению общего количества фитопланктона, особенно синезеленых, у плотины (Кирсинское, Туринское водохранилища) (табл. 1).

Интересно, что в канале, ведущем из Кирсинского пруда, количество синезеленых в 9 раз больше, чем у плотины; в то же время количество

Таблица 1

Количество фитопланктона в водохранилищах
(в тыс. клеток на 1 л)

	Диато- мовые	Синезе- леные	Зеленые	Хризомо- нады	Общее число клеток	Общее число организмов (экземпля- ров)
Кирсинское						
Верхний конец	47	2 810	181	401	3 439	145
Восточный залив	100	3 883	395	75	4 452	104
У плотины	265	427	553	744	1 990	195
Канал	118	3 771	307	217	4 413	133
Омутнинское						
Средина	891	26 045	59	—	27 005	1 151
Залив Песчанка	416	141 940	92	—	142 465	4 172
Река Омутная	42	11 406	31	—	11 480	465
Чернохолуницкое						
Средина	1 152	304	10	105	1 571	332
Залив Двойница	1 296	770	24	104	2 194	329
Выше Двойницы	1 709	169	23	296	2 202	407
Белохолуницкое						
У с. Шитова	251	246	233	9	741	289
У плотины	499	705	445	11	1 660	532
Кушвинское						
Слияние рукавов	3 868	4 878	—	—	9 367	—
Средина	4 273	5 525	—	—	10 176	—
У плотины	—	4 655	—	—	9 266	—
Туринское						
Слияние рукавов	1 045	6 192	780	63	8 149	—
Средина	1 303	10 230	890	—	12 457	—
У плотины	1 452	4 708	460	4	6 652	—

по данным Д. О. Свиренко (1938), максимальное количество фитопланктона доходит до 11,5 млн. экз. в 1 л. П. И. Вертебная (1939) для Клязьминского водохранилища приводит цифру — 1,5 млн. клеток в 1 см³ (в августе 1938 г.).

П. А. Герасимов (1936) в «цветущих» водохранилищах Донбасса наблюдал развитие протококковых в количестве 167 млн. клеток в 1 л.

Все эти цифры значительно превосходят цифры численности фитопланктона в рассматриваемых водохранилищах. Только Омутнинское водохранилище из всех шести (и то в отдельных пунктах) дает цифры, близко стоящие к приведенным. В остальных водохранилищах «цветение» далеко не достигает значительной степени и может быть названо умеренным.

Вертикальное распределение фитопланктона. Пробы, взятые с разных глубин, позволили получить некоторые данные о неравномерности вертикального распределения фитопланктона (табл. 2).

Таблица 2

Вертикальное распределение фитопланктона
(в тыс. клеток на 1 л)

	Диатомовые	Синезеленые	Зеленые	Периди- ней	Общее количество
Кушвинский пруд					
Место слияния рукавов:					
Поверхность	3 867	4 878	—	—	9 367
Глубина 3 м	1 869	2 550	—	—	5 233
Средина пруда:					
Поверхность	4 273	5 525	—	—	10 176
Глубина 1,7 м	5 925	7 125	—	—	13 580
У плотины:					
Поверхность	—	4 655	—	—	9 266
Глубина 6,5 м	—	1 728	—	—	5 713
Туринский пруд					
Место слияния рукавов:					
Поверхность	1 045	6 192	575	70	8 149
Глубина 3 м	1 037	1 874	1 290	33	4 381
Средина пруда:					
Поверхность	1 303	10 230	891	33	12 457
Глубина 4 м	1 194	3 779	514	39	5 533
Место водозабора					
Поверхность	1 777	11 996	783		14 628
Глубина 2 м	2 813	7 329	679		10 862
У плотины:					
Поверхность	1 452	4 708	336	24	6 652
Глубина 6 м	1 511	1 000	158	3,3	2 722

На глубине 3 м количество клеток составляет лишь половину того, что имеется на поверхности. Однако на глубине 1,7 м наблюдается не снижение, а наоборот, повышение количества планктона. Повидимому, слой воды до 1,5—2 м глубины охватывается «цветением» более или менее равномерно, а ниже этой глубины идет резкое снижение количества фитопланктона. Особенно уменьшается количество синезеленых, которые вегетируют преимущественно в верхних слоях. Количество диатомей с глубиной лишь незначительно уменьшается или даже увеличивается до глубины 2 м (например, *Cyclotella* и *Stephanodiscus*). Протококковые тоже в большом количестве содержатся на некоторой глубине (до 3 м), и лишь на глубине 6,5 м наблюдается значительное уменьшение их численности. Эти данные подтверждают выводы А. В. Францена (1937) и С. Д. Муравейского (1937) о вертикальном распределении планктона в водохранилищах.

Горизонтальное распределение фитопланктона. В основном фитопланктон равномерно распределен по всему водохранилищу, но есть три случая нарушения этой равномерности:

1. Сгон планктона ветром, что приводит к скоплению планктона в отдельных местах пруда, у берегов, в заливах (например, залив Песчанка в Омутнинском, восточный залив в Кирсинском водохранилище).

2. Сброс поверхностного слоя воды через плотину, приводящий к уменьшению общего количества фитопланктона, особенно синезеленых, у плотины (Кирсинское, Туринское водохранилища) (табл. 1).

Интересно, что в канале, ведущем из Кирсинского пруда, количество синезеленых в 9 раз больше, чем у плотины; в то же время количество

диатомей, зеленых и хризомонад гораздо меньше. Здесь в результате сброса «цветущей» воды происходит расслоение и разделение планктона.

3. В мелководных заливах, где имеются заросли донной микрофлоры, количество фитопланктона резко уменьшается.

Влияние планктона питающих рек. Сравнение фитопланктона питающих рек и водохранилищ было проведено при исследовании Кушвинского и Туринского водохранилищ. Кушвинский пруд питается небольшими речками, в которых планктон совершенно отсутствует; следовательно, эти речки не могут быть источником планктона водохранилищ. Река Тура, питающая Туринское водохранилище, имеет выше пруда сложившийся фитопланктон, содержащий много истинно планктонных форм, но бедный количественно. Однако те виды, которые преобладают в планктоне пруда (*Stephanodiscus astraea* из диатомей, *Anabaena* и *Aphanizomenon* из синезеленых), в р. Туре отсутствуют. Следовательно, и в этом случае река не вносит в водохранилище не только готового фитопланктона, но и составных элементов его. Очевидно, река может влиять на пруд только физико-химическим составом своей воды, и то лишь в тех случаях, когда объем водохранилища не велик.

Фитопланктон как биоценоз формируется заново в самом водохранилище в соответствии со всей совокупностью условий существования в водоеме, которые, в первую очередь, обуславливаются стоком с окружающей местности.

Влияние водохранилища на вытекающие реки. Реки, выходящие из водохранилищ, во всех случаях несут планктон, сохраняющий некоторое время основные черты планктона водохранилищ. Так, р. Кушва ниже плотины на значительном расстоянии содержит почти не измененный планктон водохранилища, обогащенный обрывками нитчаток и элементами фитобентоса. Река Омутная в 3 км ниже водоспуска сохраняет основную массу планктона водохранилища, из которого выпадают прежде всего диатомеи. Река Белая Холуница, прослеженная на всем протяжении до впадения в р. Вятку, вносит в последнюю планктон водохранилища, обогащенный донными формами. Омутнинское и Белохолуницкое водохранилища оказывают значительное влияние на формирование фитопланктона р. Вятки. Выше впадения рр. Омутной и Белой Холуницы р. Вятка почти лишена планктона. Планктонные пробы, взятые в верховьях р. Вятки, показывают наличие только донных диатомей и десмидиевых. Ниже р. Омутной в Вятке появляются синезеленые и зеленые водоросли. Ниже впадения р. Белой Холуницы фитопланктон р. Вятки приобретает тот характер, который сохраняется в р. Вятке и дальше. Недаром планктон р. Вятки имеет очень большое сходство с планктоном Белохолуницкого водохранилища (Штин, 1945).

Флористическая характеристика фитопланктона. Как общий состав фитопланктона описанных водохранилищ, так и совокупность преобладающих форм, не обнаруживают каких-либо специфических особенностей, свойственных только этому типу водоемов. Огромное большинство видов фитопланктона и все без исключения массовые формы его являются обычными планктонными видами, широко распространенными в естественных водоемах, в частности в равнинных озерах и реках.

Соотношение отдельных систематических групп в составе фитопланктона водохранилищ так же типично для большинства крупных равнинных водоемов. Так, в фитопланктоне всех шести водохранилищ найдено всего 120 видов (а в отдельных водохранилищах от 35 до 65 видов), в том числе: диатомей — 23, синезеленых — 27, зеленых — 53 (из них десмидие-

вых — 10), хризомонад — 7, перидиней — 6, эвгленовых — 4 вида. При этом подавляющее большинство массовых форм встречено во всех водохранилищах. Можно сказать, что фитопланктон данных водоемов характеризуется однообразием и сравнительной бедностью видового состава.

В составе планктона проявляются некоторые особенности микрофлоры старых водохранилищ по сравнению с микрофлорой новых искусственных водоемов. Материалы о фитопланктоне новых водохранилищ содержатся в работах по водохранилищам канала имени Москвы: Учинскому (Мейер и Есырева, 1937; Гусева, 1939), Клязьминскому (Вертебная, 1939), Иваньковскому (Неизвестнова-Жакина, 1941), Истринскому (Муравейский, 1937); по Днепровскому водохранилищу (Свиренко, 1938); по Магнитогорскому (Долгов, 1934) и в некоторых других.

Сравнение этих водохранилищ с рассматриваемыми в данной работе затрудняется значительным разнообразием химизма и гидрологии, т. е. условий существования организмов в перечисленных водохранилищах, расположенных в различных природных зонах.

Однако некоторые выводы об изменениях фитопланктона при «старении» водохранилища в средней полосе СССР сделать можно.

Для большинства новых водохранилищ характерны: 1) качественное разнообразие и богатство фитопланктона; общее число видов обычно значительно больше, чем в исследованных нами водоемах; 2) значительная роль зеленых водорослей, которые резко преобладают по числу видов, а порой вызывают «цветение» воды; 3) продолжительное и сильное «цветение» воды, вызываемое синезелеными, которые во всех водохранилищах являются преобладающей группой; 4) второстепенная роль диатомей; 5) неоднородность фитопланктона в разные годы.

Очевидно, в процессе развития биологического режима водохранилищ происходит обеднение состава фитопланктона вследствие выпадения многих видов, особенно зеленых водорослей и жгутиковых, а также уменьшение степени «цветения» воды при сохранении всего состава видов, вызывающих «цветение». Планктон, как правило, приобретает диатомовый характер. Хотя «цветение» воды, вызванное синезелеными, уменьшает порой роль диатомей, все же диатомовая основа фитопланктона ярко выступает в большинстве водохранилищ. Насколько можно судить на основании повторных наблюдений, без систематических стационарных исследований, фитопланктон сохраняет ежегодно один и тот же характер, а степень «цветения» определяется метеорологическими особенностями года.

В результате этих изменений фитопланктон старых водохранилищ на малых реках представляет собой типичный озерной планктон, характерный для неглубоких равнинных озер и больших рек средней полосы РСФСР. В связи с особенностями химизма и гидрологии отдельных водохранилищ можно отметить три типа фитопланктона.

1. Фитопланктон с обилием диатомей из *Centricae* (*Melosira* и *Stephanodiscus*), с «цветением», вызываемым синезелеными, в частности с массовым развитием *Aphanizomenon flos-aquae*, со значительным разнообразием, но небольшим количеством зеленых. Такой планктон встречается в Белохолуницком, Омутнинском и Туринском водохранилищах — в наиболее обширных водохранилищах-озерах. В. И. Жадин (1940) указывает на некоторые особенности химизма одного из этих водохранилищ — Омутнинского: относительно большую жесткость воды, большую электропроводность, небольшую окисляемость, небольшое содержание железа (Fe_2O_3 — от 0,3 до 0,7 мг/л), щелочную реакцию, бесцветную или слегка желтоватую воду.

2. Фитопланктон со значительным количеством хризомонад и небольшим количеством диатомей, с преобладанием синезеленых, среди которых почти нет *Aphanizomenon*. Такой планктон встречен только в Кирсинском водохранилище, для которого характерно сильное влияние торфяных болот, питающих водохранилище богатыми гуминовыми веществами. По данным В. И. Жадиной (1940), химизм этого водохранилища характеризуется очень мягкой водой, малой электропроводностью, значительным содержанием железа (Fe_2O_3 — от 2,2 до 4 мг/л), кислой реакцией и бурой окраской воды.

3. Фитопланктон с резким преобладанием диатомей из *Pennatae* (*Asterionella*, *Synedra*, *Fragilaria*) и хризомонад, с несколько меньшим количеством синезеленых, особенно *Aphanizomenon*. Этот планктон характерен для Чернохолуницкого и частично для Кушвинского водохранилищ, которые отличаются от предыдущих меньшими размерами и слабым влиянием заболачивания.

Основные фитоценозы бентоса. Фитобентос разных водохранилищ различается как по составу, так и по степени развития. В Омутнинском, Кушвинском, Туринском и Белохолуницком водохранилищах донная микрофлора встречается преимущественно в неглубоких рукавах и у берегов. В Чернохолуницком и Кирсинском водохранилищах зарастание более значительное; например, в Чернохолуницком большие заливы сплошь заросли макрофитами, среди которых в массе вегетируют водоросли.

Можно отметить три основных биоценоза фитобентоса:

1. Нитчатки, развивающиеся на мелких местах вдоль берегов и образующие хлопья на дне водоема или всплывающие в виде «ваты» на поверхность. В Кушвинском водохранилище этот фитоценоз был образован массами *Cladophora fracta* и зигиевых; в Кирсинском — нитями *Tabellaria*, *Fragilaria*, местами *Vaucheria*; в Туринском, Омутнинском и Белохолуницком — зигиевыми; в Чернохолуницком — синезелеными нитчатками и нитями *Tebellaria*.

2. Микрофлора зарослей макрофитов: среди высших водных растений обитают многочисленные водоросли — как свободно живущие, так и эпифиты. Особенно обильно представлено это сообщество водорослей в Кушвинском, Кирсинском, Белохолуницком и Чернохолуницком водохранилищах, причем в первых трех оно образовано преимущественно диатомеями и разнообразными десмидиевыми, а в Чернохолуницком — синезелеными (нитчатками и *Nostoc*).

3. Макроскопически заметные колониальные водоросли, прикрепленные на камнях и стеблях макрофитов: *Chaetophora elegans*, *Rivularia* sp. sp. и *Gloeotrichia natans*. Последняя через некоторое время отрывается от субстрата и плавает на поверхности воды у берегов в виде пузырей размером до 10 см.

Состав фитобентоса более разнообразен, чем состав фитопланктона; в нем встречено 240 видов.

ВЫВОДЫ

1. На примере исследования микрофлоры старых заводских водохранилищ севера европейской части Советского Союза можно видеть, что искусственные водохранилища с течением времени превращаются в водоемы, не отличающиеся по своему биологическому режиму от естественных озер. Фитопланктон молодых водохранилищ, вначале разнообразный и богатый по количеству видов, а также отличающийся значительным свое-

образом в разных водоемах, в старых водохранилищах становится однообразнее и беднее по числу формирующих его видов.

2. Фитопланктон старых водохранилищ носит характер фитопланктона естественных стоячих водоемов данной природной зоны. В крупных заводских водохранилищах севера европейской части Советского Союза фитопланктон принадлежит к типу озерного планктона средневропейских неглубоких равнинных озер. В подобных водохранилищах, испытывающих влияние заболачивания, фитопланктон обогащается болотными формами и сходен с фитопланктоном равнинных озер с заболоченным водосбором.

3. Количество фитопланктона в старых водохранилищах значительно меньше, что, несомненно, связано с обеднением водоема биогенными элементами. «Цветение» воды в старых водохранилищах далеко не достигает той интенсивности, которая характерна для молодых искусственных водоемов.

4. Систематический, но умеренный спуск воды мало отражается на составе фитопланктона водохранилищ и не нарушает общего его склада.

5. Небольшие речки, питающие описанные водохранилища, не обуславливают своим планктоном состав фитопланктона водохранилищ. Фитопланктон формируется в самом водохранилище в соответствии с условиями окружающей местности.

6. Фитопланктон крупных водохранилищ Кировской области — Омутнинского и Белохолуницкого — оказывает большое влияние на формирование фитопланктона р. Вятки.

7. Во всех исследованных водохранилищах фитопланктон можно охарактеризовать как олигосапробный с оттенком β -мезосапробности. Местные более значительные загрязнения наблюдались только у берегов в отдельных участках Омутнинского, Кушвинского и Кирейского водохранилищ и обнаруживались по наличию α — β -мезосапробных видов в бентосе.

ЛИТЕРАТУРА

- Вертебная П. И. 1939. Водоросли Клязьминского водохранилища канала Москва — Волга в 1937—1938 гг. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отдел биол., т. XLVIII, вып. 4.
- Герасимов П. А. 1936. О цветении водохранилищ Донбасса. Природа, № 8.
- Гусева К. А. 1939. Цветение Учинского водохранилища. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отдел биол., т. XLVIII, вып. 4.
- Долгов Г. И. 1934. Исследование Магнитогорского водохранилища. Сб. «Водохранилища для промышленного и питьевого водоснабжения». М.
- Долгов Г. И. 1937. Вопросы эксплуатации водохранилищ. Гигиена и санитария, № 2.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Кононов В. Н. 1934. Сталиногорские водохранилища. Сб. «Водохранилища для промышленного и питьевого водоснабжения». М.
- Мейер К. И. и Есырева В. П. 1937. Альгологические наблюдения на Учинском водохранилище. Микробиология, т. VI, вып. 2.
- Мурарейский С. Д. 1937. Материалы по биологической продуктивности водохранилищ. I. Истринское водохранилище. Зоол. журн., т. XVI, вып. 6.
- Неизвестнова-Жакина Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища в 1937—1938 гг. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 1.
- Сви́ренко Д. О. 1938. Дніпровське водосховище. Вісн. Дніпр. гідроб. станції, т. IV, вып. 1.
- Францев А. В. 1937. К гидробиологии и микробиологии Учинского водохранилища канала Москва — Волга. I. Наблюдения за первое лето его существования. Микробиология, т. VI, № 2.
- Штин Э. Л. 1945. Флора водорослей среднего течения реки Вятки. Уч. зап. Моск. ун-та, вып. 82.

Л. И. ВАСИЛЬЕВ

О РЯПУШКЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

(Биологическая станция «Борок» Академии Наук СССР)

В бассейне Верхней Волги ряпушка водится в озерах Селигер, Вселуг, Переславское, Белое и др. (Берг, 1949). Нахождение ее как постоянно обитающей рыбы в самой Волге никогда не отмечалось. С созданием Рыбинского водохранилища коренным образом изменились природные условия ранее существовавших здесь водоемов. В видовом составе и биологии ихтиофауны, населявшей рр. Волгу, Мологу и Шексну, которые частично вошли в состав водохранилища, уже на протяжении первых лет существования нового водоема произошли значительные изменения (Васильев, 1950). К этим изменениям относится и появление в водохранилище ряпушки, отмечаемое рыбаками начиная с 1943 г.

К настоящему времени установлено, что в озерах бассейна Верхней Волги водятся ряпушки, относящиеся к двум видам — *Coregonus albula* и *C. sardinella*. Ряпушка Переславского озера выделена П. Г. Борисовым (1924) в особый подвид *Coregonus albula pereslaviensis*. Принадлежность ряпушки Белого озера к виду *Coregonus sardinella* определена П. А. Дригиным (1933), относящим ее к установленному им новому подвиду *Coregonus sardinella vassicus*.

В 1944—1946 гг. попадания ряпушек в Рыбинском водохранилище в промысловые орудия лова были редки, и собрать какой-либо материал по этой рыбе не представлялось возможным. Только в 1947 г. нам был доставлен экземпляр ряпушки, пойманный неводом 3 ноября у выхода р. Сутки в Волжский отрог водохранилища. Это оказалась самка, 19,5 см абсолютной длины и 18,0 см длины до конца средних лучей хвостового плавника, весом 70 г, с икрой в стадии IV—V; возраст — 2+. Просчет меристических признаков — лучей в D и A и жаберных тычинок показал, что эта ряпушка отличается от группы ряпушек, относимых к виду *Coregonus albula*. В дальнейшем нами было собрано несколько экземпляров ряпушки в 1948 г.; в 1949 г., когда встречаемость ряпушек в промысловых уловах стала более частой, мы получили возможность собрать и остальной материал, послуживший основанием для настоящего сообщения. Весь материал получен в Волжском отроге водохранилища из уловов колхозов «Новая жизнь» и «Большая Волга» и частично из своих уловов сетями.

Определяя систематическое положение ряпушки из Рыбинского водохранилища, мы придавали наиболее существенное значение признакам меристическим, менее подверженным влиянию индивидуальных ошибок при исследовании и не зависящих от состояния зрелости, упитанности,

Таблица 1

Сравнительная характеристика рывушки из Рыбинского водохранилища и Белого озера (по меристическим признакам)

Признаки	n	Рыбинское водохранилище			Белое озеро (по Дрягину)			σ	$\pm \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1 + m_2}}$
		размах колебаний	$M \pm m$	σ	n	размах колебаний	$M \pm m$		
Число лучей в D . . .	25	III—IV 9—11	9,9 \pm 0,07	\pm 0,59	50	III—IV 9—12	9,66 \pm 0,092	\pm 0,651	\pm 2,10
Число лучей в A . . .	22	III—IV 12—17	14,0 \pm 0,26	\pm 1,22	50	III—IV 12—16	13,7 \pm 0,094	\pm 0,663	\pm 1,10
Число лучей в P . . .	20	I 13—14	13,6 \pm 0,15	\pm 0,67	50	I 12—15	13,56 \pm 0,106	\pm 0,753	\pm 0,21
Число лучей в V . . .	20	I 9—10	9,8 \pm 0,091	\pm 0,40	50	II 9—11	9,92 \pm 0,062	\pm 0,440	\pm 1,10
Число чешуй в боковой линии	23	61—72	64,7 \pm 0,06	\pm 2,08	50	62—74	67,52 \pm 0,411	\pm 2,904	\pm 6,96
Число позвонков . . .	25	53—57	54,5 \pm 0,16	\pm 0,80	16	53—56	54,37 \pm 0,105	\pm 0,920	\pm 0,64
Число жаберных тычинок	19	36—41	38,5 \pm 0,41	\pm 1,79	50	36—44	39,18 \pm 0,274	\pm 2,007	\pm 1,28
Число пилорических придатков	11	43—67	—	—	16	42—67	54,5 \pm 1,25	\pm 5,000	—

степени наполнения желудка пищей, неоднородного воздействия фиксации при различных сроках хранения и т. д. Из пластических признаков нами избраны лишь такие, на которые в меньшей степени могут повлиять указанные моменты, а именно: длина и высота D , длина и высота A , длина головы и длина хвостового стебля. Дробление нашего небольшого материала по полам мы считали нецелесообразным, тем более, что материалы по белозерской ряпушке, приведенные в работе П. А. Дрягина (1933), не показывают явного различия между самцами и самками; по этим материалам, самцы от самок отличаются лишь длиной тела.

Меристические и пластические признаки ряпушки из Рыбинского водохранилища приведены в табл. 1 и 2 и тут же для сравнения — признаки ряпушки из Белого озера по П. А. Дрягину (1933). Материал в таблице дается по самцам и самкам вместе.

Таблица 2

Сравнительная характеристика ряпушки из Рыбинского водохранилища и Белого озера (по пластическим признакам)

Признаки	Рыбинское водохранилище			Белое озеро (по Дрягину)		
	n	размах колебаний, см	M , см	n	размах колебаний, см	M , см
Длина основания D	22	10,6—13,5	12,1	50	9,9—14,6	12,0
Высота D	22	15,2—21,2	19,1	50	17,4—21,0	19,1
Длина основания A	23	13,3—18,0	15,5	50	13,2—18,9	15,7
Высота A	23	11,2—14,7	12,7	50	10,1—13,8	12,1
Длина хвостового стебля	23	10,0—15,2	12,6	50	10,8—15,2	12,8
Длина головы	23	16,7—21,2	19,7	50	18,2—20,3	19,3

Анализ материала таблиц показывает сходство ряпушек из Рыбинского водохранилища и Белого озера по всем признакам, кроме одного — количества чешуй в боковой линии. Следует, однако, сказать, что и эмпирический ряд и вычисленный нами теоретический ряд (57,42—71,98) количества чешуй в боковой линии у ряпушки из водохранилища полностью укладывается в теоретический ряд (57,36—77,68), приведенный П. А. Дрягиным для белозерской ряпушки, а поэтому значительное расхождение рядов, установленное вычислением по формуле

$$\frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}},$$

указывает лишь на неполноту рядов вследствие малого количества экземпляров, взятых для исследования. Поэтому, не считая некоторого расхождения в количестве чешуй в боковой линии, в данном случае не показательно, по ряду других признаков ряпушка из Рыбинского водохранилища должна быть отнесена к подвиду *Coregonus sardinella vessicus* Drjagin.

Ряпушка из Рыбинского водохранилища, так же как и белозерская ряпушка, четко отличается от рипуса большим количеством лучей в D (9,9 и 9,7 против 8,6) и в A (14,0 и 13,7 против 11,3), меньшим количеством жаберных тычинок (38,5 и 39,2 против 49—50) и более крупной чешуей (11.—64,7 и 67,5 против 82—83). По этим признакам ряпушка из водохранилища никак не может быть принята за рипуса, икра которого в 1945 г. была перевезена в водохранилище (это мероприятие, повидимому, не имело положительного результата).

Описываемая ряпушка, отличная по своим систематическим признакам от переславской, не может происходить и из Переславского озера. Переславская ряпушка должна была прежде появиться в стоящем выше Рыбинского Угличском водохранилище, с которым Переславское озеро связано р. Б. Перль (Волжская). Никаких сведений о появлении ряпушки в Угличском водохранилище до сих пор (1950 г.) не имеется.

Таким образом, единственный возможный источник происхождения ряпушки Рыбинского водохранилища — это Белое озеро и единственный возможный путь — р. Шексна, вытекающая из него.

Прежде, до конца XIX в., до сооружения на Шексне плотин и шлюзов для судоходства (в 1896 г.), р. Шексна была миграционным путем многих волжских рыб — осетровых, белорыбицы, сазана. Повидимому, этим же путем волжские рыбы берш и чехонь проникли в свое время в Белое озеро, где и акклиматизировались. Заходила в Шексну и спускалась по ней до Волги включительно и белозерская рыба, о чем в литературе имеется немало указаний (Арнольд, 1925; Жданов, 1907; Кесслер, 1870; Кучин, 1902, 1905). В этих указаниях говорится главным образом о снетке лишь потому, что снеток — массовая стайная рыба — легче других поддается наблюдению; кроме того, периодическое падение уловов снетка, одной из основных промысловых рыб Белого озера, вызывало к ней повышенный интерес. И. В. Кучин (1905) наблюдал проход между брусьями Крохинской плотины на Шексне не только снетка, но и других более крупных рыб: «четырёхфунтовые и более крупные рыбы...» (стр. 6).

Из этого следует, что возможность проникновения в водохранилище белозерских рыб по Шексне не подлежит сомнению, и рыбинская (будем ее так называть) ряпушка является выселенцем из Белого озера.

Наши сборы рыбинской ряпушки распределяются по времени следующим образом:

	6—9/IV	27—30/VII	16/VIII	7—8/IX	24/X	XI	14/XII	Всего
Количество экземпляров	9	9	8	4	2	2	8	42

Эти данные показывают, что сборы протекали с начала апреля до середины декабря, захватывая значительную долю основного летнего вегетационного периода, а поэтому и размах колебаний в наблюдаемых нами размерах и весе довольно велики.

В нашем материале представлены две возрастные группы: сеголетки (0+) — 42,9% и двухлетки (1+) — 57,1%. Небольшой по количеству особей материал не отражает, повидимому, полностью возрастного состава стада рыбинской ряпушки. Нам известны попадания особей, имеющих несомненно больший возраст, примером чего может служить ряпушка-трехлетка (2+), описанная выше¹. Однако численность старших возрастных групп в водохранилище и не может быть велика, ибо в молодом стаде рыбинской ряпушки еще не могло накопиться большое число старых особей.

В табл. 3 наблюдаемые и расчисленные размеры рыбинской ряпушки представлены в сравнении с размерами белозерской ряпушки (по Дрягину, 1933).

¹ Оставленная в коллекции, эта ряпушка в дальнейшие расчеты не вошла. Мы полагаем, что эта особь не выросла в водохранилище, а пришла из Белого озера.

Таблица 3

Сравнения размеров рыбинской и белозерской ряпушек

Размеры, см	Рыбинское водохранилище			Белое озеро (по Дрягину)					
	воз- раст	♂+♀	n	пол не- опре- делен	n	♂	n	♀	n
Наблюдаемые									
Абсолютная длина . . .	0+	12,2	18	10,4	18	—	—	—	—
Длина до конца сред- них лучей С	0+	11,1	18	9,4	18	—	—	—	—
Абсолютная длина . .	1+	18,0	22	—	—	14,4	16	15,1	70
Длина до конца сред- них лучей С	1+	16,4	24	—	—	12,8	16	13,3	70
Расчисленные (по формуле Е. Леа)									
Длина до конца сред- них лучей С	1	10,3	24	—	—	9,7	16	9,4	70

Судя по приведенным в табл. 3 фактическим данным, ряпушка из Рыбинского водохранилища растет лучше ряпушки из Белого озера. Расчисленные данные также показывают более высокие темпы роста рыбинской ряпушки.

Та же картина наблюдается в весовом росте: рыбинская ряпушка в возрасте 0+ весит в среднем 13,7 г, в возрасте 1+ — 51,6 г (самцы и самки вместе), тогда как сеголетки белозерской ряпушки, по данным П. А. Дрягина, имели вес 9,0 г, двухлетки: 26 г — самцы и 32 г — самки; в отдельных случаях сеголетки рыбинской ряпушки достигают 20 г, двухлетки — 80 г. Вообще же наблюдаемая у рыбинских ряпушек неравномерность в размерах и весе в пределах одной возрастной группы, мы полагаем, объясняется одновременностью сбора наших материалов, а может быть, и присутствием, помимо родившихся и выросших в водохранилище, особей, поступающих из Белого озера.

Таким образом, есть, повидимому, основание утверждать, что белозерская ряпушка, попав в условия нового водоема — Рыбинского водохранилища, показала в нем значительно лучший рост, нежели в своем исходном водоеме. Случаи лучшего роста ряпушек при переселении в новые водоемы, ранее ими не обитаемые, в рыболовной практике известны давно и неоднократно отмечались в специальной литературе (Берг, 1948, 1949; Дрягин, 1933, 1947; Лебедищев и Эглит, 1907, и др.).

Наши сборы состоят на 37,8% из самцов и на 62,2% из самок; для белозерской ряпушки П. А. Дрягин (1933) также отмечено преобладание самок над самцами.

Степень половой зрелости рыбинской ряпушки представлена в табл. 4.

Анализ табл. 4 показывает, что самцы могут достигать половой зрелости на первом году и, повидимому, не единичные особи, а в массе; длина их до конца средних лучей С, по нашей декабрьской пробе, — 12,0—13,0 см. Самки созревают только на втором году: длина их в июле 14,0—16,0 см, в августе — 16,0—17,5, в декабре — 17,5—18,0 см. Часть самцов созревает, очевидно, также лишь на втором году.

Таблица 4

Степень половозрелости рыбинской ряпушки в различные сезоны

Возраст и пол	n	Апрель	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
0+ { ♂♂ ♀♀ juv.	11 3 5	I—II (1) II (1) — (4)	— — —	— — —	II (3) — (1)	III (2) — —	— — —	VI (5) I—II (2) —
1+ { ♂♂ ♀♀	3 20	— II (3)	I—II (1) I—II, II (8)	III (1) II—III, III (7)	— —	— —	— V (2)	VI (1) —

Состояние зрелости половых продуктов в декабре у многих особей (и самцов, и самок) со всей очевидностью свидетельствует о факте нереста ряпушек в водохранилище, и, судя по наличию в наших пробах значительного количества сеголетков, нерест имеет положительные результаты.

Мы высказывали ранее сомнение, и сейчас для нас неясно, каким образом рыбинская ряпушка может размножаться в водохранилище в условиях огромного падения уровня в осеннее и зимнее время.

Как известно, озерные ряпушки мечут икру на чистых, незапленных песчаных и каменистых грунтах, на глубине 1—3 м, причем инкубация икры длится около 5 месяцев. В период с ноября по апрель в водохранилище падение уровня за истекшие годы достигало величин около 3,0—3,5 м; если к этому прибавить еще толщину льда, равную примерно 60—80 см, то окажется, что поверхностный более чем 4-метровый слой воды непригоден для размножения.

Однако молодь ряпушки в водохранилище есть, и следовательно, нерест где-то происходит. По поводу мест нереста и условий, при которых нерест может иметь положительные результаты, пока можно высказать только несколько предположений.

1. Нерест может происходить в речках-притоках, выше подпора их водами водохранилища. Озерные ряпушки, как правило, не поднимаются для икрометания в реки. В данном же случае, если допустить, что рыбинская ряпушка несколько изменила свое поведение, икрометующим особям необходимо подняться на несколько десятков километров для достижения неподтопленной водохранилищем зоны с чистыми песчаными и каменистыми грунтами. Такая «миграция» ряпушек должна происходить в ноябре — декабре. Как раз в этот период, когда в речках в зоне подпора, где в течение лета скапливаются богатые органическими веществами сносы, до сих пор ежегодно наблюдаются заморы той или иной силы. Трудно ожидать, чтобы ряпушка — рыба, требовательная к содержанию кислорода, пошла в эти, во всяком случае обедненные кислородом, воды. Среди выловленной в речках, в заморной зоне, так называемой «духовой» рыбы ряпушек никогда наблюдать не приходилось. Повидимому, возможность нереста в речках-притоках маловероятна.

2. Нерест может происходить в обычные сроки на глубине, превышающей величину падения уровня в посленерестовый период, т. е. глубже 4 м. В Волжском отроге водохранилища, по склону бывшего правого берега Волги, имеются на глубинах более 4 м песчаные и каменистые грунты, вероятно пригодные для откладывания икры. Этот пример, связанный с изменением поведения (икрометание в более глубоких местах), может иметь некоторое распространение.

3. Нерест может происходить на глубине 2—3 м в более поздние сроки — в конце декабря и в январе, когда уровень воды уже значительно упал и дальнейшее его падение до апреля не приведет к обсыханию мест закладки икры и не вызовет ее гибели.

4. Икра, отложенная на песчаных и каменистых склонах бывших русел рек, на обычных для ряпушки глубинах, может скатываться в более глубокие слои, за пределы возможного падения уровня. Усиливающееся с падением уровня течение в бывших руслах может способствовать этому.

Возможно, все три последних случая одновременно имеют место в водохранилище, чем и обеспечивается появление приплода ряпушки.

При всех обстоятельствах особые условия водохранилища должны привести к биологическим и, возможно, морфологическим отклонениям рыбинской ряпушки от ее исходной формы, так как «изменение условий среды приводит к изменению организма, ибо организм и его среда есть единство — саморазвивающаяся система. Среда вида определяется его морфобиологической спецификой и без вида не существует как среда» (Никольский, 1950, стр. 7).

В свете современных представлений, внесенных в познание биологических процессов учением Мичурина — Лысенко, становится понятным возникновение многообразия форм ряпушек, о которых более 80 лет назад писал К. Ф. Кесслер (1868). Это положение относится ко всему роду *Coregonus*, весьма пластичному, дающему, как мы теперь знаем, огромное разнообразие форм под воздействием разных, часто незначительных, изменений в условиях среды.

Появление ряпушки в водохранилище — факт большого хозяйственного значения; ряпушка будет способствовать более полному использованию пищевых ресурсов водохранилища (планктона); если же рыбинская ряпушка будет потребителем и фитопланктона, как это указано И. Н. Арнольдом (1925) для белозерской ряпушки, то она будет наиболее рентабельной в водохранилище рыбой, переводящей частично первопродукцию водоема непосредственно в хозяйственно ценный продукт — рыбу. По своим пищевым и вкусовым достоинствам ряпушка — ценнейшая среди рыб водохранилища.

Говорить о промысловом значении ряпушки в водохранилище пока не приходится. Как специального промысла, так и специальных орудий ее лова нет; случаи попадания ряпушки немногочисленны. В уловах неводами ряпушка почти всегда появляется небольшими стайками, не более нескольких десятков экземпляров за притонение; более крупные уловы в настоящее время редки. Лов неводами в водохранилище производится в прибрежной части, охватывая лишь мелководную зону с глубинами, не превышающими 6—8 м. Пространства открытой воды с большими глубинами, места, характерные для обитания ряпушек вне времени нереста, вообще почти не облавливаются, и тем более орудиями, могущими захватить ряпушку. Нам думается, что это одна из причин случайности и ограниченности уловов ряпушки. Эти уловы пока не могут служить и достаточным показателем величины запасов ряпушки в водохранилище. Однако из соображений воспроизводства и количественного развития стада ряпушки едва ли сейчас следует говорить о развитии ее промысла. Опытный лов, который необходимо организовать, в ближайшие год-два выявит истинное положение с ряпушкой. Ряпушку, вылавливаемую рыбаками, на промысловых пунктах не отсортировывают, она входит в состав категории «мелочь-неразбор», компонентами которой обычно бывают плотва, окунь, ерш, густера, мелкий лещ и синец, судачок и прочая мелочь весом менее 100 г, чаще даже менее 50 г, экземпляр.

В трех видовых анализах промысловой категории «мелочь-неразбор», сделанных нами 27 июля, 24 октября и 14 декабря 1949 г., ряпушка составила в среднем по количеству экземпляров 0,74%, по весу — 1,25%; всего в трех пробах было 1088 экз. рыб разных видов, общим весом 41 418 г. В пробе от 16 августа 1949 г., весом 7722 г, взятой из нерассортированного улова неводом, непосредственно на тоне, ряпушки оказалось по количеству особей 1,54%, по весу — 0,62%. Всего в этой пробе было 65 рыб. Основную массу составляли: плотва — весом в среднем 101 г, лещ — 412 г и судак — 193 г.

Рыбинская ряпушка проникает и в нижний бьеф водохранилища. Через турбины гидроэлектростанции Рыбинского водохранилища проходит без видимых повреждений значительное количество рыбы, преимущественно мелкой, главным образом снетка. Спустившаяся из водохранилища рыба в огромных количествах накапливается и отстает в заливе под плотиной, лежащем в стороне от струй воды, прошедшей через турбины.

7 сентября 1949 г., наблюдая за опытным ловом в этом заливе, мы имели возможность сделать поштучный видовой анализ улова. Каждое притоение невода, с ячеей в мотне размером 15—16 мм от узла до узла, давало более 2 ц рыбы. Анализ пробы (1506 рыб), состоявшей более чем на 99% из снетка, показал присутствие в улове и ряпушки в количестве 0,26%.

Проникновение ряпушки в нижний бьеф Рыбинского водохранилища и одновременное попадание ее в уловах в Волжском отроге водохранилища свидетельствуют о широком распространении ее во всем водоеме, в том числе в открытой и предплотинной частях. Проход рыбы через турбины и шлюзы лишний раз подтверждает возможность и вероятность проникновения белозерской рыбы в водохранилище через плотины на р. Шексне. Не подлежит сомнению, что строящиеся ниже по Волге новые водохранилища в кратчайшее время будут заселены рыбами, встречающимися в Рыбинском водохранилище.

Изложенный материал позволяет высказать несколько пожеланий относительно воспроизводства рыбинской ряпушки и дальнейших наблюдений за ее развитием.

1. Не разрешая пока промысла ряпушки, следует организовать ее опытный лов, охватив по возможности все участки водохранилища.

2. Прялов ряпушки и ныне применяемые в промысле орудия лова при поступлении на рыбоприемные пункты необходимо в обязательном порядке регистрировать, вводя, может быть, несколько повышенную плату за ряпушку (хотя бы как за крупную плотву) и заинтересовав тем рыбаков в более тщательной сортировке рыбы.

3. При возникновении вопроса об интродукции каких-либо рыб-планктофагов, следует иметь в виду наличие в водохранилище целого комплекса их — снетка, чехони, сища, уклей, ряпушки, молоди судака и других рыб.

4. Необходимо всеми мерами способствовать уменьшению в водохранилище количества ерша, обычного пожирателя икры ряпушек.

5. Детальное изучение биологии рыбинской ряпушки, в частности условий ее переста, должно быть включено в планы работ научных организаций, занимающихся исследованиями на Рыбинском водохранилище.

Рыбинская ряпушка (как и ее исходная форма — белозерская), показавшая в водохранилище, поскольку можно судить в настоящее время, способность к выживанию и даже хороший рост в условиях высокой прогреваемости воды (более 20°) и гомотермии, что, повидимому, присуще и Белому озеру, может представить интересный объект для акклиматизации в новых, южнее расположенных водоемах.

В заключение следует отметить, что Рыбинское водохранилище в настоящее время является наиболее южным в европейской части СССР пунктом распространения ряпушек вида *Coregonus sardinella*.

ЛИТЕРАТУРА

- А р п о л ь д Н. Н. 1925. Материалы по описанию рыболовства на озере Белом. Изв. отд. прикл. ихтиол. и научно-пром. исслед., т. III, вып. 1.
- Б е р г Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 1. Изд-во АН СССР.
- Б е р г Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Части 2 и 3. Изд-во АН СССР.
- Б о р и с о в Н. Г. 1924. Ряпушка озера Переславского. Тр. Научн. ин-та рыбного хоз-ва, т. 1.
- В а с и л ь е в Л. И. 1950. Материалы к формированию ихтиофауны Рыбинского водохранилища. Тр. биостанции «Борок» АН СССР, т. 1.
- Д р я г и н П. А. 1933. Белозерская ряпушка и вопрос акклиматизации сиговых в Белом озере. Изв. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. XVI.
- Д р я г и н П. А. 1941. Об акклиматизации переславской ряпушки. Изв. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. XXIV.
- Д р я г и н П. А. 1947. Об определении потенциального роста и потенциальных размеров рыб. Изв. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. XXVI, вып. 1.
- Ж д а н о в Д. П. 1907. Заметки по рыболовству на озерах Северного края. Вестн. рыбпром., № 2.
- К е с с е л ь е р К. Ф. 1868. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края. Тр. I съезда русск. естествоисп. Приложение. СПб.
- К е с с е л ь е р К. Ф. 1870. Об ихтиологической фауне реки Волги. Тр. СПб. об-ва естествоисп., т. 1.
- К у ч и н И. В. 1902. Исследование рыболовства на Белоозере, озере Чароидском или Воже и других озерах Белоозерского и Кирилловского уездов Новгородской губернии. Вестн. рыбпром., № 6, 7 и 8.
- К у ч и н И. В. 1905. Зимний тагасный лов белозерского снетка и его экономическое значение. Вестн. рыбпром., № 1.
- Л е б е д н и ц е в А. А. и Э г л и т П. И. 1907. Нерест ряпушки (*Coregonus albula* L.) в казенном озере Пестово за 1907 год (из лаборатории Никольского рыбоводного завода). Вестн. рыбпром., № 12.
- Н и к о л ь с к и й Г. В. 1950. Частная ихтиология. Изд-во «Советская наука».

А. В. А С С М А Н

К ВОПРОСУ О РОЛИ ОРГАНИЗМОВ БЕНТОСА В ПРОЦЕССАХ
САМООЧИЩЕНИЯ ТЕКУЧИХ ВОД*(Кафедра гидробиологии МГУ)*

ВВЕДЕНИЕ И ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

Вопросы самоочищения водоемов приобретают за последние годы все большее значение в связи с ростом городов, развитием промышленности и усиливающимся загрязнением водоемов, особенно рек, в которые спускаются сточные воды.

По вопросам самоочищения водоемов в литературе имеется значительное количество работ, причем наиболее ранние из них относятся к 90-м годам прошлого столетия. Эти работы велись по нескольким направлениям: одна группа авторов считала самоочищение физико-химическим процессом; другая признавала единственным фактором самоочищения деятельность микробов; третья констатировала, наряду с ролью микробов, значительную роль других организмов, в частности простейших (главным образом ресничных инфузорий).

Большое число работ посвящено изучению влияния организмов планктона на процессы самоочищения, причем доказано положительное влияние этих организмов (в смысле самоочищения), в частности благодаря фотосинтетической реэрации, вызываемой фитопланктоном.

Ряд работ посвящен влиянию на процесс самоочищения физико-химических факторов (атмосферного кислорода, температуры, действия грунтов и т. д.).

Но работ, посвященных изучению влияния бентоса на самоочищение водоемов, в литературе нами не встречено.

Наиболее многочисленна группа работ, посвященных роли микробов и инфузорий в самоочищении водоемов.

Вначале многие авторы объясняли весь процесс самоочищения деятельностью одних только бактерий; позднее рядом экспериментов было доказано, что бактерии выполняют основную «работу» в самоочищении, но в отсутствии инфузорий процесс этот значительно задерживается вследствие чрезмерного размножения бактерий и отсутствия осаджения нерастворенных органических веществ. Вопрос стоял так: какие организмы производят главную «работу» при самоочищении—бактерии или инфузории?

Гунтемюллер (Hunttmüller, 1905), Либман (Liebmann, 1936) и др. склонялись в пользу бактерий; Кисскальт (Kisskalt, 1915) и Кирязидес (Kyriasides, 1931) считали, что самоочищение вызывается инфузориями. Убивая простейших в сосуде с водой

посредством стерилизации нагреванием и различными ядами, причем взрослые формы бактерий также погибали, а споры их сохраняли свою жизнеспособность и затем давали новые поколения бактерий, многие авторы на ряде опытов доказали, что в отсутствие инфузорий процесс самоочищения сточных вод хотя и происходит, но значительно замедляется, и вода остается мутной, со специфическим гнилостным запахом. Такие опыты делали Кисскальт (Kisskalt, 1915), Кириази́дес (Kyriazides, 1931), Либман (Liebmann, 1936), Филь (Viehl, 1937) и др. Опытами этих авторов было доказано также, что инфузории пожирают бактерий и переваривают их, предотвращая этим их разложение при отмирании, которое могло бы вызвать вторичное загрязнение водоема.

Либман своими опытами показал, что каждой стадии самоочищения воды соответствуют определенные виды инфузорий, которые, последовательно сменяя друг друга, являются индикаторами различных стадий разложения органических веществ. Он доказал, что бактерии пожираются инфузориями, и пришел к выводу, что простейшие не могут быть активным фактором самоочищения, которое происходит за счет деятельности бактерий. Инфузории являлись при этом лишь потребителями бактериальной флоры и сами непосредственно не участвуют в разложении органических соединений.

Кисскальт и Кириази́дес также подтвердили экспериментально потребление бактерий инфузориями, причем Кириази́дес считает, что инфузории пожирают бактерий в мертвом виде. Кисскальт же считает, что большая часть процесса самоочищения выполняется простейшими, хотя и бактерии принимают в этом некоторое участие.

Филь детально исследовал химические, физические и биологические процессы, протекающие при самоочищении сточных вод, причем опыты ставились им в аэробных и анаэробных условиях, в стерилизованной и нестерилизованной воде и продолжались не только в период первой фазы самоочищения — окисления органических веществ, но и в течение фазы нитрификации. Он, как и Либман, в своих опытах наблюдал последовательную смену разных видов простейших, всплеску размножения бактерий и затем резкое падение их количества в течение первых 4—6 дней, а также установил явление уничтожения бактерий инфузориями. Филь пришел к заключению, что окисление растворенных органических веществ выполняется бактериями без заметного участия инфузорий. Осаждение же, коагуляция и адсорбция коллоидов связаны с присутствием простейших, главным образом ресничных инфузорий. Они регенерируют частицы ила, восстанавливают его адсорбирующую способность и ускоряют этим процесс адсорбции. Полное очищение может быть достигнуто и силами одних бактерий, но тогда оно происходит значительно медленнее. Значение инфузорий сильнее всего выявляется в отношении увеличения прозрачности воды при самоочищении, а также в удалении бактерий после того, как они выполнили свою роль в самоочищении водоема.

Баттерфильд и Парди (Butterfield a. Purdy, 1931) видят главную роль простейших при самоочищении в удержании количества бактерий ниже границы насыщения, благодаря чему размножение бактерий происходит энергичнее. При этих условиях продуктивный обмен веществ протекает более интенсивно.

По Мюллеру (Müller, 1912), количество кислорода, требуемое для роста *Bacterium fluorescens* и *B. coli*, в 10 раз более количества, необходимого для их поддержания. Парди (Purdy, 1928) также указывает, что некоторые из сапробных организмов могут потреблять очень большое количество бактерий, причем планктон одновременно сильно возрастает в числе экземпляров (под планктоном он здесь понимает главным образом простейших).

Н. В. Воронков (1915), описывая процесс самоочищения, происходящий в реках, утверждает, что деятельность бактерий сводится к минерализации органических веществ. Развитие бактерий является показателем загрязнения реки и вызывает к жизни питающийся ими мир инфузорий.

По опытам Я. Я. Никитинского (1938), одна инфузория в час пожирает до 30 000 бактерий.

М. А. Мессиева и В. Я. Панкратова (1941), изучая разложение фитопланктона в естественном водоеме и выясняя скорость и направление распада его соединений под влиянием микроорганизмов при различных условиях, пришли к выводам, что: а) преобразование органических составных частей синезеленых водорослей зависит от жизнедеятельности микробов и от работы ферментов; б) ферментативные процессы ведут к распаду растворимых углеводов и белков, но жиры и клетчатка этими процессами не затрагиваются; в) микробиологические процессы приводят к разложению клетчатки и других углеводов, которое идет быстрее, чем ферментативным путем; г) перед ледостоем в открытой части озера имеется много фитопланктона в состоянии быстрого разложения; д) организмы фитопланктона в этот период окружены громадным числом микроорганизмов, участвующих в их разложении. Таким образом, необходимо признать, что основную роль в процессе самоочищения играют бактерии; однако деятельность инфузорий значительно ускоряет ход этого процесса. Значение организмов планктона в самоочищении исследовалось в ряде работ. Б. С. Алексеев и

К. А. Мудрецова (1936, 1937) показали, что преобладающим фактором в изменениях концентрации в воде азотистых соединений в период «цветения» подоёма является фитопланктон, а не бактерии. В их работе с культурой *Pediastrum Boryanum* было установлено, что развитие фитопланктона в водоеме в значительной мере определяется наличием в воде азотистых соединений в форме нитратов и солей аммония.

Следовательно, фитопланктон принимает в самоочищении косвенное участие, путем продуцирования кислорода, необходимого для окисления растворенных органических веществ, а также прямое участие путем усвоения образовавшихся в результате этого окисления азотистых соединений.

Н. Н. Фадеев (1930) ставит вопрос: какой из двух биоценозов — планктон или бентос — имеет наибольшее значение при оценке степени загрязнения воды в реках. Отвечая на него, автор говорит, что «При санитарно-биологических исследованиях текущих водоемов, тщательное изучение обитателей имеет первенствующее значение и важнее исследования планктона». Однако автор не отрицает и значения планктона в самоочищении, считая, что этот вопрос еще недостаточно изучен.

В работе Г. И. Долгона и В. Н. Кононова (1928) дается отчет об обследовании р. Клязьмы с точки зрения оценки организмов планктона и бентоса как показателей разных зон загрязнения.

С. Н. Скадовский (1941) описывает результаты своих наблюдений над деятельностью дафний, являющихся фильтраторами и седиментаторами нерастворимых веществ, которые находятся в воде.

Баттерфильд, Парди и Терио (Butterfield, Purdy a. Theriault, 1931) доказывают, что окисление происходит лишь в присутствии бактерий, но до момента их предельного размножения, после чего окисление прекращается и возобновляется лишь при внесении в культуру инфузорий (*Colpidium*), питающихся бактериями и снижающих таким образом их число ниже предела насыщения. Этим вызывается новая вспышка размножения бактерий, а следовательно, и усиленного окисления органических веществ.

В другой статье Баттерфильд и Парди (Butterfield a. Purdy, 1931) под работой планктона по самоочищению водоемов также понимают поглощение бактерий планктонными инфузориями.

Парди (Purdy, 1928) высказывает мысль, что организмы планктона своим энергичным движением в загрязненных водах способствуют более полному их перемешиванию в начальных стадиях самоочищения, а зеленые водоросли участвуют в нем посредством продуцирования кислорода в процессе фотосинтеза.

Рудольфе и Гейкелекиан (Rudolfs a. Heukelekian, 1931) утверждают, что зеленые и синезеленые водоросли содействуют реэрации рек, обогащая их кислородом.

Зилер (Seeler, 1935) изучал влияние сточных вод, спускаемых в реки, на организмы зоо- и фитопланктона. Автор указывает, что планктон является весьма чувствительным индикатором на приток сточных вод. Под влиянием последнего происходит усиленное размножение простейших, колониями частично повреждаются и гибнут, фитопланктон под влиянием промышленных сточных вод снижается в количестве, но под влиянием бытовых сточных вод, наоборот, пышно развивается.

Спитта (Spitta, 1900), на основании проведенных им опытов, приходит к выводу, что не только сапрофитные растения, но и зеленые и диатомовые водоросли и даже высшие водные растения могут усваивать растворенные органические вещества, участвуя таким образом в процессе самоочищения водоемов. Непрямое участие зеленых водорослей в самоочищении, по мнению автора, неоспоримо.

Учитывая, что отмирающие растения, разлагаясь, могут и загрязнять воду, автор считает, что водоросли могут иногда принести больше вреда для самоочищения, чем пользы.

Резюмируя все сказанное, можно констатировать, что, по мнению перечисленных авторов, в процессе самоочищения принимают участие из планктонных организмов: бактерии, простейшие, дафнии и фитопланктон.

Из работ по исследованию роли грунтов водоема в процессе самоочищения следует отметить работы ряда авторов.

Ц. И. Роговская (1936) рассматривает влияние донного ила на загрязненную и чистую воду. Известно, что так называемый «активированный ил», т. е. ил, через который длительно продувался воздух, приобретает способность очищения загрязненных вод. По опытам Ц. И. Роговской, после смешения с илом, взятым с поверхности грунта, окисляемость фекальной жидкости падала через 15 минут на 20%, через 1 час — на 33,7%; через 3 часа — на 39% и даже до 51%.

В опытах с чистой речной водой результаты оказались обратные: после смешения с илом наблюдалось повышение окисляемости воды за счет вымывания органических

веществ из ила. Автор указывает: «Нужно стремиться к тому, чтобы взвешенные вещества располагались в водоеме тонким слоем, так как тогда быстрее идут процессы минерализации и донный ил становится «активным». Этого возможно достичь при спуске сточных вод в водоем в районах с достаточно быстрым течением».

Л. М. Горюхи (1917), излагая технику очистки сточных вод с помощью «активированного» ила, отмечает, что сущность происходящих при этом процессов пока не выяснена. Интенсивная аэрация сама по себе не вызывает нитрификации, но значительно повышает жизнедеятельность биологических агентов нитрификации, благодаря чему «активируется» ил. Для нитрификации наиболее благоприятна довольно высокая температура — около 35°.

М. П. Корсакова (1938) приходит к выводу, что промышленные сточные воды вызывают сильное развитие в донных отложениях гнилостных и десульфуризирующих бактерий, что повышает интенсивность гнилостных и восстановительных процессов, благодаря чему повышается окисляемость воды.

В упомянутой выше работе Снитта автор высказывает мнение, что илообразование приносит вред рекам, создавая длительный источник загрязнения.

Г. Мар (1937) констатирует, что тонкий речной ил может оказывать такое же опасающее действие, как и «активированный» ил, извлекая загрязнения посредством адсорбции. «Благодаря жизнедеятельности бактерий он все время сохраняет эту свою способность», — говорит автор.

В работе Н. Г. Захарова (1925) отмечается, что наилучшими показателями степени загрязнения водоема являются микроскопические формы донного населения рек.

Батчер, Пентеллоу и Вудли (Butcher, Pentelow a. Woodley, 1930) на основании проведенных ими наблюдений приходят к выводу, что процессы фотосинтеза водорослей (главным образом диатомовых) и водных макрофитов имеют большое значение для реаэрации рек. Обогащение воды кислородом благодаря фотосинтезу доходило, по их наблюдениям, до 38—54 г O₂ на 1 м² поверхности за сутки.

В работе Б. Л. Исаченко и А. А. Егоровой (1944) излагаются результаты наблюдений на р. Москве и ее притоках в районе Рублева, где первое место по загрязнению занимает р. Сомынка. В илах более загрязненных участков Сомынки наблюдается массовое развитие актиномицетов, вызывающих землястый запах и илус воды как в этой реке, так и в р. Москве.

По качественному и количественному исследованию состава бентоса песчаных грунтов имеются статьи Е. С. Неизвестновой-Жадиной (Neizvestnova-Shadina, 1935; 1937), а по илистым грунтам — В. Г. Санича и Е. И. Балкашиной (1928) и Т. И. Сеницы (1941). Работы эти ставились вне связи с изучением процессов самоочищения.

В. Г. Санич и Е. И. Балкашина (1928) указывают на большее богатство форм в бентосе реки, чем в планктоне. Они отмечают богатое развитие в фитобентосе диатомовых, для илистой же зоны характерны такие формы, как *Arceella* из корненожек, колдоватки — *Rotifer*, *Coleurella*, *Diglena*, *Melopidia*, ряд специфических видов олигохет, нематод.

Е. С. Неизвестнова-Жадина (1937) дает характеристику биоценозов бентоса и их компонентов в речном русле в связи с населяемыми ими речными грунтами, а также характеристику их динамики в зависимости от гидрологических факторов.

При этом делались попытки и количественной оценки микробентоса: приподится величина биомассы микробентоса в р. Оке — около 28 г/м². Таким образом, это весьма многочисленное население, влияние которого на самоочищение водоемов нельзя игнорировать. Между тем, изучению этого влияния уделялось мало внимания. В другой работе этого автора (Neizvestnova-Shadina, 1935) дается описание характерных для реки биотопов крупнозернистого песка на быстром течении, причем ею обнаружено было много новых видов. Как указывает автор, особое внимание обращает на себя господство β-мезосапробов (главным образом речных инфузорий) среди донного населения песчаной береговой зоны реки со слабым наносом ила и слабым течением.

Т. И. Сеница (1941) отмечает роль олигохет и личинок хирономид в минерализации грунтов: питаются органическими веществами сапропеля, они разрушают их в процессе пищеварения, уменьшая этим содержание общего азота и клетчатки в грунте и косвенно способствуя таким образом процессу самоочищения водоема.

Необходимо остановиться также на группе работ, в которых рассматривается влияние на самоочищение различных физико-химических факторов: атмосферного кислорода, температуры и света.

Б. А. Скопинцев и Ю. С. Оичинникова (1934) на основании проведенных ими наблюдений приходят к заключению, что аэрация не сказывается на первой стадии окисления, т. е. на распаде органического вещества; вторая же стадия — нитрификация — ускоряется при аэрации.

Г. В. Стриер (1937а) считает, что атмосферная реаэрация в реках является одним из важных факторов восстановления первоначального содержания растворенного

кислорода. При этом он отмечает увеличение скорости реэрации при наличии быстрого течения на неглубоких перекатах. Коэффициент реэрации, указывает автор, изменяется также в зависимости от температуры. В другой работе Г. В. Стритер (1937b) указывает, что атмосферная реэрация является более существенным источником снабжения водоема кислородом, чем фотосинтез водорослей.

По наблюдениям Шренфера и Чайльда (1937), возрастающая при благоприятных летних температурах скорость окисления снижает загрязнение. Зимой понижение температуры замедляет скорость окисления, и загрязнение мало снижается.

Относительно роли света в самоочищении водоемов мнения авторов различны. Так, Я. Я. Никитинский (1938) отмечает, что роль света в бактериальном самоочищении, по видимому, невелика. Папротия, Рудольф и Гейкелекман (Rudolfs u. Heukelmann, 1931) указывают, что «свет, особенно ультрафиолетовые лучи, стимулирует рост и деятельность зеленых и синезеленых водорослей».

По мнению Кальверта (Calvert, 1933), солнечное освещение в связи с фотосинтетической деятельностью зеленых водорослей является решающим фактором в снабжении водоема кислородом. Атмосферной реэрации автор придает второстепенное значение.

В заключение следует остановиться на некоторых работах, посвященных биохимическим процессам, протекающим при самоочищении водоемов, и методам их изучения.

Б. А. Скопичев и Ю. С. Опцынникова (1934) указывают, что при инкубации воды в склянках окисляемость ее значительно снижается в течение первых 5 дней самоочищения; в дальнейшем величина окисляемости стабилизируется. Нитрификация же наступает на 10—14-й день инкубации.

Фишль (Viehl, 1937), детально изучавший процесс самоочищения, констатирует, что он протекает в две фазы: 1) фаза окисления органических веществ и 2) фаза нитрификации, причем последняя распадается на две стадии: образование нитритов и образование нитратов. Наиболее резкое падение величины окисляемости и БПК наблюдалось им в течение первых 5—8 дней. При постановке опытов в анаэробных условиях окисляемость уменьшалась так же быстро, как и при аэробных условиях, БПК же до 40-го дня почти не изменялось. В анаэробных условиях происходило лишь распадение высокомолекулярных соединений, причем образовывались насыщенные жирные кислоты, аминокислоты и подобные соединения, имеющие очень низкую окисляемость и высокое БПК. На 8-й неделе сильно упало БПК и постепенно уменьшилось содержание общего азота; напротив, содержание органического азота показало максимум, образовавшийся за счет аммиачного азота.

Автор указывает, что при оценке сточных вод на основе только окисляемости или БПК можно прийти к ошибочным выводам, но оба метода, применяемые одновременно, вполне характеризуют степень загрязнения воды.

В начале 3-й недели наступает нитрификация: в течение недели при этом идет образование нитритов, затем, после исчезновения аммиака, начинается образование нитратов, продолжающееся от 33 до 42 дней. При наступлении нитрификации БПК вновь сильно увеличивается и на 16-й день достигает максимума, затем падает.

Фишль указывает также на значение адсорбции и седиментации в процессах самоочищения. Адсорбция происходит под влиянием активированного ила и деятельности ресничных инфузорий, в присутствии которых коллоиды коагулируют и выпадают в осадок, благодаря чему происходит осветление жидкости. Фишль доказал, что в случае уничтожения инфузорий стерилизацией коагуляции коллоидов и их осаждения не происходит, и сточная вода при инкубации остается мутной.

В работе Стритера (1937a) дается анализ самого процесса окисления, который также протекает в две фазы: 1) окисление углеродистых соединений и 2) окисление азотистых соединений. «...нитрификация, — говорит автор, — обычно не имеет места в загрязненных участках реки... Она протекает в последующих зонах, более или менее удаленных вниз по течению от основных источников загрязнения; в районе источников загрязнения протекают процессы окисления первой фазы».

Из приведенного обзора литературы следует, что процесс самоочищения водоемов обусловлен деятельностью следующих основных факторов: бактерий, фитопланктона и зоопланктона (инфузорий и ракообразных). Дополнительное значение при этом имеют адсорбция илом нерастворимых органических веществ, атмосферная реэрация, влияние света и температуры.

Значение же бентоса в самоочищении воды предполагается некоторыми авторами, но не доказано ими.

С. Н. Строганов (1939), оценивая результаты санитарных исследований на загрязненных реках, справедливо указывает, что из этих работ «...с полной убедительностью вытекает необходимость заняться изучением донных отложений в загрязняемых участках рек и вопросом самоочищения дна. Наконец почти не начато изучение небольших речек и ручьев, играющих иногда большую роль в охране крупных водоемов от загрязнения...».

Ценность гидробиологических наблюдений в форме «биологического анализа» с помощью показателей сапробиости, вполне себя оправдавших на сильно загрязненных реках, сама по себе очень невелика, если смотреть на водную флору и фауну лишь как на показатель, а не как на агент самоочищения.

В этой же работе С. Н. Строганов утверждает, что следует с помощью изучения водоемов прийти к познанию всех процессов, происходящих в них при их загрязнении и самоочищении, к установлению методов использования этих процессов в интересах охраны водоемов и к определению возможной на них нагрузки при спуске сточных вод. Конечная задача — управлять процессами самоочищения, содействовать им, использовать их и вместе с тем сохранить и развить эти естественные свойства водоемов.

Мы можем только всецело присоединиться к изложенному здесь мнению С. Н. Строганова о задачах советских гидробиологов в изучении процессов самоочищения водоемов.

ОПИСАНИЕ ВОДОЕМА

Объектом данной работы в 1940—1941 гг. и отчасти 1945 г. был приток р. Москвы в районе Рублева — небольшая речка Сомынка, в которую спускаются сточные воды с полей орошения одного санатория. Пами велись наблюдения на отрезке ее после прохождения через очистной пруд при санатории до впадения Сомынки в р. Москву (все расстояние составляет около 3,5 км; см. прилагаемую схематическую карту р. Сомынки — рис. 1). В пруд спускаются сточные воды с полей орошения, около 200 м³ в сутки.

Ширина Сомынки в межень равна в среднем около 4 м, глубина — от 15 до 55 см. Средняя скорость течения в межень составляет 25 см/сек. На изучавшемся отрезке Сомынки в нее впадают 3 ключа. Расход воды в Сомынке составляет в среднем 26 000 м³ воды в сутки. Таким образом получается разбавление сточных вод в 130 раз. Прозрачность воды — более 30 см (по Шенкелю), цветность — от 10 до 20° зимой и 20° летом. Грунт — слабо загрязненный песок и гравий. Зимой Сомынка не замерзает.

Население Сомынки состоит из бентоса (главным образом фитобентоса). Планктон весьма беден. Биоценозы бентоса Сомынки принадлежат (по классификации речных биоценозов, данной Е. С. Неизвестной-Жадиной), к цаммореофильным, причем биоценоз 1-й станции характеризуется, как α -мезосапробный; все же прочие станции заняты β -мезосапробным биоценозом.

В бентосе всех станций преобладают ресничные инфузории, диатомовые водоросли, синезеленые, на 4-й станции — зеленые водоросли и на 6-й станции — олигохеты и коловратки.

Из олигохет на 1-й станции встречается *Tubifex tubifex*, на 6-й станции — *Limnodrilus udekemianus*, *L. claparedeanus* и *L. hoffmeisteri*.

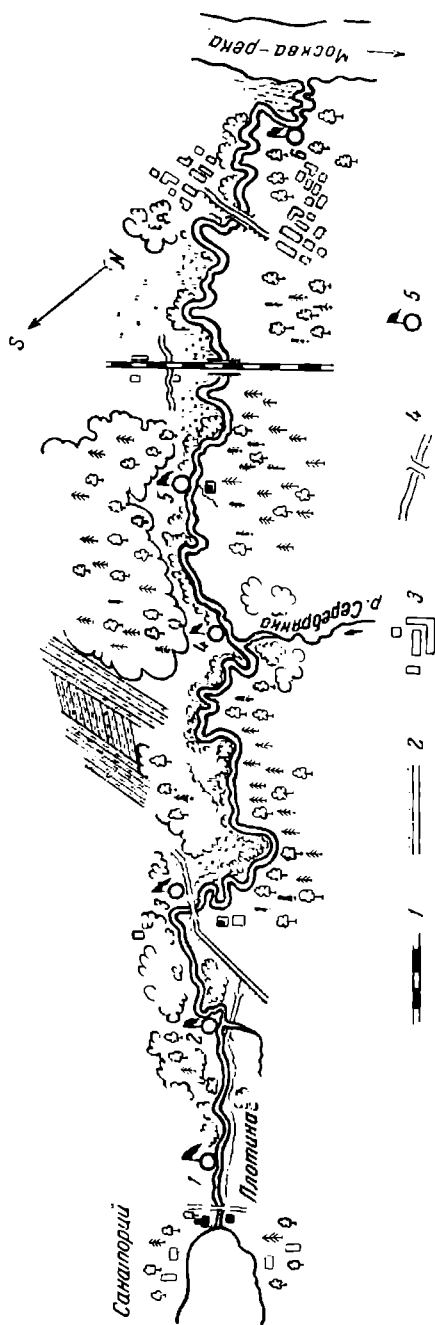


Рис. 1. Схематическая карта р. Сомы с указанием мест взятия проб

1 — железная дорога; 2 — шоссе; 3 — илльные здания; 4 — мост; 5 — точки взятия проб (станции)

Из синезеленых водорослей преобладают *Oscillatoria limosa*, *O. princeps* и *Anabaena flos-aquae*; из диатомовых — *Synedra ulna*, *S. acus*, *Navicula affinis*, *N. viridis*, *N. major*, *Nitzschia linearis*, *Pleurosigma angulatum*; из зеленых водорослей — *Eugleninae* (*Euglena*, *Trachelomonas*). По количеству и качественному разнообразию на первом месте в фитобентосе стоят диатомовые водоросли.

СОДЕРЖАНИЕ И МЕТОДИКА РАБОТЫ

При наблюдениях на р. Сомынке нами было на ней выбрано 6 станций (для взятия проб воды и грунта с бентосом), помеченных на прилагаемой схематической карте (рис. 1). На этих станциях брали пробы воды для исследования содержания кислорода, общего азота, окисляемости воды и БПК (биохимическое потребление кислорода). Пробы бентоса брали с помощью металлических гильз (диаметр гильзы — 2,8 см, высота — 11 см), объем которых составлял 70 см³. На каждой станции брали по 9 проб: по 3 гильзы в 3 пунктах по поперечному разрезу речки — у берегов и в середине. Пробы брали на каждой станции 2—5 раз в течение года. Состав бентоса изучали на живом материале под микроскопом тотчас же после взятия проб, причем трудность подсчета организмов, двигающихся среди песчинок, делала невозможным получение точных количественных данных. Пришлось ограничиться ориентировочной количественной оценкой по 5-бальной системе. Просматривали 5—6 см верхнего слоя столбика грунта из каждой гильзы. Планктон брали сетной и отстойный.

Определение олигохет было проведено проф. Д. А. Ласточкиным. Определение фитобентоса проводилось автором, и списки форм сличались затем со списками форм фитобентоса, составленными в 1939—1940 гг. для р. Сомынки П. П. Усачевым и В. И. Есыревой. Личинки подонок и кулицид, а также моллюски, коловратки и ракообразные определялись автором.

Кроме наблюдений на водоеме, наша работа включала также проведение серии экспериментов в лабораторных условиях по изучению процесса самоочищения воды. Эксперименты ставили как в сосудах со стоячей водой, так и в проточном аквариуме, которые заряжали грунтом с бентосом, взятым непосредственно из р. Сомынки. В экспериментах исследовали воду из р. Сомынки и водопроводную с искусственно внесенным в нее и заранее определенным загрязнением (мясная вытяжка и раствор пептона с сахарозой).

В работе Баттерфилда (Butterfield, 1929) излагается методика проведения опытов по изучению естественного самоочищения воды и приготовления среды, аналогичной естественной стоячей воде. Такая среда должна представлять питательную жидкость (декстроза и пептон) для бактерий и планктона. Концентрацию пептона и декстрозы автор предлагает в 5 мг/л. Допускается замена пептона сульфатом аммония. Такая среда удовлетворяет потребностям роста многих бактерий.

Параллельно проводились опыты по изучению влияния грунтов с бентосом на чистую воду, а также по влиянию бентоса на минерализацию речных грунтов (в культурах в течение нескольких месяцев). Каждая серия экспериментов по изучению самоочищения воды в культурах и проточном аквариуме длилась не менее 4—5 суток при температуре 12—16° в проточном аквариуме и 25—35° — в культурах со стоячей водой (при электрическом освещении).

Результаты опытов учитывали по окисляемости воды (до и после опыта), содержанию кислорода, общего азота и количеству бактерий. Общий

азот определялся по Бангу, кислород — по Винклеру, окисляемость — по Кубелю и содержание бактерий — методом Коха (в чашках Петри с МПА).

Пользование методом Кубеля для определения содержания органических веществ по окисляемости воды вызывалось потребностью в наиболее быстром и простом методе, причем нам важно было получить общее представление о направлении изменений содержания органического вещества в загрязненной воде (без большой точности определений).

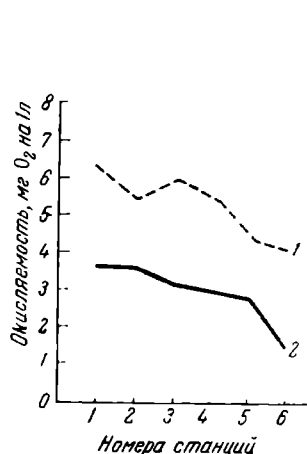


Рис. 2. Изменение окисляемости воды р. Сомынки по станциям

1 — 29 июля 1940 г.; 2 — 21 декабря 1940 г.

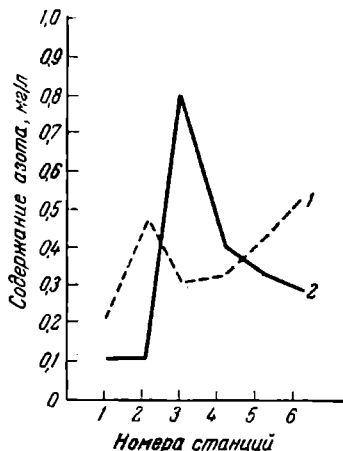


Рис. 3. Изменение содержания аммонийного и альбуминоидного азота (в мг/л) в воде р. Сомынки по станциям в августе 1940 г.

1 — альбуминоидный; 2 — аммонийный

Для контроля за ходом процесса самоочищения в серию опытов были включены опыты с исследуемой водой без грунта и с прокаленным песком, залитым речной водой: часть культур заливали исследуемой водой, предварительно простерилизованной в автоклаве (для исключения участия микробов в самоочищении). Культуры покрывали стеклами.

Были проведены две серии опытов по выяснению влияния организмов бентоса на минерализацию грунтов: двухмесячная серия и пятимесячная. Опыты ставили в кристаллизаторах с грунтами, взятыми на разных станциях р. Сомынки и залитыми водой из аквариума. Кристаллизаторы с культурами ежедневно поддерживали при электрическом освещении в течение 9—10 часов. По мере испарения воды в них доливали дистиллированную. Часть культур была заражена пленкой синезеленых водорослей — осцилляторий и носток. Планктон в культурах отсутствовал. До и после окончания опытов по минерализации грунтов определяли содержание органических веществ и общего азота в грунтах (прокаливанием), а также электропроводность воды.

ВЛИЯНИЕ БЕНТОСА НА САМООЧИЩЕНИЕ ВОДЫ

В р. Сомынке наблюдается постепенное снижение величины окисляемости воды и содержания аммонийного и альбуминоидного азота по направлению от 1-й станции (после плотины) к 6-й (к устью), что является первым подтверждением происходящего на реке процесса самоочищения

(рис. 2, 3). Величина окисляемости воды на 6-й станции снижается, по сравнению с таковой на 1-й станции, зимой на 64,9%, летом — на 36,5% (рис. 2). Одновременно с этим мы констатировали повышение содержания растворенного в воде кислорода на 102% (рис. 4).

Определение величины БПК в р. Сомынке дало следующие результаты: на 2-й станции — 4,0, на 5-й станции — 3,0 мг/л O_2 .

Органическое вещество в грунтах (в % от сухого веса грунта) на 1-й станции составляет — 5, на 2-й станции — 3, на 3-й — 2,6, на 5-й — 0,5%.

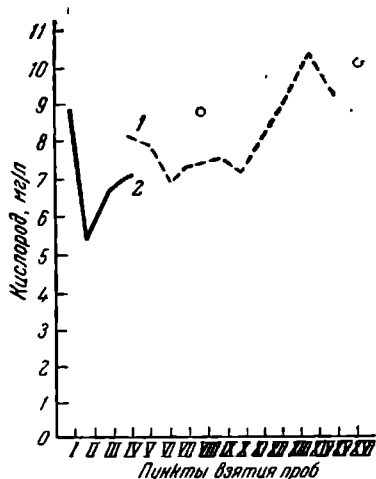


Рис. 4. Изменение содержания кислорода в воде р. Сомынки. 1 — 12 июля 1940 г.; 2 — 17 августа 1940 г.

Пункты взятия проб: I — выше плотины; II — ниже плотины; III — на 2-й станции; IV — на 3-й станции; V — ниже 3-й станции; VI — выше 4-й станции; VII — на 4-й станции; VIII — р. Серебрянка (приток); IX — выше 5-й станции; X — на 5-й станции; XI — на перекате ниже 5-й станции; XII — ниже железнодорожного моста; XIII — ниже деревни; XIV — на 6-й станции; XV — в затоне перед устьем; XVI — р. Москва выше устья р. Сомынки.

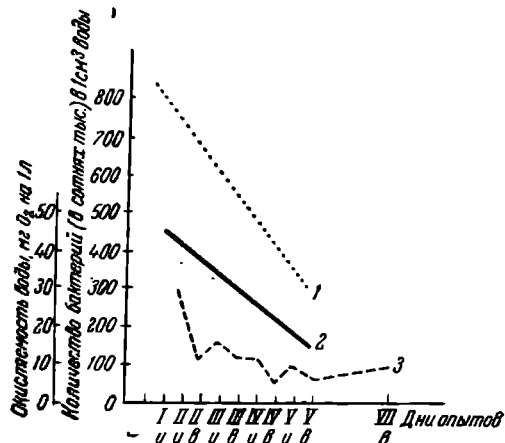


Рис. 5. Изменение окисляемости воды и количества бактерий в опытах по самоочищению воды с добавкой мясной вытяжки

1 — число бактерий в воде проточного аквариума; 2 — окисляемость воды в непроточном аквариуме без грунта; 3 — окисляемость воды в проточном аквариуме с грунтом; у — утро; в — вечер

Результаты экспериментов по самоочищению искусственно загрязненной воды с мясной вытяжкой (в серии опытов 25 февраля — 3 марта 1946 г.) представлены на рис. 5. На 4-й день опыта в проточном аквариуме окисляемость снизилась на 87%, а в воде без грунта — на 73%. Количество бактерий на 5-й день в аквариуме снизилось на 62,5%.

То же наблюдалось и в других сериях опытов. Так, в сериях опытов с водой, искусственно загрязненной мясной вытяжкой, наименьшее снижение величины окисляемости дала вода с прокаленным песком, немного больше — вода без грунта, еще больше — вода в проточном аквариуме с грунтом и наибольшее — в культуре с грунтом 2-й станции — 92,1% (табл. 1). После предварительной стерилизации воды результаты получаются такие же, но весь процесс идет медленнее. Рассматривая результаты серии опытов по самоочищению воды, в которую добавлены пептон и сахара, также получаем, что на 4-й день величина окисляемости снижается в воде без грунта на 10%, в проточном аквариуме без грунта — на 26%, в культуре с грунтом 3-й станции — на 49%. Количество бактерий снижается на 94,8%, азота — на 75,5% (табл. 2).

Таблица 1

Опыты по самоочищению воды в аквариумах с грунтом и бентосом р. Сомынки (вода с примесью мясной вытяжки)

Дни опыта (1941 г.)	Окисляемость воды в проточном аквариуме и в аквариумах с непроточной водой, мг/л O ₂												Количество бактерий в 1 см ³ воды
	нестерилизованная вода при дневном освещении						то же при электрическом освещении						
	проточный аквариум с грунтом		вода без грунта	вода с прокаленным песком	грунт 2-й станции	грунт 4-й станции	грунт 4-й станции	грунт 5-й станции	вода без грунта	вода с прокаленным песком	грунт 5-й станции	грунт 6-й станции	
	утром	вечером											
3/III — 1-й день	33,9	24,4	33,9	33,9	—	33,9	—	—	61,6	61,6	61,6	61,6	—
4/III — 2-й »	25,7	15,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
5/III — 3-й »	14,4	7,8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
6/III — 4-й »	11,3	10,9	10,9	13,7	—	10,5	—	—	50,9	53,3	6,9	8,1	—
8/III — 6-й »	10,3	—	10,9	15,3	—	8,9	—	—	42,1	54,9	8,9	7,7	—
Падение окисляемости в конце опыта (в %)	69	—	67,8	54,8	—	73,7	—	—	31,6	10,8	85,5	87,5	—
8/V — 1-й день	40,6	37,1	40,6	40,6	40,6	40,6	40,6	40,6	—	—	—	—	700 000
9/V — 2-й »		19,5	38,4	30,7	24,9	9,9	9,5	9,5	—	—	—	—	—
10/V — 3-й »	7,8	7,1	10,4	14,2	3,2	9,9	3,9	8,3	—	—	—	—	—
12/V — 5-й »	11,8	10,3	13,1	16,1	8,0	9,9	6,8	7,2	—	—	—	—	—
13/V — 6-й »	12,1	—	13,0	14,3	9,8	—	12,5	—	—	—	—	—	1 000 000
Падение окисляемости на 3-й день (в %)	—	82,5	74,4	65,0	92,1	76,0	89,4	79,6	—	—	—	—	—

Таблица 2

Влияние грунта и бентоса р. Сомынки на самоочищение воды (раствор пептона с сахарозой; концентрация раствора: 1 г пептона и сахарозы на 1 л воды)

Дни опытов (1945 г.)	Окисляемость воды в проточном аквариуме и в аквариумах с грунтом, мг/л O ₂						Количество бакте- рий в 1 см ³ воды	Содержание азота, мг/л	Содержание саха- розы, мг/л
	проточный аквариум без грунта		вода без грунта		грунт 3-й станции с мин- робентосом				
	утром	вече- ром	утром	вече- ром	утром	вече- ром			
12/IX — 1-й день . .	142,5	94,9	142,5	94,9	142,5	97,7	1 900 000	20,4	1 000
13/IX — 2-й » . .	130,6	130,6	125,5	127,2	115,3	105,2	—	—	—
14/IX — 3-й » . .	113,9	108,4	121,1	108,4	84,2	73,3	—	—	—
15/IX — 4-й » . .	129,9	105,8	133,6	128,1	83,5	72,4	100 000	5,0	500
Падение окисляемо- сти, числа бактерий и содержания азо- та на 4-й день (в %)	—	26	—	10	—	49	94,8	75,5	

На основании этих экспериментов приходим к выводу, что, признавая основным фактором самоочищения деятельность бактерий, нельзя в то же время игнорировать роль бентоса в целом, которая различна в разных грунтах и биоценозах, но все же заметна: если учесть действие бактерий в воде без грунта, то деятельностью одного бентоса можно объяснить снижение окисляемости воды на 15—18—39%.

Реаэрация при самоочищении дает некоторое дополнительное снижение окисляемости, которое также нельзя не принимать во внимание при изучении процесса самоочищения.

Удлиняя опыты по самоочищению с грунтами в проточном аквариуме и в непроточных культурах до 7 суток и более, мы убедились в том, что первая фаза самоочищения — аммонификация органических веществ — заканчивается в основном в течение первых четырех суток; затем интенсивность этого процесса снижается и начинается переход от первой фазы ко второй фазе самоочищения — нитрификации, когда деятельность бентоса становится менее заметной.

Обращаясь к качественному составу бентоса в аквариуме и в культурах с грунтом, констатируем преобладание микроскопического населения: синезеленых, зеленых и диатомовых водорослей, а в зообентосе — преобладание инфузорий, колероваток, ветвистоусых (*Chydorus*) и веслоногих ракообразных (циклопы).

Основными формами бентоса в проточном аквариуме были водоросли: *Spirogyra* sp., *Oscillatoria limosa*, *Euglena* sp., *Pinnularia viridis*, олигохеты, личинки хирономид, инфузории.

Наибольшее снижение окисляемости воды в условиях дневного освещения (на 90—92%) давали культуры с грунтами 2-й и 4-й станции р. Сомынки.

Выдерживание тех же культур при электрическом освещении в течение 8—10 часов ежедневно при температуре 30—35° давало дополнительное снижение величины окисляемости, что объясняется, видимо, повышением жизнедеятельности организмов бентоса.

Были также проведены четыре серии опытов по выяснению влияния грунтов и их населения на чистую воду. В результате было констатировано обратное явление, т. е. повышение окисляемости воды после 9 суток опыта на 13—43% (наиболее заметное повышение окисляемости дал грунт с 1-й станции).

Влияние бентоса на минерализацию грунтов р. Сомынки исследовалось в двух сериях опытов. Одна серия длилась в течение 2 месяцев, вторая — в течение 5 месяцев при искусственном освещении и температуре 30°.

Таблица 3

Опыты по минерализации грунтов р. Сомынки под влиянием бентоса

Продолжительность опытов	Грунты	Сухой вес пробы, г	Вес золы, г	Количество органических веществ, г	% органических веществ		Количество азота, г (на 1 г сухого веса) после опыта
					до опыта	после опыта	
I серия опытов, проведенная в течение 5 месяцев (с 2/XI 1940 г. по 2/IV 1941 г.)	Песок с илом 2-й станции с пленками синезеленых	5,9641	5,8330	0,1311	3,0	2,196	—
	Песок с илом 2-й станции без синезеленых	6,9347	6,8670	0,0677	3,0	0,76	—
	Песок 3-й станции с синезелеными	1,9170	1,9050	0,0120	2,6	0,64	0,3
	Песок 3-й станции без синезеленых	1,9150	1,9126	0,0024	2,6	0,65	0,05
II серия опытов, проведенная в течение 2 месяцев (с 14/III по 15/V 1941 г.)	Грунт 1-й станции до опыта . . .	8,2423	7,8246	0,4177	5,06	—	—
	Грунт 1-й станции с синезелеными	1,4662	1,4412	0,025	—	1,57	—
	Грунт 1-й станции без синезеленых	1,8066	1,7728	0,0338	—	1,87	—
	Грунт 4-й станции с синезелеными	1,9246	1,9166	0,008	—	0,41	0,05
	Грунт 4-й станции без синезеленых	1,9770	1,9680	0,009	—	0,45	0,046
	Грунт 5-й станции с синезелеными	2,0178	2,004	0,0138	0,5	0,68	0,202
	Грунт 5-й станции без синезеленых	2,2370	2,2300	0,007	0,5	0,31	0,02

В результате этих опытов наблюдалось снижение содержания органического вещества в грунтах, причем это снижение было заметнее в тех культурах, где отсутствовали пленки синезеленых водорослей (*Oscillatoria splendida*); последние, разлагаясь при отмирании, сами выделяют в грунт органические вещества и тем задерживают процесс минерализации грунтов.

Население этих культур состояло из синезеленых и диатомовых водорослей, нематод, инфузорий и коловраток. Результаты этих опытов представлены в табл. 3.

Песок с синезелеными водорослями содержал после 5 месяцев опыта в 6 раз большее количество азота, чем песок без синезеленых. Во всех культурах, где осциллятория получила пышное развитие, она образовала на

дне кристаллизатора зеленую «подушечку» с грунтом внутри. Внутри этой «подушечки» создан особый биоценоз из α -мезосапробных организмов, характерный для населения 1-й станции р. Сомынки и состоявший из *Oscillatoria splendida*, *Nostoc* sp., *Naricula affinis*, нематод, коловраток (*Metopidia lepadella*, *Colurella* sp.) и инфузорий (различные виды *Holotricha* и *Hypotricha*).

Осциллятория, пышно развившись в небольшом сосуде, поглощала имеющиеся в грунте биогенные элементы, что привело через несколько месяцев к резкому истощению этих элементов, вызывавшему, в свою очередь, отмирание пленок осциллятории и быстрое их разложение (вследствие нежности таллома), причем в грунт выделялись входившие в ее состав органические вещества.

В конце 5-месячного опыта в культурах с грунтом 3-й станции без осциллятории количество органических веществ снизилось на 95,4%, а в грунте с осцилляторией — на 75,4%. Грунт 5-й станции после 2 месяцев в культуре без осциллятории дал снижение количества органических веществ на 38%.

Эти цифры с достаточной убедительностью доказывают участие организмов бентоса в минерализации органических веществ не только в воде, но и в грунте, даже при «загрязняющем» действии пленок синезеленых водорослей. То же явление, очевидно, происходит и в грунтах, загрязненных в результате спуска в водоем сточных вод, если только нагрузка водоема этими сточными водами не чрезмерна.

ВЫВОДЫ

В результате проведенных нами наблюдений на водоеме и экспериментов в лаборатории, а также на основании литературных данных по этому вопросу, мы пришли к следующим выводам:

1. Наряду с бактериями, значение которых в процессах самоочищения воды является твердо установленным, существенную роль в самоочищении водоемов играет бентос (а в стоячих водоемах и планктон). Дополнительные факторы самоочищения: адсорбирующая способность грунтов, атмосферная реаэрация, свет и температура.

2. В составе бентоса большое значение для самоочищения имеет фитобентос, так же как и в планктоне — фитопланктон. Тот и другой вместе с водными макрофитами осуществляют фотосинтетическую реаэрацию водоема, способствуя обогащению его кислородом, а следовательно, и быстрейшему окислению и разложению органических веществ, загрязняющих водоем. Одновременно фитобентос (и фитопланктон) непосредственно поглощает из воды растворенные в ней органические вещества.

3. Наблюдения, проведенные нами на р. Сомынке, показали, что на протяжении 3,5 км ее течения от очистного пруда, в который спускаются сточные воды, до впадения ее в Москву-реку отчетливо выявляется процесс самоочищения воды, выражающийся в снижении содержания органических веществ, аммонийного и альбуминоидного азота и в повышении содержания кислорода, растворенного в воде.

4. В наших экспериментах по самоочищению искусственно загрязненной воды — как в проточном аквариуме, так и в непроточном — в течение первых 4—5 дней окисляемость воды резко падает, причем в присутствии грунта, населенного бентосом, падение окисляемости происходит быстрее, чем в сосудах без грунта или с прокаленным песком. Это подтверждает положительное значение организмов бентоса в самоочищении воды. Параллельно с падением окисляемости падает содержание общего азота и растет содержание растворенного в воде кислорода.

5. В экспериментах по изучению влияния организмов бентоса на грунт обнаружилось их минерализующее влияние на грунт (уменьшение содержания органических веществ и общего азота), но некоторые группы водорослей, как *Oscillatoria*, *Nostoc* и *Spirogyra*, оказывают обратное действие, повышая содержание органических веществ в грунтах.

6. В ходе самоочищения содержание бактерий в загрязненной воде, в начале процесса весьма высокое, в течение первых 4—5 дней быстро падает на 75—95%. За это время бактерии успевают выполнить свою роль в первой фазе самоочищения.

7. При очистке хозяйственно-бытовых сточных вод их следует, после предварительной механической очистки, пропускать через большой очистной пруд или цепь прудов, соединяющихся друг с другом, как это и практикуется уже, или через небольшую речку с быстрым течением, при соблюдении достаточной степени разбавления сточной воды прудовой или речной водой. Это мероприятие ускорит прохождение сточными водами первой фазы самоочищения, которая затягивается при наличии одних бактерий, без бентоса. Также и в искусственных очистных сооружениях необходимо создавать условия, способствующие усиленному развитию бентоса и планктона (и особенно их растительных компонентов).

В заключение пользуемся случаем выразить глубокую благодарность проф. С. Н. Скадовскому за ценные указания в нашей работе, а также М. А. Мессиневой, А. И. Горбуновой за советы в части микробиологических и химических анализов и студенту биологического факультета МГУ В. Сорокину, принимавшему в 1940 г. участие в сборе материалов на р. Сомынке.

ЛИТЕРАТУРА

- Алеев Б. С. и Мудрецова К. А. 1936. Влияние концентрации азотистых соединений на размножение *Pediastrum Boryanum* (Turp.) Menegh. Микробиология, т. V, вып. 4.
- Алеев Б. С. и Мудрецова К. А. 1937. Роль фитопланктона в динамике азота в воде цветущего водоема. Микробиология, т. VI, вып. 3.
- Воронков П. В. 1915. Самоочищение рек и биологическая очистка сточных вод. Природа, № 3.
- Горюхиц Л. М. 1917. К вопросу об очищении сточных вод посредством активированного ила. Гигиена и санит. дело, № 8—9.
- Гусева К. А. 1937. К гидробиологии и микробиологии Учинского водохранилища канала Москва — Волга. Микробиология, т. VI, вып. 4.
- Гусева К. А. 1938. Гидробиологическая производительность и прогнозы цветения водоемов. Микробиология, т. VII, вып. 3.
- Долганов Г. И. и Кононов В. Н. 1928. Биологическое обследование р. Клязьмы в пределах Богородского и Орехово-Зуевского уездов. Тр. Санит. ин-та им. Эрисмана, вып. 3.
- Захаров Н. Г. 1925. Санитарно-техническое значение исследования микроскопического населения ила рек. Тр. I Всес. водопров. и санит.-техн. съезда в Баку.
- Исаченко Б. Л. и Егорова А. А. 1944. Актиномицеты водоемов, как одна из причин земляного запаха воды. Микробиология, т. XIII, вып. 5.
- Корсаков М. И. 1938. Донные отложения как источник вторичного загрязнения рек. Микробиология, т. VII, вып. 6.
- Мар Г. 1937. Допустимая нагрузка сточных вод на водоем. Сб. «Вопросы загрязнения и самоочищения водоемов». Под ред. С. Н. Строганова. М.
- Мессинева М. А. и Папкратова В. Я. 1941. Разложение пресноводного фитопланктона и роль микроорганизмов в этом процессе. Тр. лабор. генезиса сапропеля, вып. 2.
- [Неизвестнова - Жадина Е. С.] Neizwestnova - Shadina E. S. 1935. Zur Kenntnis des rheophilen Mikrobenthos. Archiv. f. Hydrobiol., Bd. XXVIII.
- Неизвестнова - Жадина Е. С. 1937. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4.

- Никитинский Я. Я. 1938. Некоторые итоги в области санитарно-технической гидробиологии. Микробиология, т. VII, вып. 1.
- Роговская П. П. 1936. К вопросу о роли донного ила в процессе самоочищения водоема. Микробиология, т. V, вып. 4.
- Савиц В. Г. и Балкашица Е. И. 1928. Биологические и физико-химические наблюдения на Москве-реке района гидрофизиологической станции Института экспериментальной биологии. Тр. Звенигор. гидрофизиол. станции. Под ред. С. Н. Скадовского.
- Сяница Т. И. 1941. Изменение содержания некоторых органических веществ в сапропеле под влиянием процессов пищеварения у личинок Chironomidae. Тр. лабор. генезиса сапропеля, вып. 2.
- Скадовский С. Н. 1941. Дафнии в качестве седиментаторов. Тр. лабор. генезиса сапропеля, вып. 2.
- Скопинцев Б. А. и Овчинникова Ю. С. 1934. Изучение окислительных процессов, протекающих в загрязненных водах при аэробных условиях. Микробиология, т. III, вып. 1.
- Стритер Г. В. 1937а. Скорость атмосферной реаэрации рек, загрязненных сточными водами. Сб. «Вопросы загрязнения и самоочищения водоемов».
- Стритер Г. В. 1937б. Скорость самоочищения текущих водоемов при естественных и искусственных условиях. Там же.
- Стритер Г. В. 1937в. Расчет окислительных процессов в загрязненных реках. Сб. «Вопросы загрязнения и самоочищения водоемов».
- Строганов С. Н. 1939. Анализ отчетов о работах по изучению водоемов Сб. «Загрязнение и самоочищение водоемов».
- Фадеев П. П. 1930. Методике санитарно-биологических исследований текущих вод. Планктон или бентос? Русский гидробиол. журн., т. IX, № 1-3.
- Францев А. В. 1937. К гидробиологии и микробиологии Учинского водохранилища канала Москва — Волга. Микробиология, т. VI, вып. 2.
- Шренфер Г. Д. и Чайльде Д. А. 1937. Загрязнение и самоочищение р. Миссисипи в районе городов Минеаполис — Ст. Поль и ниже. Сб. «Вопросы загрязнения и самоочищения водоемов».
- Butcher R. W., Pentelow T. K. a. Woodley J. W. 1930. Variation in composition of river waters. Internat. Revue Ges. Hydrobiologie, Bd. 24.
- Butterfield C. T. 1929. Experimental purification in polluted waters. Public Health Reports, v. 44, N 1.
- Butterfield C. T. a. Purdy W. C. 1931. Some interrelationships of plankton and bacteria in natural purification of polluted water. Industrial and Engineering Chemistry, v. 23, N 2.
- Butterfield C. T., Purdy W. C. a. Theriault E. 1931. Experimental Studies in natural purification in polluted waters. The influence of the plankton on the biochemical oxidation of organic matter. Public Health Reports, v. 46, N 8.
- Calvert C. K. 1933. Effect of sunlight on dissolved oxygen in White river. Sewage Works Journal, v. 5, N 4.
- Huntmüller O. 1905. Verrichtung der Bacterien im Wasser durch Protozoen. Archiv für Hygiene, Bd. 54.
- Kisskalt K. 1915. Untersuchungen über Trinkwasserfiltration. Zeitschr. für Hygiene und Infektionskrankheiten, Bd. 80.
- Kyriasides F. 1931. Versuche über die Bedeutung der Protozoen für die Selbstreinigung des Wassers. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, Bd. 112, H. 1.
- Liebmann H. 1936. Auftreten, Verhalten und Bedeutung der Protozoen bei der Selbstreinigung stehenden Abwassers. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten. Bd. 118, H. 1.
- Müller P. 1912. Über die Rolle der Protozoen bei der Selbstreinigung stehenden Wassers. Archiv f. Hygiene, Bd. 75.
- Purdy W. C. 1928. Activities of plankton in the natural purification of polluted water. American Journ. of Public Health, v. XVIII, N 4.
- Rudolfs W. a. Henkelekian. 1931. Effect of sunlight and green organisms in reaeration of streams. Industrial and Engineering Chemistry, v. 23, N 1.
- Seeler Th. 1935. Über eine quantitative Untersuchungen des Planktons des deutschen Ströme unter besonderer Berücksichtigung der Einwirkung von Abwässern und Vorgänge der biologischen Selbstreinigung. Archiv. f. Hydrobiol., Bd. XXVIII, H. 2.
- Spitta O. 1900. Untersuchungen über die Verunreinigung und Selbstreinigung der Flüsse. Archiv f. Hygiene, Bd. 38.
- Viehl K. 1937. Untersuchungen über das Wesen der Selbstreinigung und der künstlichen biologischen Reinigung des Abwassers. Zeitschr. f. Hygiene und Infektionskrankheiten, Bd. 119, H. 3.

БИОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

М. В. ЖЕЛТЕНКОВА

РАЗМНОЖЕНИЕ И РОСТ ВОДЯНОГО ОСЛИКА (*ASELLUS AQUATICUS* L.)

(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии — ВНИРО)

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа посвящена размножению и росту водяного ослика — одного из наиболее обычных и распространенных представителей животного населения небольших пресных водоемов наших широт. Работа эта входит в цикл исследований биологической продуктивности водоемов, проводившихся лабораторией гидробиологии ВНИРО под руководством покойного профессора А. А. Шорыгина.

По биологии, экологии и систематике водяного ослика имеется многочисленная литература. Однако мы приводим только сведения, представляющие интерес в аспекте поставленных в настоящей статье задач. При этом следует отметить, что сведений, освещающих интересующие нас вопросы, немного, и они обычно носят фрагментарный характер, так как не охватывают всего жизненного цикла водяного ослика.

Наиболее для нас существенной работой по биологии водяного ослика является появившаяся в последнее время работа В. Я. Леванидова (1949) по питанию водяного ослика. Оказалось, что излюбленной пищей водяного ослика являются опавшие листья деревьев, в первую очередь вяза, осины, ольхи.

В. Я. Леванидов подсчитал количество пищи, поедаемой осликами различных возрастов, дал годовой пищевой рацион и суточный пищевой индекс водяного ослика. По В. Я. Леванидову, в пруду Тимирязевской академии, у берега, в конце апреля появляются крупные самки и самцы; молодь выводится во второй половине мая; сезон размножения продолжается до сентября. Период развития летней молоди — 7—10 дней, весенней — 14—20 дней. Первая линька происходит через 3—4 недели после выхода молоди из яйца. В аквариуме в течение первого года жизни ослик линяет 8 раз, в течение второго года — 8—10 раз. Половой зрелости достигает в 3-месячном возрасте. Продолжительность жизни — 2 года.

Материал, положенный в основу настоящей работы, получен в результате наблюдений в аквариумах и полевых сборов, проведенных в 1944 и 1946 гг., в Сокольническом и Тимирязевском прудах и в ручье, в овраге на ст. Шереметьево Савеловской ж. д. Всего была собрана 21 проба для характеристики структуры естественных популяций водяного ослика и проведено 170 опытов в аквариуме по размножению, развитию, линьке и

росту осликов. При этом по росту взрослых осликов было сделано 15 опытов, по росту молоди — 23 (5 наблюдений над ростом при групповом содержании и 18 наблюдений над ростом при индивидуальном содержании осликов в аквариуме) и 132 наблюдения над размножением и развитием осликов.

В качестве аквариумов для содержания осликов употребляли чашки Петри и, в редких случаях, большие банки емкостью 6—8 л. Чашки промывали и воду меняли в них каждые 2—3 дня, для аэрации в чашки помещали элодею. Воду в больших банках наливали на длительный срок, так как там создавали условия, близкие к естественным: помещали песок, сажали растения.

Кормом служили сухие листья вяза, липы, осины и нитчатка. В зависимости от задачи, которая ставилась, в аквариум помещали либо пару осликов (при опытах по продолжительности копуляции и срокам повторных оплодотворений), либо взрослых самок и самцов поодиночке (при опытах по продолжительности инкубационного периода, количеству отрождающейся молоди, темпу роста и количеству линек), либо молодь (для установления темпа роста и количества линек), либо осликов обоих полов и разного возраста (для экологических наблюдений). Аквариумы регулярно просматривали и регистрировали состояние рачков (линька, появление молоди и т. д.). Для установления темпов роста живых осликов через определенные сроки измеряли: осликов длиной меньше 2,5 мм — под микроскопом, с помощью окуляр-микрометра, с точностью до 0,025 мм; осликов длиной больше 2,5 мм — под лупой или биноклем на линейке из миллиметровой бумаги, по возможности с точностью до 0,2 мм.

Температуру воды в аквариумах измеряли 2 раза в день — утром и вечером; в природной обстановке — эпизодически. В период наблюдений температура воды в аквариумах колебалась между 27° в июле и 4° в ноябре (на осенний период аквариумы были оставлены в неотопляемом помещении). Примерно в те же сроки и в тех же пределах изменялась и температура воды в естественных водоемах.

СТРУКТУРА ЕСТЕСТВЕННОЙ ПОПУЛЯЦИИ И РАЗМНОЖЕНИЕ ВОДЯНОГО ОСЛИКА

В табл. 1 представлено изменение в течение лета средних размеров водяного ослика шереметьевской и сокольнической популяций. Во всех случаях самцы оказываются крупнее самок. Предельный размер самок сокольнической популяции равнялся 11 мм, самцов — 17,6 мм; в Шереметьеве предельный размер самок равнялся 8,0 мм, самцов — 8,5 мм.

Sars (Sars, 1899) и Нирштрасс (Nierstrass и др., 1930) указывают для самок предельный размер 8,0 мм, для самцов — 12,0 мм: Эмден (Emden, 1922) — соответственно — 13—15 мм и 20 мм.

Средние размеры водяных осликов сокольнической и шереметьевской популяций, пойманных в одно время, оказались достаточно близкими (табл. 1). При этом весной и осенью ослики были более крупными, чем летом. Более высокий предельный размер осликов в Сокольническом пруду объясняется тем, что сборы велись в мае: в Шереметьевском же ручье сборы начали проводиться в июне, когда количество крупных рачков в популяции резко снижается.

На рис. 1 представлено изменение размерного состава популяции водяных осликов из Шереметьевского ручья в течение июля—октября. В июле и августе в популяции имелось большее количество мелких рачков, чем в сентябре и октябре. Это объясняется тем, что в июле и августе в популяции присутствовали все размерные группы — и только что

родившаяся молодь, и взрослые рачки, в сентябре только что родившаяся молодь отсутствовала, в октябре же популяция нацело состояла из взрослых осликов размером больше 3 мм. Вместе с этим увеличился размер взрослых рачков, в результате чего в октябре рачки, размером больше 6,0 мм, составляли почти половину популяции, в то время как в предыдущие месяцы они не составляли даже 10% всех осликов.

В табл. 2 представлены показатели интенсивности размножения водяного ослика: процент самок с марсупиальными сумками и процент рачков, находящихся в состоянии копуляции.

Как показывает табл. 2, максимум размножения приходится на май — июнь — июль, в августе интенсивность размножения падает, а в сентябре размножение прекращается совсем. В мае в Тимирязевском пруду были взяты 2 пробы. Первая проба, взятая 4 мая, совпала с началом периода размножения; копулирующие ослики составляли 45% всей популяции, самки с выводковыми сумками — 22,5%. 27 мая, наоборот, копулирующие ослики составляли 9,5%, самки же с выводковыми сумками — 55,5% всей популяции. В июне и июле размножение протекало интенсивно, и в популяции присутствовали и самки с яйцами, и копулирующие пары. В августе интенсивность размножения значительно снизилась, причем в начале августа размножение было более интенсивным, чем в конце; 3 августа в Тимирязевском пруду наблюдалось интенсивное размножение осликов; достаточно интенсивное размножение наблюдалось и 12 августа в Шереметьевском ручье, а 14 августа — в Сокольническом пруду; 24 же августа в Шереметьевском ручье не было встречено ни одной копулирующей пары, и было значительно меньше, чем 12 августа, самок с выводковыми сумками (табл. 3). Яйца у самок находились на поздних стадиях развития, примерно на 8—10-м дне инкубации.

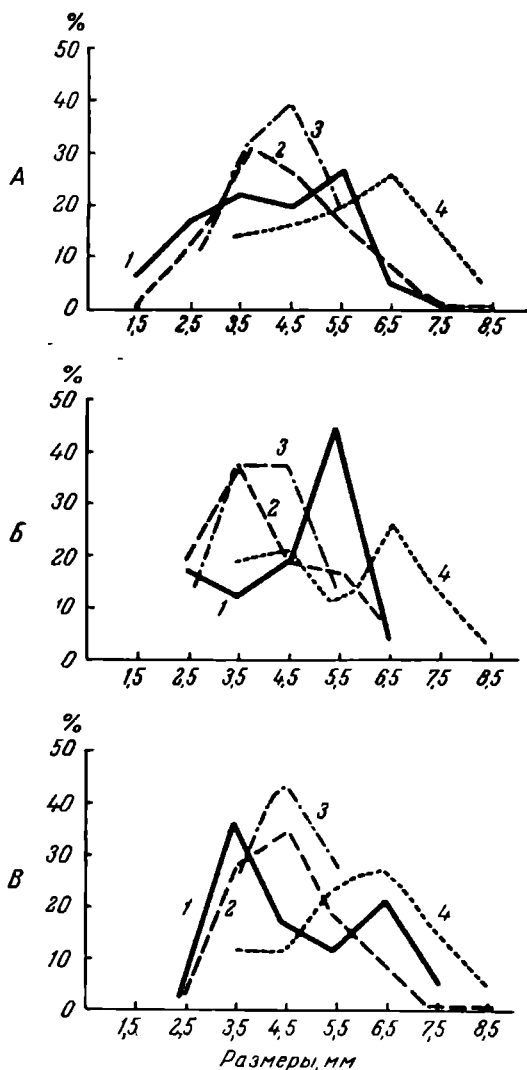


Рис. 1. Размерный состав популяции *Asellus aquaticus* из Шереметьевского ручья

А — вся популяция; Б — самки, В — самцы;
1 — в июле; 2 — в августе; 3 — в сентябре;
4 — в октябре

Таблица 1

Изменение средних размеров водяного ослика в течение года (длина в мм)

Месяц	Сокольнический пруд				Шереметьевский ручей			
	вся популяция	самки	самцы	самки с яйцами	вся популяция	самки	самцы	самки с яйцами
Май	9,6	8,8	10,4	8,8	—	—	—	—
Июль	4,5	4,3	4,7	4,8	3,9*	4,2	4,9	5,1
Август	3,8	3,6	4,1	4,8	3,9	3,8	4,2	5,3
Сентябрь (начало)	3,8	3,4	3,9	—	3,9	3,7	4,1	—
Сентябрь (конец)	4,8	4,4	5,0	—	—	—	—	—
Октябрь	—	—	—	—	—	5,4	5,3	5,5
Ноябрь	8,1	7,5	8,7	—	—	—	—	—

* Средний размер рачков всей популяции может быть меньше среднего размера самок и самцов, так как в популяции находится неоформившаяся молодежь, пол которой невозможно определить.

Таблица 2

Изменение интенсивности размножения водяного ослика

Месяц	Тимирязевский пруд			Сокольнический пруд			Шереметьевский ручей			Общее по всем водоемам		
	% копулирующих рачков	% самок с яйцами	общее количество просмотренных рачков	% копулирующих рачков	% самок с яйцами	общее количество просмотренных рачков	% копулирующих рачков	% самок с яйцами	общее количество просмотренных рачков	% копулирующих рачков	% самок с яйцами	общее количество просмотренных рачков
Апрель	—	—	—	0	0	20	—	—	—	0	0	20
Май	23,3	42,7	103	—	46,2	160	—	—	—	23,3	44,9	263
Июнь	44,4	47,2	36	—	—	—	—	—	—	44,4	47,2	36
Июль	—	—	—	10,0	23,3	60	10,2	17,9	235	10,2	19,0	295
Август	9,1	27,2	66	3,2	12,0	125	2,0	5,4	201	3,6	11,2	392
Сентябрь	0	0	45	0	1,4	280	0	0	58	0	1,0	383
Октябрь	—	—	—	—	—	—	0	0	58	0	0	58
Ноябрь	—	—	—	0	0	150	—	—	—	0	0	150

Таблица 3

Интенсивность размножения водяного ослика в августе

Место взятия пробы	Дата	% копулирующих рачков	% самок с яйцами
Тимирязевский пруд .	3/VIII	9,1	27,2
Сокольнический » .	14/VIII	3,2	12,0
Шереметьевский ручей	12/VIII	3,8	8,6
» » .	24/VIII	0	2,1

Таким образом, в середине августа интенсивность размножения водяного ослика сильно снижается, а в сентябре во всех трех водоемах размножение его практически прекращается.

Водяной ослик является раздельнополой формой. Количество самцов и самок в популяции примерно одинаково. Перед оплодотворением самец и самка находятся довольно продолжительное время в состоянии предкопуляции. После оплодотворения самка и самец расходятся. Через очень непродолжительное время самка линяет; сначала у нее линяет задняя часть тела, затем — передняя. При линьке задней части у самки хорошо видны яйцепроводы, наполненные яйцами. При линьке передней части на 4 торакальных сегментах образуются двойные, полые внутри, оостегиты, образующие выводковую сумку. Сумка наполняется яйцами, которые проходят здесь весь цикл развития — от начальных стадий дифференцировки до вполне сформировавшегося рачка, обладающего способностью к активному движению.

Рачок выскальзывает из сумки матери через щель между оостегитами. Выход молоди обычно длится несколько часов, и между появлением первого и последнего рачка в некоторых случаях может пройти до 15—18 часов. После выхода молоди самка линяет. Линька проходит в том же порядке: вначале линяет задняя часть тела, затем передняя; при линьке средней части сумка сбрасывается, и у самки на торакальных сегментах оказываются такие же короткие эпимеры, как у самцов.

В копулирующих парах самки всегда бывают мельче самцов. Так, например, в Шереметьевском ручье были встречены следующие пары: самка 4,5 мм и самец 7,0 мм; самка 5,0 мм и самец 5,5 мм; самка 4,5 мм и самец 5,5 мм. В июле — августе размер самок, находящихся в состоянии копуляции, равнялся в среднем 4,6 мм, самцов — 5,6 мм.

Для определения продолжительности периода инкубации в аквариум помещали копулирующую пару. Момент разделения самки и самца принимался за начало развития яиц, время появления первых жизнеспособных рачков считалось временем окончания инкубационного периода.

Продолжительность инкубационного периода постепенно увеличивается от весны к осени: в мае период инкубации для осликов из Сокольнического и Тимирязевского прудов составлял в среднем 14,7 дня, в августе — 18,7 дня. Изменения эти, во всяком случае для периода май—июль, не могли объясняться влиянием температуры, так как в мае температура воды была ниже, чем в июле, срок же развития яиц был короче. Сравнение сроков развития яиц осликов из Шереметьевского ручья и из Сокольнического и Тимирязевского прудов показывает, что первые развиваются быстрее, но сроки их развития не выходят за пределы колебаний сроков развития вторых. При этом в продолжительности периода инкубации шереметьевских осликов наблюдается та же закономерность — удлинение его к концу вегетационного периода.

Продолжительность инкубационного периода водяного ослика, установленная нами, сильно отличается от установленной Эмденом (Emden, 1922) и близка к данным В. Я. Леванидова (1949) и Геммерли-Бовери (Haemmerli-Boweri, 1926). Первый указывает, что молодь водяного ослика выводится через 7—20 дней, вторая указывает, что при температуре воды 18—20° развитие молоди длится 14—17 дней. Однако имеются также существенные расхождения между нашими данными и данными В. Я. Леванидова. Леванидов указывает, что летняя молодь выводится через 7—10 дней, весенняя — через 14—20 дней. В наших опытах, наоборот, весенняя молодь развивалась быстрее, чем летняя. Причина этого расхо-

ждения нам пока не ясна. Вместе с изменением срока созревания яиц в течение вегетационного периода происходит и изменение количества яиц у одной самки.

Количество яиц у самок одного и того же размера может сильно колебаться. Тем не менее, имеется определенная закономерность в изменении средних количеств яиц в зависимости от размера самки. Как правило, количество яиц у более крупных самок больше (табл. 4).

Таблица 4

Зависимость количества яиц от размера самки водяного ослика

Сокольнический пруд			Шереметьевский ручей		
размер самок, мм	Количество яиц		размер самок, мм	Количество яиц	
	май	июль		июль	август
5	—	19	4,0—4,9	20	10
6	—	10	5,0—5,9	28	30
7	—	29	6,0—6,9	43	50
8	45	—			
9	133	—			
11	102	—			
12	187	—			

Среднее количество яиц у одной самки наиболее высоко в мае, а к осени сильно понижается (табл. 5).

Таблица 5

*Количество яиц у одной самки водяного ослика
при опытах в аквариуме*

Месяц	Количество яиц		Число подсчетов
	пределы колебаний	среднее	
Май	26—187	98	10
Июнь	—	39	7
Июль	5—32	17	6
Август	1—26	13	8
Сентябрь	—	19	1

Несмотря на некоторые исключения, можно считать, что, как правило, количество яиц у более крупных самок больше.

Одной из причин понижения к осени количества яиц у водяного ослика можно считать некоторое понижение в это время среднего размера самок (табл. 1).

Имеются указания, что по мере развития яиц, количество их в выводковой сумке самки сокращается (Janpke, 1924). Аналогичное явление мы наблюдали и у самок водяного ослика, пойманных весной в Сокольническом и Тимирязевском прудах. В нескольких случаях у самок, помещенных в аквариум, абортивно выпадали из выводковой сумки яйца на ранних стадиях дифференциации или не вполне сформировавшиеся личинки. Обычно самки эти почему-либо были ослабленными: неко-

торые из них погибали через непродолжительное время, другие давали незначительное (3—4 экз.) потомство. У здоровых же самок, давших впоследствии нормальное потомство, подобных случаев не наблюдалось.

Чтобы установить, не имеются ли у самки эмбрионы, запаздывающие в своем развитии и предназначенные для выкидывания из сумки, было проведено определение стадий развития и размеров личинок, развивающихся в сумке самки. То и другое позволяет сделать вывод, что, как правило, темпы развития всех эмбрионов одинаковы и лишь в исключительных случаях в сумке остается 1—2 неразвивающихся яйца.

После выхода молоди и личьки самки она уже через несколько дней может быть вновь оплодотворена, и у нее снова образуется сумка. В наших опытах повторное оплодотворение удалось наблюдать только для самок, взятых из естественных популяций в летний период, так как самки, размножавшиеся в мае в аквариуме, после появления молоди, как правило, погибали (табл. 6).

Таблица 6

Повторное размножение водяного ослика

Биологическое состояние осликов	Сокольнический и Тимирязевский пруды				Шереметьевский ручей
	опыт № 2	опыт № 51	опыт № 35	опыт № 23	опыт № 2
Образование сумки .	10/VII	5/VIII	11/VII	?	9/VII
Выход первого выводка	26/VII	21/VIII	26/VII	31/VII	24/VII
Предкопуляция и оплодотворение .	31/VII	С 30/VIII по 12/IX держались вместе в состоянии копуляции, сумка не образовалась	31/VII	1—6/VIII	27/VII
Образование сумки .	1/VIII	—	2/VIII	8/VIII	31/VII
Выход второго выводка	21/VIII Копуляции не наблюдалось	—	21/VIII Копуляции не наблюдалось	25/VIII	—

Как видно из табл. 6, повторное оплодотворение может произойти уже через 5—6 дней после появления молоди. Предкопуляционный период длится довольно продолжительное время — от 1 до 4 и даже больше дней. При этом к осени предкопуляционное состояние длится дольше, чем весной и летом, и в некоторых случаях к образованию выводковой сумки не приводит.

Из многочисленных опытов, поставленных нами, только в двух случаях молодь, выведшаяся в аквариуме, достигла зрелости и дала потомство. В первом случае 8 мая в аквариум была помещена копулирующая пара; 22 мая (через 14 дней) появилось 75 экземпляров молоди; 8 июля (через 47 дней) среди молоди была обнаружена и отсажена копулирующая пара; следующие пары были отсажены через 50—67 дней. В другом опыте 5 июня была посажена самка с яйцами, 8 июня появилось 39 экземпляров молоди, 5 августа (через 58 дней) у одной из молодых самок оказалась вполне сформировавшаяся выводковая сумка; оплодотворение произошло, вероятно, 3 или 4 августа (через 55—56 дней после рождения).

Таким образом, продолжительность созревания водяного ослика в наших опытах составляла от 47 до 67 дней, в среднем 54,5 дня. За это время ослики достигали длины 5,0—6,0 мм. Длина эта достаточно близка к длине половозрелых самок из естественных популяций, так как длина самок с выводковыми сумками в июле — августе в Сокольническом и Тимирязевском прудах составляла от 4,0 до 6,5 мм, в среднем 4,8 мм; а в Шереметьевском ручье — от 4,0 до 6,0 мм, в среднем 5,1 мм (табл. 1).

Такое совпадение размеров половозрелых самок в аквариуме и в естественных условиях дает основание считать, что созревание их в аквариуме проходит вполне нормально и что сроки созревания осликов в естественных условиях и в аквариуме также примерно одинаковы. Полученный в наших опытах срок созревания водяного ослика оказывается более коротким, чем это указано в литературе. Чем объясняется это расхождение, сказать сейчас трудно.

Имеющиеся в литературе данные и проведенные наблюдения позволяют следующим образом охарактеризовать условия существования и ход размножения водяного ослика в подмосковных водоемах.

Водяные ослики могут существовать в температурном интервале от 2—3 до 28°. При снижении температуры до 12—13° летом и осенью происходит резкое ослабление их жизнедеятельности. Осенью при 4° ослики перестают двигаться (Леванидов, 1949).

Данные эти подтверждаются и нашими наблюдениями. Оказалось, что при повышении температуры воды в Шереметьевском ручье до 28° ослики уходят со своих обычных мест в более глубокие части ручья и в участки, расположенные поблизи выхода ключей. В аквариуме температура 25—26° не препятствовала нормальному развитию яиц и копуляции взрослых рачков. Нижним температурным пределом для копуляции была температура 8,5—10°, но для развития яиц нужна более высокая температура, не менее 11—12°.

Осенью, зимой и ранней весной, до середины или конца апреля, водяные ослики в естественных условиях не размножаются. С конца апреля — начала мая, с освобождением водоема от льда и повышением температуры воды до 8—10°, ослики начинают размножаться. Так, в Тимирязевском пруду спарившиеся особи появляются в 20-х числах апреля. В начале мая, вероятно, все ослики популяции находятся либо в состоянии копуляции, либо (самки) имеют уже выводковые сумки. В это время в размножении участвуют крупные особи: в мае средний размер самок в Сокольниках составлял 8,8 мм, самцов — 10,4 мм. Размножение продолжается весь май, июнь, июль и 20—25 дней августа. Часть рачков, размножавшихся весной, летом отмирает и в размножении принимают участие, помимо повторно размножающихся рачков, молодые, родившиеся весной особи. В Сокольниках средний размер самок в июле составлял 4,3 мм, самцов 4,7 мм. В конце августа — начале сентября размножение прекращается.

Изменение размерного состава популяции водяного ослика объясняется сезонным ходом его размножения: в начале мая популяция почти целиком состоит из крупных перезимовавших особей; с мая по начало августа происходит интенсивное размножение. Соответственно этому популяция пополняется осликами младших возрастных групп, между тем как самые старые, крупные ослики в течение лета отмирают. В конце августа размножение прекращается, и уже в сентябре в популяции отсутствуют самые молодые рачки; в октябре популяция в основном состоит из взрослых рачков, общий размер которых за это время увеличивается. Пережившие зиму ослики весной размножаются, и часть из них (самые старые и крупные) весной же отмирает, другие продолжают жить и размно-

жаться в течение лета. Можно считать, что продолжительность жизни осликов равна 1—1½ годам.

Чтобы выяснить, в какой мере жизненный цикл водяного ослика связан с температурными условиями, были поставлены следующие опыты. В Сокольническом пруду 1 ноября 1945 г. была взята проба, состоявшая из 100 половозрелых осликов размером 7,1—7,5 мм. В лаборатории осликов поместили в просторный аквариум с песчаным дном, при температуре 15—18° и при избытке корма. До 1 января 1946 г., т. е. в течение 2 месяцев, не было ни одного случая копуляции; 10 января в аквариуме было обнаружено несколько копулирующих пар, температура к этому времени равнялась 11—13°. В результате копуляции у самок образовались сумки. Одну самку 15 января поместили в термостат, где температура достигала 15—18°. У этой самки 2 февраля, т. е. через 24 дня, появилась молодь. У двух других самок, оставленных при лабораторной температуре (10—13°), к 1 февраля сумки резорбировались, и одна из самок погибла. Вскрытие ее сумки показало, что, несмотря на то, что с момента оплодотворения прошло свыше 20 дней, только несколько яиц (5 из 47) имеют признаки ранних стадий дробления.

Совершенно по-иному вели себя водяные ослики, собранные в ранневесенний период. В пробе, взятой в Сокольниках 6 апреля, не было ни одной копулирующей пары, температура воды в пруду в это время равнялась примерно 4°. В лаборатории ослики были помещены в аквариум, при температуре 8°,4. Уже на следующий день в аквариуме оказалась одна копулирующая пара. В течение 15 дней было отсажено еще 6 пар. В результате оплодотворения у самок образовались нормальные выводковые сумки.

Опыты эти показывают, что ход размножения зависит от физиологического состояния самого ослика, однако температура воды в известной мере может сдвинуть сроки размножения. Реакция ослика на влияние температуры оказывается разной в различные периоды его жизненного цикла. Осенью, после окончания размножения, в период подготовки к зимовке, даже самые благоприятные температурные и пищевые условия в аквариуме не могли вызвать размножение водяного ослика. Весной же, в период физиологической готовности к размножению, оказалось достаточно лишь незначительно повысить температуру (в наших опытах с 4°,0 до 8°,4), чтобы положение, наблюдавшееся в природе, совершенно изменилось, и ослики в аквариуме начали размножаться. Можно думать, что и в естественных водоемах в разные годы в зависимости от раннего или позднего наступления весны сроки начала размножения ослика могут в известных пределах сдвигаться.

Различной реакцией на одинаковую температуру в зависимости от физиологического состояния организма объясняется и поведение водяного ослика в естественных условиях. В мае — июле при температуре 20° водяной ослик активно размножается, в конце августа при той же температуре размножение прекращается. Осенью при температуре 4° ослик, по данным В. Я. Леванидова (1949), перестает питаться и двигаться, весной при той же температуре ослики не питаются, но активно передвигаются.

Изложенное можно резюмировать следующим образом. Сезонный ход размножения водяного ослика связан как с ритмом, присущим самому организму, так и с температурой окружающей среды. Весной начало размножения при наличии физиологической готовности организма определяется температурой воды, и температура может в известной мере сдвинуть сроки начала размножения. Окончание же периода размножения

определяется ритмом самого организма, вероятно, своего рода истощением воспроизводительной способности и необходимостью подготовки к зимовке. Прекращение размножения происходит при условиях, казалось бы, достаточно благоприятных: при температуре 19—20° и при избытке корма в водоеме. После прекращения размножения требуется известный срок, вероятно не менее 3—4 месяцев, чтобы цикл начался сначала и ослик снова начал размножаться.

Имеется еще одно явление, связанное с размножением водяного ослика, на котором следует остановиться, прежде чем перейти к другому разделу. Для изопод и, в частности, для *As. aquaticus* известно, что в некоторых случаях у самки может партеногенетически образоваться выводковая сумка. Этот вопрос в отношении водяного ослика подробно разрабатывался Геммерли-Бовери (Haemmerli-Boweri, 1926). Оказалось, что у молодых, длиной 3—4 мм, самок, помещенных изолированно, при достижении длины 7 мм без оплодотворения образуется выводковая сумка, наполненная яйцами.

С подобным явлением столкнулись и мы при наблюдении над осликами из Шереметьевского ручья. У двух самок, длиной 5,2 мм, помещенных в аквариум, в конце июля появилась молодь. Самцов к самкам не подсаживали, так как предполагалось поставить наблюдения над ростом неразмножающихся самок. Через неделю после появления молодежи самки снова слиняли, и у них образовались выводковые сумки. Аналогичным было положение и с самкой, воспитывавшейся в аквариуме с раннего возраста. 9 июля в аквариум была помещена самка длиной 3,0 мм, 13 августа (через 35 дней), когда самка достигла длины 5 мм, она слиняла, и у нее образовалась выводковая сумка. Вскрытие сумки на 16-й день после ее образования показало, что там находились яйца в обычном для водяного ослика количестве (33 экз.) и обычного для начальной стадии размера, но при этом никаких признаков развития заметно не было.

Во всех трех случаях самки не доживали до момента сбрасывания сумки, а через 9, 13 и 16 дней погибали. При этом интересен тот факт, что самка длиной 3,0 мм, воспитывавшаяся в аквариуме и прожившая в нем месяц, погибла через 16 дней после образования партеногенетической сумки. У Блевэда (Blegvad, 1922) имеется аналогичное указание о гибели самок *Gammarus locusta*, имевших неоплодотворенные яйца.

Пирштрасс (Nierstrass и др., 1930) указывает, что у водных изопод партеногенез встречается редко. Однако наблюдения, проведенные нами над водяным осликом и *Idothea baltica*, позволяют думать, что у некоторых водных представителей изопод, в частности у *As. aquaticus* и *Id. baltica*, это свойство выражено достаточно сильно. Причиной того, что в природных условиях у самок этих форм редко образуются партеногенетические сумки, является, вероятно, легкая осуществимость встречи самцов и самок, так как популяции этих форм обычно отличаются значительной плотностью.

РОСТ И ЛИНЬКА

Наблюдения над ростом и линькой молодежи, половозрелых самок и самцов водяного ослика проводились в период размножения и по окончании его. Опыты ставились сериями с осликами определенных размеров. При этом размеры осликов, достигнутые ими к концу опыта в одних сериях, превышали начальные размеры осликов в других сериях. Длительность опытов была различной и в некоторых случаях составляла до 150 дней. Ослики содержались в чашках Петри поодиночке и по нескольку штук

и в садке, опущенном в водоем. Измерение длины в некоторых сериях проводилось ежедневно или через 2—3 дня, в других — через более длительные промежутки. При постановке опытов возникло опасение, что полученные в разных опытах показатели роста не сравнимы между собой, так как на рост может влиять характер содержания осликов — поодиночке или группой, нарушение жизнедеятельности осликов при частых измерениях и проч. Имелось также опасение, что само измерение живых осликов может дать ненадежные результаты, так как приходится измерять движущийся объект. Поэтому были поставлены соответствующие проверочные наблюдения. Молодь одной самки, появившаяся 24 июля, была рассажена в 2 чашки Петри, в одну — 20, в другую — 15 экз. В одной из чашек молодь измеряли ежедневно, в другой — через 10—15 дней. Молодь второй самки, появившаяся 31 июля, была помещена в несколько чашек: 13 экз. были помещены в одну чашку, 10 экз. были рассажены поодиночке. Результаты тех и других наблюдений представлены в табл. 7.

Таблица 7

Рост водяных осликов в зависимости от частоты измерения и характера содержания

Возраст, дни	Частота измерений		Возраст, дни	Характер содержания							
	через 10—15 дней (по 15 экз.)	ежедневно (по 20 экз.)		по 13 экз. вместе	одиночное содержание						
					размер, мм						
1	1,08	1,11	2	1,13	1,12	1,11	1,11	1,11	—		
2	—	1,15	8	1,41	1,40	1,40	1,50	1,45	—		
14	1,62	1,63	17	—	1,93	1,7	1,7	1,9	—		
20	—	1,93	25	2,3	2,4	2,1	2,2	2,8	2,3		
24	1,97	2,00	29	—	2,5	2,2	2,5	—	2,9		
32	—	2,30	37	—	2,8	3,0	—	—	3,8		
36	2,57	—	—	—	—	—	—	—	—		

Из табл. 7 видно, что в опыте, где молодь была разделена на две части и отличие состояло лишь в том, что одних осликов более часто тревожили для промеров, чем других, имеется полное совпадение результатов. Имеется также достаточно полное совпадение результатов и при одиночном и групповом содержании осликов. Это показывает, что в пределах тех плотностей, которые имелись в опытах, рост молодых осликов при одиночном и групповом содержании протекал одинаково.

По-другому обстояло дело с ростом взрослых водяных осликов. При помещении нескольких водяных осликов в чашку Петри, даже при избытке корма и частой смене воды, они растут плохо. Поэтому взрослые рачки при постановке опытов по росту содержались поодиночке.

При повторном измерении одного и того же ослика в некоторых случаях получалось расхождение в пределах 3—5, редко 10%. Случалось, что ослик, длина которого составляла 5,0 мм, на следующий день имел размер 4,8 или 4,5 мм. У молоди и самцов это вызывалось изменением положения рачка на измерительном стекле. У самок такие изменения происходили закономерно при образовании выводковой сумки, так как тело самки выгибалось и тем самым укорачивалось. При сбрасывании сумки самка приобретала первоначальную длину. Неточность измерения

сказывалась только на отдельных цифрах, средние же цифры получались достаточно надежные.

Таким образом, можно считать, что мы располагаем достаточно точными и сравнимыми данными о росте водяного ослика.

На рис. 2 показан рост молоди водяного ослика до 36-дневного возраста, при этом до 25-дневного возраста даются суммарные показатели роста самцов и самок, а с 29-дневного возраста — отдельно для тех и других.

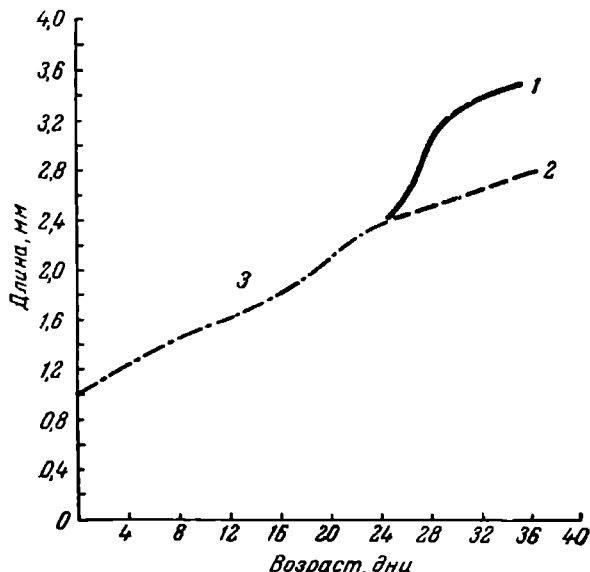


Рис. 2. Кривая роста молоди *Asellus aquaticus*
1 — самцы; 2 — самки; 3 — самцы и самки

При выходе из сумки матери ослики имеют длину 1,0—1,1 мм. На такой же размер молоди при выходе ее из выводковой сумки указывает Нидгем (Needham, 1937). На 36-й день, по нашим данным (рис. 2), самцы достигают длины 3,5 мм, самки — 2,8 мм.

Линейный рост водяного ослика связан с его линькой. При линьке кутикула ослика лопается между 4-м и 5-м торакальными сегментами, и ослик линяет в два приема: вначале линяет задняя часть, за-

тем — передняя. Интервал между линькой задней и передней части составляет, по нашим наблюдениям, 15—16 и даже 24 часа. Как правило, рост наблюдается только при наличии линьки. Линька же в некоторых случаях может и не приводить к росту.

Связь между линькой и увеличением длины у водяного ослика осуществляется не столь наглядно, как, например, у *Idothea baltica*, длина которой в интервалах между линьками остается постоянной, а после линьки сразу увеличивается, в результате чего, кривая роста *Id. baltica* имеет лестницеобразную форму. Наоборот кривая роста водяного ослика имеет плавную форму, так как увеличение длины может наблюдаться и на следующий день после линьки. Такая растянутость периода роста водяного ослика объясняется характером межсегментных соединений, которые затвердевают у него менее быстро и менее прочно, чем у *Id. baltica*.

У молодых и половозрелых осликов связь линьки и роста различная. У молоди линька всегда приводит к увеличению длины; у половозрелых рачков линька только иногда ведет к росту, а во многих же случаях не оказывает влияния на длину: у самок она приводит к образованию или сбрасыванию марсупиальной сумки, у самцов вообще не вызывает никаких заметных изменений.

По влиянию на рост водяного ослика можно различать четыре типа линьки: 1) линьку молоди до наступления половой зрелости; 2) линьку половозрелых самок в период размножения; 3) линьку половозрелых самцов в период размножения; 4) линьку самок и самцов по окончании

периода размножения. Линьки эти различаются не только влиянием на линейный рост ослика, но и частотой, с которой они происходят.

Линьки молоди следуют быстро одна за другой, причем первая линька наблюдается иногда уже на первый или второй день рождения ослика. Вначале интервал между линьками 2 дня, затем — 3—4 дня, потом — 6 и даже 9 дней. Рост связан с линьками; обычно в этот период увеличение длины осликов происходит сразу вслед за линькой или в течение 2 или даже 3 дней после линьки. В очень редких случаях вслед за линькой не наблюдается увеличения длины молодых осликов. С момента рождения до достижения половозрелости ослик подвергается примерно 13—15 таким линькам.

Второй тип линьки — линька половозрелых самок. Линька самки в период размножения происходит либо после оплодотворения и ведет к образованию яйцеводковой сумки, где развивается молодь [линька созревания — по Эмдену (Emden, 1922)], либо самка сбрасывает сумку, линяя после выхода молодки из сумки (промежуточная линька — по Эмдену). Очень скоро после промежуточной линьки самка может быть оплодотворена, и у нее снова образуется сумка. Таким образом, интервал между линьками определяется продолжительностью периода развития молодки (между линькой созревания и промежуточной) и временем повторного оплодотворения (между промежуточной и линькой созревания). Длительность инкубации при температуре 14—25° составляет от 14 до 22 суток. Соответственно этому можно считать, что интервал между линькой созревания и промежуточной колеблется от 14 до 22 дней. Повторное оплодотворение зависит от возможности встречи самки и самца, и в наших опытах происходило через 4—8 дней, соответственно чему колебался и интервал между промежуточной линькой и линькой созревания. При той и другой линьке рост самок, как правило, не происходил.

Третий тип линьки — линька половозрелых самцов. Взрослые самцы линяют в летний период через 12—15 и даже через 20 дней. В большинстве случаев, так же как и у самок, линька у самцов не сопровождается ростом. Например, в одном из опытов самец за 60 дней увеличился в длину только на 0,2 мм. В тех же случаях, когда наблюдалось заметное увеличение размера самца, оно каждый раз было связано с линькой. В отличие от того, что наблюдалось для самок, линька самцов не связана столь очевидно с половым циклом и может происходить в разные сроки, до и после копуляции.

Наблюдение над ростом половозрелых самцов и самок в летний период позволяет сделать вывод, что в период размножения длина половозрелых самок и самцов увеличивается чрезвычайно незначительно, и происходящие в это время линьки не приводят к заметному изменению ее.

Четвертый тип линьки — линька половозрелых самок и самцов по окончании периода размножения, т. е. после 20 августа — 1 сентября — ведет к интенсивному увеличению длины рачков. Действительно, 21 июля длина одной самки равнялась 5,0 мм; к 25 августа (через 35 дней) длина увеличилась на 0,5 мм и составила 5,5 мм; к ноябрю (через 101 день после начала наблюдения) длина увеличилась на 2,5 мм и составила 8,0 мм.

Таким образом, за первые 35 дней прирост составил 0,5 мм, в последующие 66 дней, после 25 августа, когда период размножения окончился, — 2,5 мм.

Аналогично этому длина одного самца в начале опыта равнялась 6,0 мм; за 59 дней, с 10 июля по 6 сентября, самец вырос всего на 0,2 мм; за следующие 88 дней, к началу декабря, длина его увеличилась на 2,3 мм и равнялась 8,5 мм.

Веge (Wege, 1911) указывает, что интервал между линьками зависит от возраста рачка и температуры воды и колеблется от 8 до 30 и даже до 60 дней. Эти данные некоторым образом расходятся с нашими: по нашим данным, молодь и половозрелые самки могут линять чаще, а именно — через 2—4 дня. Это расхождение объясняется, вероятно, тем, что наблюдения над линькой водяного ослика Веge ставил в октябре — декабре, т. е. в период отсутствия рачков самых младших возрастов и размножающихся самок.

Имеющиеся данные позволяют составить кривую роста самок водяного ослика с учетом действия на темпы роста периода размножения (рис. 3). Кривая составлена путем комбинирования результатов отдельных

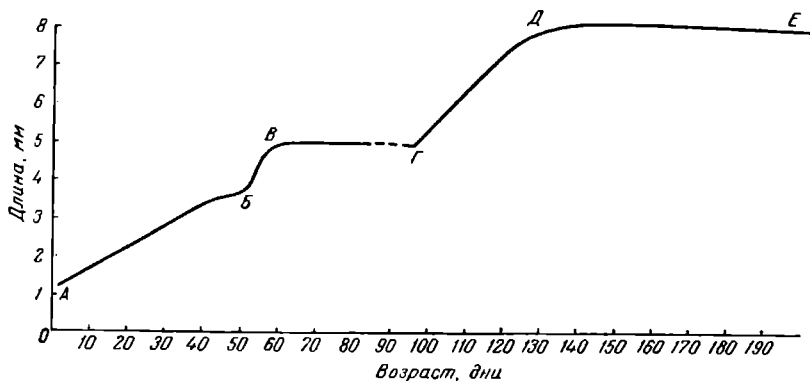


Рис. 3. Кривая роста самок *Asellus aquaticus*
Объяснение в тексте

наблюдений. Часть кривой, от 1-го до 34-го дня рождения, соответствующая размерному интервалу 1,0—2,8 мм, получена в результате измерений самок, воспитывавшихся в аквариумах со дня рождения (рис. 2). Часть кривой, от 36-го до 68-го дня, соответствующая размерному интервалу 3,0—5,0 мм, построена на основании измерения самки, именвшей к началу опыта длину 3,0 мм и воспитывавшейся далее в аквариуме. Часть кривой, с 96-го по 170-й день (размерный интервал — 5,0—8,0 мм) построена на основании наблюдений над характером роста самки в период размножения и после него.

В жизни водяного ослика можно различить четыре биологических периода, которые находят свое отражение в темпах его роста. Первый период (на кривой рис. 3 — интервал А — В) — рост осликов до наступления периода размножения, второй период (интервал В — Г) — рост осликов в период размножения, третий период (интервал Г — Д) — рост по окончании периода размножения, четвертый период (интервал Д — Е) — рост во время зимовки.

На кривой (рис. 3) имеются три переломных точки: В, Г, Д. Первая переломная точка приходится на возраст 58—60 дней и отражает замедление, вернее прекращение линейного роста, связанное с наступлением половозрелости; вторая соответствует окончанию периода размножения (20 августа — 1 сентября) и ведет к резкому увеличению скорости роста; третья указывает на замедление или полное прекращение роста, связанное с наступлением неблагоприятных температурных условий.

Кривая (рис. 3) составлена из разных отрезков, при этом некоторые точки ее получены на основании многочисленных (25—35) измерений,

другие — на основании только одного измерения; поэтому возникает вопрос, не является ли эта кривая искусственной. Однако непосредственные наблюдения позволяют утверждать, что эта кривая достаточно близко соответствует тому, как на самом деле происходит рост ослика: у нас имеются данные о росте водяного ослика, полученные на основании промеров одних и тех же рачков в течение 140 дней, причем в основе каждой из цифр лежит 7—15 промеров (табл. 8).

Таблица 8

Изменение длины водяных осликов с возрастом в аквариуме (в среднем для самцов и самок)

Возраст, дни	Длина в среднем по всем опытам, мм	Длина осликов поколения, достигшего зрелости к июлю, мм
0	1,1	—
20	2,0	2,4
40	3,0	4,0
60	5,0	5,2
80	5,7	5,4
100	5,9	5,5
120	6,9	5,5
140	7,5	6,3

В табл. 8 и на рис. 4 показано изменение размеров самок и самцов водяного ослика с возрастом. На рисунке даются две кривые роста — одна для осликов, родившихся 22 мая и достигших зрелости к июлю,

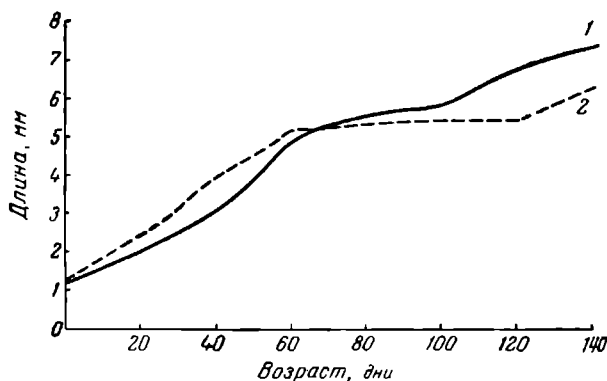


Рис. 4. Кривая роста *Asellus aquaticus* (общая для самок и самцов)

1 — в среднем по всем водяным осликам; 2 — поколение, достигшее зрелости к июлю

другая кривая — в среднем для всех наблюдавшихся случаев. Кривая роста осликов, достигших половозрелости к июлю (кривая 2), имеет четкий перегиб, соответствующий 60-дневному возрасту рачка и размеру 5,2 мм. На осредненной кривой роста (кривая 1) также имеется точка перегиба, падающая на 60-дневный возраст и размер 5,0 мм. Такое

совпадение на всех трех кривых (рис. 3 и 4) первой точки перегиба (точка *B* на рис. 3) указывает, что, действительно, в возрасте 60 дней, при достижении длины 5 мм и наступлении половозрелости, темп роста водяного ослика замедляется.

На обеих кривых (рис. 4) имеется и вторая точка перегиба, указывающая на ускорение темпа роста. По сравнению с кривой, данной на рис. 3, вторая точка, особенно на кривой 2 (рис. 4), сильно сдвинута. Сдвиг этот может объясняться как специфическим состоянием осликов, всю жизнь проживших в аквариуме, так и тем, что в основе кривых (рис. 4) лежат средние данные. Для подтверждения второй точки перегиба кривой роста самок (точка *Г* на рис. 3), т. е. ускорения роста по окончании периода размножения, имеются наблюдения над ростом водяного ослика в условиях, близких к природным, в садке, опущенном в водоем (табл. 9).

Таблица 9

Рост водяных осликов в садке (в среднем для самцов и самок)

Начало опыта			Конец опыта			Результаты наблюдений			
дата	количество осликов	средняя длина и пределы колебаний, мм	дата	количество осликов	средняя длина и пределы колебаний, мм	длительность опыта, дни	средний прирост фактический, мм	прирост наиболее крупных экземпляров, мм	средний прирост за 10 дней, мм
30/VII	17	5,2 (4,0—6,0)	9/VIII	7	5,5 (4,5—6,2)	10	0,3	0,2	0,3
12/VIII	15	4,8 (4,2—6,0)	23/VIII	13	5,3 (4,0—6,0)	11	0,5	0,0	0,45
23/VIII	13	5,3 (4,0—6,0)	6/IX	8	6,3 (5,5—7,0)	14	1,0	1,0	0,7
6/IX	15	5,4 (4,2—7,0)	9/X	10	7,6 (6,2—8,5)	33	2,2	1,5	0,7

Опыты были начаты 30 июля; в садок было помещено 17 промеренных осликов; кормом служили сухие листья ольхи, липы, вяза и нитчатка. Через несколько дней садок был вынут и ослики измерены. Так делалось несколько раз. Обычно количество осликов в садке к концу срока уменьшалось, и приходилось подсаживать новых. На табл. 9 по периодам наблюдения даны фактическое увеличение средней и максимальной длины осликов и средний прирост за 10 дней. В конце августа и сентябре увеличение длины оказалось значительно большим, чем в начале августа. Это целиком совпадает с результатами наблюдений в аквариуме: в начале августа, когда размножение еще достаточно интенсивно, прирост особей минимален; с 23 августа, по окончании периода размножения, темпы роста резко возрастают.

Такое соответствие результатов наблюдений в аквариуме и наблюдений в садке дает основание считать, что и вторая точка перегиба на кривой *Г* (рис. 3) определена точно.

Третья точка перегиба — *Д* (рис. 3) соответствует сильному замедлению или прекращению роста в связи с зимними условиями. Поздней осенью измерение осликов велось с большими интервалами, и момент снижения темпов роста в связи с зимними условиями на этом материале получить было невозможно. Поэтому пришлось обратиться к данным

В. Я. Леванидова (1949) о питании водяного ослика, так как темпы роста и интенсивность питания в известной мере связаны друг с другом. Как показал В. Я. Леванидов, при температуре воды 9—10° питание водяных осликов резко понижается: суточный пищевой индекс при 18° равняется 5,0, при 12° — 2,2, при 9° — 1,0; с ноября по апрель водяной ослик не питается. В Шереметьевском ручье температура воды 20 сентября равнялась 12°, а 1 октября — 8°,5. Поэтому можно считать, что уже с 1 октября происходит сильное замедление темпов роста водяного ослика, с ноября же рост ослика вообще, вероятно, прекращается (рис. 3). Точка Г на этом рисунке соответствует по сроку 1 октября.

На кривой (рис. 3) есть еще одна точка перегиба — Б, приходящаяся на размер 3,5 мм и показывающая сильное ускорение роста в период, предшествующий началу размножения. Подтвердить на основании какого-либо другого материала существование такого ускорения не удалось, однако биологическая сущность этого ускорения в известной мере понятна. Самки водяного ослика в летний период становятся половозрелыми при размере 3,5—4 мм. Если самка не встречает в этот период самца, то происходит, вероятно, переключение энергии, предназначенной для размножения, на энергию роста. Это ускорение роста длится очень недолго — до достижения самкой размера 5,0—6,0 мм, когда, независимо от того, оплодотворена она или нет, рост ее прекращается и появляется выводковая сумка.

На основании кривой (рис. 3) можно вычислить скорость роста самок осликов в разные периоды их жизни (табл. 10).

Таблица 10.

Скорость роста самок водяного ослика в разные периоды жизни

Период (см. рис. 3)	Биологическая характеристика периода	Возраст, дни	Изменение длины, мм	Продолжи- тельность пе- риода ро- ста, дни	Прирост за весь пе- риод, мм	Прирост за 10 дней, мм
А—В	Молодь до периода размножения	0—58	1,0—5,0	58	4,0	0,72
Б—В	Половозрелый организм до периода размножения	50—58	3,5—5,0	8	1,5	1,89
В—Г	Период размножения	56—96	5,0—5,0	40	0	0
Г—Д	Прекращение размножения и подготовка к зимовке	96—136	5,0—8,0	40	3,0	0,75
Д—Е	Зимовка	—	—	—	—	Прирост незначителен (близок к нулю)

Как показывает табл. 10, прирост самок водяного ослика колеблется от 0 до 1,89 мм за 10 дней. Особенно интересен тот факт, что прирост в период прекращения размножения и подготовки к зимовке, вычисленный на основании кривой роста (рис. 4) и равный 0,75 мм за 10 дней, почти точно совпадает с приростом в аналогичный период рачков, содержащихся в садке (табл. 9).

Рассмотрим приложение этой кривой (рис. 4) к судьбе отдельных осляков, выведшихся 15 мая (это, как указывалось выше, соответствует примерно начальному моменту появления молоди в естественных популяциях). Через 55 дней (10 июля) ослики достигнут размера 4,8—5,0 мм и станут половозрелыми. Размножаться они будут до 20 августа (в течение 40 дней); рост в это время представлен горизонтальным отрезком кривой, идущим параллельно или почти параллельно оси абсцисс. После 20 августа, по окончании периода размножения, рост снова усиливается. Длина горизонтального отрезка кривой $B — Г$ (рис. 3) будет зависеть от календарного срока рождения молоди и, соответственно, от того, когда она достигнет зрелости. Очевидно, что в случае позднего появления молоди период ее летнего роста может во времени сильно сближаться с периодом осеннего роста взрослых рачков; в результате этого отрезок $B — Г$ может сильно сократиться.

Чрезвычайно интересно положение, когда ослики не достигнут половозрелости в этом же году. В этом случае отрезки $A — B$ и $Г — Д$ (рис. 3) значительно сближаются, но, тем не менее, отрезок $B — Г$, вероятно, все же не будет равняться нулю, и должен наблюдаться какой-то период пониженного роста, соответствующий периоду перестройки организма, достигшего половой зрелости.

В случае появления молоди раньше 15 мая или продолжения периода размножения после 20 августа, естественно, отрезок $B — Г$ (рис. 3) должен увеличиться, поэтому часть его представлена пунктиром.

Приведенную в настоящей работе кривую роста и скорости роста водяного ослика (рис. 4) сравнивать, к сожалению, не с чем, так как подобных данных ни для каких других ракообразных, насколько нам известно, нет. Следует отметить, что вообще в литературе очень немного сведений о линейном росте ракообразных.

Несмотря на отсутствие непосредственных данных, можно думать, что кривая роста, найденная для водяного ослика и показывающая замедление темпа роста в период размножения и ускорение его по окончании периода размножения, приложима и к некоторым другим ракообразным, размножающимся несколько раз в течение летнего периода и переживающим зиму. Косвенным подтверждением этого может служить явление сезонной изменчивости, наблюдаемое для многих ракообразных и выражающееся в том, что поздней осенью и ранней весной в популяции оказываются более крупные рачки, чем летом. Для водяного ослика также отмечено (Emden, 1922), что позднелетние и ранневесенние рачки имеют больший размер, чем летние и раннелетние.

Такой тип сезонной изменчивости становится понятным, если привлечь для объяснения факт замедления роста в период размножения и его ускорения по окончании размножения, а также факт отмирания части наиболее крупных перезимовавших рачков.

Весьма вероятно также, что характер связи линьки и роста, а именно существование линек двух типов: линек, связанных с ростом, и линек, независимых от роста, имеет значение и для некоторых других ракообразных, а не только для *Asellus aquaticus*. Во всяком случае, аналогичное явление наблюдалось нами у *Idothea baltica*. У речного же рака наблюдается противоположное явление, и линька всегда бывает связана с ростом в длину.

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ И ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ВОДЯНОГО ОСЛИКА

Полученные в настоящей работе данные позволяют вычислить потенциальную плодовитость и потенциальную продуктивность водяного ослика.

Под потенциальной плодовитостью мы понимаем количество экземпляров рачков, которое способна дать одна самка (вернее, одна пара осликов) в год, при условии, что ни один из рожденных рачков не погибнет (не умрет и не будет съеден) и в положенный срок даст потомство. Под потенциальной продуктивностью мы понимаем все потомства одной пары осликов. Расчет потенциальной плодовитости ведется нами по схеме Блевада (Blegvad, 1922), вычислившего потенциальную плодовитость *Gammarus locusta*. Ниже даются основные показатели, использованные при расчете потенциальной плодовитости *As. aquaticus*.

Водяной ослик в подмосковных водоемах начинает размножаться в начале мая, прекращает — в конце августа. Таким образом, продолжительность периода его размножения равняется 4 месяцам (120 дням). Инкубационный период равняется в мае и июне 15 дням, в июле — 16, в августе — 19 дням. Между выходом молоди из сумки и повторным оплодотворением проходит 5—6 дней, поэтому можно считать, что за период размножения, с мая по август, самка дает 4—5 выводков. При нормальных условиях ослик достигает зрелости за 55—60 дней. Таким образом, в течение лета ослик может дать две генерации. Действительно, самка, оплодотворенная 1—2 мая, даст потомство через 15 дней (16—17 мая); через 55 дней (10—11 июля) рачки достигнут половозрелости: оплодотворенные в это время самки дадут потомство через 16 дней (26—27 июля). Следовательно, вторая генерация к концу периода размножения, к 1 сентября (как предельный срок), будет находиться в возрасте всего 35—36 дней.

Из этого следует, что только самки, оплодотворенные до середины июня, точнее до 10 июня, дадут потомство, способное к воспроизводству в том же году; ослики же, родившиеся после 25—30 июня, дадут потомство только в следующем году. Количество яиц, приходящееся на одну самку, в течение года меняется: в мае — 98, в июне — 39, в июле — 17, в августе — 13 (табл. 5).

Производя расчет на основании всех указанных цифр, получаем, что первая генерация будет составлять 206 рачков. Часть рачков первой генерации за лето созреет и в том же году даст потомство. Рачки, появившиеся в мае, созреют к 10 июля и смогут дать 3 выводка — в июле, в начале и конце августа. Рачки, выведшиеся 1 июня, созреют к 1 августа и дадут два выводка — в начале и конце августа. Молодь, родившаяся 20 июня, созреет только в 20-х числах августа и сможет дать только один выводок. Общее количество рачков второй генерации в оптимальном варианте составит 2887 экз. Таким образом, потомство одной пары водяных осликов составит в год свыше 3000 экз.

На разных участках Соколынского пруда количество водяных осликов на 1 м² составляло от 904 до 3390 экз. (количественную пробу брали жестяной банкой, вырезающей грунт площадью 88,4 см²): в среднем можно принять 2200 экз./м². Количество это не особенно велико, так как в Тимирязевском пруду, по данным В. Я. Леванидова, количество рачков на некоторых участках составляло 5600 экз./м², а в озере Тишандра имело до 7280 экз./м² (Леванидов, 1949).

2200 экз. водяных осликов к концу года могут дать 3 300 000 экз. (1100 × 3000). Если принять, что все эти ослики дорастут до взрослого состояния, то, учитывая, что вес ослика длиной 7—9 мм составляет 7,1 мг,

можно считать, что потенциальная продукция водяного ослика на 1 м² при таких условиях будет составлять 23,4 кг/м² (7,1 мг × 3,3·10⁶).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Л е в а н и д о в В. Я. 1949. Значение аллохтонного материала как пищевого ресурса в водоеме на примере питания водяного ослика (*Asellus aquaticus* L.). Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. I.
- B l e g v a d Н. 1922. On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids. Rep. of the Danish Biolog. St., v. XXVIII.
- E m d e n F. 1922. Zur Kenntnis der Brutpflege von *Asellus aquaticus* L. nebst Bemerkungen über die Brutpflege anderer Isopoden. Archiv für Naturgesch., Jg. 88.
- H a e m m e r l i - B o w e r i V. 1926. Über die Determination der sekundären Geschlechtsmerkmale (Brutsackbildung) der weiblichen Wasserassel durch das Ovar. Zeitschr. f. vergleich. Physiol., Bd. 4, H. 5.
- J a n c k e O. 1924. Brutpflege einiger Malakostraken. Zool. Anz., Bd. 58.
- N e e d h a m A. E. 1937. On Relative Growth in *Asellus aquaticus*. Proc. Zool. Soc. London, ser. A., v. 107, part. III.
- N i e r s t r a s s H. u. S c h n u r m a n s - S t e k h o v e n I r. 1930. Isopoda genuina. Die Tierwelt der Nord und Ostsee. Lief. XVIII.
- S a r s G. O. 1899. An Account of the Crustacea of Norway. V. II, Isopoda.
- W e g e W. 1911. Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Allgem. Zool. und Physiol. der Tiere, Bd. 30.

Г. Г. ЩЕГОЛЕВ

МЕДИЦИНСКИЕ ПИЯВКИ КАК ЛИТОФИЛЬНЫЕ ОРГАНИЗМЫ

*(Бдедлологическая лаборатория Рязанского медицинского института
имени И. П. Павлова)*

I. ВВЕДЕНИЕ

1. Значение проблемы содержания медицинских пиявок

Условия содержания животных играют первенствующую роль в создании тех качеств, какие необходимо получить от них человеку. «Животновод, желающий получить хорошие результаты в своей работе,— пишет наш выдающийся селекционер-мичуринец С. М. Штейман,— должен строго учитывать условия внешней среды» (1948, стр. 6). Это положение в одинаковой степени применимо как в отношении уже давно прирученных и одомашненных видов животных, так и в отношении диких форм, еще только находящихся в начальных стадиях одомашнивания. К числу последних принадлежит своеобразное в биологическом отношении животное — медицинская пиявка.

Вопросы содержания медицинских пиявок приобретают сейчас большое практическое значение. Последнее обусловлено тем, что бдедлотерация¹ начинает вновь занимать значительное место среди других лечебных средств. Об этом свидетельствуют и все возрастающее количество посвященных бдедлотерации научных работ и все увеличивающийся спрос на медицинских пиявок со стороны лечебных учреждений. Более того, за последнее время применение медицинских пиявок нашло свое место и при лечении страданий, являющихся последствием военных травм и поражений, что, вместе с возможным использованием пиявок в качестве источника для добывания биологического стабилизатора крови — гирудина, делает их важным лечебным средством оборонного значения.

Когда дело идет о простом лабораторном содержании, например с учебными целями, особенно, когда оно кратковременно, вряд ли содержание пиявок заслуживает научного анализа и специального изучения.

¹ От греческого βδέλλα — пиявка, вместо употребляемого неправильно латинско-греческого названия — гирудотерация. Перефразируя 223-е положение Линнея (Linnaeus, 1751), можно сказать: «Nomina scientiarum ex vocabulo graeco et latino similibusque hybrida non agnoscenda sunt», что в переводе значит: «Названия наук, представляющие собой смесь греческого и латинского и подобных языков, не должны быть признаваемы».

Здесь можно удовлетвориться тем, что выработалось ощущение, лабораторной практикой.

Но когда медицинская пиявка должна быть использована как медицинское средство, как энергичный биологический кровеоотнимающий аппарат и как носитель ценного, многообразно действующего на человеческий организм секрета своих слюнных желез, то положение существенным образом меняется. В этом случае требования, предъявляемые к содержанию пиявок, будут иными, значительно более высокими и тонкими, чем к обыкновенному лабораторному материалу.

Большое значение методов содержания можно иногда ясно видеть при сравнении поведения свежесловленных из естественных водоемов медицинских пиявок с пиявками, испытанными обычное лабораторное хранение. И в отношении своей общей подвижности, и в отношении быстроты присасывания к телу человека, и в отношении энергичности сосания и скорости насыщения крови свежесловленные из природных водоемов пиявки оставляют далеко позади себя долговременно хранящихся в лабораториях пиявок.

Даже в отношении активности противосвертывающего экстракта, добываемого из головок медицинских пиявок, действие свежесловленных пиявок может в некоторых случаях, как об этом свидетельствуют данные, приводимые Францем (Franz, 1903), в $1\frac{1}{2}$ раза превышать действие пиявок, долговременно содержавшихся в искусственных условиях.

Между тем, эти физиологические признаки и особенности поведения играют первенствующую роль при применении пиявок в качестве лечебного средства.

Более того, при искусственном содержании, особенно массовом, мы нередко сталкиваемся с явлениями массовой заболеваемости медицинских пиявок, уносящей, как об этом свидетельствует соответствующая литература, десятки тысяч особей. Между тем, среди вылавливаемых из природных водоемов пиявок мы почти не находим больных или ослабленных особей.

Вряд ли будет правильным искать причину этих различий исключительно в одном каком-нибудь природном факте, под воздействием которого находились свежесловленные из природных водоемов пиявки и которого были лишены искусственно хранимые, хотя не может быть сомнения, что среди этих факторов есть более существенные и менее существенные. Повидимому, здесь играет роль весь сложный комплекс факторов естественной среды, в которой в течение многих сотен тысяч лет пребывали медицинские пиявки. Этот комплекс факторов в конечном счете и поддерживает особей данного вида на тех степенях активности, способности добывания себе пищи и борьбы с неблагоприятными факторами, без обладания каковыми каждая из этих особей подвергается неминуемой элиминации.

Это ясное и вряд ли подлежащее оспариванию положение было осознано пияководо-практиками еще в первой половине XIX в., в додарвиновские времена, и нашло свое выражение в принципе, которым практики прежде всего руководствовались при выработке многочисленных способов и аппаратов для содержания пиявок, в принципе, который я позволю себе назвать принципом обеспечения наибольшего подобию естественных условий.

Однако одновременно с этим принципом всякому, ставящему перед собой задачу разработки наиболее рациональных методов содержания медицинских пиявок, необходимо считаться с рядом требований, определяемых целями, для которых хранятся пиявки, соображениями удобства

и рентабельности содержания и теми возможностями и ограничениями, с которыми ему придется иметь дело при его стремлении максимально приблизить условия содержания пиявок к естественным условиям. Я думаю, что совокупность этих требований можно выразить в другом, втором принципе, который я позволю себе обозначить как принцип обеспечения наибольших удобств и рентабельности.

В то время как требования первого принципа определяются природой и вытекают из ее условий, требования второго определяются человеком и вытекают из его потребностей и условий деятельности.

Далеко не всегда требования этих двух принципов будут совпадать, скорее наоборот, во многих случаях они будут расходиться, а иногда и будут резко противоположными.

Необходимость по возможности максимально удовлетворить часто противоположные требования обоих этих принципов, необходимость их умелого сочетания и примирения представляли и представляют трудности, возникающие при разрешении проблемы рационального содержания пиявок. Однако именно эти трудности и необходимость их преодоления делают проблему содержания пиявок интересной для научного исследования. Впрочем, и помимо этого, изучение и определение наилучших условий, удовлетворяющих этим требованиям, представляет большой интерес для исследователя, так как обращает его внимание на изучение таких черт поведения, физиологических процессов и структурных особенностей животного, которые без этих требований остались бы мало или совсем не исследованными. Более того, подобные исследования, предпринятые в практических целях, могут обнаружить новые факты, дальнейшее изучение которых может открыть перед исследователем интересные теоретические перспективы.

2. Особенности содержания медицинских пиявок

Можно различать два главных вида содержания пиявок: 1) *пропационное* содержание, применяемое при разведении медицинских пиявок, когда производится интенсивное кормление пиявок и преследуется задача наиболее быстрого их выращивания до той величины, когда они становятся годными к медицинскому употреблению, и 2) *консервационное* содержание, применяемое главным образом в отношении выловленных из естественных водоемов, годных к медицинскому употреблению пиявок, при котором не производится их кормления, а преследуется задача сохранения пиявок возможно продолжительное время в голодном, но не истощенном состоянии. Консервационное содержание, в свою очередь, может быть *зимним*, или *летним*. Зимнее консервационное содержание производится обычно в закрытом помещении, в сосудах с землей (торф, глина) при пониженной температуре; летнее — обычно под открытым небом, в небольших водоемах, так называемых копанках. На зимнее консервационное содержание закладывают пиявок, выловленных осенью, на летнее — пиявок, добытых при весенних ловах¹.

Понятно, что пропационное содержание медицинских пиявок, являющихся холоднокровными животными, исключительно кровососами, и по своему образу жизни — земноводными организмами, существенно отличается от содержания домашних животных — млекопитающих и птиц — теплокровных, наземных и, в подавляющем большинстве, растительноядных организмов. Однако, как ни отличны кормление и условия

¹ Летом, когда пиявки размножаются, их лов, как правило, не производится.

содержания медицинских пиявок от кормления и условий содержания обычных домашних животных, общие задачи, которые ставит перед собой пиявковод при пропагандируемом содержании пиявок, по существу такие же, какие стоят перед любым животноводом, а именно — такие рациональные и умелые методы кормления и содержания животных, которые обеспечивали бы его быстрый рост и максимальную продуктивность.

Однако положение меняется, когда дело идет о консервационном содержании, которое играет в практике весьма большую роль. В этом случае задача, стоящая перед бделлотехником, — содержать пиявок возможно более долгое время в голодном, но полном жизненных сил состоянии, — пожалуй, не имеет аналогов в других разделах частного животноводства. Консервационное содержание, как мы уже говорили, применяется главным образом к пиявкам, выловленным из природных местообитаний, т. е. голодным уже в момент поимки, ибо методы, применяющиеся при промысловых ловах, рассчитаны на поимку только голодных пиявок, могущих немедленно начать активно насосывать кровь у человека. Такие голодные пиявки и поступают на длительное, продолжающееся месяцы консервационное содержание, в течение которого медицинские пиявки должны не только оставаться голодными, ибо только голодные пиявки могут выполнить то назначение, для которого они содержатся человеком, но и сохранить максимально все те качества и свойства, которыми они обладали в момент поимки.

Эта особенность содержания пиявок, как показывает более чем столетняя бделлотехническая практика, всегда вызывала затруднения и обычно сопровождалась смертностью пиявок, принимавшей в некоторых случаях катастрофические размеры.

3. Преимущества и недостатки летнего консервационного содержания в водоемах

Содержание выловленных из природных водоемов медицинских пиявок (до их отпуска потребителям) в течение летнего времени в водоемах под открытым небом играло издавна большую роль в торговле пиявками. При таком содержании, в отличие от содержания в балках, кадках, ваннах и закрытом помещении, обеспечивается в той или иной степени приближение к естественным условиям, в которых пребывают медицинские пиявки в природе, т. е. по возможности соблюдается первый из принципов содержания, о которых было сказано выше.

Что содержание пиявок в водоемах действует на них благотворно, мне пришлось убеждаться не раз при наблюдении за поведением привезенных издалека медицинских пиявок в водоемах хозяйства «Медпиявка» в Удельной (под Москвой). В своей предшествующей работе (1951), где описаны водоемы этого хозяйства, я показал с помощью бделлоскопа, какой высокой степенью подвижности обладают голодные медицинские пиявки. Однако эта подвижность проявляется только тогда, когда животное находится в совершенно здоровом активном состоянии. В некоторых случаях привезенные издалека медицинские пиявки оказывались в весьма ослабленном состоянии, и тогда их реакция на бделлоскоп оказывалась почти нулевой. Однако достаточно было пробыть пиявкам две-три недели в водоеме, как их подвижность быстро возрастала, и через месяц они ничем не отличались от совершенно здоровых, активных животных.

Это благотворное действие на пиявок пребывания их в водоемах под открытым небом не раз использовалось в хозяйстве «Медпиявка» для улуч-

шения медицинских качеств пиявок. Голодные пиявки, долго содержавшиеся в закрытом помещении в Москве в банках и значительно утратившие свою активность, плохо присасывавшиеся к больным и дававшие значительный процент смертности, после перевозки их в Удельную и помещения в водоемы, через несколько недель становились вновь активными, быстро присасывающимися пиявками и не вызывали нареканий со стороны применявшего их медицинского персонала.

Однако содержание в естественных или вырытых искусственных водоемах сопровождалось явлением, которое очень часто, если не всегда, значительно снижало, с хозяйственной точки зрения, а иногда почти сводило на нет положительные качества такого содержания. Оказывалось, что, несмотря на прекрасное состояние содержавшихся в водоемах пиявок, количество их сильно уменьшалось, и к моменту осеннего вылова из водоемов число пиявок было вдвое, а иногда и более чем вдвое меньше числа существующих. Хотя никогда нельзя было быть уверенным, что в этом катастрофическом падении числа пиявок смертность не играла никакой роли, однако было несомненно, что не она являлась главной причиной.

Еще в литературе прошлого столетия (Ebrard, 1857) неоднократно указывалось, что медицинских пиявок трудно удерживать в водоемах, из которых они уходят, проделывая ходы в земле берегов, и часто уплывают таким путем в соседние водоемы. Предлагались различные меры, чтобы воспрепятствовать этому весьма убыточному для хозяйства явлению.

• Насколько действительно велика способность медицинских пиявок вбуравливаться в берега и уходить в землю далеко от края водоема, мне пришлось убедиться в хозяйстве «Медпиявка», в Удельной. В течение ряда лет в водоемах хозяйства, где обычно содержались летом привезенные пиявки, происходила большая убыль пиявок при одновременном отсутствии показателей, которые говорили бы о большой их смертности: пиявки были в прекрасном состоянии, и находимые трупы пиявок были немногочисленны. Летом 1948 г., когда в одном из небольших водоемов¹ убыль за короткий период пребывания в нем пиявок оказалась очень большой, дирекция хозяйства приняла решительные меры для выяснения вопроса об уходе пиявок через почву. Водоем был спущен, вокруг него были срыты берега до самого дна и приблизительно на метр в ширину от края водоема. При просмотре срытой земли в ней было найдено около 5000 активных медицинских пиявок, некоторые из которых находились почти на метр от берега.

Интересен обнаружившийся при этом факт, показывающий нетребовательность медицинских пиявок к почве при их подземных путешествиях и опровергающий мнение, которое высказывалось отдельными пиявоводами прошлого столетия (Ebrard, 1857), что некоторые среды, как, например, песок, который должен, по их предположению, царапать поверхность кожных покровов медицинских пиявок, непроходимы для последних. В водоем, о котором идет речь, была проведена железная труба, по которой выпускали воду. При ее проведении и заделке в берег, в целях предотвращения ухода пиявок через щель между землей и поверхностью трубы², между ними был плотно набит и затем утрамбован слой шлака. При срытии берегов оказалось, что в этом шлаке, кусочки которого имели очень острые углы и должны были царапать сильнее, чем частицы песка, было найдено немало пиявок, причем очень далеко от края берега.

¹ Водоемы эти описаны мной в предшествующей работе (1951).

² Отверстие трубы закрывали сеткой.

Уход пиявок из водоемов под открытым небом, делающий содержание в них пиявок столь нерентабельным, заставил искать способов, которые позволили бы избежать этого и сделать содержание в таких водоемах практически удобным, сохранив вместе с тем преимущества, которыми оно обладает по сравнению с содержанием в закрытых помещениях.

4. Содержание медицинских пиявок в каменных водоемах и некоторые вопросы экологии пиявок

Как мы говорили выше, уже пиявководы первой половины прошлого столетия искали мер, могущих воспрепятствовать уходу пиявок из водоемов (утрамбовка берегов, обкладывание песком дна и окраин). Однако эти средства, повидимому, дали малоудовлетворительные результаты. Некоторыми лицами были предложены и осуществлены на практике водоемы, берега которых были выложены кирпичом, камнем или покрыты цементом и в которые была проведена вода (Ebrard, 1857, стр. 230—231).

Однако в дальнейшем это начинание (повидимому, в связи с падением пиявководства во второй половине XIX в.) не получило развития и заглохло. Немногочисленные лица, продолжавшие заниматься снабжением пиявками населения (ловцы пиявок и хозяева пиявочных заведений), содержали пиявок в небольших выкопанных в земле водоемах, в так называемых копанках. Такие же копанки различных размеров и пруды служили для содержания пиявок и в хозяйстве «Медпиявка» в начале его организации. Однако потери, о которых говорилось выше, заставили поставить вопрос о замене этих копанок и прудов.

В 1941 г. мной была предложена постройка в виде опыта водоемов с кирпичными стенками и дном, покрытым цементом, со снабжением водой из близлежащей речки. Военные события заставили отложить осуществление этого предложения, и только после окончания войны, по инициативе директора хозяйства Н. Быкова, в 1948 г. были построены первые кирпичные оцементированные водоемы, в том числе три опытных.

Дно и стенки кирпичных и оцементированных водоемов (мы их в дальнейшем для краткости будем называть каменными водоемами) представляют собой, конечно, непроходимое препятствие для пиявок. Правда, можно было ожидать, что голодные пиявки будут делать попытки покинуть водоем, вылезая из него, так сказать «нёрхом», но против этого легко было бороться повышением стенок водоемов или постановкой по краям их сетки Фермона.

Точно так же и в отношении техники полного осеннего вылова каменные водоемы с твердым дном и берегами, не заросшими растениями, значительно облегчая и сокращая труд ловцов, должны были обладать большими преимуществами по сравнению с копанками. Таким образом, в отношении удобства и рентабельности каменные водоемы не оставляли желать лучшего.

Но поднимался весьма существенный вопрос о соблюдении при этом другого принципа — принципа наибольшего подобия естественным условиям, ибо условия содержания пиявок в каменных и, особенно, оцементированных водоемах, без мягкого илисто-глинистого или торфяного дна и без берегов с растениями, находились в резком противоречии с экологическими условиями тех водоемов, главным образом болот, откуда вылавливали пиявок, помещаемых затем для длительного хранения в водоемы. Передо мной была поэтому поставлена задача выяснить этот вопрос и, по возможности, создать такие условия в каменных водоемах, которые удовлетворяли бы если не всем, то главнейшим потребностям медицинских пиявок.

II. СОБСТВЕННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ

1. Наблюдения над поведением пиявок в сосудах с трубками

Тот путь, по которому направились исследования, предпринятые в целях разрешения этой задачи, определен наблюдениями и опытами над поведением медицинских пиявок в разных сосудах и аппаратах для содержания пиявок, расходуемых в лечебных целях, над конструкцией которых я работал в течение ряда лет. Исходным моментом явились наблюдения, полученные при помещении пиявок в сосуды с трубками.

Когда мы помещаем медицинскую пиявку в большую банку с водой, пиявка не остается в середине банки. Посредством ходьбы или плавания она устремляется к стенке банки, по которой начинает ходить, производя своим передним концом более или менее оживленные поисковые движения. Часто при этом она двигается по кругу, в углу, образованном стенкой и дном банки, обходя таким образом всю банку и продолжая все время совершать поисковые ощупывающие движения.

При неоднократном наблюдении этой картины, трудно было удержаться от мысли, что пиявки повторяют в банке в миниатюре то, что они производят в большом масштабе в природе, в открытых водоемах, когда их опускают туда в целях хранения. Мне пришлось неоднократно быть свидетелем интересной картины: спущенные в водоем в большом количестве медицинские пиявки быстро устремлялись к берегам, поднимались по ним, даже выходя при этом временно из воды, чтобы затем вновь опуститься в водоем и скрыться в берегах или в растениях вблизи последних.

Возникло предположение, что в обоих случаях мы имеем перед собой одно и то же явление, обусловленное естественным стремлением медицинских пиявок, их потребностью достигнуть берега и, найдя там углубления, щели, пространства между корнями, растениями, камнями, укрыться в них, и что, если поставить должным образом на пути движущейся по стенке банки и ощупывающей своим передним концом пиявки трубку, то пиявка устремится в последнюю и укроется в ней.

Для опытов с целью проверки этого предположения были использованы обычные 3- и 4-литровые склянки с тубулусом. В последний вставляли пробку со стеклянной трубкой, диаметром около 5 мм и длиной 7—9 см. На конец трубки надевали короткую резиновую клишку с обычным зажимом. На трубку и тубулус надевали чехол из черной бумаги. Иногда трубку брали короткую, и на нее надевали длинную резиновую клишку. Важно было, чтобы конец стеклянной трубки, обращенный внутрь банки, не выдавался из пробки и был бы вровень с ее поверхностью. Воду наливали не выше 8—10 см.

Первый же пробный опыт показал правильность указанного предположения. После пуска пиявки в сосуд началось обычное ее путешествие по кругу. Как только пиявка достигла при этом передвижении и ощупывании тубулуса, что наступило через 3 минуты 15 секунд, она быстро скрылась в последнем и оказалась в стеклянной трубке, в которой я ее обнаружил и на следующий день.

Чтобы удостовериться в неслучайности этого наблюдения, были поставлены две серии опытов.

Результаты первой серии опытов представлены на рис. 1. Были взяты 3 активные взрослые пиявки и посажены в 3 банки с трубками. Первые 2 для банки стояли так, что трубки в банках № 1 и № 2 были обращены от окна, от света, в банке № 3 — к последнему. В последующие дни банки

были повернуты на 180°. Как видно из рис. 1, пиявки в первые же сутки опыта — две из трех — оказались в трубках, и затем в дальнейшие дни, оказывались то в банках, то в трубках, правда, не все в одинаковой степени. Так, пиявку, находившуюся в банке № 2, обнаруживали преимущественно в банке. Однако в общем из 21 сделанного в разное время дня наблюдения в 9 случаях пиявки были обнаружены в трубках и в 12 — в банках.

Еще более разительные результаты были получены в более длительной серии. Были взяты также 3 медицинские пиявки и помещены в 3 банки с трубками. За первой из них велись наблюдения в течение 134 дней, за второй — 65 дней и за третьей — 52 дня. Записи о пребывании пиявок производились не строго каждый день, но в те дни, когда они производились, они производились

дважды — утром и вечером.

Всего, как видно из табл. 1, было произведено 424 наблюдения, из которых в 252 случаях пиявки были в трубках. И тут обнаружилось, что не все пиявки в равной степени склонны пребывать в трубках. Так, пиявка

Число и месяц	Часы	Банка №1	Банка №2	Банка №3
23/X	17	♀	♀	⊗
25/X	13	♀	⊗	*♀
26/X	12	*♀	⊗	♀
27/X	10	⊗	⊗	⊗
30/X	-	⊗	⊗	⊗
1/XI	13	*♀	⊗	♀
3/XI	11	⊗	*♀	⊗

Рис. 1. Распределение пиявок в трубке и вне ее, в банке. Местопребывание пиявки обозначено крестиком

Таблица 1

Распределение пиявок
в трубке и вне ее,
в банке

№ пиявок	В трубке	В банке
1	142	62
2	60	94
3	50	16
Всего	252	172

№ 2 при 154 наблюдениях 60 раз была обнаружена в трубке и 94 — вне ее, в банке. Однако две другие пиявки примерно в 2½ раза чаще были обнаружены в трубках, чем в банках. Часто передний конец пиявки выдавался несколько из трубки и иногда совершал дыхательные движения. В этих случаях при передвижении банки или смене воды пиявка или немедленно скрывалась вся в трубке, или, что было реже, выползала из своего убежища и начинала ходить или плавать в банке. Однако на следующий или в один из ближайших дней пиявка опять оказывалась в трубке.

Из этих наблюдений вытекало, что запоздание пиявок в трубки и пребывание их там в условиях опыта — не случайное, а закономерное явление. Это свидетельствует о том, что запоздание в трубки и пребывание там удовлетворяет какой-то потребности пиявок, выработавшейся в естественных условиях и связанной, повидимому, с пребыванием их в берегах или

около них в узких и ограниченных теми или иными твердыми предметами или средами пространствах.

Данные, полученные в результате этих наблюдений, были использованы затем для опытов содержания пиявок в аппарате с двумя сосудами, соединенными между собой трубкой.

2. Наблюдения над поведением пиявок в сосудах, соединенных трубкой, из которых один наполнен камнями

В течение нескольких лет я работал над конструкцией такого аппарата, который в условиях аптеки или больницы мог служить для содержания

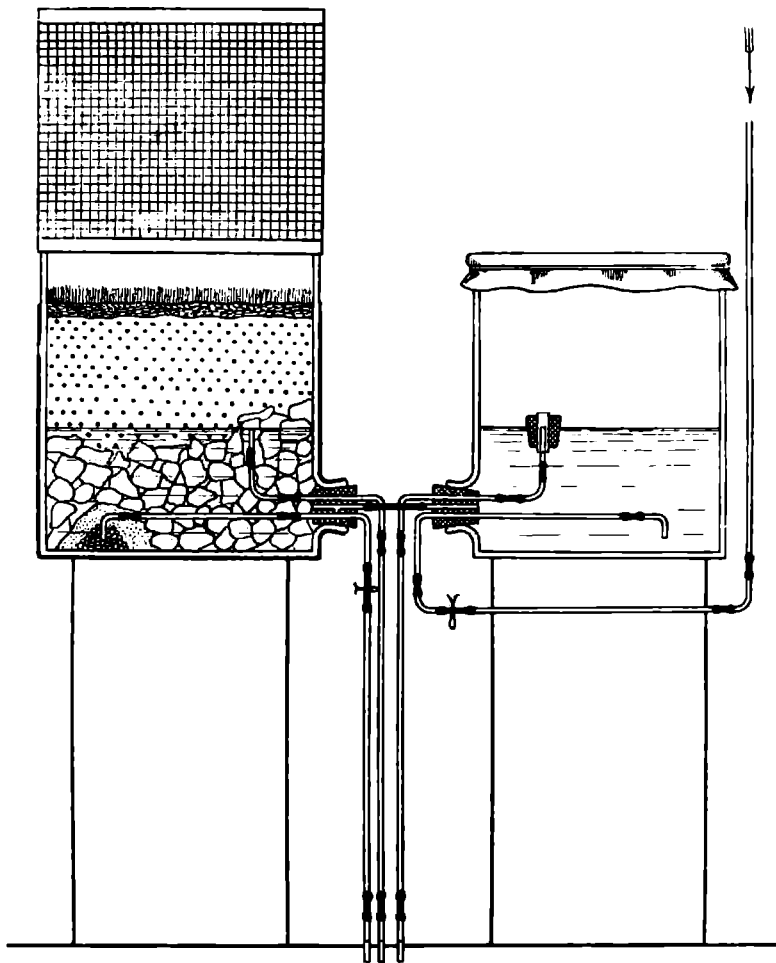


Рис. 2. Схема устройства аппарата для содержания пиявок, состоящего из двух сосудов, соединенных трубкой

расходуемых пиявок, требовал бы от приставленного к нему лица незначительного труда, удовлетворял требованиям чистоты и, вместе с тем, потребностям пиявок. В работах старых авторов можно найти описание многочисленных аппаратов подобного рода, однако без экспериментальной их проверки и серьезного испытания на практике. Необходимо было сделать

так, чтобы пиявки могли по желанию пребывать в воде на свету или укрываться в толще берега, где пребывать в земле, в темноте. Важно было при этом, чтобы вода не загрязнялась землей и ее легко было сменять.

Описанные наблюдения над поведением пиявок в сосудах с трубками напели на мысль, что можно достигнуть желаемого при содержании пиявок в двух сосудах, соединенных трубкой. После ряда проб был сконструирован аппарат, изображенный на рис. 2. Правый сосуд наполняли водой, которая поступала через стеклянную трубку на дно сосуда. Поступающая и поднимающаяся вода достигала уровня другой стеклянной трубки, служащей для оттока воды. Через эту трубку, на которую был надет поплавочек, чтобы воспрепятствовать забиванию ее пиявками, вода уходила из сосуда и таким образом, при постоянном слабом токе воды эта трубка служила одновременно регулятором уровня. В левый сосуд вода поступала из правого через соединительную трубку, составленную из резиновой кишки, которая была надета с обеих сторон на стеклянные трубки, вставленные в пробки тубулюсов обеих банок. Сначала предполагалось заполнить весь левый сосуд землей, но так как при этом земля могла бы проникать в правый сосуд и загрязнять воду, особенно при прохождении пиявок через соединительную трубку в двух направлениях, то в левый сосуд были положены вначале камни (галька) на высоту, равную высоте воды в правом сосуде. Сверх гальки была положена торфяная почва, а на нее — мох.

Левый сосуд был до уровня мха обернут черной бумагой, и во внутрь его были проведены две трубки, аналогичные таковым в правом сосуде. Одна из них служила для контроля уровня воды без снятия бумаги, другая — для полного удаления воды, если в этом могла представиться надобность.

Для предупреждения бегства пиявок на левый сосуд была надета решетка Фермоша, правый сосуд был закрыт материей. Предполагалось, что пиявки, пущенные в правый сосуд, смогут пребывать в нем, находясь постоянно в чистой, свежей, медленно и равномерно сменяемой воде. При появлении у них потребности пребывания в берегах, они могли через трубку перейти в сосуд, подняться по камням и расположиться в почве. Тем же путем они могли переходить обратно в воду, на свет.

Все эти предположения оправдались, за исключением одного. Однако благодаря последнему вскрылось новое обстоятельство, которое послужило основанием для постановки всех последующих наблюдений. Оно станет ясным из ознакомления с ходом опыта, результаты которого представлены в табл. 2.

12 июня 1945 г., в 13 часов, 17 пиявок *Hirudo medicinalis officinalis* собственного вывода, кормленные 4 раза (последний раз 24 апреля 1945 г.), весом в среднем 1,1 г (2,1—0,7), умеренно голодные, активные, были помещены в правый сосуд аппарата (сосуд № 2).

Через 4 минуты одна пиявка ушла в трубку. На следующий день, в 10 часов 30 минут утра, в правом сосуде осталось только 5 пиявок. Это число падало затем еще более резко, доходя в некоторые дни, например вечером 19, 21 и 22 июня, до нуля.

Вначале возникло предположение, что пиявки, прошедшие в левый сосуд, не могут пройти обратно в правый и что это есть причина их малого количества в последнем. Однако позднее, когда пиявки освоились с новым помещением и температура стала выше, количество переходящих в правый сосуд пиявок начало увеличиваться, дойдя однажды — 10 июля — до 7 пиявок, т. е. почти до половины общего числа подоштых пиявок. Однако затем это количество опять упало до двух.

Нельзя было всегда установить, появляются ли в правом сосуде те же

Таблица 2

Распределение пиявок в течение месяца в аппарате, состоящем из двух сосудов, соединенных трубкой

Время наблюдения		Сосуд № 1	Трубулус	Сосуд № 2	Темпера- тура, °С	Время наблюдения		Сосуд № 1	Трубулус	Сосуд № 2	Темпера- тура, °С
число и мес-яц	часы, мин.					число и мес-яц	часы, мин.				
12/VI	13 00	0	0	17	23,5	26/VI	12 30	13	1	3	22,5
	13 04	1	0	16		27/VI	9 00	10	2	5	21,0
13/VI	10 30	11	1	5		28/VI	9 00	12	0	5	21,5
	15 00	12	2	3		29/VI	13 00	12	0	5	20,5
15/VI	10 50	16	0	1		30/VI	11 00	12	0	5	21,0
	16 00	14	0	3		2/VII	13 00	12	0	5	20,0
16/VI	12 00	13	1	3		3/VII	9 00	11	0	6	21,5
	14 00	15	0	2		4/VII	9 00	11	1	5	20,5
18/VI	10 00	13	1	3		5/VII	12 00	12	0	5	23,5
	20 00	15	0	2		6/VII	10 00	13	0	4	24,0
19/VI	11 00	14	0	3		7/VII	10 00	11	0	6	24,0
	17 00	17	0	0		9/VII	9 00	13	0	4	26,0
20/VI	10 00	16	0	1	10/VII	9 00	10	0	7	25,0	
21/VI	10 00	15	1	1	11/VII	14 00	15	0	2	26,5	
	17 00	17	0	0	12/VII	10 00	13	0	4		
22/VI	9 00	15	1	1	Общее число пия- вок при 32 на- блюдениях	429	12	103	—		
	17 00	17	0	0						22,5	
23/VI	11 30	16	0	1	22,0	Среднее число *	13	—	3	—	
25/VI	10 30	13	1	3	18,0						

* При подсчете средних чисел дробь отброшена.

пиявки, которые были в нем накануне, или другие, но в ряде случаев можно было быть совершенно уверенным, что в правом сосуде появлялись новые пиявки, так как последние отличались по величине от наблюдавшихся накануне.

Если таким образом пиявки могли переходить из одного сосуда в другой, туда и обратно, то вместе с тем было очевидно, как это явствует из табл. 2, что они концентрируются главным образом в левом сосуде. Подсчет пиявок при 32 произведенных в течение месяца наблюдениях дал в среднем 13 пиявок в левом сосуде и только 3 пиявки — в правом.

Однако, концентрируясь в левом сосуде, они никогда не располагались там в почве. По крайней мере, во всех случаях, когда снимали бумагу с левого сосуда для осмотра и выяснения, где размещаются в нем пиявки (а такие осмотры производились обычно через 3—4 дня), пиявки были видны всегда среди расщелин между камнями или между камнями и стенками банки. Ни одна пиявка ни разу не была обнаружена подо мхом, и точно так же при разборке аппарата в конце опыта ни одна пиявка не была найдена в торфяной почве.

Таким образом, масса камней, долженствовавшая быть подпоркой для предполагаемого местопребывания пиявок — почвы, на самом деле оказалась их местопребыванием, местом, где они, находясь почти в полной темноте, исключительно и концентрировались.

Это вытекавшее из наблюдений интересное заключение привело меня к мысли о необходимости изменения конструкции аппарата и к постановке

опыта, где эта концентрация пиявок в каменной массе обнаружилась бы с еще большей ясностью.

3. Наблюдения над поведением и распределением пиявок в аппарате, состоящем из одного сосуда, наполненного камнями

На рис. 3 представлен аппарат, устройство которого, после приведенного выше описания предшествующего аппарата, должно быть ясно. Я остано-

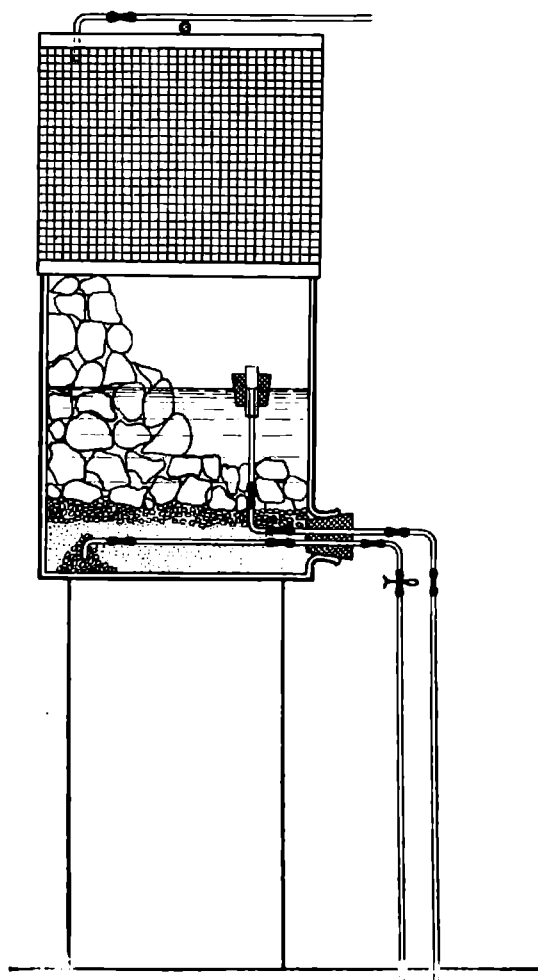


Рис. 3. Схема устройства аппарата для содержания пиявок, состоящего из одного сосуда, наполненного камнями

новлюсь поэтому только на отличиях нового аппарата.

Аппарат состоит из одного сосуда, заполненного каменной массой, которая состоит из гальки, покоящейся на гравии. Масса с одной стороны образует выдающуюся над водой горку, где могли бы пребывать пиявки, укрываясь в камнях вне воды. Вода поступает в сосуд сверху, каплями, которые падают на горку. Этим достигается: 1) смена воды без образования на ее поверхности ряби и волнения, которые беспокоили бы пиявок; 2) смачивание поверхности камней, находившихся вне воды; 3) лучшее насыщение воды воздухом. Вода обычно подавалась в аппарат круглые сутки, однако иногда, вследствие засорения в течение ночи регулирующего приток воды крана, ток воды утром отсутствовал. Кроме трубки, через которую уходила прибывающая вода и которая поддерживала определенный уровень воды, имелась еще вторая трубка, служащая для полного удаления воды. Сосуд был обтянут черной бумагой, и свет проникал в него только сверху.

12 июля 1945 г., в 4 часа дня, 16 пиявок, использованных в предшествующем опыте, были пущены в аппарат. Все пиявки почти мгновенно скрылись среди камней. На следующий день, в 10 ч. утра, были видны только 2 пиявки; одна на стенке в воде, другая — у воды, т. е. в таком положении, когда половина тела, обычно передняя, находится вне воды (табл. 3). Во вторую половину дня и эти 2 пиявки исчезли среди камней, «поглотивших» таким образом всех пиявок.

В 17 часов было пущено еще 19 пиявок, общее их число достигло 35. На следующий день только одна пиявка была вне камней, а 15 июля к концу

Таблица 3

Распределение пиявок в аппарате, состоящем из одного сосуда, наполненного камнями

Количество пиявок в опыте	Время наблюдения		Температура, °C	Число пиявок				Ток воды
	число и месяц	часы, мин.		на стенке в воде	у воды	на камнях вне воды	в камнях	
16	13/VII	10 00	25,5	1	1	—	14	—
		14 00		0	0	—	16	есть
		17 00		0	0	—	16	»
	14/VII	9 00	23,0	0	1	—	34	»
	15/VII	9 00	23,5	0	1	—	34	»
		17 00		0	0	—	35	»
	16/VII	15 00	23,5	0	5	—	30	нет
	18/VII	10 00	23,0	0	10	—	25	»
		19 00		0	0	2	33	есть
35	19/VII	13 00	22,5	0	1	5	29	нет
		17 30		0	0	0	35	есть
		20/VII		0	2	0	33	нет
	21/VII	11 00	23,25	1	1	0	33	есть
	23/VII	10 00	23,25	0	8	0	27	нет
	24/VII	10 45	21,25	2	4	1	28	»
	25/VII	14 00		1	5	3	41	»
	26/VII	10 50	21,5	0	3	4	43	»
	27/VII	11 30	22,75	0	2	0	48	есть
50	28/VII	10 00	21,5	0	0	2	48	»
	30/VII	10 00	21,00	4	0	4	42	нет

для все пиявки сидели среди камней. 24 июля было пущено еще 15 пиявок; общее их число было доведено до 50. Однако это почти не отразилось на появлении большего количества пиявок вне камней. Так, число последних 24 июля, до пуска новой порции пиявок, равнялось 6 (2 и 4), а 25 июля, после пуска, равнялось этому же числу (1 и 5). Отсутствие тока воды, как это можно видеть из табл. 3, в некоторой степени уменьшало число пребывающих в камнях пиявок, однако и в этих случаях подавляющее большинство пиявок сидело в камнях. В общем, если подытожить количество пребывающих среди камней пиявок, обнаруженных за все 20 дней опыта (табл. 3), и выразить их в процентах по отношению к количеству пиявок, обнаруженных вне камней, то окажется, что 93% пиявок держалось среди камней.

Наблюдая стремительно быстрый уход пиявок в каменную массу и их постоянное массовое пребывание в последней, нельзя было не сделать заключения, что пребывание пиявок между камнями и на них удовлетворяет их естественной потребности и что медицинские пиявки представляют собой, по крайней мере в условиях опыта, своеобразных литофильных животных. Этот вывод лег в основу дальнейших экспериментов в каменных водоемах под открытым небом.

4. Наблюдения над поведением и распределением пиявок в опытных каменных водоемах с разными грунтами

Устройство экспериментальных каменных водоемов, которыми я пользовался для постановки описываемых ниже опытов, явствует из прилагаемых иллюстраций (рис. 4—6). Стены, дно и внутренние перегородки,

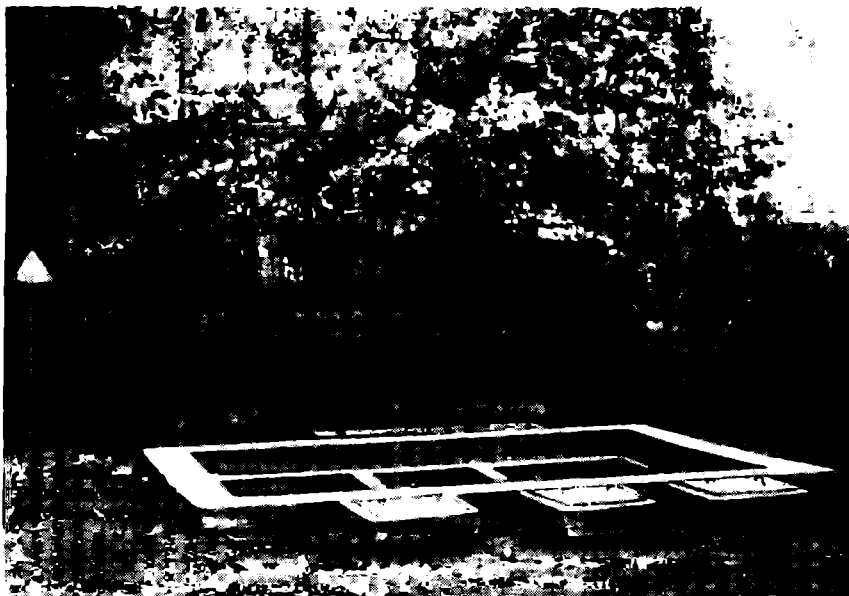


Рис. 4. Три экспериментальных каменных водоема в хозяйстве конторы «Меднишка» Министерства здравоохранения СССР.
Слева направо: водоемы № 1, 2 и 3

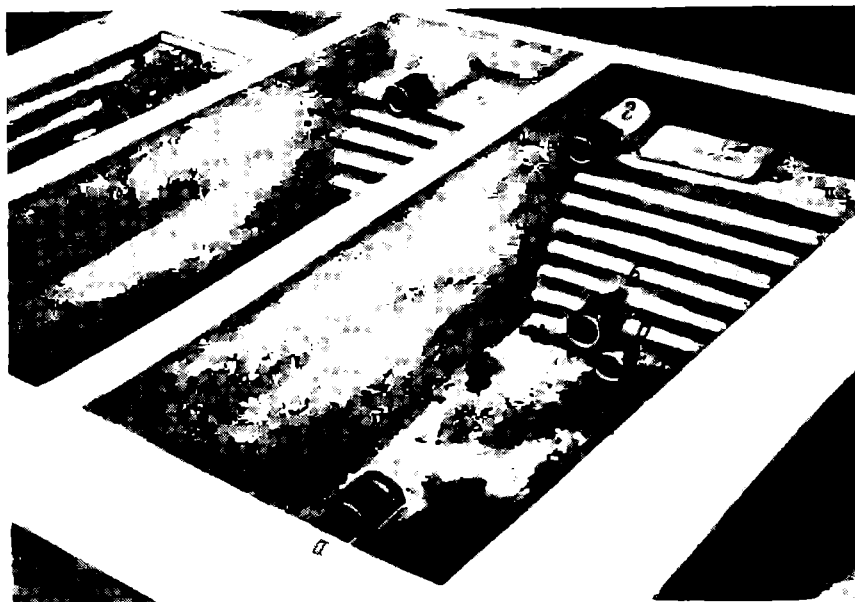


Рис. 5. Экспериментальный каменный водоем № 1 (сверху). Водоемы № 2 и 3 видны частично. В водоеме № 1 видны у одной короткой стенки ступеньки (ступеньки у длинной и у другой короткой стенки скрыты за стенками), перегородка, отделяющая водоем № 1 от № 2, три сливные трубы и труба, по которой притекает вода (на переднем плане)

разделяющие бассейны на три водоема, были выстроены из кирпича, покрытого затем цементом. Водоемы эти в дальнейшем мы будем обозначать номерами: № 1, 2 и 3 — в том порядке, в каком они видны на фотографии, слева направо (рис. 4). Внутренние стороны стенок водоемов не были отвесными, а опускались ступеньками; поэтому площадь дна всегда была меньше площади водного зеркала, причем тем меньше, чем больше была глубина воды. Поверхности перегородок были отвесными.

В каждый водоем была проведена вода из близлежащей реки, поднятой посредством плотины. Вода поступала по трубе *а* (рис. 5 и 6), снабженной краном, который регулировал приток воды. Кроме приводящей трубы в каждом водоеме были три спускные трубы. Одна из них — *б*, отстоявшая на некотором расстоянии от дна и снабженная также краном, служила для спуска большей части воды. Ниже ее, почти у самого дна, помещалась труба *в*, закрываемая деревянной пробкой, которая вынималась тогда, когда нужно было удалить всю воду и вычистить водоем.

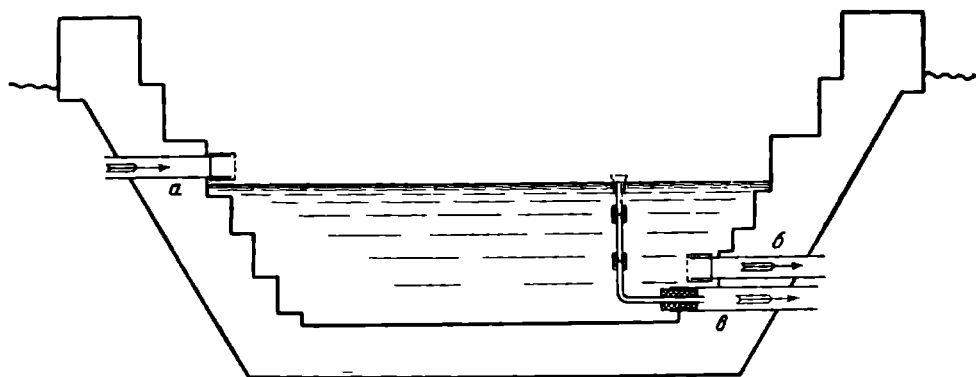


Рис. 6. Схема устройства экспериментального каменного водоема. Схематический продольный разрез. Аварийная труба не изображена. Объяснение в тексте

Наконец, третья труба — аварийная — должна была начать действовать, когда вода, вследствие каких-либо причин, поднималась слишком высоко. На трубы *а*, *б* и аварийную были надеты мелкие металлические сетки. В пробку, закрывавшую трубу *в*, вставляли изогнутую стеклянную трубку, которая была составлена из нескольких отрезков, соединяемых резиновой кишкой. Назначением ее было удержание воды на том или ином желаемом уровне при медленной смене ее или когда водоем должен был быть проточным. Для предупреждения ухода пиявок на ее верхний конец надевали плавающий колпачок, затянутый сверху мелким мельничным ситом.

Длина водоемов по дну — 135 см, ширина — 88 см; глубина — от дна до верхнего края поперечных перегородок — 83 см. С северной стороны водоемы были защищены невысокими деревьями (рис. 4), с других сторон деревьев не было, и таким образом, поверхность водоемов была открыта действию солнечных лучей.

А. Наблюдения в водоеме с торфяным грунтом. После многодневной промывки текущей водой водоемов с целью удаления из цемента возможных вредных для пиявок веществ, на дно водоема № 2 был положен слой торфяной почвы, взятой из близлежащего болота. Затем водоем промывали вновь медленно текущей водой, пока вода над торфом не стала совершенно прозрачной. После этого вода была спущена, ток ее остановлен, и водоем принял вид, представленный на разрезе (рис. 7). На дне лежал рыхлый слой торфяной почвы толщиной в 13 см, а над ним

слой воды в 5 см. Общий объем торфяного слоя и воды составлял около 234 л, из которых 169 приходилось на торф и 65 — на воду.

В соседний водоем № 3 (контрольный) была пущена только вода слоем в 18 см, общий объем которой составлял также приблизительно 234 л.

18 июля 1948 г., в 11 часов, в оба водоема было пущено по 115 пиявок из расчета 1 пиявка на 2 л воды. Пиявки относились к подвиду *Hirudo medicinalis officinalis*, происходили из Молдавии и были весьма активными, голодными и готовыми к использованию.

Первое время после пуска можно было наблюдать два последовательных явления, происходящих при всяком помещении пиявок в водовместитель: 1) оживленные движения пиявок, главным образом плавание; 2) собирание их у берегов; в условиях опыта, производившегося в каменных водоемах, — у ступенчатых берегов, на ступеньках. При этом большая часть пиявок образовывала скопления в углах водоемов. Особенно



Рис. 7. Схематический продольный разрез водоема № 2.
Трубы не изображены

рельефно это было выражено в контрольном водоеме, где в углах можно было видеть черные массы тесно собравшихся вместе пиявок. Заметное, ясно выраженное массовое закапывание пиявок в торфяной грунт отсутствовало.

К вечеру движение почти прекратилось; в водоеме № 2 на поверхности торфа можно было насчитать около 50 неподвижно лежащих на брюшке пиявок.

В следующие дни, однако, картина резко изменилась и количество видимых пиявок сильно сократилось. Так, 21 июля, в 11 часов 30 минут, в водоеме № 2 я мог насчитать только 7 видимых пиявок, в водоеме № 3 — только 5. Такое уменьшение количества видимых пиявок в водоеме № 2 могло быть легко объяснено закапыванием пиявок в торф, но в отношении контрольного водоема это явление было совершенно неожиданным.

Вначале возникло предположение об уходе пиявок из водоемов, несмотря на каменные берега, о переходе пиявок через последние. Днем это явление не наблюдалось, но оно могло происходить ночью, тем более, что в период опыта несколько раз шел дождь, ступени и стены водоемов были смочены, что, конечно, должно было облегчить пиявкам уход из водоема.

Однако наблюдение, произведенное 25 июля, обнаружило неожиданное и интересное обстоятельство.

С целью выяснить подвижность пущенных в водоем пиявок, было произведено несколько легких ударов ладонью руки по поверхности водоема № 3. Водоем быстро наполнился большим количеством оживленно пла-

вающих пиявок, выплывавших из-под нижней трубы *в* (рис. 5 и 6). Обследование показало, что в водоеме № 3 между нижней поверхностью трубы *в* и дном имелась щель, далеко уходящая в стенку водоема.

В эту щель плотно набилось подавляющее большинство пущенных в водоем пиявок. Подобное же явление затем обнаружилось и в водоеме № 2, с той только разницей, что пиявки сконцентрировались здесь под трубой *б* (рис. 5 и 6), между нижней ее поверхностью и слоем почти прикасающегося к ней торфа.

В следующие дни картина была та же: очень мало видимых пиявок и немедленное их появление из-под трубы при производстве легкого шума в воде.

29 июля, в 10 часов, пиявки были выловлены. Из водоема № 3 были выловлены все 115 пиявок, из водоема № 2 — 105 пиявок; 11 пиявок найти не удалось.

Замечательный факт массовой концентрации пиявок в щели под трубой, напоминающий отношения, наблюдавшиеся в лабораторных условиях, и подтверждающий еще раз стремление медицинских пиявок пребывать в щелях и расщелинах, ограниченных твердыми поверхностями, навел на мысль, что и в открытых, относительно крупных водовместилищах может проявиться литофильность пиявок, которая обнаруживалась с большим постоянством в лабораторных условиях, в банках.

Б. Наблюдения в водоеме с каменистым берегом. Для первой предварительной проверки этого предположения в водоеме № 2, у одного из его коротких берегов, были наложены камни и кирпичный щебень. Образованная таким образом у одного берега масса камней по своей ширине равнялась ширине водоема, длину имела 20—25 см, а высоту — 16 см. На такую же высоту была налита вода.

20 июля, в 16 часов, в водоем были пущены 115 пиявок, сидевших при предшествующем опыте в водоеме № 3. К вечеру были видны в водоеме только 5 пиявок. Остальные 110 «исчезли» — ушли в камни. 30 июля, в 10 часов, не было видно ни одной пиявки. Было пущено еще 110 пиявок из сидевших в прошлом опыте в водоеме № 2. Таким образом, число пиявок достигло 215.

В течение нескольких дней велись наблюдения над количеством видимых пиявок, причем отмечали температуру воды в тени и величину поверхности водоема, освещенной солнцем.

1 августа, 10 часов. Ночью шел непродолжительный, но сильный, холодный дождь. Температура 11°,5. Водоем освещен солнцем на $\frac{1}{4}$ поверхности. Не видно ни одной пиявки.

2 августа, 12 часов. Температура 16°. Солнце за облаками. 4 пиявки — на дне у берега без камней. После двух легких ударов рукой по поверхности водоема из скопления камней стали быстро выплывать пиявки. Через 45 секунд число их достигло 10—15.

3 августа, 10 часов. Температура 16°; водоем на $\frac{1}{4}$ поверхности освещен солнцем. Видно 12 плавающих и неподвижных пиявок. 14 часов: температура 23°; вся поверхность водоема освещена солнцем. Не видно ни одной пиявки.

Так как литофильность пиявок выявилась и в открытом водоеме сразу с чрезвычайной четкостью, подобно тому, что наблюдалось в лабораторных условиях, в банках, то опыт в этой форме был прекращен и приступлено к постановке другого опыта.

В. Наблюдения в водоеме с разными грунтами. Во всех предшествующих опытах — как в банках, так и в только что описанном опыте в водоеме — пиявкам не предлагалось одновременно с

каменистой массой других сред, которые большей частью входят в состав грунта и берегов естественных водоемов, где обычно пребывают медицинские пиявки (торфяная почва, глина, а иногда и песок).

Можно было думать, что наблюдавшееся в опытах стремление пиявок в щели и пространства между камнями происходит потому, что пиявки, не встречая привычных для них почвенных сред — торфа, глины, вынуждены укрываться в щели каменистой массы. Правда, в опыте с сообщающимися сосудами в левом сосуде были и камни и торф, и пиявки концентрировались только в первых, однако почва была над камнями и при этих условиях, быть может, не могла служить для пиявок привычным убежищем.

Чтобы иметь право говорить о литофильности пиявок, нужно было предоставить им возможность выбора разных грунтов, расположенных рядом в одном водоеме и на одинаковой площади. Только такой эксперимент мог быть решающим, своего рода *experimentum crucis*, дающим ясный и окончательный ответ на вопрос о предпочтении пиявками той или иной твердой среды, того или иного грунта.

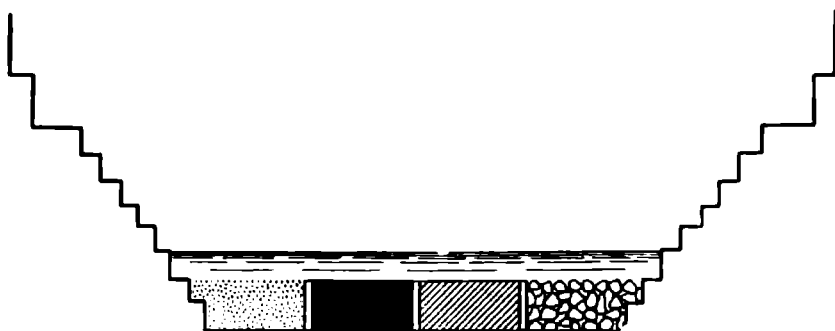


Рис. 8. Схематический продольный разрез водоема № 2 во время опыта с четырьмя грунтами. Трубы не изображены

Для такого эксперимента был использован подвоям № 2, в котором на дне были прочно укреплены 3 доски, разделяющие нижнюю часть бассейна на 4 части. В образовавшиеся таким образом на дне четыре отделения были положены: камни, глина, торф и песок. Высота досок и, соответственно, глубина каждого из перечисленных грунтов были равны 10 см. После осторожной, но продолжительной промывки водоема текучей водой до тех пор, пока вода над грунтами не стала прозрачной, большая часть воды была спущена. Высота оставленного над грунтами слоя воды равнялась 5—6 см. Водоем принял вид, изображенный на схематическом разрезе (рис. 8).

8 августа были пущены в водоем 214 пиявок, бывших в предшествующем опыте, к ним было прибавлено еще 3 пиявки (всего 217 пиявок). Затем в течение нескольких дней отмечали видимых пиявок.

9 августа, 8 часов: температура — 13°,5; водоем в тени; на ступеньках — 1 пиявка, на глине — 2, на камнях — 0. 11 часов; температура 19°; водоем целиком освещен солнцем: 1 плавающая пиявка. 17 часов 30 минут; температура 15°; водоем в тени; на песке — 3, на торфе — 3, на глине — 7, среди камней, в расщелинах — 30 пиявок.

10 августа, 8 часов; температура 16°; водоем в тени; на песке — 5, на торфе — 2, на глине — 6, среди камней — 30 пиявок.

14 августа: 16 часов 15 минут; температура 23°. Пиявок не видно.

Как можно видеть из этих данных, полученных путем наружного осмотра (просмотра грунтов в толщину не производили, чтобы не беспокоить пиявок и не нарушать течения опыта), пиявок было значительно больше видно среди камней. Однако это могло быть объяснено тем, что в других грунтах пиявки зарылись вглубь.

27 августа было приступлено к выемке грунтов и подсчету находившихся в них пиявок. Вода была быстро спущена через верхнюю спускную трубу (б), так что над грунтами ее совсем не оставалось. При выемке грунтов было обращено особое внимание на то, чтобы ни одна пиявка не могла перейти с одного грунта на другой. Для перехода их в глубине плотно пригнанные доски представляли непроходимое препятствие.

Подсчет выбранных пиявок дал интересные результаты. Всего было извлечено 208 пиявок; 9 особей не были найдены. Из 208 экземпляров 6 было в песке, 2 — в торфе, 19 — в глине и 181 — в камнях. Другими словами, 87% пиявок предпочли пребывание в камнях и только 13% были найдены во всех остальных грунтах. Нужно к этому добавить, что и среди этих 13% большая часть пиявок сидела не в толще грунта, а между ним и доской или стенкой водоема.

Из опыта вытекает с неоспоримой ясностью, что в описанных условиях, в открытых каменных водоемах, пиявки явно предпочитают каменный грунт всем остальным грунтам, которые обыкновенно считались и считаются практиками пиявочного дела наиболее подходящими для местопребывания пиявок. Мы можем с полным правом назвать медицинских пиявок **л и т о ф и л ь н ы м и** организмами.

5. Наблюдения над поведением и выживаемостью пиявок в каменных бассейнах с берегами, состоящими из каменной массы

В предшествующем опыте камни, как и другие среды — глина, торф, песок, употреблялись в качестве г р у н т а, лежали на дне водоема, причем слой воды над грунтами был весьма невелик. Последнее было сделано: 1) с целью более удобного наблюдения за пиявками; 2) с целью уменьшить давление воды в водоеме, чтобы оно не могло быть препятствием к зарыванию пиявок в грунт. Наконец, так как отношение поверхности воды к ее объему при понижении глубины слоя воды увеличивается, то понятно, что при мелкой воде естественная аэрация будет выше, чем при глубокой; это также могло иметь значение для более свободного распределения пиявок в водоеме.

Однако, когда литофильность пиявок выявилась с достаточной ясностью, встал вопрос о возможности большего использования кубатуры водоема для хранения, путем углубления слоя воды и помещения в водоем значительно большего количества пиявок.

Как уже говорилось выше, пиявки при посадке в водоемы или банки прежде всего направляются к берегам или стенкам, производя там поисковые движения и скрываясь в расщелинах, промежутках между корнями, в трубках и в других ограниченных твердыми плоскостями небольших пространствах. Поэтому было принято решение поместить камни не на дно, а по стенкам водоема и создать таким образом в водоеме каменные, богатые щелями и промежутками берега. Чтобы дать возможность пиявкам подниматься на поверхность каменистого берега и при этом не подвергаться действию света, на каменистые берега был помещен тонкий слой торфяной почвы, а сверху — живой свежий сфагновый мох. Предполагалось, что пиявки, вползшие в каменный берег и поднявшиеся затем наверх, найдут там, если не полное подобие естественных условий, где берега водоемов

покрыты дерном или мхом, то, во всяком случае, условия, близкие к естественным.

В одном опыте, поставленном в водоеме № 3, каменистый берег был воздвигнут у одного конца водоема, в другом опыте (водоеме № 1) — в обоих концах. В последнем случае водоем принял вид, представленный на схематическом разрезе (рис. 9). Ширина каменистого берега у одного конца равнялась 35 см, у другого — 42 см. Высота обоих берегов равнялась 37 см, длина — 82 см. Глубина воды составила 35,5 см. Ширина водного зеркала равнялась 82 см, длина — 122 см.

5 августа в водоем № 3 было пущено 500 пиявок, взятых из небетонированных водоемов; 23 августа в водоем № 1 — 1000 пиявок *H. m. officinalis*, пойманных 19 августа в естественных водоемах и привезенных на самолете 21 августа.

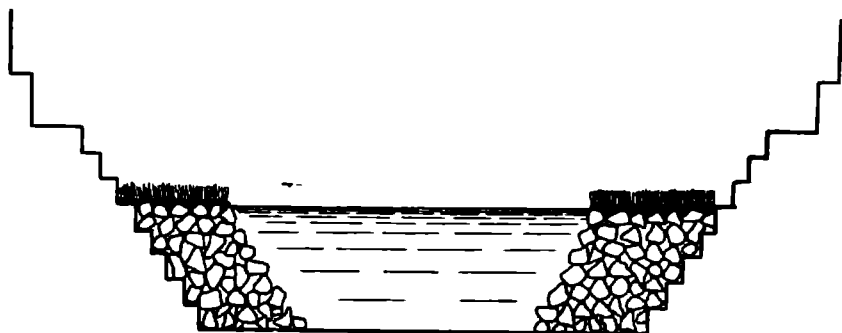


Рис. 9. Схематический продольный разрез водоема № 1 с берегами из камней, покрытых слоем торфа и мхом

Как и следовало ожидать, подавляющее большинство пиявок пребывало среди камней; в некоторые часы суток почти все или даже все пиявки скрывались в берегах.

В качестве типичного примера я приведу запись распределения пиявок в водоеме № 3 в течение одного дня, когда это распределение отмечалось несколько раз.

9 августа, 8 часов: температура 19°,6; 30—40 видимых пиявок. 11 часов: температура 17°,5; 10—15 пиявок. 14 часов 45 минут: температура 19°; 8—10 пиявок. 17 часов 30 минут: температура 12°; около 70 пиявок.

Таким образом, даже максимальное число находящихся вне камней пиявок, которое можно было наблюдать в течение дня, составляло менее $\frac{1}{8}$ всего числа пиявок.

При этом обнаружился факт, вполне оправдавший целесообразность устройства на каменистом берегу торфяной подушки и покрытие последней мхом. Во время теплой погоды пиявки поднимались на поверхность камней и массами собирались в торфе и между мхом и торфом, где пребывали в покое и чувствовали себя, по видимому, прекрасно.

1 сентября вследствие начала учебных занятий наблюдения должны были быть прерваны; однако пиявки, пущенные в водоем № 1, были оставлены в нем, чтобы проверить выживаемость пиявок в бетонированных водоемах с каменистыми берегами в суровых условиях холодной осенней погоды.

2 октября, при температуре воды 3°, был произведен первый вылов пиявок с разбором одного каменистого берега; было выбрано 490 пиявок. 9 октября, при температуре воды 0° и при падавшем временами снеге,

был разобран второй берег и извлечено 497 пиявок. Всего, следовательно, оказалось 987 пиявок вместо 1000; недостача была ничтожна и равнялась 1,3%.

Во время вылова, особенно 9 октября, почти все пиявки были в сильно сократившемся виде, находились в состоянии холодового оцепенения. Однако помещенные в бабки, стоявшие в закрытом помещении, они быстро перешли в весьма деятельное состояние. Эти пиявки были переданы затем в лечебницу «Медпиявка» Мосгорздрава, где их медицинские качества получили высокую оценку.

Необходимо отметить одно важное, с точки зрения практики, обстоятельство. Условия, при которых происходили выловы пиявок, — от 0° до 3° тепла, при холодном ветре и снеге, — были чрезвычайно суровы для ловцов. Массовый лов или вылов пиявок из естественных или искусственных водоемов, имеющих глинистый или торфяной грунт и берега, при таких условиях погоды, когда пиявки не отзываются на шум и ловцам нужно выбирать их руками из этих сред, практически неосуществим. В цементированных же водоемах с каменистыми берегами выборка пиявок после спуска воды даже при этих условиях, хотя и трудна, но вполне возможна.

6. Влияние температуры и солнечного освещения на распределение и подвижность пиявок в каменных водоемах

Поведение и распределение пиявок, пребывавших в водоемах в течение описанных выше опытов, не определялось, конечно, только наличием камней и стремлением пиявок разместиться в расщелинах между образующими ее камнями. Многие естественные мощные факторы при этом, несомненно, играли роль. Из них прежде всего обращают на себя внимание солнечный свет и температура. Первые попутные наблюдения в этом направлении были сделаны еще в 1948 г. В течение лета 1949 г. эти факторы были подвергнуты более систематическому изучению.

Как уже говорилось выше, после пуска пиявок в водоемы с берегами из каменистой массы подавляющее число пиявок скрывается среди камней. В первые дни почти совсем не бывает видно пиявок. Однако затем то или иное число пиявок можно наблюдать пребывающими вне камней, преимущественно на стенке и ступеньках той стороны водоема, где не было воздвигнуто каменистых берегов, или на дне. Эти пиявки обозначались мной в записях как *в и д и м ы е н е п о д в и ж н ы е* пиявки. Оказалось, что этих видимых пиявок значительно меньше в дневные часы, особенно в солнечные дни. Это хорошо видно из данных, полученных в результате следующего наблюдения.

4 июля 1949 г. в водоем № 1 было пущено 1800 выведенных в лаборатории пиявок разной величины и возраста, накормленных незадолго до пуска и мало активных. Перед этим в водоеме у двух его коротких сторон были воздвигнуты берега из камней, покрытых торфом и мхом, как это показано на схеме (рис. 9). Длинные его стороны, одна из которых спускалась ступеньками, а другая была образована отвесной перегородкой, отделяющей водоем № 1 от водоема № 2 (рис. 5), были свободны от камней.

После того как пиявки обжились, были предприняты ежедневные подсчеты видимых в водоеме пиявок: 3 раза в день — утром, в 9 часов, когда весь водоем и перегородка были в тени; днем, в 14 часов, когда в солнечные дни и перегородка, и вся поверхность водоема были освещены солнцем; вечером, в 18 часов, когда весь водоем был погружен в тень.

Подсчеты производились в течение 16 дней, с 28 июня по 13 августа 1949 г., из которых 4 дня были пасмурные и 9 дней таких, когда днем

солнце освещало поверхность водоема и перегородку; 3 дня из 16 наблюдения по разным причинам не производились. В табл. 4 приведены средние числа видимых пиявок в солнечные и пасмурные дни, причем в верхнем ряду — средние числа всех видимых в водоеме пиявок, в нижнем — средние числа пиявок, сидящих на перегородке.

Таблица 4

Средние числа видимых пиявок в водоеме № 1 в солнечные и пасмурные дни

	В солнечные дни			В пасмурные дни		
	утром	днем	вечером	утром	днем	вечером
Общее число видимых в водоеме пиявок	77	22	53	84	56	51
Число пиявок, видимых на перегородке	28	8	21	30	21	15

Из табл. 4 с очевидностью явствует огромное влияние солнечного освещения как на общее число видимых пиявок, так и на их число на перегородке. В то время как в пасмурные дни число пиявок, видимых днем, немногим меньше, чем утром и вечером, или почти совпадает, в солнечные дни это число почти в 4 раза меньше, чем утром, и значительно меньше, чем вечером. Лучи солнца заставляли пиявок переходить с освещенных поверхностей в тень, которую они в условиях опыта находили в расщелинах между камнями.

При наблюдении в течение некоторого времени за пиявками, сидевшими на перегородке в часы ее освещения солнцем, можно было видеть, как постепенно одна пиявка за другой откреплялась от перегородки и уплывала по направлению к одному из каменистых берегов, в расщелинах которого и скрывалась.

Что здесь играло роль не повышение температуры воды под влиянием продолжительного солнечного освещения, ясно из следующего: 1) в некоторые солнечные дни температура воды днем повышалась очень мало, а уменьшение числа видимых пиявок было весьма значительным; 2) иногда в вечерние часы температура воды становилась выше, чем днем, но, тем не менее, число видимых пиявок значительно увеличивалось. Так, 5 августа температура воды утром равнялась 16° , днем $16^{\circ},5$ и вечером 16° ; число же пиявок на перегородке менялось так: утром — 30, днем — 9 и вечером — 15. В течение июля температура воды была: утром 15° , днем 17° и вечером 18° ; число же видимых пиявок было: утром — 28, днем — 5 и вечером — 15.

Однако было бы неверно сделать из этого наблюдения вывод, что медицинские пиявки всегда обнаруживают отрицательную реакцию на солнечное освещение. Отношения здесь гораздо тоньше и сложнее. Это можно видеть из опытов над подвижностью пиявок в течение дня в зависимости от солнечного освещения, предпринятых параллельно с описанными.

16 июля 1949 г. в водоеме № 3 были возведены берега из камней по всем четырем его сторонам. На эти берега была положена, как всегда, торфяная прослойка, а сверху нее — мох. Водоем приобрел вид, показанный на рис. 10. Через водоем был пущен слабый ток воды, который продолжался в течение всего опыта.

20 июля камни начали зеленеть от развивающихся водорослей. 28 июля водоем «созрел» для выпуска пиявок. В 12 часов этого дня в него было пущено 997 голодных, недавно выловленных в природном водоеме *H. m. officinalis*. В 18 часов, т. е. через 6 часов после пуска пиявок в водоем, нельзя было увидеть ни одной сидящей или плавающей пиявки. Все они скрылись в камнях. Это явление, как уже говорилось выше, обычное в первые дни после пуска пиявок, продолжалось в течение нескольких дней. Здесь оно было особенно резко выражено, ибо масса камней занимала все четыре стороны водоема, и пиявки могли легко найти себе убежище в расщелинах между камнями.



Рис. 10. Водоем № 3 (сверху) во время опыта над подвижностью пиявок. Видны берега из каменистой массы у трех стенок и перегородки водоема. На камнях лежит мох, покрытый упавшими с деревьев листьями

Первое время не только отсутствовали неподвижные видимые пиявки, но не появлялись или почти не появлялись и плавающие пиявки. И реакция на беллоскоп была ничтожна. Можно было подумать, что в водоеме нет пиявок или что большая часть их погибла. Пиявки, повидимому, были утомлены после дороги, пересадок в различные вместилища, пересчетов, одним словом, после всех тех разнообразных и тяжелых для пиявок манипуляций, которым они подвергаются от момента промыслового лова до прибытия в депо, в место их хранения и отпуска потребителю. К этому нужно еще добавить относительно низкую температуру воды в первые дни после посадки (12—13°). Через неделю, однако, плавающие пиявки стали появляться все в большем количестве, особенно в некоторые часы суток.

Характер этого плавания, его направление были весьма однотипны. В одном каком-либо месте каменистой массы из расщелины выплывала пиявка, более или менее быстро переплывала прямо или наискось водоем и, достигнув противоположного берега, быстро скрывалась в расщелине между камнями.

Неплавающие видимые пиявки на берегах или на дне совсем отсутствовали или исчислялись единицами, что по отношению к числу спущенных пиявок (около 1000) представляло ничтожный процент. Все пиявки сидели в береговой массе камней, и, покидая ее на короткий срок для плавания, вновь быстро подворачивались среди камней, где и оставались до своего следующего короткого путешествия.

Число одновременно переплывающих пиявок было очень невелико. Обычно при взгляде на поверхность водоема, вся толща воды которого была видна до самого дна, можно было или совсем не видеть ни одной переплывающей пиявки, или видеть одну, максимум две, очень редко три; при этом редко, когда две пиявки одновременно выплывали из каменистой массы. Обыкновенно вторая или третья появлялись тогда, когда первая или первая и вторая были уже близки к цели и скрывались в расщелинах. Такой характер движения пиявок при малой, легко охватываемой взглядом площади водоема навел меня на мысль о возможности производить точный количественный учет подвижности пиявок путем подсчета числа пиявок, переплывших водоем в единицу времени. Произведя эти подсчеты в определенные часы суток в течение ряда дней, можно было получить данные о влиянии температуры и солнечного освещения на подвижность пиявок и на изменение последней в течение дня.

Наблюдения были начаты 15 августа 1949 г. и велись ежедневно в течение 11 дней. Наблюдения производили в 8, 10, 12, 14, 16 и 18 часов, а несколько дней — еще и в 6 часов; таким образом, 6 или 7 раз в течение дня.

Подсчет пиявок производили в продолжении 5 минут, определяемых по секундомеру. Измеряли температуру воздуха и воды и отмечали освещенность водоема солнцем, а также общее состояние погоды.

Принимались все меры к тому, чтобы во время производства наблюдений соблюдалась максимальная тишина. Я уже говорил в своей предшествующей работе (1951) о чувствительности пиявок к малейшему шуму в воде, о степени которой можно составить себе правильное представление только непосредственно ее наблюдавшему.

Насколько нужно быть осторожным при производстве подобных наблюдений над медицинскими пиявками, показывает следующее. Вначале, при первых ориентировочных наблюдениях, я измерял температуру воды до производства подсчета пиявок. Измерения производились посредством водного термометра, который опускали с наивозможной осторожностью в воду около каменистой массы и оставляли там в течение 2 минут. Однако этого было иногда достаточно, чтобы привести находящихся вблизи пиявок в движение. Некоторое их количество начинало плавать около места опускания термометра, часть же прикреплялась к нему и продолжала держаться на нем, производя усиленные поисковые движения даже после изъятия его из воды. Поэтому при дальнейших наблюдениях температуру измеряли после производства подсчета.

В результате наблюдений выяснилась, как и следовало ожидать, несомненная зависимость подвижности пиявок от температуры. На рис. 11 приведены кривая изменения средней за день температуры воды за время с 15 по 26 августа и кривая средней за день подвижности пиявок за те же дни. Первые 4 дня температура хотя и колебалась, но все же стояла на высоком уровне — от 15 до 19°. В последующие дни средняя температура воды начала быстро падать и в некоторые дни — 23 и 24 августа — снижалась 10—11°. Рис. 11 показывает, что и подвижность пиявок следовала в общем этому снижению температуры. В правой половине графика она в общем много ниже, чем в левой. Так, средняя температура за

первые 4 дня (15—19 августа) равнялась $16^{\circ},9$, за последующие 7 дней (20—26 августа) она была $11^{\circ},9$, и среднее число переплывших пиявок за первые 4 дня равнялось 18, а в последние 7 дней — 8 пиявкам.

Однако это только в общем. В отдельные дни мы видим отклонения от такой зависимости. Так, 20 августа средняя температура равнялась $13^{\circ},9$, а 21-го — $11^{\circ},3$, т. е. понизилась на $2^{\circ},5$, между тем подвижность за эти дни увеличилась — с 7 переплывших пиявок до 13. Эти отклонения свидетельствуют о том, что температура далеко не единственный внешний фактор подвижности пиявок.

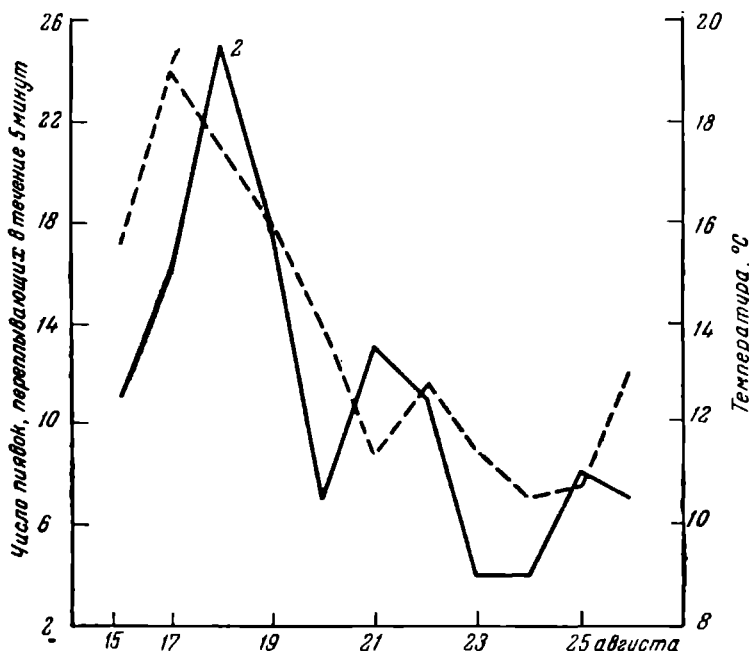


Рис. 11. Кривые изменения средней температуры (1) и средней за день подвижности пиявок (2) в водоеме № 3 с 15 по 26 августа 1949 г.

Эти же наблюдения показали, что одним из таких мощных факторов является солнечный свет. При сравнении подвижности пиявок в разные часы дня бросалось в глаза, что она закономерно изменяется в течение дня. Так, если высчитать среднюю подвижность пиявок за все 11 дней для каждого часа отдельно, то получится любопытная картина, представленная на рис. 12. Средняя подвижность пиявок в 6 часов утра была невелика и число переплывших пиявок равнялось всего 4. В 8 часов она возрастает в 2,5 раза и дает цифру 10. К 10 часам она соответствует 21 пиявке, а к 12 часам снижается до 14; далее средняя подвижность неуклонно падает, давая числа: 11, 7 и 3. Таким образом, наибольшая подвижность приходится на время около 10 часов.

Прежде всего возникло предположение, что в этих изменениях подвижности в течение дня играет роль температура. Рис. 11 показывает, что последняя может снижать или повышать среднюю подвижность пиявок за весь день. Понятно, что не только средняя подвижность за день, но и максимальная подвижность, которая падает на 10 часов утра, повышалась или снижалась в зависимости от температуры, достигая в некоторые дни (19 августа) 44 и опускаясь в холодные дни до 8 (24 августа)

или даже до 4 (23 августа). Однако температурой нельзя объяснить огромного повышения подвижности к 10 часам и ясно выраженного неуклонного падения подвижности к 12 и, особенно, к 14 часам. На рис. 12, кроме средней подвижности, приведены и данные по средней температуре за 11 дней для каждого часа, когда производилось наблюдение. Мы видим как за время между 6 и 8 часами температура почти не повышалась, за время с 8 до 10 часов повышалась меньше чем на градус, подвижность же

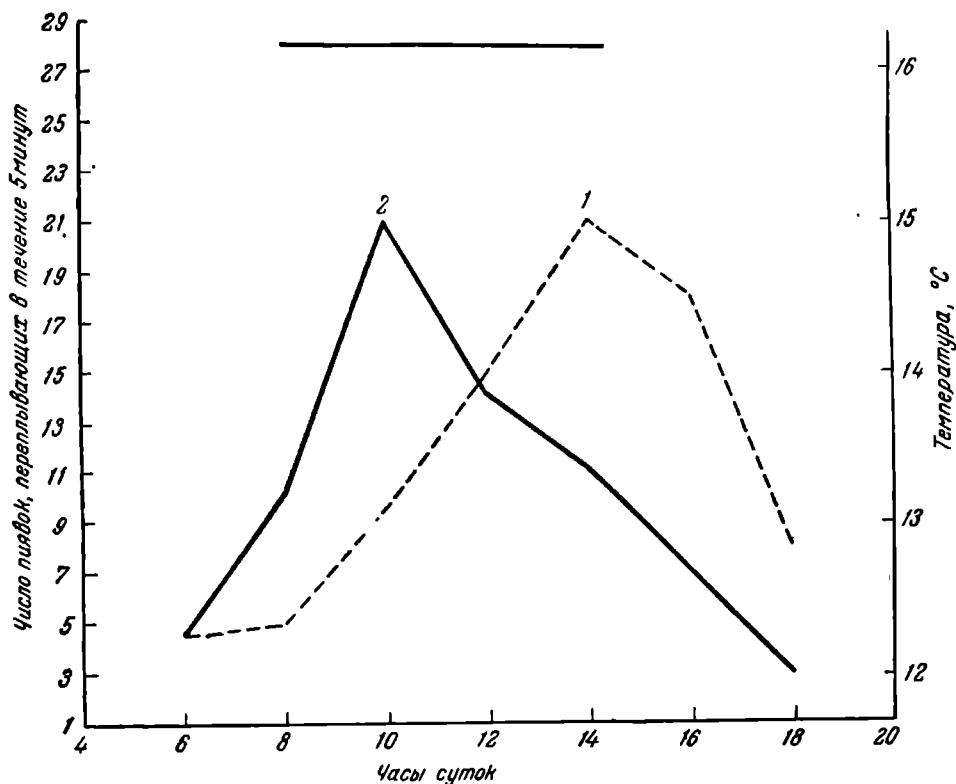


Рис. 12. Кривые изменения средней температуры (1) и средней подвижности пиявок (2) в водоеме № 3 в разные часы суток за период с 15 по 26 августа 1949 г.

Вверху диаграммы сплошной прямой линией показано время, когда поверхность водоема в солнечные дни более или менее освещена солнцем

измеряемая числом переплывающих пиявок, за эти часы дала огромный скачок вверх с 4 до 21, т. е. в 5 с лишним раз. С другой стороны, за время, когда средняя температура повышается с 13 до 15°, достигая максимума, подвижность падает почти до той цифры, которая характерна для 13°.

Этот биологический парадокс находит свое естественное объяснение, если мы обратимся к световым влияниям и, в частности, к солнечному освещению. На том же рис. 12 наверху прямой линией показаны часы — примерно от 8 до 14½ часов, когда поверхность водоема в солнечные дни в той или иной степени освещена солнцем.

Около 8 часов солнце, поднявшись из-за деревьев, начинает частично освещать поверхность водоема, и одновременно с этим начинает повышаться подвижность пиявок. К 10 часам дня весь водоем освещен солнцем, и активность пиявок достигает своего максимума. Однако в дальнейшем, когда солнце достигает зенита, плавательная активность пиявок падает

и последние в меньшем числе производят свои переплывы, предпочитая оставаться дольше в расщелинах между камнями, хотя, казалось бы, что постепенное повышение температуры должно было не подавлять, а возбуждать их подвижность.

Таким образом, полуденное высокое солнце, освещая водоем, вызывает отрицательную реакцию пиявок, проявляющуюся в водоеме № 1, как мы видели, в уходе пиявок с освещенных мест в расщелины между камнями, а в водоеме № 2 — в уменьшении числа пиявок, переплывающих водоем. Однако освещающее водоем утреннее солнце вызывает положительную, но ограниченную во времени реакцию, проявляющуюся в водоеме № 3 в значительном увеличении числа пиявок, переплывающих водоем.

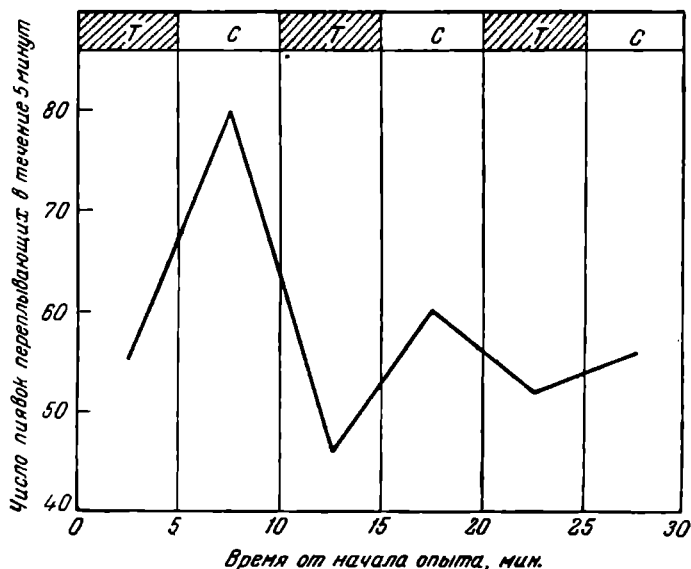


Рис. 13. Зависимость подвижности пиявок от освещенности или затемненности водоема

Т — тень; С — солнце

Что появление солнца, освещающего поверхность водоема, возбуждает подвижность пиявок, можно видеть из опыта попеременного освещения и затемнения водоема с пиявками. Опыт был проведен мной в водоеме № 3 и с теми же пиявками, которые служили материалом при только что изложенных наблюдениях.

Около водоема был воздвигнут экран, который закрывал весь водоем от солнца и мог быть быстро удален. Опыт состоял в том, что подсчитывалась подвижность пиявок в течение 5 минут по секундомеру, причем попеременно: 5 минут без экрана, когда весь водоем был залит солнцем, и 5 минут — с экраном, когда он весь оказывался в тени.

День 14 августа, в который производился этот опыт, по условиям погоды и температурным не оставлял желать ничего лучшего. В моем дневнике записано: «Чудный летний день. Солнце. Высокие, негустые барашки. Легкий ветерок». Температура воды была 15° . В течение всего опыта — немногим более получаса — температура поднялась всего на $0^{\circ},25$. Подвижность пиявок была очень высокой. Вода в водоеме была мало проточной. Опыт был начат в 10 часов 15 минут, когда был поставлен экран

и начато наблюдение по секундомеру. Результаты опыта представлены на рис. 13.

В первые 5 минут (с экраном), когда водоем был в тени, подвижность, измеряемая числом переплывающих пиявок, равнялась 54. В следующие 5 минут (без экрана), когда солнце осветило всю поверхность, подвижность возросла до 80. В следующие 5 минут (с экраном) она опять упала до 46. Такая же, хотя и не столь яркая, картина наблюдалась и в последующие 5-минутные промежутки: увеличение подвижности при солнечном свете и уменьшение при затемнении.

Интересно отметить, что в конце этого дня, в 18 часов 25 минут, при температуре воды в $16^{\circ},5$, за 5 минут проплыла только 1 пиявка.

III. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты наблюдений, изложенные на предшествующих страницах, представляют интерес как с практической, так и с теоретической стороны. Так как побудительной причиной к постановке этих наблюдений явились запросы производства, без каких-либо наблюдений, быть может, и не были бы никогда предприняты, я остановлюсь, в первую очередь, на практических выводах, какие можно и нужно из них сделать.

Первым и важным выводом является то, что содержание медицинских пиявок в каменных цементированных водоемах не только вполне возможно, но и дает хорошие результаты. Пиявки из водоемов не уходят, сохраняют свои медицинские качества, и гибель их ничтожна (конечно, при условии, что помещенные пиявки были до посадки доброкачественными¹).

Вместе с тем выяснилось:

1) пиявки, помещаемые в каменные водоемы, ищут условий, в которых они могли бы удовлетворить своей потребности пребывать в пространствах, ограниченных твердыми поверхностями, и при малейшей к тому возможности максимально используют эти условия. Это было ясно видно в контрольном водоеме № 3, где пиявки, найдя небольшую щель под трубой, в подавляющем большинстве сосредоточились в ней;

2) при предоставлении пиявкам разных грунтов они почти все концентрируются в грунте, состоящем из каменистой массы;

3) при устройстве в цементированных водоемах берегов из камней, покрытых торфом и мхом, пиявки в подавляющем числе пребывают в берегах, поднимаясь и опускаясь в них на различную высоту и используя при этом торфяную среду и нижние слои моховой покрывки;

4) хранившиеся в этих условиях пиявки обнаруживают прекрасные лечебные качества.

Я полагаю, что эти выводы, основанные, как мог видеть читатель, на длительной серии лабораторных и внелабораторных наблюдений, могут и должны найти свое применение в практике летнего консервационного содержания пиявок в больших цементированных водоемах, предназначенных для производственных целей. При этом способы применения каменистой массы, система снабжения водой и регулировка ее уровня, описанные выше и изображенные на схемах, как полностью оправдавшие себя в экспериментальных водоемах, не требуют никаких существенных изменений и в производственных водоемах, за исключением технических

¹ Эту оговорку не нужно понимать в том смысле, что каменные водоемы отличаются чем-нибудь в отношении требования доброкачественности предназначенных для хранения пиявок от некаменных, выкопанных и других водоемов. Требование доброкачественности должно соблюдаться при всех видах хранения.

деталей, обусловливаемых главным образом большой величиной производственных водоемов.

Остановимся на некоторых, нуждающихся в разъяснении и уточнении, сторонах содержания пиявок в каменных водоемах.

В экспериментальных водоемах каменная масса применялась в двух вариантах: или в виде каменистого дна, или в виде каменистых берегов, и в обоих случаях она всегда оказывалась насыщенной пиявками. Какой же из этих двух вариантов нужно признать лучшим?

Ответ на этот вопрос мог бы дать эксперимент одновременного содержания одинакового количества пиявок в двух водоемах, отличающихся только указанным распределением каменистой массы. Такой эксперимент может быть легко осуществлен при производственном хранении пиявок. Необходимо, однако, отметить, что придонная каменная масса значительно ограничивает передвижение, особенно вертикальное перемещение, пиявок, тогда как каменистые берега дают возможность пиявкам не только скрываться в расщелинах между камнями, но и располагаться в них на любой глубине, подниматься над поверхностью воды (в чем пиявки иногда имеют потребность) и помещаться там в торфяной массе, в прикорневой части моховой покрывки, избегая при этом тягостного для пиявок действия солнечных лучей.

Описывая ход подготовки экспериментальных водоемов к пуску пиявок (стр. 173), я употребил выражение — «созревание» водоема. Под «созреванием» водоема я подразумеваю процесс естественного заселения водоема низшими растениями — водорослями, образующими зеленый налет на стенках, дне и каменистой массе водоема. На такое «созревание» экспериментального водоема уходило обычно около двух недель — срок, вполне достаточный и для «созревания» производственного водоема. Вряд ли нужно говорить, что озеленение водоема повышает биологические качества последнего. Напомню, что некоторые старые пиявководы рекомендовали заселение пиявочных водоемов водорослями (правда, с более развитым талломом — харовыми). При чрезмерном развитии водорослей в водоеме я пускал туда некоторое количество брюхоногих моллюсков (*Limnaea*, *Planorbis*), довольно быстро приводящих зеленый покров к норме.

Поднимается, однако, вопрос, достаточно ли этого? Не нужно ли заселить каменные водоемы высшими водными растениями — обычными обитателями наших пресных вод (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum* и др.) — мероприятие, которое также весьма рекомендовалось некоторыми старыми практиками. Точный ответ на этот вопрос может дать опять-таки эксперимент параллельного содержания пиявок в двух каменных водоемах с одинаковыми массами камней, но отличающимися наличием или отсутствием высших водных растений. Должен, однако, сказать, что при своих наблюдениях в экспериментальных водоемах я ни разу не почувствовал надобности в таком опыте. Ту роль, которую обычно приписывали практики-пиявководы высшим растениям в пиявочных водоемах: защита от солнца, возможность освободиться от отделяющейся при линьке кутикулы, наличие поверхностей, удобных для использования присосок как органов передвижения, — с не меньшим, а может быть и с большим, успехом выполняет каменная масса, обширная поверхность ее камней, их края и расщелины между ними.

С другой стороны, наличие высших водных растений, особенно быстро разрастающихся, весьма затруднит плавание пиявок и наблюдение за их подвижностью. Интенсивность и характер подвижности пиявок — очень важный показатель физиологического состояния пиявок, и за ним

должен зорко следить каждый бделлотехник, которому вверено консервационное содержание пиявок. Нельзя также недоучитывать важного с хозяйственной точки зрения обстоятельства: наличие высших водных растений весьма затрудняет выборку пиявок как при частичных, так и при окончательных выловах пиявок из водоемов.

В описанных опытах я содержал пиявок и в стоячей и в проточной воде, причем в обоих случаях выловленные в конце опыта пиявки были физиологически весьма активны и обнаруживали прекрасные медицинские качества. Какой же из этих режимов лучше в условиях производственных водоемов? Точный ответ на этот вопрос и тут может дать опыт параллельного хранения пиявок в проточной и стоячей воде при всех прочих равных условиях. Пиявководы прошлого столетия высказывались обычно против проточной воды. Отмечу только, что те соображения, которые приводились ими при этом: беспокойство пиявок, их ненормальная, повышенная подвижность, обильное отделение слизи — действительно только при с и л ь н о м токе воды. При умело устроенной тихой, постоянной смене воды пиявки не обнаруживают никаких признаков беспокойства и ухудшения своих качеств. Напомню читателю описанные выше опыты в аппаратах, в которых большую часть суток вода была проточной, и вместе с тем пиявки чувствовали себя прекрасно.

В экспериментальных водоемах вода из приводящей трубы падала не в воду бассейна, а медленно и бесшумно текла на мох берега, затем в большей своей части проходила через торфяной слой и только тогда соединялась с водой бассейна. Точно так же и уходящая вода спускалась через трубку, расположенную не у самой массы камней, где пребывали пиявки, а на некотором расстоянии от нее, и медленно уходила через отверстие трубы, покрытой колпачком с сеткой. При таком снабжении водой бассейнов я не мог заметить ни одного явления, которое свидетельствовало бы о вредном, раздражающем влиянии проточной воды на пиявок. Между тем, проточность водоема, в результате которой вода не застаивается, а хотя и медленно, но постоянно обновляется, позволяет значительно увеличить населенность водоема пиявками, что с производственной точки зрения имеет большие преимущества.

В заключение этой практической части выводов считаю необходимым подчеркнуть, что для успеха содержания медицинских пиявок в каменных водоемах с каменной массой, как впрочем, и при всех других видах содержания пиявок, необходим каждодневный систематический надзор за этими своеобразными животными. Надзор этот должен быть поручен специальному человеку с биологическим образованием и хорошо знакомому с основными положениями бделлологии и бделлотехники. Этот работник должен зорко следить за состоянием животных, их подвижностью, общим состоянием водоема, водоснабжением, уровнем воды и принимать меры к соблюдению тишины вокруг водоемов, нарушение которой может допускаться только во время пуска и выловов пиявок.

Только при таком систематическом и внимательном надзоре за пиявками, содержимыми в каменных водоемах с каменной массой, можно получить от этого содержания все то хорошее, что оно действительно может и должно дать для производства.

Одним из основных теоретических выводов, который может и должен быть сделан из настоящей работы, как это отражено и в заглавии статьи, — это вывод о литофильности медицинских пиявок. Естественно поставить вопрос, чем обусловлена эта литофильность, каковы ее причины.

Одной из причин является та, которую уже высказывали некоторые авторы при объяснении местопребывания пиявок на твердых субстратах:

возможность для пиявок, находящихся в каменистом грунте, легко и полностью использовать свои присоски в качестве органов передвижения при ходьбе и органов прикрепления в состоянии покоя или настороженности. Однако одна эта причина не может объяснить данное явление.

В наших опытах была показана большая зависимость поведения и распределения пиявок от освещения, солнечного света. Установленное нами возрастание и затем падение подвижности медицинских пиявок в течение дня в связи с освещением водоема солнцем и прямое доказательство влияния последнего на подвижность пиявок указывают на важное положительное значение солнечного света в жизни медицинских пиявок, на его необходимость. Замечу кстати, что предлагавшееся и проводимое в практике хранения и теперь постоянное содержание пиявок в темноте или без солнечного света неправильно. В дополнение к описанным наблюдениям могу привести здесь факт, неоднократно наблюдавшийся мной при лабораторном хранении пиявок, когда падение солнечных лучей на банку с пиявками в первые моменты вызывало не скрывание пиявок, не собирание их в массу, а активное плавание.

Однако эта бесспорная необходимость в какой-то еще не определенной дозе прямого или рассеянного солнечного света не стоит в противоречии с наличием у медицинских пиявок потребности скрываться от света, когда перейдена граница этой дозы¹.

Напомню здесь о том, как пиявки в водоеме № 1 с увеличением силы света откреплялись от каменной стены и уплывали к берегам из камней, в расщелинах между которыми и скрывались. Это были сытые пиявки, однако и у голодных и даже весьма голодных пиявок, содержавшихся в 1949 г. в водоеме № 3, я наблюдал постоянное их пребывание в тепе каменистой массы, прерываемое только весьма короткими переплывами².

Позволим себе обратить внимание читателя на то, что при изложении всех наших опытов с каменистой массой я никогда не говорил о том, что пиявки собираются на ней. Пиявки никогда не собираются на ней, а укрываются в ней, в ее расщелинах, в пространствах между камнями. Если пиявки и находились на поверхности каменистой массы, то это ограничивалось кратким временем и почти всегда относилось к переднему концу их тела, в то время как задний конец с присоской уходил вглубь, в расщелину, в тень. Таким образом, литофильность медицинских пиявок обусловливается также и тем, что каменистая масса с темными щелями и затененными пространствами представляет собой весьма удобное укрытие от света, причем нужная степень затененности легко достигается животными путем незначительного передвижения или высовывания части своего тела из расщелины.

Расположение медицинских пиявок в расщелинах каменистой массы имеет, повидимому, еще другое немаловажное значение в их жизни. В опытах с банками с тубулусами и в аппарате с двумя сосудами выявилось стремление медицинских пиявок проникнуть в трубки и пребывать в них в течение долгого времени. Можно привести много данных из литературы, согласно которым пиявки стремятся привести поверхность своего тела в максимальное соприкосновение с твердыми телами, будь это стеклянные,

¹ Говоря предположительно об этой дозе, мы отдаем себе отчет в том, что сама эта доза зависит от многих внешних и внутренних факторов — температуры воды, упитанности и возраста пиявок и т. д.

² Нельзя поэтому согласиться без оговорок с мнением, что у сытых медицинских пиявок наблюдается отрицательный фототаксис, а у голодных — положительный.

каменные, деревянные или иные твердые предметы. Это ясно выраженное у большинства пиявок стремление, бесспорно, играет также немалую роль в литофильности пиявок. Но каковы причины этого явления? В литературе это явление обозначают тигмотаксисом или стереотаксисом, отчего, конечно, оно не становится понятней.

Я далек от мысли дать точный, основанный на экспериментах ответ на этот вопрос. Однако считаю неправильным и совершенно уклониться от ответа, хотя бы в форме соображений, носящих по необходимости гипотетический характер.

Думаю, что у медицинских пиявок¹ можно указать на две возможные причины. Первая из них — это защита от прагов. В процессе естественного отбора легко могло выработаться приспособление укрываться от возможного врага, причем мерилом этого укрытия или безопасности легко могла стать степень соприкосновения поверхности тела с твердой средой, степень «выключения» тела из водной среды.

Возможно, что причина лежит в другом — в чрезвычайной чувствительности пиявок к колебаниям и шумам в водной среде, о чем я подробно говорил в своей предшествующей работе (1951). Способность медицинских пиявок улавливать эти колебания связана с наличием в их наружных покровах большого количества рецепторов, расположенных вдоль всего тела. Прилегая поверхностью своего тела к твердым поверхностям, прижимаясь к ним, пиявка выключает эти рецепторы, причем тем в большей степени, чем полней это соприкосновение. Понятно, что такое выключение в значительной мере способствует наступлению состояния покоя или отдыха, в котором эти весьма развитые среди кольчатых черви нуждаются так же, как и большинство других животных.

Говоря о литофильности медицинских пиявок, мы не должны забывать глаза еще на одно явление, обнаружившееся уже в первых опытах с трубками и довольно ясно проявившееся и в опытах в открытых водоемах. Медицинские пиявки всегда при помещении в водоем концентрировались прежде всего у берегов — на ступенях, в углах или располагались на отвесной перегородке, виса на присосках под водой или у самой воды, причем часть тела их была вне воды. Только через некоторое время, не найдя у стенок каменного водоема привычных для себя условий, медицинские пиявки начинают искать место, в той или иной степени удовлетворяющее их потребностям, о которых мы только что говорили. Найдя его, пиявки концентрируются там в максимальной степени, как это было в одном из описанных выше опытов в открытом водоеме, когда почти все медицинские пиявки собрались в щели под трубой. Если же у стенок водоемов были воздвигнуты берега из камней, то медицинские пиявки не только концентрировались в них с самого начала посадки, но и в подавляющем числе постоянно пребывали в них.

Нам остается сопоставить полученные нами данные о литофильности медицинских пиявок, основанные на ряде экспериментов, с теми данными, которые были получены при фаунистических исследованиях и промысловых ловах медицинских пиявок и с основанными на этих данных мнениями и взглядами.

Наиболее близким, частью совпадающим с нашими данными, является мнение, высказанное нашим русским биологом Н. Ливановым (1937):

¹ Мы настаиваем на этом ограничении — медицинских пиявок, ибо разбираемое явление широко распространено в животном царстве, однако у разных его представителей происхождение, механизм и биологическое значение этого явления могут быть различными.

«В большинстве случаев пиявки связаны с каменистыми грунтами и заменяющими твердый субстрат подводными предметами или водными растениями» (стр. 560). Правда, это указание относится к пиявкам вообще, и медицинская пиявка не приводится автором при перечислении им видов, пребывающих на каменистых грунтах.

Теперь это выдвигание каменистого грунта на первое место получает экспериментальное подкрепление и для медицинской пиявки, причем не в том смысле, что на других грунтах она не встречается или встречается реже, а в том смысле, что при предоставлении медицинским пиявкам мягких и каменистого грунтов она определенно, если не исключительно, концентрируется в последнем.

Данные и мнения зарубежных авторов собраны в последней по времени сводке Гертера (Herter, 1937). В отношении пиявок вообще сам автор сводки выдвигает следующее положение: «Если пиявки не сидят на хозяине, то они держатся на твердых субстратах» (стр. 362), причем под последними он понимает как камни или другие твердые предметы, так и растения. Однако цитируемые им другие авторы [Гехт (Hecht), Гемпельман и Ваглер (Hempelman u. Wagler), Рейзингер (Reisinger), Мур (Moore)] указывают для медицинских пиявок разнообразные грунты — глинистый грунт, лёсс, песок, галька, камни. Эти данные подкрепляются еще указаниями, что медицинские пиявки — это обитатели преимущественно болот, прудов, заиленных стариц, где обычными грунтами являются торф и ил.

Такие же и еще более определенные мнения высказывали и высказывают пияководы-практики, считающие, на основании того, что пиявки встречаются главным образом в болотах и промысловые ловы производятся в последних, наилучшими грунтами для медицинских пиявок торф и глину. Весьма ясно выразил это А. Воскресенский (1859) в том месте своей монографии, где он говорит о «выборе местности для устройства пиявочных болот»: «В настоящее время и наука и опыт подтверждают единогласно, что торф, который не что иное есть, как масса растительных неществ, особенным образом измененных медленным действием воды, может служить самым лучшим жилищем для всех пиявочных пород» (стр. 248). А. Воскресенский считает возможным помещать пиявок в водоемы с истым и глинистым грунтом при условии, чтобы в водоемах были растения.

И мне во время моих поездок в места промысловых ловов пиявок приходилось наблюдать, что медицинские пиявки связаны с мягкими грунтами болот и именно в последних встречаются в изобилии.

Правда, должен сказать, что мне лично дважды пришлось наблюдать медицинских пиявок на типичных каменистых грунтах и в естественных условиях, а именно: в Лисьем озере (в окрестностях Тбилиси), где я их находил, правда не в изобилии, на каменистом грунте под камнями: другой раз — в окрестностях Еревана, в одном из арыков, обладающем каменистым грунтом и наполненным довольно быстро текущей водой. В последнем случае я обнаружил пиявок только тогда, когда походил некоторое время босыми ногами по каменистому дну арыка и несколько пиявок присосалось к моим ногам.

Расхождение, которое возникает между данными, добытыми при фаунистических сборах, эколого-фаунистических исследованиях и промысловых ловах, с одной стороны, и полученными мной экспериментальными данными — с другой — объясняется двумя обстоятельствами:

1. В экологии животного при определении его местопребывания пер-
востепенную, ведущую роль играет пища, каковой для медицинской пиявки

является исключительно кровь позвоночных, преимущественно крупных млекопитающих — буйволов, кабанов, лошадей, рогатого скота, свиней, входящих в воду при водопое или в жару и пребывающих в ней то или иное время¹.

2. Значительной эвритопностью медицинских пиявок. Поэтому медицинские пиявки в природе всегда концентрируются там, где есть подходящая для них пища, т. е. млекопитающие. «Пиявки следуют за скотом», — говорили ловцы пиявок первой половины XIX в., и то, что пиявки встречаются в природе в водоемах с глинистым, илистым и другими мягкими грунтами, объясняется не тем, что пиявки являются аргиллофилами, пелофилами и т. п., а тем, что они живут и процветают в тех водоемах, которые посещаются указанными животными независимо от того, каков грунт в этих водоемах, коротко говоря, тем, что они являются тереофилами. С этой тереофильностью медицинских пиявок связана, повидимому, и их эвритопность.

Если же мы поместим медицинских пиявок в водоем, где им будет предоставлена в равной степени возможность поселиться в твердом каменистом грунте или в мягких грунтах, то они, как мы видели, определенно концентрируются в первом. Поэтому медицинские пиявки могут и должны быть отнесены к литофилам.

С. А. Зернов (1934, стр. 9) так определяет три ступени изучения и работы в области гидробиологии: «1) водный организм, 2) сообщество, или биоценоз, водных организмов и 3) тип водного бассейна». Огромные успехи, которых достигла советская гидробиология в области второй и третьей ступеней, т. е. в областях биоценологии и лимнологии, не снимает не менее важных задач в области изучения экологии отдельных видов водных организмов, чему и посвящена настоящая работа.

Более того, можно сказать, что подробное и всестороннее изучение экологии и поведения отдельных гидробионтов позволит глубже и плодотворнее разработать и вопросы биоценологии. Глубоко прав Д. Н. Кашкаров (1938, стр. 41), писавший: «Понять биоценоз можно только в том случае, если мы разберемся в экологии отдельных составляющих его видов» — мнение, к которому, повидимому, присоединяется и В. И. Жадин (1940, стр. 859).

Правда, подробное и вследствие этого по необходимости длительное, изучение одного вида может показаться слишком специальным, отвлекающим от общих вопросов занятием. Однако с таким взглядом мы не можем согласиться. Частное и специальное не менее важно, чем общее. Специализация не только по проблемам и методам, но и по объектам неизбежна. Особенно это касается полезных, важных для нашего социалистического строительства, в том числе для народного здравоохранения, видов, к каковым бесспорно относится наш объект, представляющий одно из древнейших и замечательных лечебных средств.

IV. ВЫВОДЫ

1. В целях разрешения поставленной хозяйственным учреждением задачи наиболее целесообразного консервационного летнего содержания медицинских пиявок в каменных водоемах, мною были поставлены опыты и наблюдения над поведением и распределением пиявок как в раз-

¹ На вопросах питания медицинских пиявок я останавливался подробно в своей предшествующей работе (1951) и поэтому здесь привожу только вывод из нее.

личных сосудах и аппаратах, так и в специально построенных водоемах под открытым небом.

2. Из этих опытов и наблюдений выяснилось:

а) при помещении пиявок в сосуды с трубками пиявки быстро проникают в последние и пребывают в них значительную часть времени;

б) при помещении пиявок в аппараты, где им предоставлена возможность выбора между пребыванием в воде, торфяной почве и в каменистой массе, пиявки концентрируются главным образом, если не исключительно, в последней, обнаруживая ярко выраженную литофильность;

в) содержание медицинских пиявок в каменных водоемах не только возможно, но и дает хорошие результаты;

г) медицинские пиявки, помещаемые в каменные водоемы, ищут условий, в которых они могли бы удовлетворить своей потребности пребывать в пространствах, ограниченных твердыми поверхностями, и при малейшей к тому возможности максимально используют эти условия;

д) при предоставлении пиявкам разных грунтов они почти все концентрируются в каменистом грунте;

е) при устройстве в цементированных водоемах берегов из камней, покрытых торфом и мхом, пиявки в подавляющем числе пребывают в берегах, поднимаясь и опускаясь в них на различную высоту и используя при этом торфяную среду и нижние слои моховой покрывки;

ж) хранившиеся в этих условиях пиявки обнаруживают прекрасные лечебные свойства.

3. Вышесперчисленные выводы могут и должны найти свое применение в практике летнего консервационного содержания пиявок в больших цементированных водоемах, предназначенных для производственных целей.

4. Наблюдения и опыты, поставленные в экспериментальных водоемах над влиянием освещения на подвижность медицинских пиявок, показали:

а) возрастание подвижности медицинских пиявок при освещении водоема лучами солнца;

б) наличие закономерного изменения подвижности медицинских пиявок в течение дня в зависимости от начала и степени освещенности водоема солнцем.

5. Наблюдения, поставленные в экспериментальных водоемах над распределением пиявок и количеством видимых неподвижных пиявок, показали, что видимые неподвижные пиявки избегают длительного солнечного освещения и скрываются от последнего в расщелины между камнями.

6. Причинами ярко выраженной у медицинских пиявок литофильности являются, повидимому:

а) возможность для них при пребывании в каменистой массе легко использовать свои присоски в качестве органов передвижения и прикрепления;

б) возможность легко и в той степени, в какой они нуждаются, укрываться в каменистой массе от света;

в) возможность удовлетворения широко распространенной среди пиявок потребности приводить поверхность своего тела в максимально большее соприкосновение с твердыми телами.

7. Расхождение между бесспорной, установленной экспериментами литофильностью медицинских пиявок и их частым нахождением в природе в водоемах с мягкими грунтами находит свое объяснение в териофильности и эвритофильности медицинских пиявок.

ЛИТЕРАТУРА

- Воскресенский А. 1859. Монография врачебных пиявок. СПб.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Зернов С. А. 1934. Общая гидробиология. Биомедгиз, М.
- Кашкаров Д. Н. 1938. Направления и очередные задачи в изучении биоценозов. Зоол. журн., т. XVII, вып. 1.
- Ливанов Н. 1937. Пиявки. Животный мир СССР, т. I. М.
- Штейман С. И. 1948. Как создано рекордное каравасевское стадо. Сельхозгиз. М.
- Щеголев Г. Г. 1951. Наблюдения над подвижностью медицинских пиявок в водоемах. Зоол. журн., т. XXX, вып. 5.
- Ebrard E. 1857. Nouvelle monographie des sangsues medicinales.
- Franz. 1903. Über den die Blutgerinnung aufhebenden Bestandtheil des medizinischen Blutegels. Archiv f. exp. Pathol. und Pharm., Bd. 49.
- Hertter K. 1937. Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs, Bd. IV, Abth. III, B. 4, Hirudineen, Teil 2, Lief. 3.
- Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica. Stokholmiae.

Н. К. ДЕКСБАХ

МОРМЫШ (*GAMMARUS LACUSTRIS*) В ВОДОЕМАХ СРЕДНЕГО УРАЛА И ЗАУРАЛЬЯ (РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ, ИСПОЛЬЗОВАНИЕ)

(Свердловский сельскохозяйственный институт)

Часть территории СССР, простирающаяся от Урала на восток, через Сибирь, вплоть до Дальнего Востока, является одной из крупнейших областей распространения высших ракообразных — гаммарид, или бокоплавов.

На обширной территории, занятой бокоплавами, они имеют разные местные названия. Это указывает на то, что указанные животные хорошо известны населению и используются им.

В западной части распространения гаммарид — в Предуралье, на Урале, в Зауралье, Западной Сибири, Алтае — их называют м о р м ы ш а м и. Однако, помимо основного названия м о р м ы ш, на Среднем Урале, даже в ближайших окрестностях Свердловска, часто употребляют производные от этого слова — м о р м о ш, м о р м а ш, а н а оз. Янычково (Талицкий район Свердловской области) мормыша называют м а м к о й. Однако местные названия мормыша на Среднем Урале этим не исчерпываются.

В восточной части области распространения гаммарид (Кокчетавская область, Байкал, Забайкалье и др.) их называют б а р м а ш а м и. Наконец, в некоторых местах Западной Сибири — по водоемам системы рр. Вагай и Пышма (Тюменская область), у оз. Макушино (Курганская область) и др. бокоплава называют горбунцом.

Народные названия бармаш и мормыш не равнозначны в разных частях интересующей нас территории. На Алтае, где некоторые из озер обязаны своим названием группе бокоплавов (Кучин, 1915), под названием мормыш объединяют четыре вида бокоплавов: *Gammarus pulex*, *G. lacustris*, *G. teletzkensis* и *G. korbuensis*, тогда как в других областях мормышом называют один или два вида. На Байкале, где, согласно новейшей сводке М. М. Кожова (1947), имеется до 300 видов и разновидностей бокоплавов, под названием бармаш объединяют несколько видов, как широко распространенных, так и свойственных лишь Байкалу. К первым относятся *Gammarus lacustris* и *G. pulex*, ко вторым — *Brandtia fasciata*, *Acanthogammarus godlewskii* («сколюпий бармаш») и др.

Для Среднего Урала, Зауралья и Западной Сибири имеются литературные указания, как старые — Л. П. Сабанеев (1911), Н. В. Кучин (1909,

1910), так и новые — Е. Ф. Гурьянова (1936), П. Л. Пирожников (1932), Н. К. Дексбах (1944) и другие, согласно которым в данных районах имеется лишь один вид бокоплава — *Gammarus pulex*. Всподке Я. А. Бирштейна (1940) указывается, что *Gammarus pulex* населяет всю европейскую часть СССР, за исключением северных районов, а *G. lacustris* обычен в северной части СССР и населяет почти всю азиатскую часть СССР.

Чтобы разобраться в систематическом положении среднеуральского и зауральского мормыша, мы просмотрели материал из разных озер Среднего Урала и Зауралья. Оказалось, что в озерах Шарташ, Балтым, Тапатуй, Чернобровское, Дикое, Янычково и др. (Свердловская область), Хохловатое, Селезян, Чебаркуль, Тургойк и др. (Челябинская область), Ачикуль, Иткуль, Щучье, Малое Кривинское, Горькое, Островное, Крипинское, Утячье и др. (Курганская область) обитает *Gammarus (Rivulogammarus) lacustris* G. O. Sars. Лишь в оз. Чаша (Курганская область, Белозерский район) обитает форма, приближающаяся к *G. pulex*; бокоплав с оз. Лебяжьего той же области, занимая промежуточное положение между *G. lacustris* и *G. pulex*, по строению тельсона приближается к *G. lacustris*.

Таким образом, насколько известно в настоящее время, среднеуральский и зауральский мормыш — это в основном один вид — *Gammarus lacustris*.

В пределах Среднего Урала и Зауралья мормыш бывает разного цвета. Обитатель камней оз. Синара (Челябинская область) серого цвета; обитатель вышей растительности малых озер Каслинского района той же области, отличающийся большой подвижностью, — черного цвета; в соленоватых озерах Майан, Айдыкуль, Уюли и др. масса мормышей оранжевого и желтого цветов; в оз. Каган (Каслинская группа, Челябинская область), Бараус (Ильменская группа), а также в различных озерах окрестностей Свердловска (Шарташ, Балтым и др.) мормыш серовато-зеленого или серого цвета.

Нам еще не удалось проверить утверждение, что в одном и том же водоеме мормыш может отличаться по цвету, величине и подвижности¹. Так, например, серый мормыш — более мелкий, он достигает зимой всего 8—10 мм, в то время как желтый или оранжевый мормыш зимой же имеет среднюю длину 10—12 мм.

По старым данным И. В. Кучина (1910), мормыш достигает в зауральских озерах величины 18—19 мм. Максимальный размер мормыша, найденного нами в оз. Селезян (Еткульская группа, Челябинская область) в июле 1943 г., также достигал 18 мм. Собранный в этом году материал по мормышу с Еткульских озер (с оз. Еткуль — 223, с оз. Селезян — 271, с оз. Карагуш — 212, с оз. Аткуль — 33 и с оз. Хохловатое — 64 экз.) был частично подвергнут взвешиванию и промерам (табл. 1).

Из табл. 1 делаем следующие выводы: 1) в водоеме одновременно присутствуют мормыши разных возрастов и 2) средний вес мормыша одинаковой средней длины из разных водоемов может сильно различаться.

Что касается размножения, то, по всей вероятности, на обширной территории, рассматриваемой нами, оно начинается не одновременно и продолжается различные сроки. В оз. Шарташ (г. Свердловск) период размножения начинается рано. 26 апреля 1950 г., когда большая часть озера была еще подо льдом (лед растаял лишь у берегов), уже наблюдалось много пар мормыша, оживленно двигавшихся. 30 июня 1950 г. спаривание еще продолжалось. В оз. Молтаево (Свердловская область)

¹ Устное сообщение Г. П. Померанцева.

Таблица 1

Размерная характеристика мормыша из Еткульских озер
(1943 г.)

И ю л ь				С е н т я б р ь			
название озера	число особей	средняя длина, мм	средний вес, мг	название озера	число особей	средняя длина, мм	средний вес, мг
Селезян . . .	1	18	61,3	Селезян . . .	1	15	73,0
» . . .	83	10	26,8	» . . .	17	9	26,3
» . . .	54	7	7,1	Аткуль . . .	7	10	29,3
Хохловатое . . .	33	10	39,1	Карагуш . . .	43	10	27,3
Карагуш . . .	17	8	13,0	» . . .	2	7	10,1
» . . .	23	7	10,0	Еткуль . . .	5	10	27,3
» . . .	41	4	3,3	» . . .	66	9	26,3
Еткуль . . .	51	7	9,4	» . . .	8	5	8,6
» . . .	20	6	5,3				
» . . .	14	4	2,2				

и в озерах Еткульской группы (Челябинская область) размножение мормыша наблюдалось во второй половине мая — начале июня.

Вопрос о числе генераций мормыша на Среднем Урале и в Зауралье еще не разрешен. Мормыша много в горных озерах Урала, гораздо меньше в озерах предгорья, и в очень больших количествах он обитает в озерах равнины и Западно-Сибирской низменности.

Gammarus lacustris — солоноватоводный, эвригалинный вид (Базикалова, Бирштейн и Талиев, 1946; Пирожников, 1932 и др.). В водоемах Среднего Урала и Зауралья он населяет пресные воды с совершенно незначительным содержанием солей (сухой остаток — 60—70 мг/л) и солоноватые водоемы различной солености — хлоридно-щелочные, углекисло-щелочные и углекисло-магниево-щелочные. В хлоридно-щелочных озерах Кунашакского района Челябинской области, например в озерах Каинкуль и Чебаркуль, мормыш обитает в большом количестве совместно с таким типичным представителем соленых вод, как водоросль *Chaetoceras*. Сухой остаток воды оз. Чебаркуль равен 8,83, а оз. Каинкуль — 4,193 г/л. Мормыш обитает также в крупном западносибирском озере Чаны, соленость воды которого достигает 5 ‰ (Пирожников, 1932).

В пресных и в сильно солоноватых озерах Тобол-Ишимского междуречья (Курганская область) мормыш встречается в сравнительно незначительном количестве. В слабосолоноватых озерах этого же района он обитает, наоборот, в громадных количествах. Из 41 озера мормыш обнаружен в 28 озерах (68,3%), начиная с самого пресного озера Байдар и кончая соленым озером Горькое, у дер. М. Кривинское.

Мормыш выносит не только высокое содержание солей и их разнообразный состав, но также резкое колебание минерализации воды. Так, в уже упомянутых озерах Чебаркуль и Каинкуль с 1930 по 1940 г. минерализация озер возросла от 1,6 (Чебаркуль) до 2,5 раза (Каинкуль), в основном за счет магния и хлоридов.

Точные данные по численности среднеуральского и зауральского мормыша получить довольно трудно, так как в силу своей подвижности это животное лишь отчасти попадает в орудие количественного лова — дночерпатель, что отмечается многими исследователями (Красновская, 1949 и др.). Проба, взятая нами с соблюдением всех предосторожностей среди

рдестов на оз. Карагуш (Еткульский район Челябинской области) в июле 1943 г., дала на 1 м^2 3080 экз. мормыша, в большинстве молоди. Такая высокая цифра совпадает с характеристикой, которую дают разные авторы мормышу как массовому организму.

О громадных количествах мормыша можно судить также и на основании данных, касающихся акклиматизации этого ракообразного на Урале. В 1911 г. в оз. Куяш, площадью 1243 га, было пересажено больше 100 ц мормыша (Подлесный, 1939). Если принять средний вес одного мормыша за 30—25 мг (средняя длина — 10—12 мм; пересадки были зимние: в декабре — январе), то выходит, что всего было пересажено в оз. Куяш, согласно нашим подсчетам, от 333 млн. до 499 млн. экз. мормышей. Однако, если распределить это колоссальное количество на единицу площади озера, то получится, что в среднем на 1 м^2 было пересажено всего около 30 мормышей.

Наконец, можно привести и следующие слова старого исследователя рыбного хозяйства Урала И. В. Кучина (1909): «Частенько в Зауралье считают, что мормыша нет, если он не кишмя кишит в озере, а водится в умеренном количестве».

Во многих случаях мормыш настолько богат представлен в озерах, что по численности может смело конкурировать с основной группой бентического населения среднеуральских и зауральских озер — хирономидами. В оз. Кажаккуль (Челябинская область) хирономиды составляли в литоральной области всего 33%, а мормыши — 66,5%. В оз. Большой Шарташ (Свердловск) в 1934—1935 гг. в литорали мормыши составляли по весу до 50% всей массы бентических организмов (Балабанова, 1949). По нашим данным, биомасса мормышей на некоторых станциях Еткульской группы озер Челябинской области составила летом 1943 г. 50% и более всей биомассы бентоса.

Имеются наблюдения, что количество мормышей в некоторых водоемах, например, в озерах горной полосы, подвержено резким колебаниям в разные годы. С другой стороны, имеются водоемы, в которых мормыш является объектом промысла в течение десятилетий. Так в оз. Тыгиш (Свердловская область) мормыш в массовом количестве обитал в начале текущего столетия (Кучин, 1909): в промысловом же количестве он обитал там и позднее. В таком же количестве он обитал в оз. Тыгиш и в последние годы (например, в 1947 г.). Устойчивую мормыштовую продукцию в течение нескольких лет дают также озера Карагуз (Свердловская область) и Боляш (Челябинская область). Оз. Молтаево (Свердловская область) для промысла мормыша использовалось в течение 20 лет (с 1922 г.).

Первые сведения о распространении мормыша в водоемах Среднего Урала и Зауралья на основании анкетных данных дал И. В. Кучин (1909). Он перечисляет 30 водоемов, из них: озер — 23, рек — 6 и прудов — 1.

В перечне известных в настоящее время среднеуральских и зауральских водоемов, в которых был найден мормыш, значится 120 водоемов, из них: озер — 104, рек — 9, прудов — 6 и водохранилищ — 1.

Ознакомление с водоемами, заселенными этим бокоплавом, позволяет сделать следующие выводы:

1. Мормыш весьма широко распространен в водоемах Среднего Урала и Зауралья. В некоторых водоемах он имеет промысловое значение в течение десятилетий.

2. Перечень мормышковых водоемов, включающий 120 единиц, конечно, далеко не исчерпывающий; в дальнейшем он будет, безусловно, значительно расширен. По сравнению с перечнем 1909 г., особенно увеличилось число мормышковых озер.

3. В список мормышковых водоемов вошли самые разнообразные водоемы — от глубоких, обширных озер предгорий восточного склона Урала, как Увильды и Тургойак, до мелководных, хорошо прогреваемых озер эрозионно-абразионной платформы, площадью всего в два-три десятка гектаров. Озера эти различаются своей соленостью, термикой и морфометрией.

4. С точки зрения рыбохозяйственной классификации уральских озер, данный перечень включает все группы рыбных озер — лещево-сиговые, плотвично-окуневые, линеево-щучьи и карасевые. Среди этих группировок озер необходимо отметить карасевые озера, как особенно богатые мормышом.

Мормыш многочислен в рыбных озерах и в еще больших количествах обитает в нерыбных озерах, например в таких, где рыба, особенно окунь и ерш — его главные потребители, вымерли. Здесь он, по образному выражению Н. В. Кучина, буквально «кишмя-кишит в воде».

Основным местопребыванием мормыша являются непроточные мелководные озера с хорошо развитыми иловыми отложениями характера «няша»¹.

В литературе (Пирожников, 1932) существует мнение, что мормыш «...ником не используется, так как рыба в таких водоемах, как правило, существовать не может». Однако это утверждение неправильно, так как мормышом питаются следующие дикие и культурные рыбы: окунь, ерш, судак, плотва, лещ, карась золотой, карась серебряный, карп, ряпушка, ладожский рипус, чудской сиг, ручьевая форель, севанская форель, палья, байкальский омуль и северный омуль.

Из приведенных 16 видов рыб следующие 9 видов встречаются в водоемах Среднего Урала и Зауралья: окунь, ерш, карась золотой, карась серебряный, ладожский рипус, плотва, лещ, чудской сиг и карп². Среди указанных представителей ихтиофауны уральско-зауральских водоемов окунь, плотва, карась, ерш являются основными промысловыми рыбами, причем первые 2 вида часто составляют до 80—90% всего промыслового улова. Карась нередко является единственной промысловой рыбой в водоеме.

В некоторых озерах, как, например, Синара и Тургойак, мормышом питается несколько пород рыб, в оз. Синара им питаются ерш, окунь, лещ и плотва, в оз. Тургойак — ерш, окунь, плотва и чудской сиг. Подробный анализ питания рыб показал, что значение мормыша как пищевого объекта меняется в зависимости от времени года и возраста рыбы. В оз. Тургойак мормыш преобладает зимой в питании взрослых чудского сига и ерша и зимой же в питании молоди окуня. Плотва питается мормышом летом, и то лишь в небольшом количестве.

Основные потребители мормыша — окунь среднего размера и ерш. Имеющиеся многочисленные анализы пищи окуня со всей обширной территории Среднего Урала и Зауралья дают достаточно материала для подобного утверждения (летний материал из бассейна Верхней Камы, из среднеуральских и зауральских горных озер и озер Предгорья, из степных

¹ «Няшей» на Урале обозначают ил, образующийся главным образом от перегнивающей водной растительности.

² В специальной работе В. П. Дунаева (1941), посвященной кормлению карпа, о пищевом значении мормыша как пищевого объекта для карпа ничего не говорится. В карповом озере Мисяш (Челябинская область) до посадки карпа, в 1936 г., количество гаммаруса было значительным. В настоящее время гаммарус в этом озере, в связи с интенсивным потреблением его карпом, почти совершенно исчез. По этой же причине его немного и в оз. Сугояк (та же область).

озер и др.). Мормыш же является и преобладающей осенней и зимней пищей окуня и ерша во многих озерах Зауралья. В оз. Алабуга (из Уфалейских озер Челябинской области) мормыш по встречаемости в желудках окуня зимой составлял 87%.

Насколько велико значение мормыша в пищевом режиме окуня, видно, например, из следующего интересного факта, приводимого В. И. Троицкой (1941). В Уфалейских озерах наблюдается довольно поздний переход окуня к хищничеству (в возрасте 5 лет, при длине тела 14—15 см), что автор ставит в связь главным образом с богатством озер бокоплавом. Таким образом, количественное разнито мормыша оказывает прямое влияние на образ жизни рыбы — своего непосредственного потребителя.

По нашим данным, окунь с оз. Балтым, размером 11,5—15 см, в первой декаде декабря 1947 г. питался в основном мормышом. Количество мормышей, находимых в желудке и кишечнике одного окуня, достигало 12—15. Кроме мормышей, окунь питался в небольшом количестве крупными личинками ручейников и рыбой (сеголетками), размером до 2,5—3 см. Следовательно, окунь, переходя к хищному образу жизни, продолжал в основном питаться мормышом. Таким образом, обилие мормыша задерживало и в оз. Балтым переход окуня на питание рыбой.

В озерах Таватуй и Аятском мормыш летом забирается в сплавины, а за ним туда же идет и его потребитель — ерш, концентрируясь там в большом количестве.

На количество потребляемого рыбой мормыша указывает и следующий факт. В желудке рипуса — четырехлетки с оз. Таватуй — мормыши, составлявшие его основную пищу, были найдены в количестве 55 экз., весом 1,47 г (Берг, 1949). В желудке рипуса, пойманного в этом же озере в 1935 г., было найдено до 30 экз. мормыша.

В какой мере рыба оказывает влияние на количество мормыша в водоеме, можно судить по следующим данным. Если в результате замора вымирает рыба, особенно основные потребители мормыша — окунь и ерш, то мормыш к осени размножается в огромном количестве.

Склонность рыб к питанию мормышом (на Урале — окуня, на Байкале — окуня, хариуса и крупного омуля) широко используется населением при ловле этих пород рыб удочками и мордами. Метод лова на бармаша носит на Байкале название б а р м а ш е н и е и является вместе с пеходным и сетным ловом одним из основных способов лова рыбы на этом озере. На Урале этот метод лова можно соответственно назвать м о р м ы ш е н и е м. Употребляя в качестве наживки мормыша в живом¹ или, в некоторых местах, в вареном виде², рыбаки-удильщики за зимний период после ледостава вылавливают только в районе Уфалейских озер Челябинской области через проруби ежегодно десятки центнеров окуня. По Байкалу бармашение дает ежегодно свыше десятка тысяч центнеров хариуса, окуня и крупного омуля (Талиев, 1933).

Согласно старым данным Л. П. Сабанеева (1911), в некоторых зауральских озерах плотву массами ловят на мормыша.

Относительно пищевой взаимосвязи карась — мормыш в литературе еще со времен Л. П. Сабанеева высказывались отрицательные взгляды. Л. П. Сабанеев писал: «На зауральских озерах караси почему-то вовсе не кормятся мормышами (*Gammarus*)». Л. П. Сабанеев ставил это в связь

¹ На Байкале и многих озерах Среднего Урала и Зауралья мормыш зимой очень живуч. Удильщики сохраняют его без воды в подвалах живым недели полторы-две.

² Рыбаки на оз. Тыгш (Покровский район Свердловской области) мормыша обваривают кипятком; покрашенный мормыш (насадка) сохраняется лучше и дольше, да и рыба на него ловится лучше.

с биологическими особенностями карася и мормыша (хищника и жертвы): неповоротливость карася и подвижность мормыша летом, пребывание карася, закопавшегося в ил, в спячке — зимой и ранней весной. В большинстве изученных в настоящее время озер мормыш, являясь пищевым компонентом для карася, в то же время не представляет собой излюбленного объекта питания для последнего. Озера Большой и Малый Каган (Челябинская область) являются, например, промысловыми для обоих объектов — карася и мормыша. И все же мормыш лишь случайный компонент пищи карася в указанных озерах. В оз. Янычково (Верхне-Тавдинский район Свердловской области) мормыш лишь осенью является существенным компонентом питания карася (конечно, наряду с другими кормовыми организмами). Водится же мормыш в оз. Янычково в очень большом количестве. Во время неводного лова дно ловецких лодок бывает устлано толстым слоем мормыша. В четырех основных промысловых озерах Еткульского района Челябинской области, изученных нами, мормыш лишь в одном оз. Еткуль летом 1943 г. был существенным компонентом в питании карася.

По своим пищевым достоинствам — высокое содержание белков и жиров, высокая калорийность — мормыш, главным образом *Gammarus lacustris*, представляет собой концентрированный корм. Это ракообразное содержит (в % от живого веса): азота (общего) — 1,75, протенина — 10,31, хитина — 1,79 и эфирного экстракта (жира) — 2,39.

Калорийность родственного вида — *Gammarus pulex* — на 1 мг сухого вещества равна 3,921, она близка к калорийности *Daphnia pulex* (3,991), *Chironomus plumosus* (4,685), *Physa fontinalis* (4,699), земляного червя (4,841) и личинок некоторых водных насекомых — ручейников, поденок, стрекоз (Geng, 1925).

Местообитание мормыша — песчаные отмели, заиленный песок, каряги, поверхности камней в береговой зоне, сплавины, а также заросли высшей растительности (разные виды рдестов, элодея, уруть, роголистник и др.) и харовых водорослей.

Последний биотоп является главным местом обитания мормыша более северных озер, в частности тундровых озер долины р. Печоры (Державин, 1923).

Наши наблюдения в мелководных мормышино-карасевых зауральских озерах показали, что мормыш связан с верхним ярусом указанной растительности, нижняя же часть макрофитов остается необитаемой, так как здесь даже летом весьма часто отсутствует кислород, и среда резко восстановительная. Зимой вследствие еще более ухудшившегося газового (кислородного) режима мормыш подымается еще выше по растительности и часто находится под нижней поверхностью льда. Но и в таких мелководных озерах, в которых высшая растительность развита сравнительно слабо, мормыш из-за недостатка кислорода все же поднимается зимой к поверхности, под лед.

На этом основан способ его лова при помощи особого ящика-корыта (рис. 1). Под лед через прорубь на длинном шесте (до 7 м) подводят пращавшийся ящик (длина — 2—2,5 м, высота — 15—16 см), у которого к краю одной из стенок пришта волосяная или проволоочная щетка; высота щетки — 8—10 см. Дно корыта частично прорезано, к прорезу снизу прикреплен мешок, куда и попадают мормыши.

Форма корыта, употребляемого на уральских и зауральских озерах, различна. В водоемах системы р. Вагай (Тюменская область) употребляют корыто с прорезанным дном, затянутым рединой или марлей. На оз. Шарташ (Свердловск) вместо корыта употребляют мочалу, обсыпанную

мукой (Балабанова, 1949). В первый месяц ледостава мочалу подвешивают под нижнюю кромку льда в прибрежной части; с середины же зимы мормыша ловят в центральной части озера, что стоит в связи с миграциями, совершаемыми этим животным. Наблюдения за миграциями мормыша делались на разных уральских и зауральских озерах, в частности на Ильменских озерах (Челябинская область).

В глубоком озере Увильды (Челябинская область) мормыш в своем распространении вглубь связан с харовыми водорослями, в зарослях которых он встречается на глубине 14 м и ниже. Кислородный режим оз. Увильды исключительно хорош: в начале августа на глубине от 21 до 28 м вода содержит растворенного кислорода от 9,38 до 10,83 мг/л (от 78 до 90% насыщения).

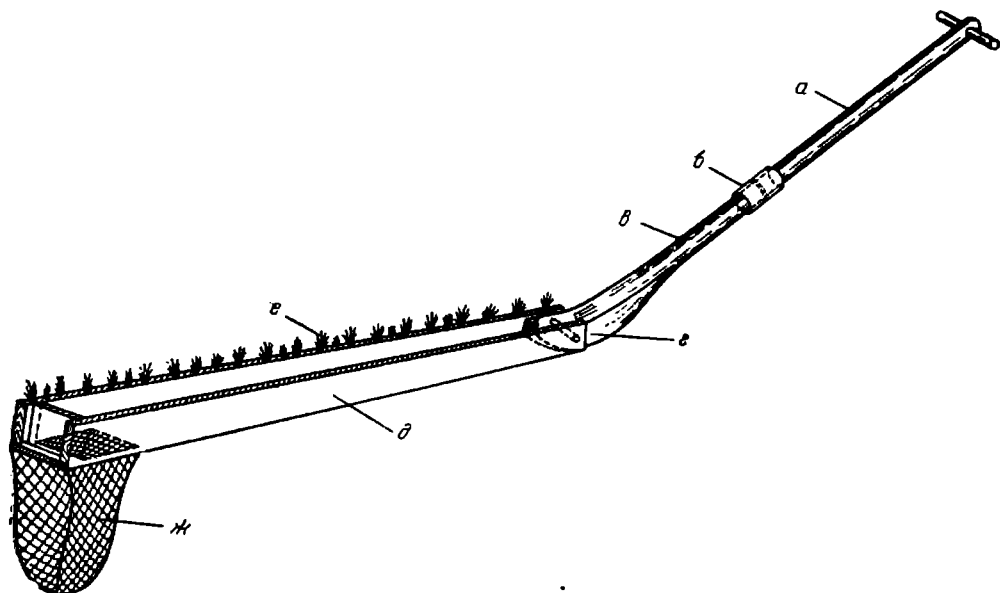


Рис. 1. Уральская ловушка для мормыша (мормышовое корыто)
 а — ручка; б — муфта; в — продолжение ручки; г — упор ручки; д — лоток;
 е — щётка; ж — мешок

Помимо разобранной нами взаимосвязи между рыбой и мормышом, укажем также на возможную связь между мормышом и пиявками. При работе на Еткульских озерах, на озерах Балтым, Шартап и др. нам резко бросалось в глаза обилие пиявок в местах скопления мормыша. Это касается станций как среди мягкой растительности посреди водоема, так и среди коряг и кусков дерева, затопленных в береговой области, и камней.

В оз. Карагуш количественная станция среди рдестов дала на 1 дночерпатель ($1/40 \text{ м}^2$) 54 мормыша, 253 хирономуса и 23 пиявки (*Herpobdella*). На данной станции, кроме мормыша, было значительное количество других организмов, особенно личинок хирономид, биоценоз же коряги в береговой области оз. Хохловатого состоял уже почти исключительно из громадного количества мормышей и большого количества пиявок (*Herpobdella*, *Glossosiphonia* и др.).

Во взаимосвязи пиявка — мормыш мы склонны видеть положительную роль мормыша. Последний «принимает на себя» значительную часть пиявок, отвлекая их от рыб.

Чрезвычайно интересные наблюдения о связи между упитанностью рыбы, ее ростом и размножением, с одной стороны, и мормышом, заморностью водоема и колебанием уровня воды, с другой — сделаны на оз. Шарташ. После нескольких засушливых лет уровень воды в оз. Шарташ значительно понижается. Понижение уровня неизбежно ведет к заморам. В результате частичной гибели рыбы в озере развиваются в большом количестве мормыш и другие водные животные. Все они служат, в свою очередь, отличной пищей остающейся рыбе.

Таким образом, замыкается сложный цикл взаимосвязи и взаимообуславливающих явлений, крайними звеньями которых являются рыба и основные климатические условия местности, в которой расположен водоем. В годы замора количество рыбы в озере частично уменьшается, а в последующие годы она не только чрезвычайно быстро размножается, но и весьма быстро растет.

Таким образом, роль мормыша в водоеме — сложная и многообразная. Можно говорить об отрицательной и положительной его роли. Отрицательная роль мормыша заключается в том, что он поедает икру, а также мальков и мелких рыб. Даже крупные рыбы, попавшие в сети или другие орудия лова, например морды, бывают изъедены мормышами; вместо рыбы вытаскивают бесформенную тушку, покрытую копошащимися рачками. Мормыш уничтожает также ставные сети. В оз. Большой Каган (Челябинская область) за одну ночь мормыши поели все льняные сети, остались лишь одни веревки. В оз. Кажаккуль, тоже Челябинской области, исключительно обильный мормыш пожирает сети в течение всего нескольких часов. В короткий срок мормыш уничтожил льняные сети также в озерах Елланом и Мисяш той же области. Поедание сетей мормышом пришлось наблюдать и в озерах Свердловской области (Молтаево и др.).

В слабосолоноватых озерах Тобол-Ишимского междуречья многочисленный мормыш мешает рыболовству или делает его даже совсем невозможным, так как при принятом в этом районе способе лова рыбы ставными сетями этот рачок их поедает.

В оз. Круглом (Еткульская группа Челябинской области) мормыш, находясь в громадном количестве, «регулирует» количество рыбы, поедая рыбью икру. В озерах Песчаном и Каянкуль, (Кунашакский район Челябинской области) многочисленный мормыш поедает икру и мальков рыб.

Поедая икру, мормыш мешает акклиматизационным мероприятиям, проводимым в стадии икры (наблюдение на оз. Шарташ).

Говоря о положительной роли мормыша, нельзя не сравнить его роль с деятельностью санитара водоема. В литературе имеются указания, что когда гибнет много организмов в озере, то размножается в невероятном количестве потребитель падали — мормыш. Я. А. Бирштейн (1940) подчеркивает, что хотя пищей амфипод является главным образом отмирающая водная растительность, но не менее охотно поедают они трупы водных животных, способствуя тем самым очистке водоемов.

Анализ содержимого кишечника мормышей из разных озер Среднего Урала и Зауралья (Тургоряк, Кораблено, Большой Сунгуль, Чернобровское и др.), произведенный нами, показал, что в озерах, нормально проходящих свой цикл развития, основную массу содержимого кишечника мормышей составляют остатки высшей растительности и плывущие частицы, и лишь в небольшом количестве — водоросли (кремневые — *Navicula* и др., *Pediastrum*, зеленые нитчатые подоросли и др.)¹, неизвестные цисты и коловратки (*Colurella* и др.).

¹ Донные формы и главным образом формы обрастаний.

Отрицательная роль мормыша как пожирателя икры рыбы может в некоторых случаях перейти в положительную. Пожирая часть икры в оз. Янычково (Таборинский район Свердловской области), мормыш способствует разрежению плотности популяции карася, что, с рыбохозяйственной точки зрения, является положительным моментом (Красновская, 1949).

Можно говорить о положительной роли мормыша как важного пищевого компонента основных среднеуральских и зауральских рыб и как объекта специального промысла — мормышного, давно известного на Урале и в Зауралье, а также о его значении как санитара и как пожирателя икры рыб, способствующего разрежению рыбного стада.

Учитывая высокую пищевую значимость мормыша для рыбы и желая повысить темпы роста слабо растущей рыбы в некоторых озерах, на Урале и в Зауралье уже давно практикуют посадку на летний пагул в мормышковые озера окуня и плотвы. Рыбу сажали в количестве до 100 пудов на 1 га, иначе мормыш съедал икру рыб. Эффект от проведения этого мероприятия всегда был большой, так как получалось не менее 3—5-кратного возврата посадочного материала (Кучин, 1910). В последнее время этот способ ведения рыбного хозяйства не только применялся практиками, но неоднократно рекомендовался и научными работниками Урала, например, В. И. Троицкой (1941) для мелководных озер Уфалейского района Челябинской области.

Подсадка окуня рекомендуется и тогда, когда основная промысловая порода рыб, например карась, не в состоянии использовать запасы мормыша, имеющиеся в водоеме (Красновская, 1949).

Существует и другой способ использования мормыша, основанный на чрезвычайной стойкости и выносливости этого организма. Способ этот широко практиковался еще в дореволюционное время и заключался в массовом переносе мормыша в желаемый водоем. В озеро выпускали по нескольку сотен и даже тысяч ведер мормыша для подкорма слабо растущей рыбы, например окуня, плотвы, ерша, и добивались успеха.

По сообщению Г. И. Померанцева, между 1900 и 1905 гг. было переброшено в оз. Аракуль (Челябинская область) в один прием до 20 тыс. ведер, т. е. до 5 млрд. экз. мормыша, чтобы подкормить тощего окуня. В результате этого мероприятия у окуня появился жир.

В 1911 г. в оз. Куяш (Свердловская область) было пересажено больше 100 ц мормыша. В январе 1950 г. из одного небольшого заросшего, слегка минерализованного безрыбного озера, находящегося в Камышловском районе Свердловской области, было вывезено в Новгородскую область, в Валдайские озера Пестово и Ивантсено, до 425 тыс. экз. мормышей.

Оз. Молтаево (Свердловская область) интересно в том отношении, что отсюда в течение 20 лет, начиная с 1922 г., ежегодно вывозили в среднем до 100 млн. экз. мормышей.

И в других районах СССР производилось разведение бокоплавов в озерах, ими не заселенных. В 1935 г., например, в оз. Риду было перевезено полмиллиона экземпляров бокоплавов (Бирштейн, 1940).

Таким образом, добыча мормыша как в прошлом, так и в настоящее время составляет важный подсобный промысел населения в соответствующих районах Урала, Зауралья и, далее, в Сибири. Известны случаи, когда мормыш был даже более доходной статьей, чем рыба. Так, в 1936 г. с оз. Карагуз (Челябинская область) продали мормыша на 6 тыс. руб., заработав на этом больше, чем на рыбе из того же водоема. Поэтому является недоразумением, когда Н. А. Валиков и М. Д. Тиронов в книге, вышедшей в 1943 г., даже не упоминают о мормыше. В то же время авторы совер-

шенно справедливо указывают: «Задачей хозяйственников является наиболее полное использование естественных производительных сил путем развития ряда побочных отраслей. К ним относятся добыча раков, заготовка речной ракушки, использование водной растительности...»

На Среднем Урале и в Зауралье промысел мормыша имеет большее значение и шире распространен, чем промысел двустворчатых моллюсков. По сводке В. И. Жадина (1937), в пределах Свердловской области запасы раковин промысловых моллюсков невелики, причем моллюски наилучшего качества распространены не по всей области, а группируются преимущественно в реках, пограничных с Башкирией. В Челябинской и Курганской областях моллюсков в промысловых количествах и промыслового качества не обнаружено совсем.

С 1930 г. на Среднем Урале начались акклиматизационные работы с культурным карпом, было положено начало карповодства.

В цикле интенсификационных мероприятий, направленных на повышение рыбопродукции, в карповом хозяйстве рекомендуется организация дафниевых ям и «хинономусовых двори́ков». В условиях Среднего Урала и Зауралья уместно поставить вопрос о введении еще одного вспомогательного мероприятия — «мормышовых двори́ков». Последние можно представить себе более или менее заросшими мягкой растительностью, что дает возможность мормышу использовать не только донную и придонную части водоемчика, но и верхний ярус этой растительности (рдесты, уруть, роголистник, элодея и др.). Хозяйству же это даст дополнительное количество высококалорийного корма — мормыша.

Рекомендация организации «мормышовых двори́ков» основывается на том, что карп — более активная рыба, чем карась, прекрасно выедает мормышей. Из прудов различной категории карпового хозяйства подсадка мормыша рекомендуется лишь в выростные и нагульные пруды.

Таким образом, если принять рекомендуемое нами мероприятие, то кормовая база карпа на Урале и в Зауралье будет складываться из следующих элементов:

I. Естественная кормовая база.

II. Искусственная кормовая база.

Естественная кормовая база, в свою очередь, может состоять из:

1) хинономусово-кладоцеровой базы;

2) мормышово-кладоцеровой базы;

3) мормышово-хинономусово-кладоцеровой базы (или хинономусово-мормышово-кладоцеровой базы).

Контингент рыб — потребителей мормыша — на Среднем Урале и в Зауралье за последние два-три десятка лет в связи с акклиматизационными мероприятиями значительно увеличился. Это должно стимулировать дальнейшее развитие мормышного промысла в этих местностях.

Помимо значения мормыша как кормового объекта для рыбы, для рыбного хозяйства в целом, в настоящее время имеются уже первые материалы об использовании мормыша и в птицеводческом хозяйстве Урала. Мормыш является добавочным белковым (и не только белковым) кормом для кур. Как показали специально поставленные опыты (Кондратьев, 1949), кормление мормышом повышает яйценоскость кур, увеличивается также вес яиц. Скармливание курам мормышей сказывается положительно и на выводе цыплят из яиц, полученных от подопытных кур. Наши наблюдения на оз. Молтаево подтвердили, что яйценоскость кур при кормлении мормышами увеличивается.

Но возможно, что мормыш может представить и опасность для птичьего хозяйства, в частности для водоплавающей домашней птицы (утки, гуси).

Известно, что родственный *Gammarus lacustris* вид — *Gammarus pulex* может заключать в себе ларвоцисты не менее пяти видов ленточных гельминтов-гигиенолепидид, поражающих домашних и охотничье-промысловых птиц (Скрябин и Матевосян, 1945). Вероятно, что хотя бы часть этих паразитов встретится и в *Gammarus lacustris*; авторы могли спутать оба вида рачков-бокоплавов, тем более, что указания на нахождение ларвоцист в гаммарусах даются и для Челябинской и для Свердловской областей, где главным образом распространены *Gammarus lacustris*.

Введение в состав фауны мормыша не должно, однако, привести к опасному увеличению инвазии. Простым методом борьбы с инвазией может явиться посадка мормыша не сразу в промысловый водоем, а сначала в специальный водоем-питомник. При отсутствии окончательного хозяина не будет происходить заражение молоди бокоплавов, и она окажется безвредной для птиц.

Как бы велико ни было число мормышей в водоеме, все же они составят лишь незначительную часть по сравнению с тем количеством веслоногих и ракушковых рачков, которые одновременно с ними обитают в водоеме. Как известно, веслоногие рачки играют преобладающую роль в заражении водоплавающей птицы гиgienолепидидами.

В заключение коснемся вопроса о среднеуральском и зауральском мормыше как о составной части акклиматизационного фонда СССР.

На основании изложенного мы полагаем, что среднеуральский и зауральский мормыш является подходящим объектом акклиматизации с количественной и качественной сторон, а также и с учетом паразитарного фактора.

На Среднем Урале и в Зауралье в течение десятилетий, а возможно и столетий, широко практиковалась пересадка мормыша из водоема в водоем. Однако все это было территориально ограничено, так как хотя и происходило на большой территории, но лишь в пределах Среднего Урала и Зауралья, и лишь в последнее время (январь 1950 г.) среднеуральский мормыш акклиматизирован в Европейской части СССР — в Валдайских озерах (Новгородская область). Весь путь Свердловск — Валдайские озера мормыши перенесли благополучно, отход оказался всего лишь 5%.

Кроме того, имеются предложения со стороны Уральского отделения Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства акклиматизировать мормыша в Хорошевском водохранилище (Молотовская область). Наконец, мы рекомендуем среднеуральского мормыша в качестве желательного объекта акклиматизации в создаваемых и только что созданных водоемах районов некоторых государственных пограничных полос, прежде всего в водоемах района 6-й Государственной лесной пограничной полосы (гора Вишневая Чкаловской области — Каспийское море), 2-й Государственной пограничной полосы (Пенза — Вешенская — Каменск-на-Северном Донце, на водоразделе рр. Хопер, Медведица и др.), а равно и некоторых других.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. Я., Бирштейн Я. А. и Талнев Д. Н. 1946. Осморегуляторные способности бокоплавов озера Байкал. ДАН, нов. сер., т. LIII, № 4.
- Балабанова З. М. 1949. Материалы к озеру Б. Шарташ. Тр. Уральск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. IV.
- Берг З. Н. 1949. Некоторые данные о питании сига и рипуса в озере Таватуй. Тр. Уральск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. IV.

- Бурштейн Я. А. 1940. Высшие раки. Жизнь пресных вод СССР, т. I.
- Валиков Н. А. и Тиронов М. Д. 1943. Как организовать рыбное хозяйство на водоемах Урала.
- Гурьянова Е. Ф. 1936. Высшие раки Malacostraca. Животный мир СССР, т. I.
- Дексбах Н. К. 1944. Промысел мотыля, дафнии и циклопов в СССР и перспективы его развития. Природа, № 5—6.
- Державин А. Н. 1923. Заметка о Crustacea Malacostraca низовьев Печоры. Русск. гидробиол. журн., т. II, № 5—7.
- Дунаев В. П. 1941. Кормление карпов. Пищепромиздат, Л.
- Жадин В. И. 1937. Промысловые моллюски пресных вод СССР. Изд-во Нар. ком. местн. пром. РСФСР, М.—Л.
- Кожов М. М. 1947. Животный мир озера Байкал. Иркутск.
- Кондратьев П. 1949. Использование мормыша. Колхозное производство, № 4.
- Красовская М. П. 1949. Карась оз. Янычково и его значение как основного объекта хозяйства В.-Тавдинских озер Свердловской области. Тр. Уральск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. IV.
- Кучин И. В. 1909. Материалы по рыбоводству и рыболовству в Уральском крае. 1. Пермское Зауралье. Зап. Уральск. об-ва охотствозн., т. XXVIII.
- Кучин И. В. 1910. Рыбоводство и рыбный промысел на зауральских и приуральских озерах. СПб.
- Кучин И. В. 1915. Озерные хозяйства Пермской губернии. Тр. совещ. по рыбоводству при департаменте земледелия в 1913 г., ч. 2, вып. 2. Пг.
- Никольский Г. В. 1944. Биология рыб. М.
- Пирожников П. Л. 1932. Исследование и использование водоемов Сибири. М.
- Подлесный А. В. 1939. Акклиматизация рыб на Урале и ее результаты. Тр. Уральск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. 1.
- Сабанеев Л. П. 1911. Рыбы России. М.
- Скрябин К. И. и Матвеев Е. М. 1945. Ленточные гельминты-глисто-лениды домашних и охотничье-промысловых птиц. М.
- Талиев Д. Н. 1933. Байкал. М.—Иркутск.
- Тронцкая В. И. 1941. Промыслово-биологический очерк и рыбохозяйственная оценка Уфалейских озер. Тр. Уральск. отд. Всес. научно-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. III.
- C eng N. 1925. Der Futterwert der natürlichen Fischnahrung. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 23.

С. И. АЛЕКСЕЕВА

МАТЕРИАЛЫ ПО РАЗМНОЖЕНИЮ ПЕРКАРИНЫ
В АЗОВСКОМ МОРЕ(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии)

Перкарина — морской ершик, ерш (*Percarina demidoffi maeotica* Kuzn.), маленькая рыбка из сем. Percidae, обитает преимущественно в слабосоленых частях Азовского моря.

Промыслового значения перкарина не имеет, однако вследствие своей многочисленности в некоторых районах моря является важным компонентом ихтиофауны. С одной стороны, перкарина играет существенную роль в питании судака — важного промыслового объекта бассейна (Майский, 1938); с другой стороны, населяя малоосолоненные районы моря, перкарина, одновременно с промысловыми рыбами, использует ценные пастбища и, питаясь однородными с промысловыми рыбами объектами, подрывает их кормовую базу.

Таким образом, перкарина в отношении питания — конкурент некоторых рыб, главным образом тюльки и сельди. Конкуренция придонной формы, каковой является перкарина, с пелагической тюлькой, на первый взгляд, представляется парадоксальной. Однако сравнение характера пищи обоих видов (Чугунова, 1927; Майский, 1938) показывает, что они питаются одними и теми же элементами планктона. Повидимому, пелагическая тюлька питается планктонами преимущественно в часы их миграции в верхние слои, донная же перкарина — в часы их опускания на дно.

Кроме того, наибольшие скопления перкарины в мае и июне приурочены к местам концентрации тюльки. Совпадает также и период нереста этих двух видов. Перкарина составляет нежелательный прилов при промысле, так как выделяет массу слизи, и большое количество особей этого вида в улове делает его непригодным к использованию.

Представляет большой интерес и генезис перкарины, так как она является третичным реликтом и одним из немногих представителей семейства окуневых, приспособившихся к условиям жизни в море.

Наиболее благоприятствовала вселению пресноводных форм из рек в море эпоха Понтического озера (плиоцен). Понтическое озеро отличалось мелководьем и малой соленостью, фауна его состояла частью из видоизменившихся остатков фауны Сарматского моря (миоцен), частью из пресноводных переселенцев (Совинский, 1904; Страхов, 1939; Киселевич, 1922 и др.). Именно в это время, всего вероятнее, произошла акклиматизация в Понтическом озере представителя окуневых — перкарины. От-

нести обособление этой формы к более раннему периоду Сарматского или Меотического морей не представляется возможным, так как оба эти водоема охватывали территории нынешних Азовско-Черноморского бассейна и Каспийского моря. Если бы перкарина возникла в эпоху Сарматского моря, она, вероятно, сохранилась бы в Каспии в виде ныне живущих форм или ископаемых остатков, чего, однако, не наблюдается. Первобытная фауна Понтического озера после осолодения южной части бассейна, явившегося следствием соединения котловины Черного моря с Средиземным морем, была оттеснена на север, в лиманы Черного моря, и в Азовское море. Именно таково современное распространение перкарины.

В Черном море перкарина впервые была найдена еще Нордманом (Nordmann, 1840). В этом водоеме она представлена видом *Percarina demidoffi* Nordm., обитающим в устьях рр. Днепр, Буг и Днестр. Азовская перкарина (*Percarina demidoffi maotica* Kuzn.), отличающаяся некоторыми морфологическими признаками от черноморской перкарины, была обнаружена и описана И. Д. Кузнецовым (1889).

Наш материал по размножению и развитию перкарины состоит из пяти серий индивидуального развития, полученных путем искусственного оплодотворения.

РАЗВИТИЕ ПЕРКАРИНЫ

Основная масса взрослой перкарины имеет длину от 45 до 70 мм, экземпляры свыше этого размера встречаются редко. Самцы и самки, по данным Н. И. Чугуновой (1927), созревают на втором году, а весь жизненный цикл этой рыбки длится 3 года: абсолютная плодовитость перкарины составляет около 3000 икринок.

Икра перкарины мелкая, правильно округлой формы, прилипающая. Диаметр неоплодотворенных зрелых икринок — 0,4—0,5 мм. Выметанные в воду икринки быстро разбухают, увеличиваются в размерах, при этом образуется довольно большое перипителлиновое пространство, и диаметр икринок достигает 0,6—0,8 мм. Оболочка икринки бесцветная, упругая, содержит клейкое вещество. Желток гоомогенный с одной большой (0,25 мм) жировой каплей.

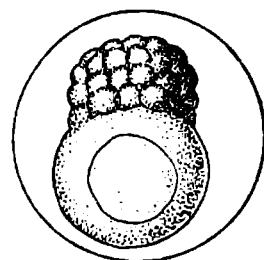


Рис. 1. Икринка перкарины *Percarina demidoffi maotica* Kuzn.; диаметр 0,8 мм

Вскоре после оплодотворения на анимальном полюсе икринки концентрируется образовательная плазма в виде большого бугра; высота его составляет не менее половины диаметра желтка (рис. 1). Первые борозды дробления и образование 2—4 бластомеров наблюдаются спустя 30 минут после оплодотворения (температура воды 19—20°). Процесс дробления длится около 10 часов. Спустя 14 часов после оплодотворения закладывается эмбрион, и часа через два происходит полное закрытие бластопора. В возрасте 36 часов тело эмбриона сегментировано, хвост отделен от желтка, хорошо различимы слуховые капсулы, заложились хрусталик. Эмбрион не пигментирован.

Длительность развития икры перкарины при температуре воды 19—22°,5 составляет от 40 до 50 часов (табл. 1).

Только что выклюнувшиеся личинки перкарины (рис. 2А) имеют длину от 2,50 до 2,65 мм. Антеанальное расстояние составляет на этой стадии развития 55,1—58,2% длины тела. Желток большой, удлинненно-овальной формы, задний край его несколько не достигает анального отверстия.

В расширенной передней части желтка содержится большая жировая капля. Голова наклонена и плотно прижата к желтку. Глаза и слуховые пузыри хорошо различимы. Рот на данной стадии еще не сформирован. Пигментация, как и на стадии перед выклеванием, отсутствует.

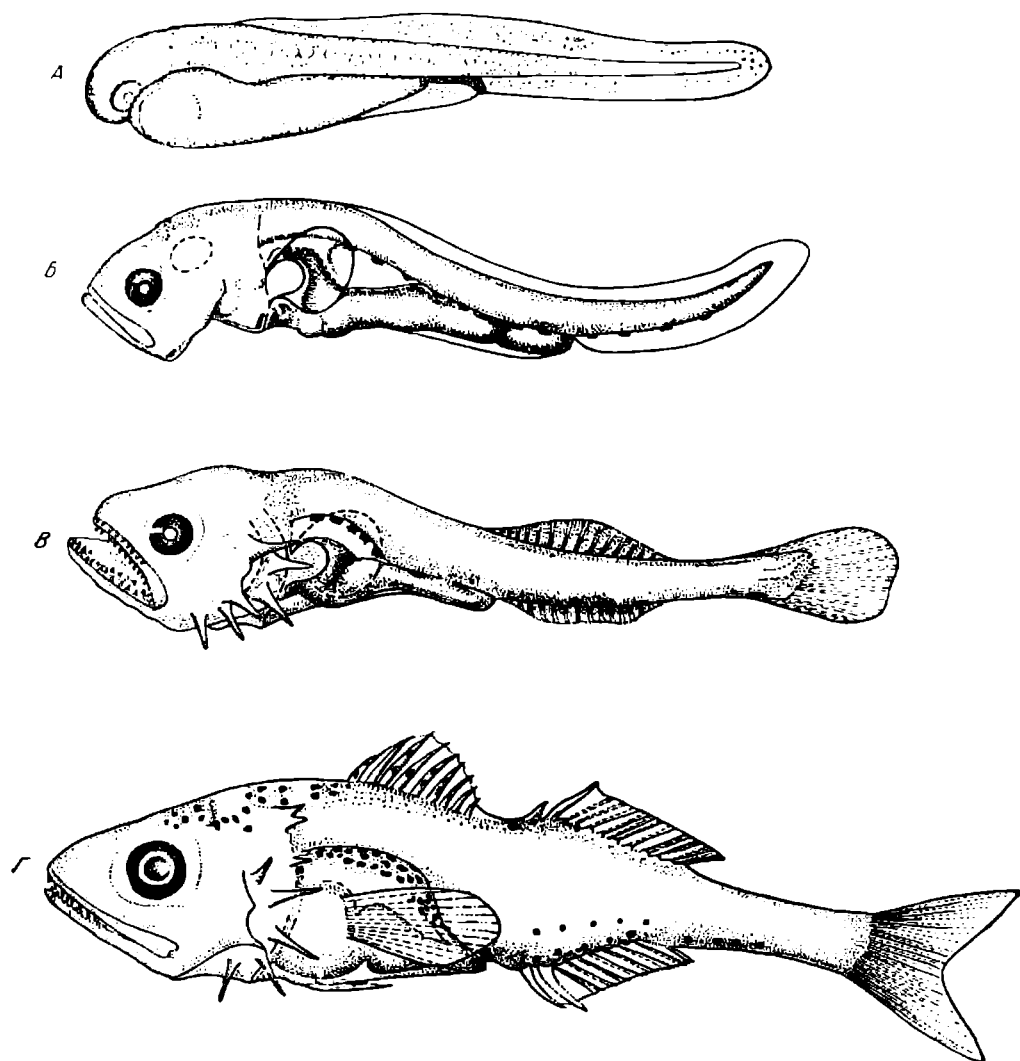


Рис. 2. Личинки перкарины

А — только что выклюнувшаяся личинка длиной 2,5 мм; Б — личинка длиной 5,5 мм, возраст около 5 суток; В — личинка длиной 10 мм, возраст 12 суток; Г — личинка длиной 20 мм

Меланиновый пигмент впервые появляется у личинки спустя сутки после выклева. Личинки этого возраста имеют еще остатки желтка, длина их 3,5—4,0 мм. Пигментация представлена в виде сплошной полосы переплетающихся, слабо окрашенных клеток, расположенных вдоль нижнего края хвоста. Несколько пигментных клеток имеется по верхнему краю хвоста, вблизи его конца. Пигментирована также верхняя часть плавательного пузыря. Глаза пигментированы слабо.

У личинки свыше 4 мм (рис. 2Б) переплетающиеся пигментные клетки, описанные для предшествующей стадии, оформились в ряд крупных

Таблица 1

Длительность развития икры перкарины при разной температуре

Колебание температуры воды, °С	Соленость, ‰	Длительность инкубации икры, часы	Количество градусо-часов
19,0—22,5	1,2	48	998
18,5—22,0	0,8	50	1005
20,0—22,5	1,1	43	911
21,0—22,5	0,8	40	876
20,0—22,5	0,9	42	903

меланофоров вдоль верхней стороны плавательного пузыря, кишечника и хвоста. Одна довольно крупная клетка имеется на верхней стороне хвоста. Пигментированы угол нижней челюсти и грудь, под основанием грудных плавников. Желток на этой стадии резорбирован полностью.

Для личинки в этот период развития характерен сильный изгиб широкой стекловидно-прозрачной хорды, соответствующий своеобразному изгибу спины (личинка имеет вид горбатой).

Впервые дефинитивные спинные и анальный плавники закладываются у личинки размером около 8,5 мм.

Личинка длиной 10 мм, в возрасте 12 суток (рис. 2В) имеет вполне сформировавшиеся второй спинной (10—11 лучей) и анальный (9 лучей) плавники. Первый спинной плавник едва заметен. Брюшные плавники, в виде небольших выростов, расположены немного позади нижнего края плечевого пояса. На жаберных крышках большие шипы; кроме того, имеется один острый шип над грудными плавниками. Вдоль края челюстей идут щетки мелких зубов. Пигментация личинки только внутренняя и представлена очень слабо — несколькими точечными клетками вдоль нижнего края хвоста и довольно густым скоплением пигмента на верхней стороне плавательного пузыря. Голова не пигментирована вовсе.

Малек длиной в 20 мм имеет все черты строения взрослой рыбки (рис. 2Г). Большие острые шипы (9—10) имеются на жаберных крышках. Кроме того, большой шип сидит на плечевом поясе (клейтрум), несколько выше основания грудного плавника. Все непарные плавники на данной стадии вполне сформированы: D IX, II 9; A II 8—9.

Концы грудных плавников несколько заходят за анальное отверстие, брюшные плавники маленькие, плотно прижатые к телу. Зубы, как и у личинки 9 мм длиной, густо, несколькими рядами покрывают челюсти. Ротовая щель направлена кверху. Край верхней челюсти почти доходит до вертикали заднего края глаза. Пигментация выражена сильнее, чем на предыдущей стадии: густо пигментирован плавательный пузырь, крупный точечный пигмент расположен по нижнему краю миотомов от ануса до начала хвоста. Большие скопления пигментных клеток наблюдаются на спине, перед началом первого и второго спинных плавников. Мелкие точечные клетки в виде пунктира располагаются вдоль лучей на всех плавниках. Группа пигментных клеток расположена на темени, в области головного мозга. Пигментирована также верхняя челюсть.

Изменения относительных размеров разных частей тела у личинок перкарины во время роста даны в табл. 2.

Таблица 2

Относительные размеры частей тела личинок перкарины разного возраста
(в % к длине тела)

Индексы	Длина личинок, мм			
	2,6	5	10	20
АА*	55,1—58,2	57,2—62,0	48,3—49,0	47,0—47,5
Н	—	18,0	20,0—20,2	20,0—21,2
ha	4,5—4,8	6,0—7,0	12,2—12,4	16,0—16,1
С	—	23,0	26,0—26,2	26,3—26,5
НС	6,1—7,5	14,5—15,0	21,2	23,0—23,5

* Обозначения: АА — от конца рыла до ануса; Н — наибольшая высота тела; ha — высота тела за анусом; С — длина головы; НС — наибольшая высота головы.

Из табл. 2 видно, что по мере роста личинок антеанальное расстояние несколько укорачивается относительно длины тела, составляя у малька длиной в 20 мм — 47,0—47,5%, против 55,1—58,2%, у только что выклюнувшихся личинок. В то же время относительные показатели высоты головы и высоты тела личинок (за анусом) за этот период увеличиваются почти в 4 раза.

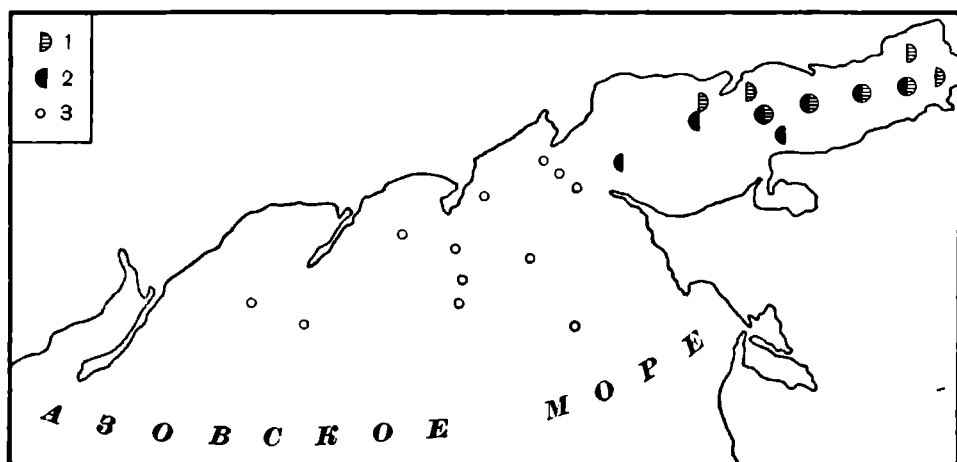


Рис. 3. Распределение личинок перкарины в районах нереста
1 — в мае; 2 — в июне; 3 — станции, на которых не обнаружено личинок

На основании собранного материала нами составлены карты распределения личинок перкарины, пойманных в мае и июне.

В начале мая личинки в уловах отсутствовали и начали попадаться только со второй половины мая. Подавляющее большинство личинок имело размеры от 2,5 до 6 мм и очень незначительное количество — от 6 до 10 мм длины, свыше 10 мм были только единичные экземпляры.

Личинки ловились исключительно в Таганрогском заливе, наибольшие их скопления были в восточных, менее осолоненных его частях (рис. 3).

Сопоставляя карту распределения личинок (рис. 3) с картой распределения взрослых особей перкарины, составленной нами на основании одновременно проведенных лампарных ловов в этот период (рис. 4), можно видеть, что распределение личинок вполне совпадает с распределением взрослых особей. Наибольшие скопления последних также наблюдаются в центральных и восточных частях Таганрогского залива.

Во второй декаде июня, как видно из рис. 3, личинки ловились в больших количествах (до 200 личинок в вертикальном лове) также в Таганрогском заливе, и лишь единичные личинки были пойманы в центральной и южной частях моря. Размеры личинок колебались от 3 до 30 мм. Соотношение размерных групп в этот период было иное: наибольшую часть составляли личинки размером свыше 10 мм.

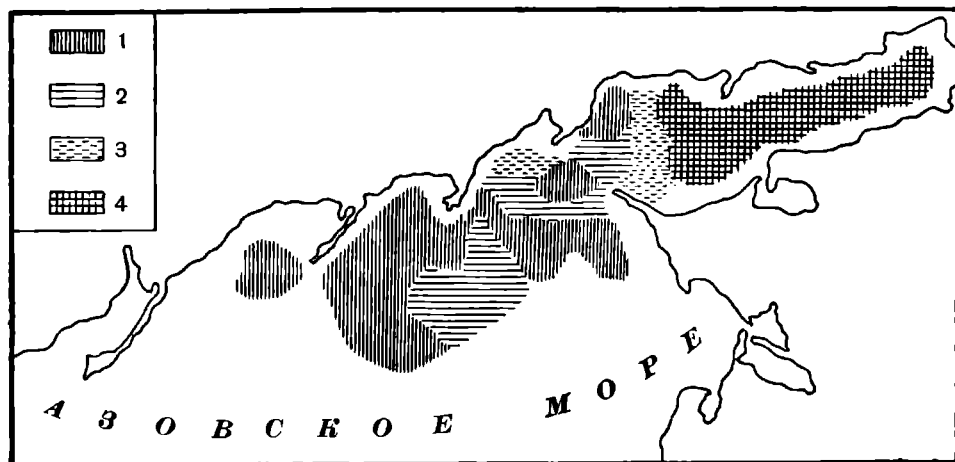


Рис. 4. Распределение взрослых особей перкарины во время нереста (число экземпляров на один замет лампары)

1 — 1—10 экз.; 2 — 11—100 экз.; 3 — 101—500 экз.; 4 — более 500 экз.

В июле личинки в пробах отсутствовали.

Из сказанного можно сделать следующие выводы.

Нерест перкарины в Азовском море происходит главным образом в мае — июне. Разгар нереста, судя по массовому количеству текущих особей в уловах, падает на вторую половину мая и первую половину июня.

Основным местом размножения перкарины в Азовском море является Таганрогский залив, главным образом его наименее осолощенная, восточная часть, расположенная вблизи устья Дона. Соленость в этом районе колеблется от 0 до 2‰.

Температура воды в период интенсивного нереста на нерестилищах была от 18 до 22°.

Нерест происходил преимущественно в прибрежных районах, на твердых грунтах.

Наши наблюдения показывают, что перкарина является солоноватоводной формой, выдерживающей нормальную соленость Азовского моря. Однако размножение и развитие перкарины строго ограничивается районами сильно пониженной солености. В пресные воды перкарина не входит, также не заходит она в соленые воды Черного моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Киселевич К. А. 1922. Жизнь южно-русских морей. М.
- Кузнецов И. Д. 1889. *Percarina* (Nordm.), *Benthophilus* (Eichw.) Азовского моря. Тр. СПб. об-ва естествоисп., т. XIX.
- Майский В. Н. 1938. Распределение молоди рыб в Азовском море. Тр. Аз.-Черном. научно-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океанографии, вып. 2.
- Солнцев В. 1904. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна. Зап. Киевск. о-ва естествоисп., т. XVIII.
- Стряхов Н. М. 1939. Историческая геология. Учпедгиз. М.
- Чугунова П. И. 1927. О биологии *Percarina magotica* Kuzn. Русск. гидробиол. журн., т. V. № 8—10.
- Nordmann A. 1840. Observations sur la faune pontique. Voyage dans la Russie..., exécuté en 1837 par A. de Demidoff, v. III, Paris.

Я. И. ГИНЗБУРГ

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИИ МОЛОДИ ПОЛУПРОХОДНЫХ РЫБ
В ЗАЛИВЕ ИМЕНИ КИРОВА*(Азербайджанское отделение Каспийского филиала Всесоюзного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии)*

ВВЕДЕНИЕ

В сравнительно еще недалеком прошлом залив имени Кирова (б. Кизилагачский) имел чрезвычайно большое значение в рыбном хозяйстве южного Азербайджана. Прекращение опреснения залива водами Аракса и Куры, наблюдаемое с 1933 г. значительное понижение уровня Каспия и возросшее использование стока рек, впадающих в залив, для нужд сельского хозяйства обусловили резкое изменение естественных условий в заливе имени Кирова. В результате исчезновения муганских разливов Аракса бассейн залива лишился огромной нерестовой площади частиковых рыб (воблы, сазана, судака, сома и др.). С отмиранием рукавов Акуши исчезли водные артерии, по которым часть стад осетровых и частиковых совершала нерестовые миграции в Куру.

Все это отразилось на рыбном промысле и явилось причиной того, что некоторые породы рыб совершенно перестали посещать залив имени Кирова. В сохранившихся притоках нерест частиковых рыб продолжался, но значение этих притоков в воспроизводстве рыбных запасов снижалось по мере усыхания залива в результате падения уровня моря.

В 30-х годах нашего столетия в бассейне залива имени Кирова размножались следующие полупроходные рыбы¹: кутум (преимущественно в р. Кумбашинке), вобла и сазан (в Кумбашинке, Саладжинке, Хармандалинке и в некоторых других). В настоящее время большинство нерестилищ севернее Кумбаша стало недоступным для производителей частиковых рыб.

План реконструкции рыбохозяйственных водоемов южного Азербайджана предусматривает восстановление былых и создание новых нерестилищ в бассейне залива имени Кирова. Эти мероприятия должны осуществляться с учетом биологии рыб и их молоди. Цель настоящей статьи — осветить, на основании собранных ранее материалов, некоторые вопросы биологии молоди бассейна залива имени Кирова.

Прилагаемая схема залива имени Кирова (рис. 1) совершенно не соответствует его современным очертаниям и не отражает сокращения его пло-

¹ В бассейне залива размножаются еще туводные рыбы (щука, линь, окунь, храмуля), полупроходные рыбы небольшого промыслового значения (рыбец, лещ и местная шема), сельди и килька (непосредственно в заливе).

щади вследствие снижения уровня моря в 1933 г. Назначение схемы — дать лишь общее представление о топографии залива в период изучения биологии молоди рыб (до 1938 г.).

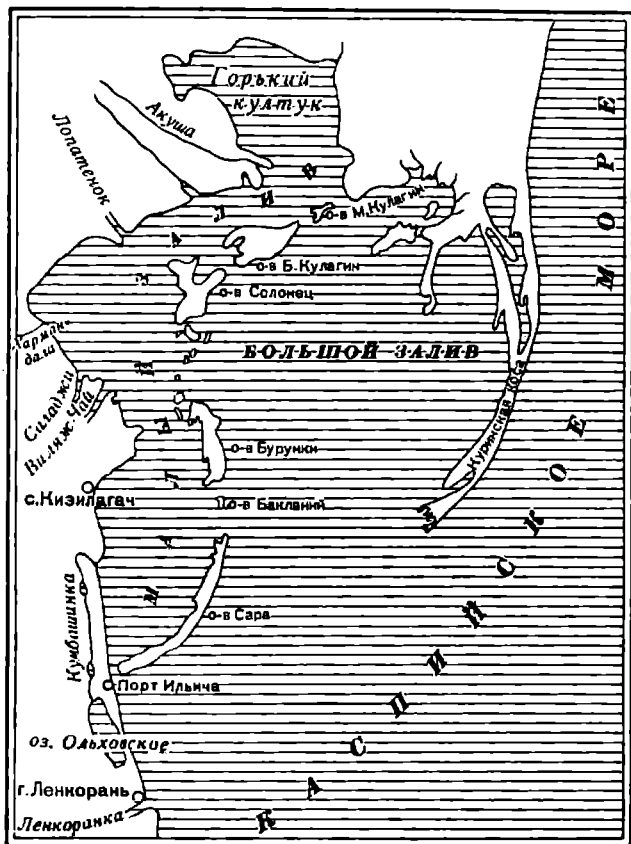


Рис. 1. Схема залива имени Кирова (б. Кизилагачский) в 1933 г.

КУТУМ

Подавляющая часть половозрелого кутума в южном Азербайджане мигрирует для нереста в систему р. Кумбашинки. Кутум мечет икру как в самой Кумбашинке, так и в ее притоках¹. Наиболее концентрированный нерест происходит на протяжении нескольких километров от устья. Икра откладывается на растительном субстрате: камыше (преимущественно) и других растениях (*Myriophyllum spicatum* L., *Batrachium flaccidum* Pers., *Potamogeton crispus* L. и др.).

Глубина на нерестилищах — 0,2—2,0 м. Икрометание в разные годы может происходить в различные сроки: от февраля до середины мая. Развитие икры кутума наблюдается при температурах воды 5°, 6—24°, 8.

¹ В 1934 г. на речке Балады (приток Кумбашинки), на расстоянии 7—8 км от моря, существовал промысел второстепенных заготовителей, ловивших главным образом кутума и сазана. На этом промысле кутума подвергали посолу и копчению. Кутум посещал и другие притоки Кумбашинки.

По мере прогрева воды продолжительность инкубационного периода сокращается с 22 до 3 суток¹. Случаи замедленного развития оплодотворенной икры кутума наблюдались и в другие годы (медленное развитие оплодотворенной икры при раннем нересте кутума целесообразно, поскольку личинки при этом выклеваются и в дальнейшем существуют в относительно более благоприятных условиях). Изменение темпа эмбрионального развития кутума в зависимости от температуры иллюстрирует табл. 1.

Таблица 1

*Зависимость сроков инкубации кутума от температуры воды
в р. Кумбашинке*

Сроки инкубации	Продолжительность инкубации, сутки	Средняя температура воды, °С
Март — апрель 1934 г. . .	16	11,3
» » 1934 г. . .	15	10,5
Апрель 1934 г.	6	15,0
» 1933 г.	5	19,6
Май 1928 г.	3	20,4

С прогревом воды на нерестилищах развитие кутума, как и других рыб, ускоряется, но при этом на Кумбашинке значительно уменьшается также и количество градусо-дней за время инкубации кутума². Помимо температуры, на сроки инкубации влияют, помимо прочего, еще и другие факторы: продолжительность дня, освещение, газовый режим, pH и пр. При раннем нересте кутума эти факторы, возможно, обуславливают замедление развития икры.

В момент оплодотворения икра кутума имела диаметр 2,3 мм (2,1—2,8 мм) при среднем весе 5,2 мг. После разбухания диаметр икринок (по данным измерения 50 экз.) увеличился на 30,4%; на I—III стадиях эмбриогенеза (по Рассу) диаметр икринок составил в среднем 3,0 мм при колебании от 2,6 до 3,2 мм. При этом вес икринки достиг 12,9 мг. Диаметр желтка — 1,7 мм (1,4—2,0 мм). Желток зернистый, однородный. Перивителлиновое пространство варьировало от 13,5 до 26,6%, в среднем — 21,0%. Оболочка икринки очень плотная. Желточный мешок не имеет пигментных клеток. Пигментация глаз происходит на IV стадии эмбрионального развития.

Длина личинок кутума в день выклеывания — в среднем 8,5 мм (8,0—9,0 мм); средний вес (по данным 25 определений) равен 5,8 мг (по сборам Е. Б. Хохловой).

Личиночную стадию кутум, как правило, проводит на нерестилищах, где держится среди камыша и прочих растений. Когда во время дождей проточность Кумбашинки резко усиливается, личинки кутума частично выносятся в залив, в особенности с перестилищ нижних участков реки, но лишь в возрасте малька или несколько ранее происходит массовый скат кутума в залив. Следует отметить, что через некоторое время после прекращения паводка на Кумбашинке устанавливается слабое течение,

¹ По журналам рыбоводного пункта Южкаспирьвода, любезно предоставленным руководителем отдела рыбоводства А. И. Поповым.

² Для характеристики термических условий в случаях раннего нереста кутума в 1934 и в 1940 гг. необходимые данные отсутствуют.

и на протяжении нескольких километров от устья речка превращается в озероподобный подоем. В этих условиях кутум обитает до ската.

В 1934 г., когда ход кутума в Кумбашинку происходил в марте и апреле, а его интенсивный нерест, по сведениям рыбоводов, начался с апреля, мальки кутума стали появляться в Малом заливе лишь в последней декаде мая. Это были рыбки длиной 14,0—19,5 мм, среди которых имелись экземпляры с сохранившейся преанальной каймой между V и A. Они обнаруживались сеткой Кори в заливе вблизи от устья Кумбашинки, вдоль берега на протяжении нескольких сот метров от реки, на меликах (10—30 см) с пониженной соленостью воды при температуре около 20°¹.

В первой декаде июня кутум держался на участке, непосредственно прилегающем к Кумбашинке: преимущественно у берега на глубине 20 см и разрозненно — до глубины 75 см. Мальки кутума с длиной тела 17,0—22,8 мм переносили соленость 9,90‰ при температуре воды 28°,4. Все же в первой половине июня 1934 г. приплод кутума в основном все еще оставался в пресных водах Кумбашинки и по своим размерам (14,8—24,7 мм) не отличался от мальков из залива. Мальки кутума покинули Кумбашинку, вероятно, только во второй половине июня и в июле².

При посещении кумбашинских нерестилищ в первой декаде августа сеголетки кутума были найдены в небольшом количестве. На одно приотнесение волокуши приходилось в среднем 6,5 рыбок против 154 экз. на тех же станциях в июне.

Некоторое время скатившиеся мальки кутума кормились на участке Малого залива у материка вблизи Кумбашинки и у о-ва Сара на глубинах до 1 м. В этой части залива в августе 1934 г. размеры сеголетков кутума колебались в пределах 29,7—67,2 мм (средняя длина — 47,7 мм, средний вес — 1,98 г). Мальки встречались в условиях нормальной для Каспия солености, при температуре воды до 30°,2. В это же время и при аналогичной солености в Большом заливе мальки кутума отсутствовали. Не было их и на всей площади Малого залива к северу от линии Сара — сел. Кизилагач, где соленость была повышенной.

Даже в начальный период снижения уровня Каспия кормовые возможности для кутума в заливе были весьма ограниченными, и потому молодь кутума после ската с нерестилищ, не задерживаясь долго в заливе имени Кирова, вскоре откочевывала в море. Эта особенность биологии молоди кутума подтвердилась материалами последующих лет. Так, например, в 1936 г., при обследовании всего залива имени Кирова (с 13 по 31 июля, затем в сентябре и в октябре), мальки кутума держались исключительно у берега, в южной части Малого залива: у Сары и у материка не далее сел. Кизилагач. На всей остальной площади залива — Малого и Большого — как у берега (при лове волокушей), так и вдали от него (при лове мальковым тралом) мальки кутума не были обнаружены.

В южной части Малого залива в середине июля 1936 г. размеры мальков кутума, судя по результатам измерений 15 рыбок, колебались от 33,5 до 63,7 мм при средней длине 50,7 мм и среднем весе 2,0 г. Вместе с тем мальки кутума отсутствовали в 1936—1937 гг. не только в Малом заливе, се-

¹ Вместе с кутумом ловилась молодь рода *Rutilus* с длиной тела 11,0—20,5 мм у которой видовые отличия кутума и поблы не были еще достаточно хорошо выражены.

² В зависимости от времени икротетания кутума и динамики уровня воды в Кумбашинке, кутум может скатиться в залив в более ранние сроки. В 1938 г., когда «пик» паводка на Кумбашинке был в марте, основная масса кутума, очевидно, скатилась в мае. В последней декаде июня в Кумбашинке мальков кутума уже не было.

вернее сел. Кизилагач, где соленость была повышена, но и в Большом заливе с нормальной для Каспия концентрацией солей¹.

Условия для нагула кутума в море более благоприятны, и сравнительно быстрый его уход из залива имени Кирова биологически целесообразен. В море сеголетки кутума не проявляют склонности к массовому расселению в северном направлении от залива. Нагульные площади молоди кутума расположены преимущественно южнее залива имени Кирова.

Все же некоторая часть приплода кутума иногда остается в системе Кумбашинки и только весной, после начала паводка, в возрасте годовиков скатывается в залив. В апреле 1937 г. в Кумбашинке годовики кутума достигли длины 56,7 мм, при колебании от 35,6 до 95,5 мм, и среднего веса 3,3 г (по измерениям 144 экз.). В заливе в третьей декаде апреля годовики кутума были немного мельче. Средняя длина 62 экз. — 51,9 мм, средний вес — 2,3 г. Индивидуальные размеры этих годовиков колебались от 35,6 до 70,0 мм.

Кроме Кумбашинки, кутум посещал нерегулярно и другие притоки залива имени Кирова. В середине апреля 1937 г. косяк половозрелого кутума мигрировал в Вилиж-Чай. Этот косяк ловили мы и промысел подсобного хозяйства у Калиновки. По опросным сведениям, кутум поднялся до Массалов. Однако вследствие неустойчивости водного режима этой реки и отсутствия растительного субстрата почти на всем ее протяжении до Массалов² эффективность нереста кутума в Вилиж-Чайе представляется сомнительной.

ВОБЛА

Бассейн залива имени Кирова является основным районом размножения воблы южного Азербайджана. До понижения уровня Каспия вобла шла на икрометание в большинство притоков залива. В них и опресненных приустьевых участках ежегодно воспроизводились поколения воблы. В результате падения горизонта моря условия естественного размножения и пастбищ молоди воблы в заливе резко изменились.

В 1934 г. главные нерестилища воблы были сосредоточены в системе Кумбашинки и в речках, сбрасывавших свои воды в залив на протяжении от Саладжки до Лопатинского култука. На севере залива и у Куринской косы нерест воблы не наблюдался³ (Гинзбург, 1939).

Через несколько лет вследствие уменьшения глубин в Малом заливе условия миграции производителей к местам размножения и ската молоди с нерестилищ ухудшились. Весной 1938 г. некоторые нерестилища совершенно потеряли связь с заливом, на другие вобла проникала лишь при временном повышении уровня в заливе под влиянием нагонных ветров; когда же устанавливалось исходное положение, молодь оказывалась изолированной. Только в отдельные притоки, как, например, в Кумбашинку, производители воблы заходили беспрепятственно.

Нерестовые миграции воблы в Кумбашинку начинались в феврале — марте и кончались в апреле — мае. В 1938 г. в период ее хода температура

¹ Питание молоди промысловых рыб по сезонам в связи с колебанием биомассы планктона и бентоса в отдельных участках залива в 1933—1938 гг. не изучалось, и потому здесь и в дальнейшем, при анализе влияния факторов среды на распределение молоди рыб, зависимость ее распределения от динамики биомассы кормовых объектов не прослежена.

² Ниже Калиновки грунт песчаный, выше Калиновки — галечный и каменистый.

³ Случаи нереста воблы в Акуше, на протяжении 2 км от устья, бывали не ежегодно.

воды в Кумбашинке колебалась от $3^{\circ},2$ до $21^{\circ},0$. Массовые уловы воблы совпадали по времени примерно с той же температурой. По материалам Южкаспрыбвода, из икры, находившейся при средней температуре $18^{\circ},2$ — $19^{\circ},0$, личинки выклеывались через 3—8 суток. При несколько большем колебании температуры воды в 1939 г. развитие воблы протекало медленнее (табл. 2).

Таблица 2

*Зависимость сроков инкубации воблы от температуры воды
в р. Кумбашинке*

Сроки инкубации	Продолжительность инкубации, сутки	Средняя температура воды, $^{\circ}\text{C}$
Апрель 1939 г.	8	18,2
» 1939 г.	7	18,8
» 1944 г.	4	18,7
» 1944 г.	5	18,8
» 1944 г.	3	19,0

Согласно В. С. Танасийчук (1940), на Волге при $17^{\circ},0$ личинки появлялись через 4 дня после оплодотворения икры воблы. Следовательно, в сходных термических условиях темпы эмбрионального развития волжской воблы и кумбашинской, по данным 1944 г. (табл. 2), совпадали.

В реки Северного Каспия вобла совершала свои нерестовые миграции при несколько иных показателях температуры воды, чем в Кумбашинке. На Волге весенний ход воблы приурочен к $4^{\circ},0$ — $12^{\circ},0$; его максимум — к $6^{\circ},0$ — $11^{\circ},7$, а конец — к $14^{\circ},4$. На Урале половозрелую воблу ловили при $2^{\circ},0$ — $17^{\circ},0$; максимальные уловы бывали при $10^{\circ},0$ — $14^{\circ},0$ (Монастырский, 1939).

В Кумбашинке температура воды нарастает быстрее, и нерестовые миграции воблы, как отмечалось выше, происходят при более разнообразных температурах, что подтверждает табл. 3.

Таблица 3

Зависимость хода воблы в реки Каспийского моря от температуры воды (в $^{\circ}\text{C}$)

	Волга	Урал	Кумбашинка
Весь ход . . .	4,0—12,0	2,0—17,0	3,0—21,0
Массовый ход	6,0—11,7	10,0—14,0	5,4—17,2
Конец хода .	14,4	—	21,0

Только что оплодотворенные икринки кумбашинской воблы, диаметром 1,6 мм, весили 1,8 мг (сборы Е. Б. Хохловой). Через 6 часов в икринках такого же размера (от 1,4 до 1,9 мм) средний диаметр желтка оказался равным 1,1 мм (0,9—1,3 мм), а перивителлиновое пространство

составило 16,4% (12,5—23,5%). Размеры выклюнувшихся личинок волжской воблы, по литературным данным (Тавасийчук, 1940), равны 4,4—6,5 мм.

В последней декаде апреля 1938 г. на разных нерестилищах залива имени Кирова (в Кумбашинке, Джильском озере, в Саладжли и Хармандали) личинки воблы с длиной тела 5,6—15,5 мм наблюдались на глубинах 30—120 см в воде, насыщенной кислородом до 98—145%.

Сроки ската молоди воблы в залив имени Кирова в отдельные годы колебались в зависимости от времени и интенсивности изморетания воблы, состояния нерестилищ, их кормности, режима в посленерестовый период и от того, как долго сохранялась связь между нерестилищами и заливом. Все же, как правило, в приустьевых участках в заливе имени Кирова приплод воблы появлялся в мае. Основная масса воблы скатывалась, вероятно, только в июне, после чего мальки воблы осваивали пастбища в заливе. В последнем в течение ряда лет характер распределения мальков воблы видоизменялся в соответствии с его эволюцией при понижении уровня Каспия.

В первой половине июля 1933 г., когда экологические условия были еще сравнительно мало затронуты начавшимся процессом уменьшения подности залива, мальки воблы были широко распространены по заливу имени Кирова. В то время по берегам залива тянулись гряды камыша, и мальки воблы охотно держались в береговой зоне среди водных растений — *Najas marina* L., *Ruppia maritima* L. и др., в мелких, интенсивно прогревавшихся бухточках, окаймленных камышом. Глубина в этих участках колебалась от 20 до 50 см, а грунт был разнообразный: илистый, песчано-илистый, песок с илом и ракушкой. Незаросшие берега обычно привлекали мальков в меньшей степени, но в отдельных случаях и у открытых берегов наблюдались исключительно большие концентрации мальков воблы; например, у Бурунков в Большом заливе в течение 2½ минут на площади, равной примерно 600 м², было поймано 1200 экз. воблы.

Мальки воблы не были сосредоточены исключительно в береговой зоне. Подрастая, они отходили до глубины 2,0—2,5 м, и их ловили тралом, причем на отдельных станциях — в массовых количествах¹. На изобате 4,5 м попадались только единичные экземпляры воблы. Обычно с удалением от берегов и с возрастанием глубин плотность расселения мальков убывала.

В июле 1933 г. мальки воблы были неравномерно распределены по заливу, но почти весь залив имени Кирова, за исключением северных култуков в Большом заливе, служил малькам воблы для нагула.

В течение нескольких последующих лет (1935—1937 гг.) скатившиеся мальки воблы кормились в заливе на меньшей площади.

В первой половине июля 1935 г. мальки воблы совершенно отсутствовали в Большом заливе и в Малом к северу от линии Лопатинский култук — о-в Соловец, включая Горький култук. В это время молодь была расселена в прибрежной мелководной зоне (до 60 см) Малого залива, на участке от Вилляж-Чая до пролива у порта Ильича. Во второй половине сентября 1935 г. вобла держалась только у берега, на участке между о-вом Сарой и Кумбашинкой. Немного мальков наблюдалось в июле на глубинах до 2 м между Сарой и материком. В то же время участки с глубиной 1,5—4,0 м в Большом заливе и в южной части Малого являлись пастбищами двух- и трехлеток воблы.

¹ Между Сарой и материком в Малом заливе и на восток от Бурунков в Большом заливе.

Во второй половине июля 1936 г. картина распределения воблы по заливу была такая же, как и в предыдущем году. Небольшое отклонение выразилось в том, что в 1936 г. в Малом заливе мальки встречались только пачкая с селения Кизилагач и что вобла обнаруживалась, правда очень редко, также в Большом заливе.

В 1937 г., со второй декады июня до 5 июля, северная граница ареала распространения мальков воблы в Малом заливе сместилась на север, к Лопатинскому култуку — о-в Соловец, а в конце июня стала намечаться миграция мальков воблы в Большой залив. В конце августа и сентябре сеголетки воблы группировались лишь в Малом заливе, к югу от сел. Кизилагач — Бурунки до порта Ильича.

В приустьевых участках залива личинки воблы находились в воде с разным содержанием солей. Обычно все же личинки в 15—24 мм длины держались в опресненной зоне. Перемещаясь по заливу в поисках корма, мальки воблы попадали в условия различной солености, иногда достигавшей даже обычной морской.

В. И. Олифан (1941), на основании эксперимента, утверждает, что при солености 10,0‰ личинки воблы живут нормально. При повышении концентрации солей до 12,50‰ личинки длиной 9,0—13,0 мм гибли в первые же дни. В воде с такой степенью солености выжило 13% мелких и 75% личинок больших размеров. С возрастом способность переносить повышенную соленость увеличивается.

С момента эмбрионального развития до стадии сеголетка вобла может встретиться при температуре от 6°,0 до 35°,9. Последняя, повидимому, близка к предельной (табл. 4). Обычно летом мальки воблы держатся в участках с температурой воды ниже 32°,0.

Сокращение площади выноса молоди воблы в заливе имени Кирова с 1933 по 1937 г. не было обусловлено только лишь повышением минерализации его вод в связи с падением уровня Каспия и усилившимся их нагревом. В июле 1936 г. в Малом заливе, от сел. Кизилагач до Горького култука включительно, действительно, наблюдалась соленость, которая могла сделать невозможным нахождение воблы в этой части залива, но в июле 1935 и 1937 гг. (в последнем — из-за обильных осадков) на пространстве от Лопатинского култука до северного края Горького култука соленость не была повышена в такой степени. По аналогии с наблюдениями других лет можно было допустить частичное существование там мальков воблы, которых в действительности, однако, там все же не было. Отсутствие молоди воблы в Большом заливе¹, как правило, тоже не являлось результатом непосредственного воздействия на воблу высокой солености и температуры. Изменение биологического режима залива в 1933—1937 гг., вероятно, и определило отмеченные сдвиги в распределении воблы по заливу в эти годы.

С 1935 г. мальки воблы удалялись из залива на морские пастбища быстрее, чем в 1933 г., а в море, в отличие от кутума, распространялись как на юг, так и на север от залива имени Кирова.

Колебание численности мальков воблы поколений 1933—1937 гг. в результате изменившихся условий воспроизводства в бассейне залива имени Кирова отображают табл. 4 и 5.

Покорение 1933 г. было наиболее многочисленным. Минимальный приплод воблы наблюдался в 1935 г., относительное улучшение эффективности нереста намечалось в 1936 г. и — значительно большее — в 1937 г.

¹ Пересыхание проливов между двумя заливами после 1933 г., в свою очередь, затруднило в июле 1936—1937 гг. прямое попадание воблы в Большой залив из Малого.

Таблица 4

Среднее количество мальков воблы в уловах волокушей

Год *	Малый залив			Большой залив
	южнее Вияж-Чая	севернее Вияж-Чая		
		до Горького култука	Горький култук	
1933	123,6	9,0	104,5	365,0
1934	9,4	0,9	17,3	10,0
1935	5,4	0,5	—	—
1936	19,0	—	—	1,2
1937	70,5	29,2	0,9	0,2

* В 1934 г. наблюдения проводились в августе, когда приплод частично был уже в море, а в 1937 г. — в июне и в первые дни июля. По другим годам использованы данные наблюдений в июле.

О максимальной урожайности 1933 г. свидетельствуют также результаты работы с мальковым оттертралом¹ у дна (табл. 5).

Таблица 5

Среднее количество мальков воблы в уловах оттертралом

Год	Малый залив		Большой залив
	южнее Вильяж-Чая	Горький култук	
1933	48,0	27,1	44,3
1935	0,3	—	0,1
1936	6,1	—	—
1937	1,3	—	1,0

В заключение приведем некоторые данные о росте воблы в заливе имени Кирова.

До середины июля 1933 г. мальки воблы выросли в заливе в среднем (по данным измерения 445 экз.) до 34,8 мм, достигнув веса 0,9 г. Их размеры колебались от 15,6 до 60,5 мм. Во второй половине июля 1936 г. в заливе средняя длина воблы была равна 41,9 мм, а вес — 1,4 г, при колебании длины от 20,6 до 70,5 мм. В последней декаде сентября 1936 г. сеголетки воблы (161 экз.) достигли в среднем 66 мм и веса 5,3 г. Индивидуальные колебания их размеров: 45,6—90,5 мм. Сходными с ними по длине тела оказались годовики воблы из залива во второй половине апреля 1937 г. При длине 64,8 мм в среднем и весе 5,8 г, индивидуальные размеры годовиков колебались в пределах 30,6—110,5 мм.

¹ Волокушей ловили 2 1/2 минуты, тралом — 10 минут.

САЗАН

В 30-х годах нашего столетия на юге Азербайджана сазан размножался преимущественно в системе Куры. Бассейн залива имени Кирова для его воспроизводства имел подчиненное значение. В этом бассейне сазан нерестовал в Кумбашинке, в речках от Саладжи до Лопатинского култука и в опресненных ими участках залива. Иногда нерест сазана происходил и в Акуше. В Виляж-Чай сазан заходил, но нерестовал ли, неизвестно.

По сообщению Н. Я. Бабушкина, в последней декаде апреля 1934 г. перед устьем Саладжинки рыбаки не успевали за день обрабатывать выставленные вентери, которые доотказа были наполнены сазаном. Пока ловец кончал обрабатывать последний вентарь, первый уже снова оказывался набит рыбой. Следовательно, в данном году имел место массовый ход сазана в залив имени Кирова. Хотя производителей сазана интенсивно вылавливали на нерестилищах, в 1934 г. сазан еще проникал в речки залива, где и размножался. Когда с понижением уровня в заливе устья некоторых речек стали для сазана непроходимыми, а другие преодолевались им лишь в течение кратковременного прохождения паводковых вод или после дождей, условия воспроизводства сазана еще более ухудшились.

В 1936 г. Малый залив у Саладжи очень обмелел. В конце апреля эта речка и ближайшие к ней притоки утратили связь с заливом. До 5 мая 1936 г. нерестового хода сазана в этот район и в Лопатинский кулдук не наблюдалось. Некоторое количество сазана зашло в р. Акушу, в которой нерест сазана происходил в мае.

В 1937 г. площадь нерестилищ сазана еще более сократилась, и в конце апреля косяки половозрелого сазана (в стадиях IV и V) бродили по заливу от Горького култука до Лопатинского — по району, который не был опреснен (за исключением участка у о-ва Солонец), будучи лишены возможности проникнуть в обычные места икрометания. Ограниченный нерест сазана в этом году происходил в Кумбашинке и Саладжинке.

Условия размножения сазана в заливе стали особенно напряженными в ближайшие последующие годы — после потери им всех нерестилищ, за исключением Кумбашинки.

До 1938 г. в заливе сазан метал икру в апреле — мае¹. В Кумбашинке в последней декаде апреля 1937 г. сазан откладывал икру на листьях рдеста и тысячелистника после нагрева воды до 16°,0 — 17°,0. В Акуше 17 мая 1936 г., в 13 часов, брачная игра сазана наблюдалась у берега (глубина до 95 см), среди камыша, в воде с температурой 26°,2. Эти наблюдения хорошо согласуются с литературными сведениями о сроках и условиях икрометания сазана в Азербайджане (Борзенко, 1926) и на Волге (Летичевский, 1941).

По литературным источникам, в зависимости от температуры воды, эмбриональное развитие сазана продолжается от 3 до 7 дней (Летичевский, 1941).

С мест икрометания мальки сазана скатывались в мае — июне и даже в июле. Впрочем, иногда они задерживались более продолжительное время на отпущенных нерестилищах и скатывались позже, когда после дождей эти водоемы становились проточными. Некоторые водоемы летом полностью пересыхали, и молодь в них тогда погибала.

Скотившиеся мальки сазана вначале осваивали ближайшую к нерестилищам мелкую прибрежную зону залива с глубинами 10—60 см. Постепенно распространяясь дальше от Саладжи и Лопатинского култука,

¹ В других водоемах Азербайджана икрометание сазана происходило и в июне

преимущественно в южном направлении, в июле молодь сазана оказывалась сосредоточенной в южной части залива — вдоль култушной стороны Сары и в прибрежной зоне от Кумбашинки до Порта Ильича. В этот участок скатывалась также молодь из Кумбашинки.

Склонности к движению на север от Саладжи и Лопатинского култука мальки сазана не проявляли.

Когда численность сазана в Малом заливе возрастала, мальки, возможно под влиянием пищевой конкуренции, отдавались от берега и находили подходящие для себя условия питания в центральных частях залива, между Сарой и материком. В середине июля 1936 г. на указанном участке залива, на глубинах до 2 м, сазан попадался в мальковый трал в количестве до 162 экз., а в среднем по 50 экз. за 10 минут траления.

В Большом заливе мальки сазана иногда появлялись с конца июня (1937 г.). Здесь обычно они и кормились в июле и — в меньшей степени — в августе. По материалам 1936 г., места выпаса сазана в этом заливе были расположены вдоль береговой линии до 4-метровой изобаты, но на глубинах свыше 1,5 м сазан находился в рассеянном состоянии (в среднем за подъем оттертрала — 2—3 экз.). К концу лета сеголетки сазана удалялись из Большого залива.

Осенью 1936—1937 гг. сазан использовал для выпаса довольно узкую мелководную зону Малого залива от Виляж-Чая или даже от сел. Кизилагач до пролива между материком и южной оконечностью о-ва Сара. В годы с неблагоприятными условиями для воспроизводства сазана (1935 г.) пастбища в Большом заливе и в центральной части Малого залива очень слабо использовались его молодь.

Для суждения о влиянии некоторых факторов среды на распределение молоди сазана по заливу имеются следующие наблюдения.

В начальный период развития, до стадии сеголетка, молодь сазана встречается в водоемах с разным содержанием солей. Развивающаяся икра сазана нами наблюдалась в пресной воде, но экспериментальными исследованиями В. И. Олифан (1941) и В. С. Ивлева (1940) выявлена возможность оплодотворения икры и в значительно минерализованной воде.

По В. И. Олифан, соленость в 5‰ для оплодотворения икры сазана и нормального развития ее и личинок является оптимальной. Оплодотворение его икры при солености 7,5‰ дает много аномальных эмбрионов и большой отход личинок. В. С. Ивлев считает личинок сазана более выносливыми: в его экспериментах при солености 9,0‰ личинки в своем развитии не отклонялись от нормы.

В естественных условиях после ската с нерестилищ молодь сазана (длиной 10,8—24,0 мм; средняя длина — 16,5 мм; вес — 0,14 г) наблюдалась нами как в приустьевых участках с совершенно пресной водой, так и в местах с соленостью до 4,23‰¹. Отдельные экземпляры, размерами 13,5—27,0 мм (средний вес — 0,36 г), были обнаружены 8 июня 1934 г. южнее устья Кумбашинки.

Мальки несколько больших размеров в состоянии переносить соленость до 15,9‰. В условиях такой солености и температуры 29°,4 была обнаружена 14 июня 1933 г. молодь сазана длиной 18,5—40,0 мм (28,2 мм и 0,66 г в среднем) в приустьевом пространстве Куры.

Сазан довольно вынослив к колебаниям температуры воды. В период его развития от эмбриона до сеголетка температура воды колеблется от 16°,0 до 36°,0. Начало перероста сазана, как известно, наблюдается при прогреве воды до 16°,0 и выше.

¹ 3 июня 1934 г. в Лопатинском култуке (Гинзбург, 1939).

На пастбищах сазана температура обычно бывает ниже $32^{\circ},0$, но некоторые наблюдения свидетельствуют о способности молоди сазана с длиной тела $32,5-73,9$ мм переносить температуры до $35^{\circ},9$.

Живет молодь сазана в слабощелочной и в щелочной среде при показателях pH — $7,70-8,79$.

Кислородный режим в заливе имени Кирова весной и летом, как правило, был благоприятным для рыб. В этот период вода была или насыщена кислородом, или близка к насыщению, но в отдельных случаях наблюдался дефицит кислорода до 50% (у Куринской косы в июне 1937 г.).

В речках кислородный баланс порой оказывался менее удовлетворительным. В остаточном водоеме Вилиж-Чая в августе 1937 г. сеголетки сазана существовали при 26% насыщения воды кислородом.

Как указывалось, летом только известная часть залива имени Кирова служила молоди сазана для нагула. В свете имеющихся данных о приспособляемости сазана к высоким температурам и солености, отсутствие мальков сазана в некоторых участках Малого залива и ограниченное использование ими пастбищ в Большом заливе можно объяснить следующим образом.

Сокращение площади выпаса сазана в заливе было следствием или непосредственного влияния солености в периоды резкого ее возрастания, как это наблюдалось в июле 1936 г. севернее разреза Кизилагач — Бурунки, или результатом изменения гидрологического режима в связи с понижением уровня в заливе (1937 г.), или, наконец, результатом уменьшения численности мальков в неурожайные годы (1935 г.).

Колебания количества молоди сазана в заливе имени Кирова в 1935—1937 гг. видны из данных табл. 6 и 7.

Таблица 6

*Среднее количество мальков сазана в уловах
вплывающей в залив имени Кирова*

Год *	Малый залив		Большой залив
	южнее Вилиж-Чая	севернее Вилиж-Чая	
1935	Не попадались		
1936	44,4	0,5	29,0
1937	2,1	9,5	13,2

* В 1935 и в 1936 гг. молодь учитывалась в июле, а в 1937 г. наблюдения проводились в июне и в первые дни июля.

Необходимо оговорить, что в заливе имени Кирова кормились мальки местного и куринского происхождения, мигрировавшие в залив из приустьевоего пространства р. Куры.

В сравниваемые годы минимальное использование мальками сазана пастбищ залива имени Кирова наблюдалось в 1935 г. Плотность расселения сазана по заливу, у берега и вдали от него, в 1936 г. заметно возросла (табл. 6 и 7), а в 1937 г. она оказалась ниже чем в предыдущем году.

Таблица 7

Среднее количество мальков сазана
в уловах оттертралом в заливе
имени Кирова

Год	Малый залив между о-вом Сарой и мате- риком	Большой залив
1935	Не ловились	
1936	50,0	2,3
1937	Не ловились	

Рост молоди сазана в заливе имени Кирова и его бассейне характеризуется показателями, приведенными в табл. 8.

Таблица 8

Рост молоди сазана в бассейне залива имени Кирова

Дата наблюдений	Колебания длины, мм	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Количе- ство измерений
1934 г.				
I декада июня	10,6—30,5	15,8	0,12	56
Август	30,6—130,5	59,3	7,04	244
1937 г.				
Июнь	10,6—80,5	33,8	1,87	329
III декада августа	25,6—115,5	65,1	8,94	207

Некоторое расхождение показателей роста сазана из бассейна залива имени Кирова в сравниваемые годы (табл. 8) — результат несовпадения времени сбора материала: размеры сазана в 1934 г. вычислены по сборам в первой декаде июня и в течение всего августа, а в 1937 г. наблюдения велись в течение всего июня и в последней декаде августа. Колебания индивидуальных размеров обусловлены растянутостью нереста, разнообразием условий существования в речках и в самом заливе имени Кирова и влиянием неблагоприятных условий на рост сазана в отдельных водоемах (например, в р. Саладжи).

Годовики сазана из залива, по данным измерений 29 экз., в апреле 1937 г., при средней длине тела 89,3 мм (от 65,6 до 155,5 мм), весили 19,5 г, а средний вес 123 экз., выловленных в июне 1937 г., оказался равен 34,2 г, при длине 105,4 мм (от 70,6 до 145,5 мм).

По темпам роста молодь сазана в заливе имени Кирова значительно отстает от сазана в нерестово-выростных хозяйствах Волги, где к началу сентября сеголетки со средней длиной 105,0—108,0 мм весят 26,4—31,6 г (Летичевский, 1941), и от молоди из Северного Каспия, достигавшей к концу года веса 37—74 г (Чугунов, 1928).

ЖЕРЕХ

В Азербайджане южнокаспийский жерех мечет икру только в бассейне Куры.

После ската в море часть молоди жерева, направлявшаяся к югу от Куры, частично проникла в залив имени Кирова через пролив между Куриной косой и о-вом Сарой (в Большой залив) и по проливу у порта Ильича (в Малый залив). В заливе имени Кирова мальки жерева в исследуемые годы появлялись в июне, где и задерживались на пастбищах в течение лета и, частично, осени.

Картина распределения жерева по заливу примерно та же, что и сазана и воблы. Молодь жерева обитала в прибрежной зоне на глубинах до 100 см, преимущественно в южной части Малого залива, от пролива до линии Кизиллагач — Бурунки, а также в Большом заливе. Здесь в 1936 г. жерех держался в очень разреженном состоянии до изобаты 3,5 м (0,5 малька в среднем на 1 подъем оттертрала). В Малом заливе мальки обитали в южной его части на глубинах до 1,75 м (в среднем 0,2 малька). Иногда молодь жерева встречалась в Горьком култуке, куда проникала из Куры через Акушинскую оросительную магистраль. В 1935—1937 гг. в Малом заливе, от южной границы Горького култука до разреза Кизиллагач — Бурунки, молодь жерева не встречалась. В 1934 г. при более высоком стоянии горизонта воды в заливе жерех заходил в Вилляж-Чай (Гинзбург, 1939). В 1934—1937 гг. каждое лето молодь жерева совершала кормовые миграции также в Кумбашинку и оставалась в ней до осени.

Иногда в Кумбашинке и заливе находились годовики жерева, но в массе сеголетки жерева еще до зимы откочевывали в море.

Подобно молоди других карповых рыб, рассмотренных выше, южнокаспийский жерех обитает в условиях значительных колебаний солености и температуры воды.

Распространяясь по заливу, жерех попадал в условия разной солености, наблюдаемой при переходе из морских вод в пресные. Как правило, непосредственно в заливе, на станциях, где вылавливалась молодь жерева, концентрация солей была менее 14,5‰, но, по некоторым наблюдениям, жерех в состоянии перенести соленость до 23,7‰.

В Широком заливе, в приустьевом пространстве Куры, 14 июня 1933 г. мальки жерева, длиной 24,1—36,8 мм (средняя длина 10 экз. — 29,8 мм, средний вес — 0,4 г), были пойманы при нормальной морской солености и высокой температуре воды.

Таблица 9

*Средние количества жерева в уловах волокушей
в заливе имени Кирова*

Год *	Малый залив		Большой залив
	южнее Вилляж-Чая	севернее Вилляж-Чая	
1935	1,4	0,1	0,3
1936	1,9	—	1,2
1937	8,2	0,6	20,0

* По данным наблюдений в июле 1935 и 1936 гг., в июне и в первые дни июля 1937 г.

Для суждения о степени использования жерехом прибрежной зоны залива для нагула в табл. 9 сопоставлены средние уловы жереха волокушей в заливе имени Кирова (с площади, равной примерно 600 м²), по данным за 1935—1937 гг.

Относительно плотно молодь жереха распределилась по заливу в 1937 г., когда на Куре условия воспроизводства для жереха были, видимо, благоприятны.

Рост жереха в заливе имени Кирова, по материалам 1936 и 1937 гг., отражен в табл. 10.

Таблица 10

Рост молоди жереха в заливе имени Кирова

Дата наблюдений	Колебания длины, мм	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Количе- ство измерений
1936 г.				
II—III декады июля	50,6—100,0	70,0	4,5	540
III декада сентября	55,6—130,5	76,8	7,5	164
1937 г.				
I—III декады июля	35,6—75,5	50,3	1,8	161
I декада июля	40,6—85,5	61,5	3,4	176
III декада августа	55,6—135,5	76,3	6,9	126
I декада сентября	65,6—130,5	86,6	12,3	34

Как видно из табл. 10, жерех поколения 1937 г., если судить по приросту с июля по сентябрь, рос несколько интенсивнее, чем в 1936 г.

ЛЕЩ

В бассейне залива имени Кирова лещ регулярно посещал лишь нерестилища в системе Кумбашинки.

В связи с ухудшением условий воспроизводства стадо кумбашинского леща очень сократилось. В 1936 г. в Кумбашинке лещ составил по весу 1,4% от общего улова рыбы за путину.

В 1936 г. миграция леща в речку началась в марте, усилилась в апреле и закончилась в мае. В период хода температура воды колебалась от 6°,4 до 21°,6.

Икрометание леща происходило в мае — июне. Мальки леща наблюдались непосредственно в Кумбашинке и в озерах Джильском и Ольховском. Из этих водоемов они скатывались в конце лета или даже осенью.

В 1935—1937 гг. в Малом заливе, от Горького култука до Буруинов, мальков леща вовсе не было, а на юге Малого залива и в Большом заливе летом мальки леща встречались редко и разрозненно на глубинах 1,5—4,0 м, а иногда у берега. Осенью мальки леща наблюдались преимущественно на юге Малого залива, как правило, в небольшом количестве. Гораздо многочисленней молодь леща была представлена в системе

Кумбашинки (в Джильском озере и непосредственно в речке), где порой она отмечалась в значительной концентрации. Так, например, в фарватере Кумбашинки, на выходе в залив, 25 сентября 1936 г. на глубине до 1 м, при высокой температуре воды и почти нормальной морской солености, улов молоди волокушей содержал 1972 сеголетка леща.

Мальки леща встречались при температурах воды до $30^{\circ},0$ и различных соленостях — до 15‰ (в сентябре 1936 г.), а единично — даже при $15,30\text{‰}$ (3 августа 1936 г.).

Размеры леща в первом году существования в заливе имени Кирова характеризуются следующими данными (табл. 11).

Таблица 11

Размеры молоди леща в заливе имени Кирова

Дата наблюдений	Колесания длины, мм	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Количе- ство измерений
I—III декады августа 1934 г.	35,6—80,5	56,2	3,2	100
II декада сентября 1937 г.	47,4—60,5	54,8	2,7	74
III декада июня 1938 г.	15,6—40,5	29,1	0,5	42

Наличие в июньской пробе 1938 г. экземпляров от 15,6 до 40,5 мм длины указывает, что нерест леща происходил в мае и июне¹.

РЫБЕЦ

В 1936—1938 гг. рыбец был представлен в ихтиофауне бассейна залива имени Кирова (Кумбашинка, Виляж-Чай, Саладжи и Хармандалп), где он составлял незначительный прилов к прилову массовых промысловых рыб. В 1936 г. в Кумбашинке было выловлено рыба всего 0,6% от общего улова рыбы за путину (по весу).

Нерестовый ход рыба в Кумбашинку продолжался с марта по май; икрометание — в мае — июне, после прекращения паводка. С нерестилиц мальки рыба частично скатывались в августе. Часть приплода задерживалась в речках до весны.

Рыбец относится к рыбам, хорошо выносящим пресную и соленую воду. Годовики и 2-годовалые рыбки встречались как в притоках, впадающих в залив, так и в самом заливе (в южной части Малого залива, реже в участках севернее Виляж-Чая и в Большом заливе) и на морских пастбищах вне залива имени Кирова.

О росте рыба можно заключить по данным табл. 12.

Летом мальки рыба уступают по длине и весу молоди других частиковых рыб.

Мальки рыба наблюдались летом при температуре воды $26^{\circ},0$ — $31^{\circ},0$. Молодь встречалась в пресных водах рек и в заливе при солености до $12,6\text{‰}$.

¹ По данным В. А. Конопова (1941), на Волге длина 10-дневного леща — 14,1 мм, а вес — 0,4 г; месячный лещ весит 0,9 г при длине 36,7 мм.

Таблица 12

Размеры рыба в заливе имени Кирова

Дата наблюдений	Колебания длины, мм	Средняя длина, мм	Средний вес, г	Количе- ство измерений
Мальки				
I—II декады августа 1934 г.	20,5—35,5	23,9	0,21	69
III декада августа 1937 г.	21,3—38,3	28,9	0,34	64
III декада июня 1938 г.	18,0—23,9	19,5	0,11	10
Годовики				
III декада апреля 1938 г.	26,5—65,5	41,3	1,26	217
III декада июня 1938 г.	44,3—69,1	56,8	2,90	24

ШЕМАЯ

В заливе имени Кирова шемая представлена особой мелкой формой. Судя по немногим измерениям, длина шемаи колебалась от 64 до 175 мм. Промыслового значения шемаи не имела. Понадалась в половозрелом состоянии в Кумбашинке, Вилиж-Час, Саладжи и Хармандали с апреля по июль.

Нерест — весной и летом. В речках и в заливе мальки шемаи наблюдались в августе и в сентябре.

ВЫВОДЫ

1. В Кумбашинке кутум размножается с февраля до середины мая при температуре воды $5^{\circ},6-24^{\circ},8$. Разгар икрометания — в апреле.

2. Эмбриональное развитие кутума продолжается от 3 до 22 суток в зависимости от температуры воды и времени икрометания.

3. Из Кумбашинки мальки кутума скатываются в залив в мае — июле и после сравнительно непродолжительного пребывания в южных участках Малого залива (у о-ва Сары и у Кумбашинки) откочевывают на более ценные по составу корма и продуктивности морские пастбища, расположенные к югу от залива имени Кирова. Сравнительно быстрый уход молоди кутума из залива вызывается не воздействием абиотических факторов среды (солености, температуры воды, кислородного режима и др.), а ограниченностью кормовой базы. Косвенным подтверждением этого служит слабый прирост сеголетков, задержавшихся в заливе в период с июля до апреля.

4. Вследствие понижения горизонта Каспия площадь нерестилищ воблы в заливе имени Кирова в период 1933—1938 гг. очень сократилась.

5. Массовый скат мальков воблы с нерестилищ происходил в июне.

6. До 1934 г. молодь воблы в летний период была широко распространена по всему заливу имени Кирова. В последующие годы, с изменением условий, вызванным обсыханием и уменьшением зеркала залива, районы нагула молоди сократились. В эти годы выпас молоди воблы наблюдался преимущественно в Малом заливе, между о-вом Сара и материком и отчасти севернее — до района р. Саладжи, и в Большом заливе.

7. Во второй половине вегетативного периода вобла в заливе имени Кирова росла лучше кутума. Наоборот, в море в этот период кутум растет интенсивнее воблы.

В период с середины июля 1936 г. до середины апреля 1937 г. годовики воблы в среднем увеличились с 41,9 до 64,8 мм при изменении веса от 1,4 до 5,8 г. За этот период молодь кутума увеличилась всего с 50,7 до 56,7 мм, а вес — с 2,0 до 3,3 г.

8. В связи с обсыханием предустьевых участков и понижением горизонта в заливе имени Кирова условия размножения сазана с 1934 по 1938 г. резко ухудшились.

9. Мальки сазана скатывались с нерестилищ в залив в мае — июне и даже в июле.

10. В посленерестовый период мальки сазана вначале распределялись по заливу в районах нерестилищ: у Кумбашинки и на участке от Саладжи до Лопатинского култука, а затем перемещались на юг и нагуливались между о-вом Сарой и материком. Частично приплод сазана кормился летом и в Большом заливе.

На пастбищах залива нагуливалась молодь сазана как местного, так и курийского происхождения.

11. В сравнении с сазаном Волго-Каспийского района сеголетки сазана из залива имени Кирова отличались более медленным темпом роста.

12. Молодь курийского жереха ежегодно нагуливалась в заливе имени Кирова, где она сопутствовала сазану и вобле.

13. В Кумбашинке лещ размножался в мае — июне. Молодь леща скатывалась в залив сравнительно поздно (в сентябре).

14. В притоках залива имени Кирова рыбец размножался в мае — июне. Его приплод частично задерживался в речках до весны, частично же скатывался в августе в залив.

15. В бассейне залива имени Кирова местная форма шемаи метала икру весной и летом (с апреля по август).

В заключение автор выражает благодарность бывшим своим помощникам: наблюдателю И. Д. Вечере и лаборантке Т. И. Ермолаевой за деятельное участие в работах по изучению биологии молоди рыб в заливе имени Кирова.

ЛИТЕРАТУРА

- Борзенко М. П. 1926. Материалы по биологии сазана. Изв. Бакниск. ихтиол. лабор., т. II, вып. 1.
- Гинзбург Я. И. 1939. К биологии молоди промысловых рыб залива им. Кирова (по материалам 1934 г.). Тр. Зоол. ин-та Азербайдж. филиала АН СССР, т. X, Баку.
- Ивлев В. С. 1940. Влияние солености на оплодотворение и развитие икры некоторых каспийских полупроходных рыб. Зоол. журн., т. XIX, вып. 3.
- Конионов В. А. 1941. Опыт выращивания молоди леща в перестово-выростном хозяйстве дельты Волги. Тр. Всес. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океаногр., т. XVI.
- Летичевский М. А. 1941. Выращивание сеголетков сазана в перестово-выростных хозяйствах дельты Волги. Тр. Всес. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океаногр., т. XVI.
- Монастырский Г. Н. 1939. Перестовый ход в реки, размножение и скат побл. Тр. Всес. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океаногр., т. XI, ч. 2.
- Оляфан В. И. 1941. Влияние солености на икру и личинок каспийских сазана, воблы и леща. Тр. Всес. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океаногр., т. XVI.
- Танасийчук В. С. 1940. Молодь воблы. Тр. Всес. научно-исслед. ин-та морского рыбного хозяйства и океаногр., т. XI.
- Чугунов Н. Л. 1928. Биология молоди промысловых рыб Волго-Каспийского района. Тр. Астрах. научной рыбохозяйств. станции, т. VI, вып. 4.

ФАУНА И ФЛОРА ВОДОЕМОВ

Я. А. БИРШТЕЙН

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФРЕАТИЧЕСКОЙ ПОДЗЕМНОЙ ФАУНЫ

(Биолого-почвенный факультет МГУ)

Биологические исследования грунтовых вод, произведенные в последние годы, привели к открытию новой весьма своеобразной фауны. Составляющие ее виды населяют преимущественно воду, заполняющую пространство между отдельными частицами грунта. Соответственно такой среде обитания представители этой так называемой фреатической фауны отличаются малыми размерами, укороченными конечностями и удлинненным, часто червеобразным телом, т. е. особенностями, позволяющими существовать в узких капиллярных ходах. Подобно пещерным обитателям, они лишены пигмента и органов зрения, но снабжены гипертрофированными органами осязания и обоняния. Из системы грунтовых вод фреатические виды проникают в пещерные водоемы и глубокие колодцы, питающиеся грунтовыми водами.

При фильтрации через планктонную сетку больших масс грунтовых вод, получаемых при помощи насосов, а также при обловах планктонной сеткой глубоких колодцев, удалось получить некоторое представление о составе фреатической фауны. При этом следует иметь в виду слабую степень количественного развития входящих в нее видов. Многие из них добыты в количестве всего 1 экз.

Основными составляющими эту фауну группами оказались ракообразные и водяные клещи. Последние представлены в Югославии 11 видами, относящимися к 8 родам, из которых большинство описано впервые и специфично для фреатической фауны. Почти половина югославских фреатических видов клещей (5 видов) принадлежит преимущественно к морской группе *Halacarida*.

Гораздо более многочисленны ракообразные. Не рассматривая здесь нескольких фреатических видов *Ostracoda* и *Harpacticoida*, остановимся более подробно на весьма своеобразных высших ракообразных. Они представлены тремя отрядами — *Anaspidacea*, *Amphipoda* и *Isopoda*.

Все европейские виды *Anaspidacea* (роды *Bathynella* и *Parabathynella*) принадлежат к фреатической фауне и в капиллярных ходах проходят свое развитие (Nicholls, 1946). Они вторично вселяются в пещерные водоемы и колодцы. Недавно найденную в Байкале *Bathynella* (Базикалова, 1949) следует рассматривать тоже как вселенца из подземных ключей, бьющих на дне озера. В водоемах поверхности земли все семейство *Bathynellidae* не встречается.

Amphipoda фреатических вод представлены двумя специфическими семействами Bogidiellidae и Hadziidae, а также двумя семействами, населяющими и другие типы водоемов, — Ingolfiellidae и Gammaridae. К каждому из первых трех семейств принадлежит по одному роду, к Gammaridae — два рода: *Niphargus* со многими видами и *Niphargopsis* с несколькими видами.

Isopoda фреатической фауны относятся к трем семействам — двум специфическим (Microparasellidae и Microcerberidae) и одному неспецифическому (Asellidae).

Из этого краткого перечня можно сделать прежде всего заключение о чрезвычайном своеобразии фреатической фауны, поскольку большинство составляющих ее видов принадлежит к специфическим родам и даже семействам, не известным ни в море, и в водоемах поверхности земли.

Совершенно естественным представляется вопрос о том, следует ли считать фреатическую фауну происходящей от морской или от пресноводной фауны. Для решения этого вопроса необходимо в первую очередь рассмотреть родственные отношения и распространение неспецифических фреатических родов и семейств.

Шелленберг (Schellenberg, 1933) подробно разобрал положение в системе и родственные отношения единственных присущих фреатической фауне родов из сем. Gammaridae — *Niphargus*, широко распространенного и в пресных водоемах, и *Niphargopsis*. Оказалось, что эти роды весьма близки к двум морским родам — *Eriopisa* и *Eriopisella*. *Eriopisella* приспособлена к жизни между песчинками морского мелководья. Оба названных морских рода, подобно подземным, лишены глаз.

Другой неспецифический подземный род — *Ingolfiella* — был первоначально описан в качестве нового рода *Balcanella*, принадлежащего к новому семейству Balcanellidae. Эрцог (Hertzog, 1935) установил, что *Balcanella* тождественна давно известному роду *Ingolfiella*¹. Этот последний включал два вида: один (*I. littoralis* Hansen) был найден среди кораллов в Сиамском заливе, другой (*I. abyssi* Hansen) — на глубине 3000 м, у входа в Дэвисов пролив (59° N, 51° W). Третий вид, как выяснилось, населяет фреатические пресные воды Югославии. Род *Ingolfiella* настолько своеобразен, что выделяется не только в особое семейство, но даже в особый подотряд (Ingolfiellidea) отряда Amphipoda.

Для фреатических Isopoda до сих пор не удавалось установить таких же тесных связей с морской фауной, как для Amphipoda. Правда, фреатические семейства Microparasellidae и Microcerberidae по ряду признаков приближаются к морским семействам (Microparasellidae — к Desmosomatidae и Macrostilidae, Microcerberidae — к Anthuridae), но достаточно четко отграничены от них, чтобы считаться самостоятельными (Каган, 1940 — цит. по Бирштейну, 1951). В настоящее время возможно с несомненностью доказать тесную связь сем. Microparasellidae с морской фауной.

В конце 1950 г. появилась небольшая статья Леви (Levi, 1950), посвященная описанию нового рода равноногих ракообразных *Duslenia*, обнаруженного в море близ Роскоа, в пробе крупного песка, и, очевидно, живущего в промежутках между песчинками. Леви затрудняется отнести этот род к какому-либо известному семейству и лишь указывает на близость *Duslenia* к американскому морскому роду *Ectias* Richardson.

Ознакомление с описанием и рисунками найденной Леви мелкой (1,5—2,5 мм), депигментированной и слепой формы не оставляет никаких

¹ Этот род изображен в работе В. Н. Беклемешева (1944, стр. 204, рис. 107Д), но ошибочно назван *Cuprella linearis*.

сомнений в том, что она принадлежит к сем. *Microparasellidae* и к одному из двух родов этого семейства—роду *Microcharon* Karaman. Все родовые признаки *Duslenia* и *Microcharon* полностью совпадают, и название первого рода должно отныне считаться синонимом *Microcharon*.

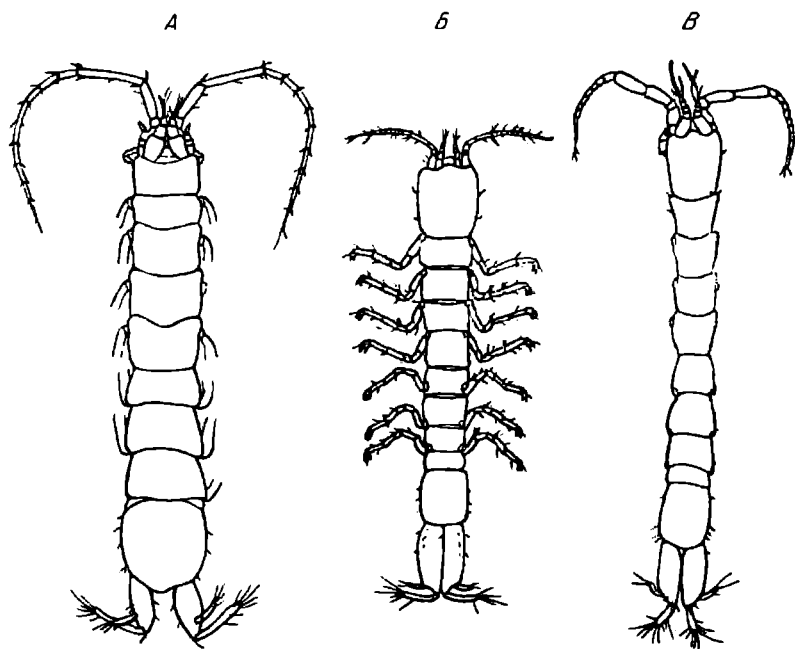


Рис. 1. Общий вид животных

A — *Microcharon latus*; Б — *M. teissieri*; В — *M. stygius*
(А и В — по Караману, Б — по Леви)

Из трех югославских фреатических видов *Microcharon* [описание четвертого фреатического вида из Румынии (Chappuis, 1942) осталось недоступным для меня] морской вид — *M. teissieri* (Levi) — по одним признакам приближается к *M. latus* Karaman, по другим — к *M. stygius* Kar., занимая между ними среднее положение. Третий югославский фреатический вид — *M. profundalis* Kar. — стоит от них несколько особняком.

К *M. latus* морской вид близок по своим широким грудным сегментам. Однако различия между этими видами весьма значительны: у *M. teissieri*, в отличие от *M. latus*, голова вдвое длиннее 1-го грудного сегмента, свободный брюшной сегмент хорошо выражен, протоподит уropодов не короче плеотельзона, а эндоподиты уropодов короче протоподитов. По всем указанным признакам (кроме ширины грудных сегментов) морской вид поразительно напоминает фреатического *M. stygius* Kar. (рис. 1. 2).

Таким образом, *Microparasellidae* сначала были найдены в фреатических водах, а затем под другим названием были описаны по находкам из моря; *Ingolfiellidae*, наоборот, сначала стали известны из моря, а затем под другим названием описаны из фреатических вод. Однако в обоих случаях связь морской и фреатической фауны выступает чрезвычайно рельефно.

Эта связь достаточно ясна и для *Niphargus* и *Halacaridae*. Весьма возможно, что при последующих исследованиях и другие специфические фреатические группы окажутся близко родственными морским. По всей

вероятности, большинство представителей фреатической фауны имеет морское происхождение.

Это, разумеется, не означает, что в составе фреатической фауны совершенно нет видов пресноводного генезиса. Так, например, сем. Asellidae, представленное в фреатических водах родами *Stenasellus* и *Asellus*, в настоящее время совершенно чуждо морю. То же относится к большинству Ostracoda и Harpacticoida и к некоторым водяным клещам.

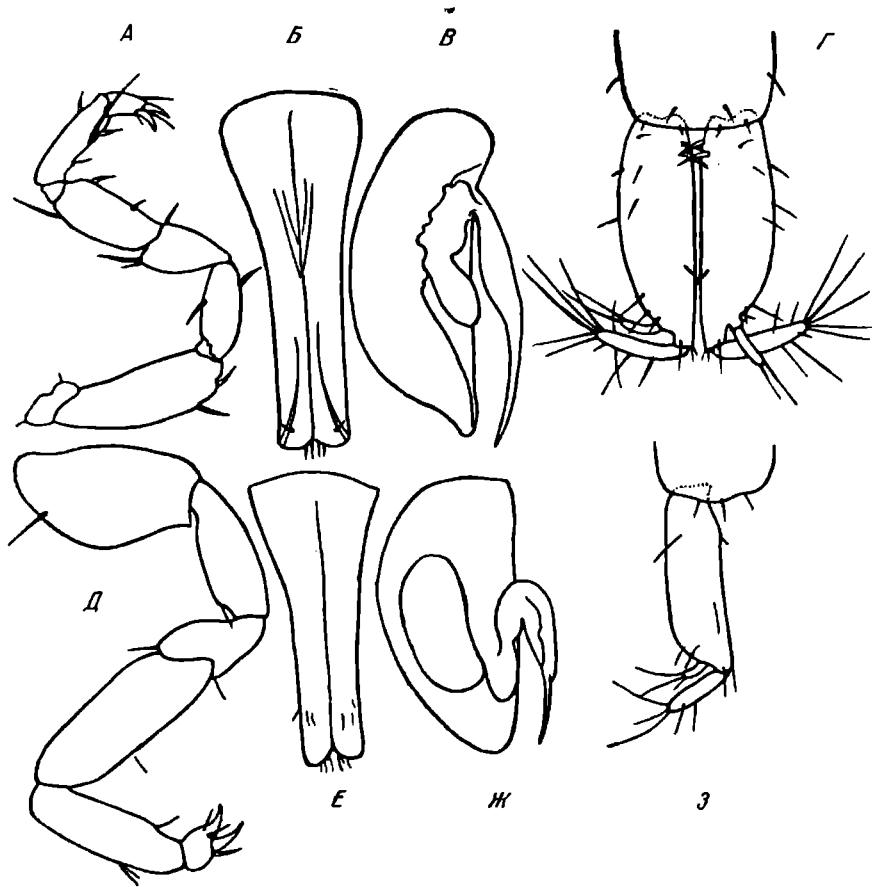


Рис. 2. Детали строения конечностей

А — Г — *M. teissieri*; Д и З — *M. stygius*; Е и Ж — *M. latus*; А и Д — I перепод; Б и Е — I плеопод ♂; В и Ж — II плеопод ♂; Г и З — уropод (А — Г — по Левин, Д — З — по Караману)

Что касается Bathynellidae, то Шапшю (цит. по Nicholls, 1946) приписывает им также морское происхождение, указывая на отсутствие этого семейства в пресных водоемах поверхности земли и на существование близких морских семейств в пермское время. Однако другие Anaspidacea сейчас обитают в пресных водах Австралии и Тасмании, и если в какой-то степени и можно согласиться с морским происхождением Bathynellidae, то переход этих рачков из моря в пресные грунтовые воды надо относить к весьма отдаленным временам.

Процесс переселения животных из моря непосредственно в грунтовые пресные воды, а не через наземные пресноводные водоемы, можно

представить себе следующим образом (Бирштейн, 1940; Schellenberg, 1935). Еще в море организмы вырабатывают приспособления к жизни между песчинками морского мелководья; при этом размеры их уменьшаются, тело удлиняется, терются глаза, разниваются органы осязания и обоняния. Все указанные особенности свойственны морским видам *Ingolfiella* и *Microcharon*, а также родам *Eriopisa* и *Eriopisella*. Внедрение из морских грунтовых вод в пресные, несомненно, облегчается тем, что при чередовании приливов и отливов моря морские грунтовые воды то наступают на пресные, то, наоборот, отступают. Таким образом, под землей создается зона постоянной смены вод разной солености, а такие условия, как известно, способствуют приобретению морскими животными широкой эвригалинности. Ставшие эвригалинными и уже приспособленными к жизни в капиллярных ходах организмы легко заселяют систему грунтовых пресных вод.

Учитывая слабую степень обособленности части фреатической фауны от морской (наличие общих родов *Ingolfiella* и *Microcharon*), можно допустить, что этот процесс происходит и в наше время или происходил совсем недавно. Однако он мог протекать и в предшествующие геологические эпохи, и морские родоначальники некоторых современных фреатических форм в море могли исчезнуть. Таким образом, легко объясняется существование в фреатических водах своеобразных специфических форм, проявляющих отдаленные родственные связи с морскими видами.

Следует в заключение подчеркнуть явное преобладание среди фреатических животных морского происхождения высших ракообразных. Как известно, эта группа благодаря слабой проницаемости своих покровов и совершенству своего осморегуляторного аппарата легко вырабатывает широкую эвригалинность и в большей степени, чем другие беспозвоночные, способна к вселению из моря в пресные воды. Поэтому высшие ракообразные составляют большинство видов морского происхождения как в подземных, так и в наземных пресноводных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

- Базикалова А. И. 1949. Находка в оз. Байкал интересного ракообразного. *Природа*, № 7.
- Беклемышев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд-во «Сов. наука».
- Бирштейн Я. А. 1940. Жизнь в пещерах. Успехи совр. биологии, т. XIII, № 3.
- Бирштейн Я. А. 1951. Пресноводные ослики (*Asellota*). Фауна СССР, т. VII, вып. 5.
- Chappuis P. A. 1942. *Microcharon acherontis* spec. nov., ein neuer subterrancer Isopode. *Fragm. Fauna Hung.*, t. 5.
- Hertzog L. 1935. Amphipoden aus dem Grundwasser von Skoplje. *Zool. Anz.*, Bd. III, H. 1/2.
- Karaman St. 1933. Über zwei neue Amphipoden *Balkanella* und *Jugocrangonyx* von Skoplje. *Zool. Anz.*, Bd. 103, H. 1/2.
- Levi Cl. 1950. *Duslenia teissieri* nov. gen., n. sp., nouveau Parasellidé des côtes de France. *Arch. Zool. exp. gén., Notes et Revue*, t. 87, N 1.
- Nicholls A. G. 1946. Syncarida in relation to the interstitial habitat. *Nature*, v. 158, N 4026.
- Schellenberg A. 1933. *Niphargus*-Probleme. *Mitt. Zool. Mus. Berlin*, Bd. 19.
- Schellenberg A. 1935. Der *Niphargus* der Thüringer Waldes und die Glacialreliktenfrage. *Archiv. f. Hydrobiol.*, Bd. XXIX.

И. И. МАЛЕВИЧ

ОЛИГОХЕТЫ ГАЛИЧСКОГО ОЗЕРА И ПРИЛЕЖАЩИХ ВОДОЕМОВ

(Зоологический музей МГУ)

ВВЕДЕНИЕ

Олигохеты, или малощетинковые кольчатые черви (*Annelides Oligochaeta*), представляют собой интересную и пока еще слабо изученную в СССР группу животных, населяющих почву, пресные водоемы и — в гораздо меньшей степени — море. В тех местах, где они находят благоприятные для себя условия существования, олигохеты размножаются в больших количествах, иногда массами. Хорошо известна, хотя далеко еще не достаточно изучена, роль почвенных олигохет, или дождевых червей, в процессах почвообразования. Можно с уверенностью сказать, что и пресноводные олигохеты, населяющие прибрежную область и дно наших водоемов и непрерывно в течение всего года перерабатывающие растительные остатки и илы, играют важную роль в круговороте веществ в реках, озерах, прудах и болотах. Во многих водоемах (в значительной мере это относится и к Галичскому озеру) в составе донной фауны открытых удаленных от берега частей олигохетам принадлежит одно из первых мест. Поэтому понятно, что они являются важным компонентом пищи рыб.

Наконец, благодаря очень большим различиям в экологической валентности разных видов олигохет, одни из которых требуют строго определенных условий для своего существования (стенотоллиные виды), а другие могут жить при весьма различных условиях (эвриотоллиные виды), они приобрели немалое значение как показательные организмы в системе биологической оценки воды.

Фауна олигохет водоемов европейской части СССР изучена значительно лучше, чем таковая Сибири или Средней Азии, однако и здесь в сущности подверглись более или менее детальному обследованию только отдельные районы. Так, сравнительно хорошо изучены Иваницкая и Владимирская области и бассейн р. Оки (Ласточкин, 1921—1930; Lastochkin, 1935), Московская область (Малевич, 1925, 1927, 1940, 1950; Удалов, 1907), водоемы Мещерской низменности (Малевич, 1929а), Ленинградская область (Иванов, 1922; Ласточкин, 1918; Малевич, 1940; Michaelsen, 1903), бассейн р. Камы (Michaelsen, 1926; Светлов, 1924, 1925, 1926б, 1936а), бассейн р. Волги (Ласточкин, 1936—1939; Лещева, 1920; Малевич, 1926; Michaelsen, 1923, 1926; Светлов, 1926а), бассейн р. Днепра (Андрусов, 1914; Берестов, 1941; Берестов и Приходько, 1941; Гримайловская-Морозова, 1929, 1930; Малевич, 1940; Ярошенко, 1941). Белоруссия изучена слабо (Малевич, 1937а). В последние годы появились обстоятельные работы по северным районам — Карело-Финской ССР и Мурманской области (Герд, 1946 — по материалам Ласточкина и Светлова; Малевич, 1951; Светлов, 1936б). Работы А. Л. Бенинга (1924, 1938), О. И. Берестова (1941), В. И. Жалова (1940), Д. А. Ласточкина (1927б, 1936, 1937, 1939; Lastochkin, 1935), И. И. Малевича (1926, 1940) касаются олигохет разных рек и водохранилищ. Остальные

районы почти вовсе не изучены: по Кавказу есть всего 3 работы (Малевиц, 1929б, 1930, 1947); по Бологовскому озеру — одна (Плутников, 1900); олигозет морей и лиманов касаются работы И. П. Малевица (1937б, 1951), Михальцева (Michaelsen, 1911), Д. А. Ласточкина (1937), М. Ф. Ярошенко (1948).

Поэтому нам казалось не лишним интереса опубликовать наши данные, полученные в результате работ в 1946—1947 гг. в Галичском районе, тем более, что нам удалось обнаружить довольно большое количество видов, некоторые из которых до сих пор считаются редкими, поскольку они были обнаружены в СССР всего один, два или три раза.

Сборы производились нами как в самом Галичском озере, так и в разных небольших водоемах, прудах, болотах, лужах, канавах, расположенных к северу от озера. Равным образом были обследованы и некоторые реки — Вёкса, вытекающая из озера в его западной части и являющаяся притоком р. Костромы, и Лама, впадающая в озеро несколько южнее истока Вёксы.

Исследованный район относится к лесной ландшафтной зоне и расположен в южной части подзоны тайги (Берт, 1947). Рельеф здесь, особенно по северному берегу озера, холмистый, пересеченный оврагами; местами выступают морены; примерно в этих краях проходил юго-восточный край оледенения вюрмского времени. Леса преобладают хвойные, преимущественно еловые, нередко с примесью лиственных пород, главным образом березы и осины; нередко вместе с елью встречается и пихта; местами есть и сосновые боры. В низинах, особенно по берегу озера, на заболоченной торфянистой почве развиты мощные ольшаники. Болота вообще встречаются здесь часто, особенно сильно они развиты в низинах, вдоль впадающих в озеро речек и вытекающей из него р. Вёксы; здесь у западных берегов озера, болота раскинулись на много километров. Отдельные заболоченные участки встречаются и в лесах. В более густо заселенных местах по берегам озера и вдоль течения р. Вёксы леса сильно изрежены и чередуются с лугами и возделанными полями.

Само Галичское озеро, принадлежащее к числу наиболее обширных по площади водоемов Европейской части СССР, лежит под 58°24' с. ш. и 42°17' в. д. Примерно в середине его южного берега расположены г. Галич и примыкающая к нему с востока Рыбная Слобода, а почти против Галича, на высоких холмах северного берега, между дд. Быки и Марфинское, находится дом отдыха. Здесь до 1949 г. помещалась биологическая станция Московского городского педагогического института им В. П. Потемкина, служившая базой наших работ.

Озеро расположено в восточной части ложбины, получившей по имени озера название Галичской и протянувшейся в широтном направлении среди холмов Галичско-Плещинской моренной гряды. Поверхность озера находится на высоте 101,2 м над уровнем моря. Н. С. Чеботарева (1947) приводит некоторые данные по морфометрии Галичского озера.

В озеро впадают рр. Едошма и Середняя с Шокшей — с востока, Кешма, Святичка и Чёлема — с юга, Лама — с запада. Вытекает из озера одна р. Вёкса, берущая начало в западной части озера и впадающая около г. Буя в р. Кострому. Здесь, с запада, как уже указывалось, к озеру примыкают обширные болота.

Котловина Галичского озера заполнена сапропелем, сильно нивелирующим коренной рельеф дна озера и достигающим мощности до 5—7 м и более. Ближе к берегам, там, где имеются торфяники, к сапропелю примешивается торф. Среди мощно развитых на озере прибрежных зарослей грунт богат более крупными полуразложившимися растительными остатками. В отдельных местах как по южному, так и по северному берегу озера имеются участки песчаного дна, но, разумеется, только в виде узкой полосы у самого берега.

Прибрежные заросли озера образованы главным образом тростником и камышом; ближе к берегу обширные заросли образуют также высокие хвощи и осоки. Заросли образуют местами сплошной пояс, отдельные заросли тростника и камыша в виде островов встречаются нередко довольно далеко от берега. Так как дно озера понижается очень постепенно, то резкой границы между зоной надводных макрофитов и погруженных здесь в болотистые случаи пропести нельзя; наоборот, рдсты и другие погруженные растения обычно можно найти среди камышей и тростников. Особенно сильного развития заросли достигают в западной части озера; здесь, а также и вдоль северного берега, встречаются кубышки и кушники.

С холмистого северного берега в озеро впадает немало мелких ручьев; однако они очень рано полностью или частично пересыхают, и только их самые нижние части, около озера, остаются заполненными водой и летом, образуя как бы небольшие и узкие заливы озера; передки здесь и идущие от ольшаника в озеро канавы. В них во всех много осок, рясок (главным образом *Lemna trisulca*, которая широко распространена и в самом озере); попадаются водокрас, белокрыльник, ближе к озеру — рдсты; передки здесь можно найти много нитчаток.

Рр. Вёкса и Лама протекают среди болот, прибрежные заросли в них развиты сильно и представлены тростником, рогозом, осоками, пригсами, сабельником, хвощами,

а также плавающими и погруженными растениями — кувшинками, кубышками, водокрасом, водяной гречихой, рдестами, роголистником, телорезом и рясками. Кроме того, нами обследовались: небольшой довольно сильно загрязненный пруд на территории дома отдыха, пруды, расположенные в лесу, километрах в двух от озера (так называемые «Барские пруды»), ряд деревенских прудов, обычно маленьких, лужи, канавы и болота в лесах северного берега, ручьи и оврагах, родники и пр. Всего нами было взято 86 проб на водных олигохет. Все пробы качественные. Отсутствие приборов и недостаток времени не позволили нам применить количественную методику. Обследованы преимущественно прибрежные части озера и мелкие подтомы. В открытой части озера, к сожалению, мы смогли взять лишь небольшое число проб.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР НАЙДЕННЫХ ВИДОВ

Сем. Aeolosomatidae

1. *Aeolosoma hemprichi* Ehrenb.

Обнаружен среди зарослей кувшинок, роголистника и рясок в устье р. Ламы, у западного конца Галичского озера и в сильно заросшей мхами и осоками лесной канаве около «Барских прудов» (к северу от озера).

2. *Aeolosoma variegatum* Vejd.

Встречен среди зарослей тростника, рогоза, осок, телореза и рдестов у заболоченного берега р. Вёксы, в 3 км от ее истока из озера, и среди зарослей трифоли, осок и мхов в небольшом болоте на северном берегу Галичского озера. У найденных нами экземпляров большая часть кожных жировых железок была светлозеленого цвета, и лишь немногие были бесцветными; головная лопасть всегда заметно расширена.

3. *Aeolosoma tenebrarum* Vejd.

Обнаружен в сильно заросшей мхами и осоками лесной канаве к северу от Галичского озера. У найденного нами экземпляра в коже имелось только очень небольшое количество жировых железок желто-зеленого цвета; головная лопасть заметно шире следующих за ней сегментов. Передние сегменты несли только волосовидные щетинки, длиной 0,072—0,074 мм: в пучках 6-го сегмента имелись уже и волосовидные щетинки, длиной 0,072—0,078 мм, и игловидные, длина которых была почти вдвое меньше, чем волосовидных (0,036—0,039 мм), в самых задних сегментах — только игловидные.

4. *Aeolosoma headleyi* Beddard

Найден в лужах, оставшихся на дне усыхающей канавы, выходящей к Галичскому озеру, на расстоянии примерно 50 м от озера, среди осок. Головная лопасть почти не расширена, жировые железки голубовато-зеленого цвета.

Сем. Naididae

5. *Chaetogaster diastrophus* (Gruith.)

Найден среди прибрежных зарослей, в заливах и канавах, выходящих к Галичскому озеру, на песчаном, глинистом и заиленном грунте, в обрастаниях, среди мхов и осок. Обнаружен в р. Вёксе, широкой канаве,

проходящей по болоту, среди рогаза, тростника, осок и мхов; в р. Ламе, недалеко от ее впадения в озеро, в обрастаниях с каряг, среди зарослей кувшинок, роголистника, водокраса, телореза, присов; в холодном роднике на северном берегу озера (среди ольшаника), в шитчатках и мхах на погруженных в воду сучьях; в ручье, протекающем по дну оврага, в иле на дне; среди мхов и осок в лесных канавах. Всего найден в 10 пробах.

6. *Chaetogaster diaphanus* (Gruith.)

В Галицком озере встречается в разных местах прибрежной зоны, преимущественно среди зарослей тростника, камыша, хвощей и осок, частично в обрастаниях со стеблей, но также и среди корней и в грунте, на чистом и заиленном песке у северного и южного берегов. Среди зарослей тростника встречался на глубине около 2 м. Найден в канавах, впадающих в озеро; в р. Вёксе, на расстоянии около 3 км от ее истока из озера, как в иле со дна, так и среди зарослей, в обрастаниях со стеблей тростника и рогаза, с листьев телореза и рдестов, нередко в большом количестве; в р. Ламе, около впадения ее в Галицкое озеро, среди зарослей кувшинок, водокраса, роголистника и телореза. Вид, связанный с системой Галицкого озера и не попадавший нам в мелких лесных водоемах, прудах и т. п. Всего найден в 13 пробах.

7. *Chaetogaster crystallinus* Vejd.

Найден только в р. Вёксе, примерно в 3 км от ее истока из озера, среди зарослей тростника, рогаза, осоки, телореза и рдестов и в ручье (канаве), проходящем по болоту и впадающем в р. Вёксу, среди рогаза, осок и мхов. В обоих случаях попадались только единичные экземпляры. Размер щетинок 2-го сегмента у наших экземпляров был несколько меньше, чем обычно указывается для этого вида (0,140—0,152 мм вместо 0,165 мм). Найден в 2 пробах.

8. *Chaetogaster langi* Bretscher

Встречается нередко, в различных местах. В Галицком озере — в заливах и канавах, среди прибрежных зарослей (осоки, водокрас, ряски); в р. Вёксе — у заболоченных берегов, среди зарослей тростника, рогаза, осок и мхов; в р. Ламе — около ее впадения в озеро, среди зарослей кувшинок, роголистника, водокраса, телореза и пр.; в лужах около ольшаника по северному берегу озера; в небольшом, заросшем осоками болоте за дер. Коржавино, в лесу. В пуне попадались половозрелые экземпляры, Найден в 9 пробах.

9. *Chaetogaster limnaei* Baer

Найден только один раз, на теле катушек (*Planorbis*), в заливе (канаве) Галицкого озера, среди прибрежных зарослей.

10. *Paranais uncinata* (Örsted)

Найден только в одном месте в Галицком озере — недалеко от пляжа, на участке песчаного, сильно заиленного грунта у северного берега, при отмучивании грунта. Кроме того, найден в небольшом заливе (канаве),

рядом с местом предыдущей пробы, среди прибрежных зарослей и на песчаном грунте. Во всех трех случаях червей было немного; многие из них оказались половозрелыми (22—26 июня).

11. *Ophidonais serpentina* (Müll.)

В большом количестве этот вид попадался нам в заливе (канаве), впадающем в озеро недалеко от пляжа северного берега, как среди прибрежных зарослей, так и в затененной части канавы, среди густых кустов ольхи, вместе с *Rhynchelmis limosella*, в опавших листьях на дне. Кроме того, он был найден в р. Ламе, недалеко от ее впадения в озеро, среди зарослей кувшинок, водокраса, телореза и роголистника. Найден в 5 пробах.

12. *Slavina appendiculata* (Udek.)

Часто встречается в различных мелких заболоченных водоемах — в лесной канаве около «Барских прудов», среди мхов и осок; в лужах и болоте за дер. Коржанино, в зарослях хвощей, осок, рясок, нитчаток и мхов; в канавах и болотах на ольшанике, окружающем озеро, среди осок, трифолы, хвощей и рясок. Найден в заливах и прибрежных зарослях Галичского озера как у северного, так и у западного берегов, среди камышей и осок, отчасти в илистом грунте, на дне; в небольшом пруду на территории биостанции, среди осок и рясок; в рр. Вёксе и Ламе как среди зарослей тростника, рогоза, телореза, водокраса, кувшинок и роголистника, так и в иле на дне. Вид, несомненно выдерживающий значительное загрязнение. Найден в 25 пробах.

13. *Vejdovskyella comata* (Vejd.)

Встречен в сильно затененном участке залива (канавы), недалеко от озера, среди ряски и опавших листьев на дне, и в р. Ламе, около ее впадения в Галичское озеро, в обрастаниях со стеблей и среди корней, в зарослях кувшинок и роголистника, на илистом грунте. Найден в 2 пробах.

14. *Ripistes parasita* (O. Schm.)

Обнаружен в прибрежной зоне лесного пруда, среди колоний мшанки *Plumatella repens* на погруженных в воду кусках дерева и в р. Ламе, недалеко от ее впадения в Галичское озеро, в обрастаниях со стеблей и листьев кувшинок. В обоих случаях встречены единичные экземпляры. Пигментация переднего конца у экземпляров из пруда была темножелтая, у экземпляров из р. Ламы — светлая, желтоватая. Длина спинных волосовидных щетинок 6—8-го сегментов у одного экземпляра из Ламы достигала от 0,44 до 1,33 мм. Найден в 2 пробах.

15. *Stylaria lacustris* L.

В исследованном районе встречается часто, нередко в очень большом количестве экземпляров. Мы находили этот вид, однако, только в Галичском озере, его заливах, впадающих в него канавах, а также в рр. Вёксе и Ламе, но ни разу не нашли в мелких водоемах, прудах, лужах, болотах, не связанных с озером. В самом озере держится преимущественно в зоне зарослей тростника, камыша, хвощей, осок, от самого берега до границы

зарослей с открытой частью озера; мы находили его в обрастаниях со стеблей и листьев растений, при промывании корней, в иле на дне до глубины 2 м и в планктоне среди зарослей: попадался он и в планктоне открытой части озера. В рр. Вёксе и Ламе держится среди зарослей тростника, рогоза, осок, телореза, рдестов, роголистника, кувшинок как в обрастаниях, так и среди корней, в иле на дне. Нередко в июне попадались и половозрелые экземпляры, причем у большинства половозрелых экземпляров, собранных 24 июня в одном из небольших заливов озера, были очень короткие волюсовидные щетинки и редуцированный хоботок. Найден в 39 пробах.

16. *Nais variabilis* Piguet

Очень широко распространенный и довольно сильно изменчивый вид. Найден нами в самых различных водоемах. В Галичском озере этот вид обычен среди прибрежных зарослей камыша, тростника, хвощей, рдестов и других водных растений, где его можно обнаружить и в обрастаниях со стеблей и листьев растений, свай, каряг и на дне, при отмучивании заиленного песка и промывке корней. Нередко попадает в значительных количествах, часто вместе с *Stylaria lacustris* и *Nais obtusa*. Так как этот вид хорошо плавает, то его можно иногда встретить и в пробах планктона, взятого среди зарослей. Кроме самого озера, часто встречается в его заливах и впадающих в него канавах. Обычен в рр. Вёксе и Ламе, среди зарослей кувшинок, водокраса, рдестов, телореза, рогоза, осок и пр. В отличие от предыдущего вида, широко распространен и в водоемах, не связанных с озером, в лесных и деревенских прудах, лесных лужах, канавах, среди мхов и осок; встречается и в родниках. Половозрелые экземпляры попадались во второй половине июня. Всего найден в 38 пробах.

17. *Nais pardalis* Piguet

Вид значительно более редкий, чем предыдущий. Найден всего 9 раз, преимущественно в прибрежной области Галичского озера, среди зарослей тростника и хвощей, главным образом на дне, среди корней. Попадался также в канавах, впадающих в озеро, и в р. Ламе, среди зарослей роголистника и кувшинок.

18. *Nais communis* Piguet

Один из наиболее широко распространенных видов в исследованном районе. Так как, в отличие от большинства других видов этого семейства, данный вид не обладает способностью активно плавать, то его следует искать преимущественно на дне и на нижних частях растений; в обрастаниях с верхней части стеблей тростника и камыша он нам почти никогда не попадался. в Галичском озере держится у берега, среди зарослей, преимущественно на илистых грунтах, среди корней растений. Чаше однако, попадается не в самом озере, а в сильно заросших его заливах и впадающих в него канавах. Обычен в рр. Вёксе и Ламе, где держится среди зарослей кувшинок, водокраса, телореза, роголистника, рдестов, рогоза и пр., преимущественно на дне, среди корней. Попадает также в лесных прудах и небольшом загрязненном пруду на территории биостанции, в лесных болотах, лужах, канавах. Дважды найден в родниках с холодной водой. Во второй половине июня иногда в большом количестве встречались половозрелые экземпляры.

19. *Nais simplex* Piguet

В Галичском озере найден только в заливах и канавах, на дне среди корней растений. В рр. Вёксе и Ламе попадаетея среди зарослей кувшинок, телореза, роголистника, рдестов, рогоза и камыша, частично в обрастаниях; обычно единичными экземплярами. Всего найден в 5 пробах.

20. *Nais obtusa* (Gerv.)

Вид, очень характерный для прибрежных зарослей Галичского озера, где встречается вдоль всех обследованных участков берега — северного, западного и южного. Держится среди зарослей осок, хвощей, камыша, тростника, рдестов и других растений в обрастаниях на стеблях, листьях и среди корней и непосредственно на грунте, преимущественно песчаном и илисто-песчаном, но также и на чисто илистом. Кроме открытых участков берега, встречается постоянно во всевозможных заливах, заводях, впадающих в озеро канавах и небольших, обособившихся от него водоемах типа луж, а также в рр. Вёксе и Ламе, среди зарослей разных растений. Иногда попадаетея в планктоне среди зарослей (плавает). Особенно характерен этот вид для обрастаний. Один раз был найден в озере на колонии мшанки (*Plumatella repens*). В водоемах, не связанных с озером, этот вид не был найден ни разу. Всего встречен в 20 пробах.

21. *Nais pseudobtusa* Piguet

Встречается преимущественно в Галичском озере в рр. Вёксе и Ламе. В озере держится главным образом в обрастаниях на стеблях камыша, тростника, кувшинок и других растений, а также на сваях пристаней и мостков: один раз был пойман при драгировке в западной части острова, в зоне зарослей на илистом грунте. В рр. Вёксе и Ламе держится среди зарослей тростника, рогоза, телореза, кувшинок, рдестов и других растений.

Только один раз этот вид был найден в водоеме, не связанном непосредственно с Галичским озером, а именно — в одном из лесных прудов, среди осок и в обрастаниях с каряг, покрытых колониями мшанок.

22. *Haemonais waldvogeli* Bretscher

Этот вид описанный впервые 50 лет назад по находке из одного швейцарского озера, принадлежит к числу редких и интересных представителей семейства нандид. В пределах СССР он был найден Д. А. Ласточкиным в Валдайском озере и нами — в одном небольшом озерке в Мещерской низменности. Новое нахождение этого вида представляет значительный интерес особенно в связи с тем, что условия, при которых он был найден, резко отличаются от тех, при которых его находили раньше. До сих пор этот вид находили только в прибрежной зоне чистых озер; теперь же мы его нашли в маленьком, довольно сильно загрязненном копаном пруду на территории биостанции. Глубина этого пруда не превышает 1 м, а площадь — нескольких десятков квадратных метров. Пруд имеет глинистое дно, у берега — немного осок и довольно много ряски. На дне у берега масса тубифицид, среди которых преобладает *Tubifex tubifex*, много нематод, Ostracoda, дафний. *Haemonais waldvogeli* мы нашли в 5 пробах из этого пруда в 1946 и 1947 гг. при промывке осок, корней и опавших листьев у берега. В большинстве случаев попадались единичные экземпляры.

23. *Aulophorus furcatus* (Oken)

Этот вид, также принадлежащий к числу сравнительно редких, найден нами только один раз — в одном из заливов Галичского озера, среди зарослей осок, водокраса, рдестов и ряски, на глинисто-песчаном заиленном грунте, среди корней, у берега.

24. *Dero limosa* Leidy

Найден только в одном месте (в трех пробах) — в небольшом заливе Галичского озера (в том же, где найден и предыдущий вид) на заиленном глинисто-песчаном грунте, среди корней осок и опавших листьев.

25. *Dero tubicola* Pointner

Найден в 4 пробах в том же заливе Галичского озера, на дне среди корней осок; три раза из четырех — вместе с предыдущим видом.

26. *Pristina longiseta* Ehrenb.

В Галичском озере найден только в заливах и впадающих в него канавах, среди зарослей осок, белокрыльника, водокраса и других растений, преимущественно среди корней. Кроме того, обнаружен в небольшом болотце в ольшанике, недалеко от берега озера, среди осок, трифоли и мхов, а также в р. Ламе, в зарослях телореза, кувшинок, водокраса и роголистника. Встречен всего в 6 пробах.

27. *Pristina aquiseta* Bourne

В настоящей работе под этим названием мы приводим только тех пристин с удлиненной в виде щупальца или хоботка головной лопастью, которые имели вместе с тем и резко увеличенные брюшные щетинки 4-го сегмента, т. е. соответствовали диагнозу этого вида в определителях Пигэ и Бретчера (Piguet et Bretscher, 1913) и Уде (Ude, 1929). Чаще всего мы находили этот вид в заливах Галичского озера, среди зарослей осок, на глинисто-песчаном дне. Один раз он попался при драгировке в зоне зарослей в западной части озера. Кроме того, он был найден в небольшом лесном болоте к северу от озера, среди осок и мхов. Встречен всего в 7 пробах.

28. *Pristina palustris* Schuster

Этот вид, несомненно близкий к предыдущему, мы все же считаем более правильным рассматривать как самостоятельный и относим сюда, в соответствии с описанием Шустера (Schuster, 1915) и диагнозом этого вида в определителе Уде (Ude, 1929), тех пристин с хорошо развитым хоботком, у которых брюшные щетинки 4-го сегмента имеют нормальное строение и размеры, а спинные волосовидные щетинки постепенно заметно увеличиваются по длине от передних сегментов к средним. Насколько нам известно, этот вид как самостоятельный указывается для СССР впервые, хотя несомненно, что его находили и раньше, но относили к предыдущему (см., например, Светлов, 1924; Малевич, 1927). Как мы уже указывали раньше, необходимо исследовать эту группу видов рода *Pristina* на большом и по возможности половозрелом материале, а также проверить постоянство признака увеличенных щетинок у *Pr. aquiseta* путем длитель-

ного наблюдения над культурами этого вида. Пока этого не сделано, мы считаем более целесообразным различать эти формы под разными названиями, а не смешивать под одним.

В исследованном районе мы обнаружили этот вид 4 раза: в заливе Галичского озера около пристани северного берега, среди корней осок на глинисто-песчаном грунте, в р. Ламе, среди зарослей кувшинок, телореза, водокраса и роголистника, а также в небольшом лесном болоте к северу от озера, среди осок и мхов.

29. *Pristina foreli* Piguet

Найден только один раз, в заливе Галичского озера, около пристани северного берега, среди зарослей осок на глинисто-песчаном грунте.

30. *Pristina rosea* Piguet

Найден один раз в небольшом заливе Галичского озера, на заиленном песке около зарослей осок и 2 раза — в загрязненном пруде на территории биостанции, среди корней прибрежных растений, главным образом осок.

31. *Pristina bilobata* (Bretscher)

Этот вид был обнаружен один раз в пробе, взятой в канаве около лесных прудов, среди осок и мхов, при промывке корней.

32. *Pristina uniseta* (Bretscher)

Найден также один раз в сильно заросшей мхами и осоками канаве в лесу.

33. *Pristina amphibiotica* Last.

Один раз найден в выжимках из мхов, на заросшем осоками небольшом болоте в лесу, к северу от Галичского озера. До сих пор была найдена Д. А. Ласточкиным (1927а) в Ивановской области и нами в Прибайкалье (Малевич, 1950).

Сем. Tubificidae

34. *Aulodrilus limnobius* Bretscher

Найден нами всего 4 раза: в 3 пробах из небольших заливов Галичского озера, на глинисто-песчаном и илистом грунте, среди зарослей рдестов, водокраса, осок и рясок и в одной пробе из широкой канавы, впадающей в р. Вёксу, среди зарослей камыша, рогоза, осок и мхов.

35. *Aulodrilus plurisetus* (Piguet)

Этот вид встречен нами только один раз — при драгировке в западной части Галичского озера, между истоком р. Вёксы и устьем р. Ламы, на илистом грунте около зарослей тростника и камыша.

36. *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.

В исследованном районе этот вид распространен широко и встречается часто как в самом Галичском озере, так и в разных других водоемах, до небольших прудов и канав включительно. В озере держится преимущественно в прибрежной зоне, среди зарослей тростника, камыша, осок и рдестов, на илистых и илисто-песчаных грунтах, среди скоплений растительных остатков; вместе с зарослями уходит довольно далеко от берега. Часто попадает в заливах и канавах, сообщающихся с озером, в р. Вёксе среди зарослей тростника, рогоза, камыша, телореза, кувшинок, рдестов, на илистом грунте; в лесных и деревенских прудах, часто значительно загрязненных, в прудах на территории биостанции, даже в более крупных лужах и канавах среди корней осок и других растений. В июне нередко попадались половозрелые экземпляры. Несколько экземпляров из «Барского пруда» оказались зараженными *Archigetes*. Встречен всего в 25 пробах.

37. *Limnodrilus udekemianus* Clap.

Найден всего в 2 пробах, оба раза — в водоемах, не связанных непосредственно с Галичским озером: в небольшом загрязненном пруду около Коржавина, на илистом грунте, среди хвощей и ряски и в довольно сильно загрязненном пруду на территории биостанции, на глинистом грунте, у берега.

38. *Limnodrilus clapedeanus* Ratzel

Найден в одной пробе, около устья канавы (залива) в Галичском озере, на илисто-песчаном грунте у берега.

39. *Limnodrilus newaensis* Michlsn

В наших сборах этот вид не был обнаружен. Приводим его по указанию проф. Д. А. Мاستюкина, который нашел его в пробах из открытой части озера (устное сообщение). Вероятно, его отсутствие в нашем материале объясняется малым числом проб, взятых нами в открытой части озера. В бассейне р. Волги этот вид широко распространен; мы его находили, в частности, и в р. Кестоме, притоком которой является вытекающая из Галичского озера р. Вёкса (Малевич, 1926).

40. *Tubifex tubifex* (Müll.)

Широко распространенный в исследованном районе вид, встречающийся как в самом Галичском озере, так и в разных других водоемах, связанных и не связанных с озером. Выдерживает значительное загрязнение; нередко попадает массами, образуя густые поселения в прибрежной полосе на илистых, илисто-песчаных и глинистых грунтах, иногда с примесью других видов тубифицид. Галичское озеро заселяет от прибрежной полосы, где часто попадает среди зарослей камыша, осок, тростника и рдестов, до самой середины, т. е. открытой части, где найден нами вместе с *Ilyodrilus hammoniensis* на мягких, илистых грунтах. Часто встречается также в заливах и канавах, впадающих в озеро, в р. Вёксе, на открытых грунтах и в зарослях, среди корней тростника, рогоза и других растений; в лесных и деревенских прудах, в пруду на территории биостанции, в более крупных лужах и канавах, в старом заброшенном колодце около бани (масса),

в роднике на склоне, спускающемся к озеру. Всего встречен в 30 пробах. В июне попадались половозрелые экземпляры, неполовозрелые, очень молодые и коконы.

41. *Tubifex filum* Michlsn

Найден один раз — в заливе (заводи) на северном берегу Галичского озера, около лодочной пристани; на заиленном, глинисто-песчаном грунте, среди зарослей осок, водокраса, рдестов и ряски.

42. *Tubifex templetoni* South.

Найден 2 раза; в Галичском озере, среди зарослей камыша, на илистом грунте в 70 м от берега, и в р. Вёксе, на илистом грунте, среди зарослей рогаза, тростника, осок, телореза и рдестов. Этот вид был впервые найден в СССР Д. А. Ласточкиным (19276) в р. Оке; позже он отмечался для Днепра Д. А. Ласточкиным (1936), О. И. Берестовым (1941), М. Ф. Ярошенко (1941).

43. *Tubifex albicola* (Michlsn)

Встречен всего в одной пробе, в небольшом заливе на северном берегу Галичского озера, на глубине около 1 м, на илисто-песчаном грунте среди зарослей.

44. *Tubifex barbatus* (Grube)

Найден только в Галичском озере, на илистом грунте, на значительном расстоянии от берега.

45. *Tubifex smirnovi* Last.

Найден в 2 пробах: в Галичском озере, у самого берега, среди корней осок на заиленном песчаном грунте и в небольшом заливе озера, около лодочной пристани на северном берегу, на илисто-песчаном грунте.

46. *Ilyodrilus hemmoniensis* Michlsn

Этот вид, очень широко распространенный у нас в средней полосе европейской части СССР, найден нами в Галичском озере, недалеко от середины озера. Несомненно, этот вид широко распространен в открытой части озера; по данным Д. А. Ласточкина (1949), он является одним из важнейших компонентов в составе донной фауны Галичского озера, причем количество его достигает в среднем 1080 экз./м². Интересно отметить, что у большинства собранных нами экземпляров значительная часть щетинок была в большей или меньшей степени, а иногда и целиком, окрашена в чернильно-черный цвет и потому непрозрачна.

47. *Peloscolex ferox* (Eisen)

Чаще всего попадался нам в заливах Галичского озера, около лодочной пристани на северном берегу; среди корней осок и других растений, на илисто-песчаном, илистом и глинистом грунте. Один раз найден в небольшом, довольно сильно загрязненном пруду, около дер. Коржавино, среди зарослей хвощей и ряски. Всего встречен нами в 7 пробах.

Сем. Lumbriculidae

48. *Lumbriculus variegatus* (Müll.)

В Галичском озере найден только в заливах и канавах северного берега, среди прибрежных зарослей осок, под опавшими листьями, среди мхов, на небольшой глубине, преимущественно на илистых грунтах, нередко вместе с различными тубифицидами. Однако главным образом этот вид встречается в мелких и заболоченных водоемах, где держится среди мхов и корней осок, попадает и среди мхов на полупогруженных в воду кусках дерева: найден в лесных канавах и лужах, в небольших болотцах на ольшанике северного берега озера, в сильно заросших участках рр. Вёксы и Ламы среди зарослей водокраса, рдестов, телореза, рогоза, осок. Попадался также и в загрязненных деревенских прудах и в сильно загрязненном небольшом пруду на территории биостанции. Всего найден в 17 пробах.

49. *Rhynchelmis limosella* Hoffm.

Найдена всего 2 раза, только в небольшом заливе северного берега Галичского озера, представляющем собой, повидимому, нижнюю часть ручья, верховья которого пересохли. Оба раза черви были найдены в одном и том же месте, на небольшой глубине (15—25 см), среди скопления лежащих на дне прошлогодних листьев. Место это сильно затенено, так как на обоих берегах здесь имеются густые заросли ив (бредины), смыкающиеся своими кронами над водой и образующими сплошной, довольно густой шатер. Грунт глинистый, заиленный. Из растений здесь была в воде только трехдольчатая ряска. Оба раза в пробах, содержащих этот вид, оказались также *Lumbriculus variegatus*, *Ophidonais serpentina* (очень много), *Slavina appendiculata* и *Stylaria lacustris*. Существует мнение, что этот вид является stenotherмным, характерным для холодных ключей (см, например, Ude, 1929). Д. А. Ласточкин (1921б) отмечал также, что находил его только в холодных ключах. Вряд ли можно считать это вполне справедливым: указанный вид известен по находкам из ряда озер Западной Европы, мы находили его во многих озерах Мещерской низменности (Маленич, 1929а). Н. Г. Светловым (1946) он указан для некоторых озер Сибири.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

В наших работах по олигохетам Косинских водоемов (1927) и по олигохетам водоемов Мещерской низменности (1929а) мы разбирали вопрос о группировках (комплексах) видов, характерных для разных типов водоемов и разных участков (зон) одного и того же водоема, а также об общем характере распределения видов и их экологической характеристике. Те же вопросы освещал в ряде своих работ Д. А. Ласточкин (1921б, 1927а, б, 1930, 1936) и, отчасти, П. Г. Светлов (1924, 1926а, б, 1936). Во второй из упомянутых наших работ высказано предположение, что описанный нами характер распределения олигохет по водоемам Мещерской низменности и их участкам, поскольку он в общем совпадает с таковым в Косинских водоемах, не является случайным, свойственным только изученным в этом отношении водоемам, но может рассматриваться как более или менее типичский для всей средней полосы европейской части СССР.

Настоящая работа служит новым подтверждением этого. Действительно, в общем характере распределения олигохет в Галичском озере и прилегающих водоемах нет каких-либо существенных принципиальных отличий

Таблица 1

Распределение олигохет по водоемам

Виды олигохет	Галичское озеро			р. Вькса	р. Лама	родники и ручьи	лесные пруды	колховые пруды	пруд около биостанции	лесные каналы (не связанные с озером)	лугови и болота
	открытая часть (середина)	прибрежные заросли	заливы и каналы								
Сем. Aeolosomatidae											
1. <i>Aeolosoma hemprichi</i>	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
2. <i>A. variegatum</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
3. <i>A. tenebrarum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4. <i>A. headleyi</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
Сем. Naididae											
5. <i>Chaetogaster diastrophus</i>	—	+	+	+	+	+	—	—	—	+	—
6. <i>Ch. diaphanus</i>	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
7. <i>Ch. crystallinus</i>	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
8. <i>Ch. langi</i>	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
9. <i>Ch. limnaei</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10. <i>Paranais uncinata</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
11. <i>Ophidonais serpentina</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
12. <i>Slavina appendiculata</i>	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—
13. <i>Vejdovskyella comata</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—
14. <i>Ripistes parasita</i>	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
15. <i>Stylaria lacustris</i>	+	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
16. <i>Nais variabilis</i>	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—
17. <i>N. pardalis</i>	—	+	+	+	+	+	+	—	—	+	—
18. <i>N. communis</i>	—	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—
19. <i>N. simplex</i>	—	—	+	+	+	—	+	—	—	—	—
20. <i>N. obtusa</i>	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—
21. <i>Na pseudobtusa</i>	—	+	—	—	+	—	+	—	—	—	—
22. <i>Hemonaïs waldvogeli</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—
23. <i>Aulophorus furcatus</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
24. <i>Dero limosa</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
25. <i>D. tubicola</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26. <i>Pristina longiseta</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
27. <i>Pr. aequiseta</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	+
28. <i>Pr. palustris</i>	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—	+
29. <i>Pr. foreli</i>	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
30. <i>Pr. amphibiotica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
31. <i>Pr. rosea</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—
32. <i>Pr. bilobata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
33. <i>Pr. uniseta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
Сем. Tubificidae											
34. <i>Aulodrilus limnobius</i>	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
35. <i>A. pluriseta</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
36. <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	—	+	+	+	—	—	+	+	+	+	+
37. <i>L. udekemianus</i>	—	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—
38. <i>L. clapparedaeus</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
39. <i>L. newaensis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
40. <i>Tubifex tubifex</i>	+	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
41. <i>T. templetoni</i>	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Виды олигохет	Галичское озеро				р. Вёкса	р. Лама	родники и ручьи	лесные пруды	болотные пруды	пруд около биостанции	лесные каналы (не связанные с озером)	луки и болота
	открытая часть (середина)	прибрежные заросли	заливы и каналы									
42. <i>T. smirnovi</i>	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
43. <i>T. filum</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
44. <i>T. albicola</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
45. <i>T. barbatus</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46. <i>Ilyodrilus hammoniensis</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
47. <i>Pelosclex ferox</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Сем. Lumbriculidae												
48. <i>Lumbriculus variegatus</i>	—	—	+	+	+	—	+	+	+	+	+	+
49. <i>Rhynchelmis limosella</i>	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—

от того, что было описано в упомянутых выше наших работах; наоборот, данные по Галичскому району подтверждают в основном установленные нами раньше закономерности (см. табл. 1 и систематическую часть). Некоторые особенности мы можем отметить только в отношении немногих отдельных видов, о чем будет сказано ниже.

Г а л и ч с к о е о з е р о. Наиболее богата и разнообразна фауна олигохет в прибрежной полосе озера, в зоне полупогруженных зарослей или зоне надводных макрофитов — осок, хвощей, камыша, тростника и сопутствующих им растений, особенно в защищенных местах, заливах, устьевых частях впадающих в озеро ручьев и канав. Именно здесь мы нашли наибольшее количество видов наидид, тубифицид и люмбрикулид. При этом одни виды встречаются одинаково часто и в зарослях самого озера, и в более или менее обособленных от него заливах, другие — преимущественно в озере, третьи — преимущественно в заливах, канавах и других подобных местах, защищенных от ветра и волн и обычно сильно заросших. Некоторые виды держатся преимущественно или почти исключительно в обрастаниях верхней и средней части стеблей и листьев макрофитов, другие — преимущественно в сильно занесенных иловыми частицами обрастаниях самой нижней, прикорневой части стеблей и среди корней, третьи — на грунте между растениями. В общем, для этой зоны характерны:

Chaetogaster diaphanus
Ch. diastrophus
Paranais uncinata
Ophidonais serpentina
Slavina appendiculata
Stylaria lacustris
Nais variabilis
N. pardalis

N. communis
N. obtusa
N. pseudobtusa
Dero limosa
D. tubicola
Pristina longisetia
Pr. aquiseta
Aulodrilus limnobius

<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	<i>T. albicola</i>
<i>Tubifex tubifex</i>	<i>Pelosciolex ferox</i>
<i>T. smirnovi</i>	<i>Lumbriculus variegatus</i>
<i>T. filum</i>	<i>Rhynchelmis limosella</i>

Вместе с этими видами встречаются, но реже и не столь характерны следующие:

<i>Chaetogaster langi</i>	<i>Pristina foreli</i>
<i>Vejdoskyella comata</i>	<i>Pr. rosea</i>
<i>Nais simplex</i>	<i>Aulodrilus plurisetia</i>
<i>Aulophorus furcatus</i>	<i>Limnodrilus claparedae</i>
<i>Pristina palustris</i>	<i>Tubifex templetoni</i>

Из числа названных видов преимущественно с обрастаниями верхней и средней части стеблей и листьев водяных растений связаны: *Chaetogaster diastrophus*, *Ch. diaphanus*, *Nais variabilis*, *N. obtusa*, *N. pseudobutusa* и *Stylaria lacustris*. Последняя, а иногда и *Ch. diaphanus* попадают и на поверхности грунта, так же как *N. communis*, *N. variabilis* и некоторые другие виды наидид, *N. obtusa* и *N. pseudobutusa* встречаются главным образом в зарослях самого озера, а не его заливов. *Paranais uncinata* связана с открытыми песчано-илистыми участками прибрежной зоны, где держится на поверхности грунта, а не на растениях. Виды родов *Dero*, *Aulophorus* и сем. *Tubificidae* связаны преимущественно с илистыми грунтами и приурочены главным образом к заливам, впадающим в озеро канавам и т. п. Здесь же, по преимуществу среди зарослей, а не на грунте, держатся *Slavina appendiculata*, *Vejdoskyella comata*, *Ophidonais serpentina* и виды рода *Pristina*.

Если мы сопоставим эти данные с тем, что приводилось в нашей работе по водоемам Мещерской низменности, то увидим, что в основном они совпадают. Вертикальная зональность в распределении прибрежной растительности в Галичском озере выражена слабо, и плавающие (кувшинки, кубышки) и погруженные растения (главным образом рдесты) здесь более или менее перемешаны с зарослями тростника и камыша. В связи с этим и вертикальная зональность в распределении олигохет здесь не может быть отчетливо выражена. Можно отметить, что по направлению от берега к середине озера количество видов олигохет постепенно убывает. Из наидид дальше других уходят связанные с обрастанием стеблей *Nais variabilis*, *N. obtusa*, *N. pseudobutusa*, отчасти *Chaetogaster diastrophus* и *Ch. diaphanus* и, особенно, *Stylaria lacustris*, наиболее далеко отходящая от твердого берега, хорошо плавающая и встречающаяся иногда в планктоне. Из тубифицид дальше других проникают *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex barbatus* (не встреченный нами в прибрежной зоне), *Tubifex tubifex* и *Ilyodrilus hammoniensis* (также не попавшийся нам в прибрежных сборах). В открытых срединных частях озера мы находим только два последних вида. Отметим еще, что в самом Галичском озере мы совершенно не нашли *Ripistes parasita* — вида, чрезвычайно характерного для фауны обрастаний прибрежных зарослей озер подобного типа и, в частности, преобладающего по численности над всеми другим видами этого комплекса как в фауне Шатурских озер, так и в фауне больших мелководных озер Мещерской низменности. Правда, не следует забывать, что наши сборы как в 1946, так и в 1947 г. производились только в июне, и не исключено, что к концу лета этот вид появился в заметных количествах. В Галичском озере мы не нашли также *Limnodrilus newaensis*, но по сообщению проф. Д. А. Ласточкина, он там имеется.

Рр. В ё к с а и Л а м а. Обе эти реки были нами обследованы недалеко от озера, т. е. Лама — в ее устьевой части, а Вёкса, вытекающая из озера, — на расстоянии около 1,5—2 км от истока. Обе эти реки протекают здесь среди болот, раскинувшихся на многие километры, вдоль их берегов мощно развиты заросли тростника, рогоза, осок, кувшинок, телореза, рдестов и других представителей водно-болотной растительности, а ложе этих рек здесь выполнено отложениями ила. Поэтому, хотя это и реки, но условия существования в них по существу мало отличаются от условий прибрежной полосы озера и его заливов и очень далеки от условий типичной реки с песчаными и каменистыми грунтами, перекатами и т. д. В соответствии с этим и фауна олигохет в них мало отличается от таковой прибрежной зоны Галичского озера и его заливов. В обрастающих здесь преобладают виды рода *Chaetogaster* (*Ch. diaphanus*, *Ch. diastrophus*, *Ch. crystallinus*, *Ch. langi*), рода *Nais* (*N. virabilis*, *N. obtusa*, *N. pseudobtusa*, иногда *N. simplex*) и *Stylaria lacustris*; была найдена один раз *Ripistes parasita*. Среди корней растений и в иле на дне обычны *Ophidonais serpentina*, *Stylaria lacustris*, *Nais communis* и иногда *Chaetogaster diaphanus*, *Aulodrilus limnobius*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*, *T. templetoni*, *Lumbriculus variegatus*. Разумеется, тут совершенно отсутствует *Paranais uncinata*, поскольку здесь нет и песчаных грунтов. Среди прибрежных мхов, отчасти корней осок и другой растительности обычны *Slavina appendiculata*, *Vejdovskyella cernata*, некоторые *Aeolosoma* (*A. hemprichi*, *A. variegatum*). Попадались в зарослях и *Nais pardalis*.

Л е с н ы е б о л о т а и л у ж и, з а р о с ш и е к а н а в ы и т. п. Для водоемов этого типа, обычно сильно заросших осоками и мхами и не связанных ни с озером, ни с реками, характерны преимущественно мелкие виды эолозоматид и напидид, а из последних, пожалуй, особенно представители рода *Pristina*. Здесь мы находили: *Aeolosoma hemprichi*, *A. variegatum*, *A. tenebrarum*, *Chaetogaster diastrophus* и *Ch. langi*, *Slavina appendiculata* (очень характерна), *Nais variabilis*, *N. communis*, *Pristina longiseta*, *Pr. aquiseta*, *Pr. palustris*, *Pr. amphibiotica*, *Pr. bilobata*, *Pr. uniseta*, *Lumbriculus variegatus* (характерен). Кроме того, в более крупных и богатых водой болотистых лужах и канавах попадались иногда и тубифициды — *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*.

П р у д ы. К этой группе мы относим копаные водоемы, обычно небольших размеров, расположенные, как правило, около жилья, — колхозные пруды, пруд на территории биостанции, так называемые «Барские пруды», расположенные на территории бывшего имения и окруженные теперь лесом и кустарником (лесные пруды). Разумеется, эта группа водоемов очень неоднородна. Как правило, у берегов они зарастают осоками и хвощами, нередко большая или меньшая часть их поверхности бывает покрыта рясками. Обычно те из водоемов, которые расположены около жилья, несут более или менее заметные признаки загрязнения, в отдельных случаях довольно сильного. Найдены здесь представлены, как правило, небольшим числом видов, среди которых более постоянны и характерны *Nais variabilis*, *N. communis* и *Slavina appendiculata*. В более чистых (лесных) прудах можно встретить среди обрастаний на прибрежных зарослях *Nais pseudobtusa* и *Ripistes parasita*. В сильно загрязненном пруду на территории биостанции мы нашли *Pristina rosca* и — совершенно неожиданно — *Haemonais waldeogeli*. Из тубифицид здесь постоянно встречаются *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, в загрязненных прудах, у берега, образующие большие поселения, чаще расположенные пятнами и имеющие нередко вид красноватых «подушек», образованных массой высовывающихся из ила и производящих характерные дыхательные движения

хвостовых концов тубифицид. Вместе с двумя названными видами, но несколько реже и в меньшем количестве встречаются здесь *Limnodrilus udekemianus* и *Peloscoides ferox*. К числу довольно постоянных компонентов прудовой фауны олигохет принадлежит и *Lumbriculus variegatus*, держащийся как среди прибрежных растений, так и на дне вместе с тубифицидами.

Родники и ключи. По водоемам этого типа мы располагаем очень небольшим материалом, к тому же и сами они в исследованном нами районе очень разнородны. Так, на средней части склона гряды холмов, расположенной по северному берегу озера, на опушке леса, имеется выход грунтовых вод — небольшой, довольно холодный родник. Он образует в самом начале мелкую лужу площадью в несколько десятков квадратных сантиметров, с глинисто-илстым дном, глубиной 2—4 см, заросшую по краям мхами. Здесь мы нашли *Nais communis* и *Tubifex tubifex*.

Совершенно иного типа ключ расположен на опушке ольшаника, примерно в четверти километра от берега озера и метрах в ста от подножья гряды холмов. Здесь имеется подоем (возможно, искусственно расширенный), площадью в несколько квадратных метров и глубиной свыше полуметра, с отвесными черными торфяными берегами и дном. Струя, бьющая со дна, настолько сильна, что вода даже на поверхности находится все время в сильном движении; она совершенно прозрачна, бесцветна и очень холодна. От водоема в ольшаник уходит ручей. На берегах — мхи, нитчатки, местами осока, на дне и на погруженном в воду бревне — нитчатки. Здесь мы нашли очень мало (единичные экземпляры) *Chaetogaster diastrophus*, *Nais communis*, *N. variabilis* и мелких энхитреид. В небольшом ручье на дне одного из оврагов мы нашли *Chaetogaster diastrophus*. В одном старом открытом неглубоком колоде, представлявшем собой яму несколько меньше 1 м глубиной, стенки которой укреплены деревянным срубом, мы нашли массу *Tubifex tubifex*. Однако ни в одном из водоемов этого типа мы не нашли *Nais elinguis*.

Переходя к замечаниям относительно экологии отдельных видов олигохет, нужно прежде всего отметить следующее. Было бы неправильно думать, что экологическая характеристика того или иного вида может быть всегда однозначной, одинаковой для всех географических районов. На это обстоятельство давно уже указывал Д. А. Ласточкин (1936), но мы считаем нужным снова вернуться к этому вопросу и разбирать его несколько подробнее. Мы считаем, что, говоря о каком-нибудь виде олигохет как о болотном, или речном, или ключевом, необходимо указывать, где именно, в каком географическом районе, он является таковым, так как в другом районе, другой климатической зоне и экология его может оказаться иной. Вид, являющийся где-нибудь на Юге или даже в средней полосе стенобионтным, может, скажем на Севере, оказаться практически почти эврибионтным; вид, в одних условиях (в одном районе) встречающийся только в реках, в других условиях (другом районе) может оказаться обитателем озер; вид, являющийся в озерах одного типа обитателем исключительно прибрежной, мелководной зоны, в озерах другого типа может быть распространен до значительных глубин, и т. д.

Так, например, хорошо известен факт связи распространения *Nais elinguis* с холодными ключами (родниками); мы уже разбирали этот пример в некоторых наших прежних работах. Действительно, в самых различных районах, на Кавказе, в средней полосе европейской части СССР, на Кольском полуострове мы находили этот вид в холодных ключах. Д. А. Ласточкин (1927б) считает этот вид специфически ключевым. Однако он встречается и в реках, в частности в р. Урале, по данным А. Л. Бешинга (1938),

он один из наиболее распространенных видов найдид. Встречается он и в оз. Чалкар, при солености около 2,7‰ (Грабье и Черносвитов, 1929). На Севере мы его также находим в реках и, кроме того, он широко распространен в прибрежной полосе Белого моря, выдерживая соленость до 20‰. С другой стороны, мы его не нашли в ключах Галичского района; не было его и ни в одном из исследованных ключей Мещерской низменности, хотя там был ряд других характерных для ключей организмов, в том числе из олигохет — *Stylodrilus heringianus*.

Многие виды найдид, которые в наших среднерусских озерах ограничены в своем распространении прибрежной мелководной полосой, держатся среди зарослей и не идут глубже 4—5 м, в некоторых озерах Белоруссии проникают, как сообщила нам Н. Л. Сокольская, до глубины 15—20 м, т. е. далеко выходят за пределы зоны прибрежных макрофитов. В швейцарских же озерах эти виды проникают на еще большую глубину: *Nais variabilis* — до 30 м, *Paranais uncinata* — до 50 м, *Chartogaster diaphanus* — до 135 м и *Stylaria lacustris* — до 220 м (Piguet et Bretscher, 1913).

Хорошо известна способность *Tubifex tubifex* выдерживать значительное загрязнение, что и дало основание поместить его в списках показательных организмов среди полисапробов и α-мезосапробов (Хлопин, 1918; Долгов и Никитинский, 1927).

Всякому, кто специально занимался изучением олигохет, и даже, вероятно, всякому гидробиологу хорошо известны скопления тубифицид в виде красноватых «подушек». Такие скопления встречаются нередко у самого берега сильно загрязняемых водоемов, например у берега прудов, широких канав больших луж, служащих местом водопоя скота, постоянно загрязняемых его экскрементами и летом сильно прогреваемых солнцем. Преобладающую роль в этих скоплениях играет обычно *Tubifex tubifex*, наряду с которым часто встречаются и другие тубифициды, прежде всего *Limnodrilus hoffmeisteri*; нередко здесь же встречается *Lumbriculus variegatus*. В окрестностях Галичского озера, в разных небольших загрязненных водоемах, мы нередко находили такие скопления (равно как и в других районах). Однако там же нашли *Tubifex tubifex* в небольшом роднике с отсутствием видимых следов загрязнения, т. е. казалось бы, в совершенно иных, чем обычно, условиях. О нахождении *T. tubifex* в родниках, ключах, писал и Д. А. Ласточкин (1927б). В тех из наших среднерусских озер, которые обладают более значительной глубиной — до 10—50 м, *T. tubifex*, а также обычно и *Ilyodrilus hammoniensis*, являются единственными обитателями глубинной зоны, где, как известно, температура и летом остается достаточно низкой. Эти же виды, часто в большом количестве, заселяют открытую часть больших, но мелких зарастающих озер с мощно развитыми иловыми отложениями на дне, озер, в которых зимние заморы в связи с поглощением кислорода разлагающимися растительными остатками представляют собой обычное явление.

Такие виды тубифицид, как *Tubifex albicola*, *T. filum*, *T. smirnovi*, оба вида *Aulodrilus*, *Pelosclex ferox*, большинство видов рода *Limnodrilus*, как это видно и на галичском материале, являются у нас преимущественно обитателями прибрежной полосы, зоны зарослей. Однако в озерах иного типа, в других географических районах, эти виды могут иметь совершенно иное распределение по глубинам. Так, по данным Пигэ и Бретчера (Piguet et Bretscher, 1913), в швейцарских озерах они проникают на гораздо большие глубины: *Aulodrilus plurisetus* — до 45 м, *Tubifex filum* — до 94 м, *T. barbatus* — до 120 м, *T. tubifex* — до 270 м, *Ilyodrilus hammoniensis* — до 180 м, *Pelosclex ferox* — до 207 м, *Limnodrilus udekemianus* — до 18 м, *L. helveticus* — до 55 м, *L. hoffmeisteri* — до 120 м,

L. clapedeanus — до 195 м. По нашим данным (Малевич, 1949), в Телецком озере *Limnodrilus helveticus*, *Pelosclex ferox* и *Tubifex tubifex* проникают до глубины 193 м.

Очень интересной находкой в нашем галичском материале является *Haemonais waldvogeli*. Это вообще редкий вид, обнаруженный до сих пор только в СССР и Швейцарии. Все прежние его находки приходятся на чистые озера, хотя и далеко не одинакового типа. Новое нахождение совершенно меняет намечавшееся представление об его экологии. Действительно, мы нашли этот вид в небольшом копаном водоеме, сильно загрязненном пруду на территории Галичской биостанции, рядом с массовыми поселениями *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Остальные виды наидид и элозоматиды, найденные нами, существенно новых материалов для их экологических характеристик не дают. Можно, пожалуй, отметить, что те виды рода *Nais*, которые обладают способностью хорошо плавать, и прежде всего *N. variabilis*, *N. obtusa* и *N. pseudobtusa*, являются по преимуществу обитателями верхней и средней зоны обрастания на стеблях и листьях прибрежных водных макрофитов, в то время как немогушая плавать *N. communis* держится почти исключительно на дне, на поверхности ила и среди корней растений, *Paranais uncinata* держится на дне в прибрежной полосе, и притом на песчаном или слегка заиленном грунте, а по стеблям растений не поднимается и в обрастаниях не встречается. *Ophidonais serpentina* нередко попадает на дне, но может подниматься по растениям, обвиваясь вокруг них, на некоторую высоту от дна; однако растений с гладкими, вертикально стоящими стеблями, как камыш или тростник, она избегает и в обрастаниях на них обычно не встречается. Остается неясной причина отсутствия в наших сборах из Галичского озера такого характерного для обрастаний вида, как *Ripistes parasita*.

То, что известно в настоящее время об экологии пресноводных олигохет, еще совершенно недостаточно. В сущности, мы можем пока говорить только о большей или меньшей приуроченности распространения того или иного вида к водоемам определенного типа (или участкам водоемов), но о необходимых для каждого вида, требуемых им для своего развития конкретных условиях внешней среды — как абиотических, так и биотических — мы знаем еще очень мало. Известно (в общей форме), что важное значение имеют температура воды, ее суточные и сезонные колебания, количество и характер растворенных солей, активная реакция среды, наличие или отсутствие течения и его скорость, характер грунта, количество растворенного кислорода и других газов и их суточные и сезонные изменения, наличие растворенных органических веществ, растительность водоема, лишние ресурсы, наличие хищников, истребляющих олигохет (планарий, ракообразных, насекомых, рыб), и многое другое. Но мы затруднились бы точно охарактеризовать сочетания отдельных факторов внешней среды, которые в своей совокупности определяют, будут ли условия данного места благоприятны (или, наоборот, неблагоприятны) для развития того или иного вида олигохет, хотя в отдельных случаях, evidentemente, можно бывает выделить важнейшие факторы, как, например, в отношении некоторых специфически речных видов, имеющих морфологически выраженные приспособления к жизни на быстром течении (особая форма щетинок, клейкие железы и т. п.). Практически ничего еще неизвестно о взаимоотношениях между разными видами олигохет, о способности одних видов замещать или вытеснять другие виды в данном биоценозе, о том, какими именно условиями определяются те или иные группировки видов олигохет, и т. д.

Наконец, необходимое условие для всяких сколько-нибудь обоснованных экологических и зоогеографических выводов — наличие достаточного сравнительного материала из разных районов — до сих пор отсутствует, и мы все еще вынуждены довольствоваться более или менее случайными, разрозненными данными, полученными по отдельным, часто далеким друг от друга районам СССР.

Все это указывает на необходимость новых широких систематических исследований по фауне пресноводных олигохет СССР; только обширный и хорошо проверенный фаунистический и экологический материал позволит нам в дальнейшем подойти к тому, чтобы дать экологические характеристики разных видов пресноводных олигохет СССР, вычертить их ареалы и понять их роль в круговороте веществ в водоемах и значение как показательных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Л. 1914. Материалы для фауны *Oligochaeta* окрестностей г. Киева. Зап. Киевск. о-ва естествоисп., т. XXIII.
- Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни Волги. Саратов.
- Бенинг А. Л. 1938. Материалы по гидробиологии р. Урала. Тр. Казахск. филиала АН СССР, вып. 11.
- Берт Л. С. 1947. Географические зоны Советского Союза. Географизм, М.
- Берестов О. I. 1941. Зообентос водосховища. Наук. зап. Дніпроп. держ. Унів., т. XXII.
- Берестов О. I. и Приходько В. П. 1941. Зообентос заток водосховища. Там же.
- Герд С. В. 1946. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. Тр. Карело-Финск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. II.
- Грабье С. и Черносытов Л. 1929. Олигохеты озера Чалкара. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 8—9.
- Гримайловская-Морозова М. А. 1929. *Oligochaeta* р. Дніпра. Виен. Дніпр. гидроб. ст., т. I.
- Гримайловская-Морозова М. А. 1930. Перші відомості про *Oligochaeta* порожистої частини р. Дніпра. Збірн. праць Дніпр. біолог. ст., ч. 5.
- Долгов Г. П. и Никитинский Я. Я. 1927. Гидробиологические методы исследования. Станд. методы исслед. питьевых и сточных вод. М.
- Жадин В. П. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Иванов П. П. 1922. *Oligochaeta* Петроградской губернии. Фауна Петр. губ., т. II, № 14.
- Ласточкин Д. А. 1918. Материалы по фауне водных олигохет России. I. Список видов, найденных в Петрограде и его окрестностях. Тр. СПб. о-ва естествоисп., т. XLIX.
- Ласточкин Д. А. 1921а. Материалы по фауне водных *Oligochaeta* России. II. Список видов из сем. Naididae и Tubificidae, найденных в пределах Иваново-Вознесенской губ. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, вып. 3.
- Ласточкин Д. А. 1921б. Фауна *Oligochaeta-limicola* района исследования. Там же, вып. 4.
- Ласточкин Д. А. 1924а. Новые и редкие *Copepoda* и *Oligochaeta* в фауне Иваново-Вознесенской губ. Изв. Росс. гидрол. ин-та, № 9.
- Ласточкин Д. А. 1924 б. *Oligochaeta* Валдайского озера. Тр. Ив.-Возн. губ. научн. о-ва краевед., вып. 2.
- Ласточкин Д. А. 1927а. Материалы по фауне *Oligochaeta-limicola* России. III. Фауна *Oligochaeta-limicola* Иваново-Вознесенской и Владимирской губерний. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, т. X.
- Ласточкин Д. А. 1927б. Материалы по фауне *Oligochaeta-limicola* России. IV. *Oligochaeta-limicola* реки Оки. Работы Окской биол. станции, т. V, вып. 1.
- Ласточкин Д. А. 1928. Материалы по фауне Плещеева озера *Oligochaeta*. Тр. Переславл.-Залесск. историко-худож. и краеведч. музея, вып. 8.
- Ласточкин Д. А. 1930. Ассоциации животного населения береговой области Переславльского (Плещеева) озера. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, т. XVII.

Наконец, необходимое условие для всяких сколько-нибудь обоснованных экологических и зоогеографических выводов — наличие достаточного сравнительного материала из разных районов — до сих пор отсутствует, и мы все еще вынуждены довольствоваться более или менее случайными, разрозненными данными, полученными по отдельным, часто далеким друг от друга районам СССР.

Все это указывает на необходимость новых широких систематических исследований по фауне пресноводных олигохет СССР; только обширный и хорошо проверенный фаунистический и экологический материал позволит нам в дальнейшем подойти к тому, чтобы дать экологические характеристики разных видов пресноводных олигохет СССР, вычертить их ареалы и понять их роль в круговороте веществ в водоемах и значение как показательных организмов.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Л. 1914. Материалы для фауны *Oligochaeta* окрестностей г. Киева. Зап. Киевск. о-ва естествоисп., т. XXIII.
- Бенниг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни Волги. Саратов.
- Бенниг А. Л. 1938. Материалы по гидробиологии р. Урала. Тр. Казахск. филиала АН СССР, вып. 11.
- Берг Л. С. 1947. Географические зоны Советского Союза. Географиз, М.
- Берестов О. И. 1941. Зообентос водосховища. Наук. зап. Дніпроп. держ. Унів., т. XXII.
- Берестов О. И. и Приходько В. П. 1941. Зообентос заток водосховища. Там же.
- Герд С. В. 1946. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии. Тр. Карело-Финск. отд. Всес. научно-иссл. ин-та озерного и речного рыбного хоз-ва, т. II.
- Грабье С. и Черносвитов Л. 1929. Олигохеты озера Чалкара. Русск. гидробиол. журн., т. VIII, № 8—9.
- Гримайловская-Морозова М. А. 1929. *Oligochaeta* р. Дніпра. Виен. Дніпр. гидроб. ст., т. I.
- Гримайловская-Морозова М. А. 1930. Перши відомості про *Oligochaeta* порожистої частини р. Дніпра. Збірн. праць Дніпр. біолог. ст., ч. 5.
- Долгов Г. И. и Никитинский Я. Я. 1927. Гидробиологические методы исследования. Станд. методы исслед. питьевых и стоячих вод. М.
- Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
- Иванов П. П. 1922. *Oligochaeta* Петроградской губернии. Фауна Петр. губ., т. II, № 14.
- Ласточкин Д. А. 1918. Материалы по фауне водных олигохет России. I. Список видов, найденных в Петрограде и его окрестностях. Тр. СПб. о-ва естествоисп., т. XLIX.
- Ласточкин Д. А. 1921а. Материалы по фауне водных *Oligochaeta* России. II. Список видов из сем. Naididae и Tubificidae, найденных в пределах Иваново-Вознесенской губ. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, вып. 3.
- Ласточкин Д. А. 1921б. Фауна *Oligochaeta-limicola* района исследования. Там же, вып. 4.
- Ласточкин Д. А. 1924а. Новые и редкие *Copepoda* и *Oligochaeta* в фауне Иваново-Вознесенской губ. Изв. Росс. гидрол. ин-та, № 9.
- Ласточкин Д. А. 1924 б. *Oligochaeta* Валдайского озера. Тр. Ив.-Возн. губ. научн. о-ва краевед., вып. 2.
- Ласточкин Д. А. 1927а. Материалы по фауне *Oligochaeta-limicola* России. III. Фауна *Oligochaeta-limicola* Иваново-Вознесенской и Владимирской губерний. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, т. X.
- Ласточкин Д. А. 1927б. Материалы по фауне *Oligochaeta-limicola* России. IV. *Oligochaeta-limicola* реки Оки. Работы Окской биол. станции, т. V, вып. 1.
- Ласточкин Д. А. 1928. Материалы по фауне Плещеева озера *Oligochaeta*. Тр. Переслав.-Залесск. историко-худож. и краеведч. музея, вып. 8.
- Ласточкин Д. А. 1930. Ассоциации животного населения береговой области Переславльского (Плещеева) озера. Изв. Ив.-Возн. политехн. ин-та, т. XVII.

- [Ласточкин Д. А.] Lastochkin D. 1935. Two new river Aeolosomatidae. *Ann. and Magazine of Nat. Hist. Ser. 10, v. XV.*
- Ласточкин Д. А. 1936. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи. *Тр. Ин. с.-х. ин-та, вып. 2.*
- Ласточкин Д. А. 1937. Новые виды *Oligochaeta-limicola* в фауне Европейской части СССР. *ДАН СССР, т. XVII, № 4.*
- Ласточкин Д. А. 1939. Особенности распространения бентоса Московского моря. *Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир., отд. биол., т. XLVIII, вып. 4.*
- Ласточкин Д. А. 1949. Кольчатые щетинковые черви (Chaetopoda). Жизнь пресных вод СССР, т. II. Под ред. В. И. Жадина.
- Ленина С. Г. 1920. Биологическое исследование реки Которосли. *Тр. Ярослав. ест.-ист. о-ва, т. III, вып. 2.*
- Малевич И. И. 1925. Заметка об *Oligochaeta* Шатурских озер. *Тр. Косинск. биол. станции, вып. 3.*
- Малевич И. И. 1926. Заметки по фауне *Oligochaeta* СССР. *Русск. гидробиол. журн., т. V, № 11—12.*
- Малевич И. И. 1927. *Oligochaeta* Косинских водоемов. *Тр. Косинск. биол. станции, вып. 5.*
- Малевич И. И. 1929а. *Oligochaeta* водоемов Мещерской низменности (Рязанской губ.). Матер. по фауне и экологии. Там же, вып. 9.
- Малевич И. И. 1929б. К фауне *Oligochaeta* Севанского озера (Гокча) и некоторых других водоемов Армянского нагорья. I. *Aeolosomatidae* и *Naididae*. *Тр. Сев. озерн. станции, т. I, вып. 3.*
- Малевич И. И. 1930. К фауне пресноводных *Oligochaeta* Кавказа. *Работы Сев.-Кавк. гидробиол. станции, т. III, вып. 1—3.*
- Малевич И. И. 1937а. К фауне *Oligochaeta* Белоруссии. *Сб. тр. Гос. зоол. музея при МГУ, т. IV.*
- Малевич И. И. 1937б. К фауне *Oligochaeta* Азовского моря. Там же.
- Малевич И. И. 1940. Материалы по фауне *Oligochaeta* рек СССР. *Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., т. XLIX, вып. 3—4.*
- Малевич И. И. 1947. Олигохеты пещер Кавказа. Там же, т. LII, вып. 4.
- Малевич И. И. 1949. К фауне олигохет Телецкого озера. *Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VII, вып. 4.*
- Малевич И. И. 1950а. К фауне пресноводных олигохет Прибайкалья. *Тр. Всес. гидробиол. о-ва, т. II.*
- Малевич И. И. 1950б. Малошетинковые черви или олигохеты. В книге Н. Липина «Пресные воды и их жизнь». Учпедгиз.
- Малевич И. И. 1951. Материалы к познанию фауны малошетинковых червей (*Oligochaeta*) побережья Белого моря. *Сб. тр. Гос. зоол. музея МГУ, т. VII.*
- Плотников В. 1900. К фауне червей Бологовского озера. *Тр. СПб. о-ва естествоисп., т. XXX.*
- Светлов П. Г. 1924. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермской губернии. II. К фауне и экологии сем. *Aeolosomatidae* и *Naididae*. *Изв. Биол. научно-иссл. ин-та при Пермск. гос. ун-те, т. III, вып. 5.*
- Светлов П. Г. 1925. Некоторые данные о фауне *Oligochaeta* Чердынского края. Там же, т. III, вып. 10.
- Светлов П. Г. 1926а. К фауне *Oligochaeta* Самарской губ. Там же, т. IV, вып. 6.
- Светлов П. Г. 1926б. Наблюдения над *Oligochaeta* Пермской губ. III. Сем. *Tubificidae*, *Lumbriculidae*, *Discodrilidae*. Там же, т. IV, вып. 7.
- Светлов П. Г. 1936а. *Oligochaeta* Камской экспедиции 1935 г. Там же, т. X, вып. 4.
- [Светлов П.] Svetlov P. 1936 б. *Lamprodrilus isoporus* Mich. (*Lumbriculidae* aus dem Ladoga- und dem Onegassee. *Zool. Anz., Bd. 113, H. 3/4.*
- Светлов П. Г. 1946. К фауне *Oligochaeta* Томской области. *Тр. Томск. гос. ун-та, т. 97.*
- Удальцов А. Д. 1907. *Naididae* Глубокого озера. *Тр. гидробиол. станции на Глубоком озере, т. II.*
- Хлопин Г. В. 1918. Химические и микробиологические методы санитарных исследований питьевых и сточных вод. Петроград.
- Чеботарева Н. С. 1947. Галицкая ложбина. *Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, т. IX.*
- Ярошенко М. Ф. 1941. Зообентос Вильнянки, Вильноі і Малишевки. *Наук. зап. Дніпропетр. держ. унів., т. XXII.*
- Ярошенко М. Ф. 1948. *Oligochaeta* Днепробугского лимана. *Научн. зап. Молд. научно-иссл. базы АН СССР, т. I.*
- Michaelsen W. 1903. Neue *Oligochaeten* und neue Fundorte altbekannter. *Mitt. Zool. Inst. Hamb. XIX Jahrg.*
- Michaelsen W. 1911. Litorale *Oligochaeten* von der Nordküste Russlands. *Тр. СПб. о-ва естествоисп., т. XLII, вып. 1, № 1—2.*

- Michaelson W. 1923. Die Oligochaeten der Wolga. Работы Волжск. биол. станции, т. VII, вып. 1—2.
- Michaelson W. 1926. Oligochaeten aus dem Gebiet der Wolga und der Kama. Там же, т. IX, вып. 1—2.
- Piguet E. et Bretschner K. 1913. Oligochètes. Catal. des Invertebr. de la Suisse. t. VII.
- Schuster R. 1915. Morphologische und biologische Studien an Naiden in Sachsen und Böhmen. Int. Rev. Hydrobiol. und Hydrogr. Biol. Suppl. zu Bd. VII.
- Ude H. 1929. Oligochaeta. Die Tierwelt Deutschlands, Teil 15.

Е. И. ИВАНОВА

О НАХОЖДЕНИИ МАЛОРОТОЙ КОРЮШКИ
НА ЕВРОПЕЙСКОМ СЕВЕРЕ

(Институт океанологии Академии Наук СССР)

Осенью 1945 г. были произведены исследования ихтиофауны нескольких тундровых озер Ямало-Ненецкого и Ненецкого округов.

На оз. Круглом, расположенном недалеко от Карской губы, силами работников экспедиции, при моем участии были проведены подледный лов рыбы, сбор планктона, бентоса и данных по гидрологии озера.

Исследуемое озеро входит в систему трех озер, соединенных между собой протоками различной длины и глубины. Озера эти пресные и никакого сообщения ни с морем, ни с реками в настоящее время не имеют.

Оз. Круглое, названное нами так за почти округлую форму, с севера, запада и юга окружено невысокими холмами, характерными для тундры этого района. Профиль озера имеет блюдцеобразную форму, типичную для большинства тундровых озер. В период исследования озеро было покрыто льдом. Температура воды непосредственно подо льдом была $0^{\circ},05$. Определение солености воды не производилось, но на вкус она была совершенно пресной. По окружности невод охватил почти всю акваторию озера. Лов рыбы в озере был произведен дважды. Первое притонение дало следующие результаты:

	Количество экз.	Длина, см
<i>Coregonus nosus</i>	2	30
<i>C. peled</i>	5	20—22
<i>Pungitius pungitius</i>	15	7—8
<i>Hypomesus</i> sp.	150 ¹	

Второе притонение производилось на другой день, в то же время суток, причем были пойманы следующие рыбы:

	Количество экз.	Длина, см
<i>Coregonus nosus</i>	1	27
<i>C. peled</i>	30	19 — 23
<i>Pungitius pungitius</i>	10	7 — 8
<i>Phoxinus czekanovskii</i>	1	4 ²
<i>Hypomesus</i> sp.	23 ¹	

¹ Размеры указаны на рис. 2.

² Границы распространения гольяна Чекановского, как известно, определяются на западе Карской губой, а на востоке — р. Колымой. Этот гольян образует две морфы: 1) *morpha sublovis* Warp. — у этой морфы высота тела укладывается в его длине 4 раза;

2) *morpha strauschi* Warp., у которой высота тела укладывается в его длине более 5 раз. К этой последней и принадлежит гольян из оз. Круглого.

Малоротая корюшка после тщательного определения и сравнения ее с корюшкой из других районов оказалась представителем рода *Hypomesus*. Наша коллекция состоит из 173 экз., преимущественно половозрелых особей, со стадией зрелости половых продуктов IV—V. Самый крупный экземпляр нашей коллекции достигал длины в 93 мм и весил 3 г; наименьший был 37 мм длины и 0,5 г весом (рис. 1 и 2).

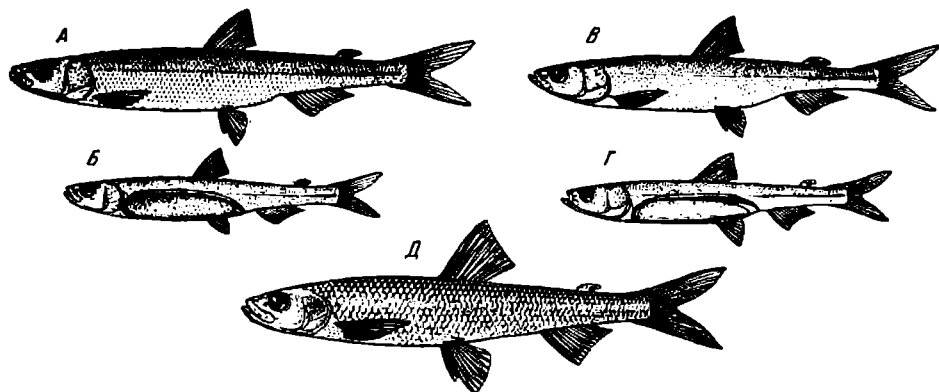


Рис. 1. Малоротая корюшка

А и Б — половозрелые самки из оз. Круглого; В и Г — половозрелые самки из оз. Круглого; Д — неполовозрелая особь из р. Амура (сборы проф. Г. В. Никольского).

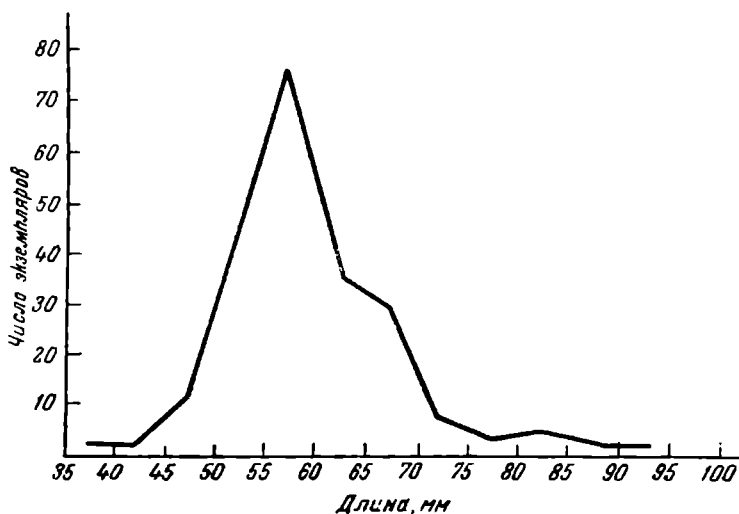


Рис. 2. Кривая размерного состава малоротой корюшки в улове из оз. Круглого

Форма тела — удлинненно-веретенообразная, характерная для сем. Osmeridae. Тело покрыто очень мелкой (0,5 мм в диаметре) и быстро спадающей чешуей, почти невидимой простым глазом. Строение чешуи типичное для сем. Osmeridae. Жировой плавник ясно выражен, окраска темно-серая; множество мелких пигментных клеток (хроматофор) распределено по всему телу неравномерно. По бокам тела, от жаберной крышки до хвостового плавника, тянется продольная черная полоса (но не серебристая, как у некоторых восточных форм), образуемая густо сидящими хроматофорами. Рот почти верхний, зубы на челюстях и языке микроскопические.

Сравнение морфологических признаков малоротой

№ п/п	П р и з н а к и	Hypomesus		
		Карская губа, озеро Круглое, 1945 г.	Колыма (озера и протоки), 1928 г.	Бассейн р. Алазеи, 1928 г.
1	Длина абсолютная, мм	56,5—91,0 (73,75)	75,0—100,0 (92,5)	77,0—96,0 (85,1)
2	Длина по Смитту, мм	52,5—86,5 (69,5)	69—93,5 (86,25)	74,0—90,0 (82,0)
3	Длина головы *	14,6—20,3 (18,1)	18,8—22 (20,4)	18,9—22 (20,45)
4	Длина верхней челюсти	5,7—7,2 (6,38)	6,3—7,7 (7,0)	6,6—8,1 (7,3)
5	Длина нижней челюсти	8,2—9,6 (8,93)	8,2—10,1 (9,15)	7,8—10,4 (9,1)
6	Длина рыла	4,0—5,2 (4,8)	4,8—5,5 (5,15)	4,1—5,8 (5,0)
7	Ширина лба	3,0—5,1 (4,12)	3,0—5,4 (4,2)	3,3—4,6 (3,95)
8	Высота D	13,4—17,2 (14,51)	14,9—18,2 (16,5)	11,9—16,2 (14,05)
9	Высота A	8,6—11,4 (10,07)	7,5—11,8 (9,6)	9,5—12,2 (11,8)
10	Высота P	11,2—16,4 (13,54)	12,7—16,2 (14,1)	13,5—16,6 (15,05)
11	Высота V	11,2—15,4 (13,33)	9,4—16,2 (12,8)	11,9—14,8 (13,3)
12	Длина основания D	7,5—11,2 (8,43)	8,5—13,6 (12,05)	7,2—10,4 (8,8)
13	Длина основания A	10,12—15,0 (12,29)	13,3—19,3 (16,3)	10,8—13,9 (12,35)
14	Антедорзальное расстояние a—D	42,5—47,7 (46,9)	42,0—47,7 (44,85)	43,5—49,0 (46,2)
15	Пектоантеральное расстояние P—V	24,5—30,0 (27,08)	23,9—25,7 (24,8)	23,0—26,6 (24,8)
16	Антевентральное расстояние	43,8—48,0 (47,7)	44,5—47,7 (46,1)	46,0—50,0 (48,0)
17	Вентроанальное расстояние V—A	17,4—21,5 (19,08)	15,8—19,8 (17,8)	17,4—21,4 (19,4)
18	Антеанальное расстояние	57,8—71,0 (65,04)	—	—
19	Расстояние между D и жировым плавником	17,2—22,5 (19,85)	18,2—19,7 (18,9)	17,9—22,0 (18,9)
20	Наибольшая высота тела	12,1—16,4 (14,36)	15,2—16,4 (15,8)	12,0—19,0 (15,5)
21	Наименьшая высота тела	4,9—5,7 (5,23)	5,3—6,2 (5,7)	4,6—5,7 (5,1)
22	Длина хвостового стебля	6,0—11,7 (9,73)	8,4—11,0 (9,7)	9,6—12,9 (10,8)
23	Горизонтальный диаметр глаза	4,4—5,7 (5,05)	—	—
24	Горизонтальный диаметр глаза (в % длины головы)	22,0—29,0 (27,15)	22,2—25,8 (24,0)	25,8—29,0 (27,65)
25	Число жаберных тычинок	26—28 (27)	—	29—30 (29,5)
26	Число жаберных лучей	6	6	6
27	Число пилорических придатков	2	2 **	2
28	Число ветвистых лучей в D	8—11 (9)	6—9 (8)	8—10 (9)
29	Число ветвистых лучей в A	13—16 (14)	16	13—15 (14)
30	Число ветвистых лучей в P	8—12 (10)	11	10—11
31	Число ветвистых лучей в V	8	6—8 (8)	7—8 (7,5)
32	Число позвонков	54—57 (55,5)	54—55 (54,5)	—
33	Число чешуй в продольном ряду	—	—	—
34	Число чешуй в 0,1 части тела	12,0	8,0	—
35	Длина P (в % P—V)	42—59 (50,5)	53,3—64 (58,8)	56—67 (61,5)
36	Полоса на теле	Интенсивно черная	Слабочерная	Серебристая
37	Размер чешуй	До 0,5 мм	1—2 мм	1—2 мм
38	Количество пигмента	Много	Умерен.	Нет
39	Число намеренных рыб	10	6	10

* Признаки с 3-го (длина головы) по 23-й (горизонтальный диаметр глаза) выра

Таблица 1

корюшки из различных местообитаний

<i>oloidus</i>				<i>Hypomesus pretiosus</i>	
Анадырский лиман и Камчатка, 1901, 1908, 1938 гг.	Амур, устье протоки Нанки, 1947 г.	Амур, Болонь, Серебряный мыс, 1947 г.	Сахалин, озеро в дельте р. Тымы, 1934 г.	Камчатка, Авачин- ская губа, 1930 г.	Японское море, Владиво- сток, 1901 г.
76,0—108,0 (92,00)	67,0—92,0 (77,0)	73,0—96,0 (74,3)	—	123,0	91,5
71,0—98,0 (84,5)	62,0—87,0 (74,3)	69,0—88,5 (71,4)	56,0	115,0	86,0
19,3—21,1 (20,2)	18,8—21,5 (20,5)	18,1—22,6 (21,5)	—	—	—
6,6—8,5 (7,5)	7,3—8,9 (7,85)	8,5—6,1 (7,54)	—	—	—
8,2—11,3 (9,7)	9,5—11,3 (10,2)	9,4—10,8 (9,98)	—	—	—
4,7—5,6 (5,1)	4,5—5,65 (5,03)	4,72—6,1 (5,38)	—	—	—
3,3—5,2 (4,2)	3,1—4,7 (3,62)	2,57—4,85 (4,16)	—	—	—
13,5—17,6 (15,1)	13,6—18,4 (16,66)	15,8—18,4 (17,15)	—	—	—
9—12 (10,5)	10,0—13,8 (12,5)	9,45—14,9 (11,11)	—	—	—
13,1—16,3 (14,7)	14,5—18,5 (16,04)	15,1—17,1 (15,95)	15,5	12,0	12,0
12,5—15,3 (13,9)	13,5—16,9 (14,7)	13,7—16,2 (14,66)	—	—	—
8,4—10,0 (9,2)	7,6—10,0 (9,13)	10,2—12,1 (11,0)	—	—	—
13,2—16,6 (14,9)	11,6—17,1 (14,7)	13,7—17,0 (14,5)	—	—	—
43,6—47 (45,3)	41,0—46,0 (43,8)	42,2—54,0 (44,5)	—	—	—
23,0—24,5 (23,7)	21,0—24,0 (22,6)	20,4—26,3 (23,52)	21,5	27,0	29,0
44,0—48,0 (46,0)	41,3—45,5 (44,0)	42,5—54,1 (45,75)	—	—	—
16,5—19,4 (15,0)	17,0—21,4 (19,60)	17,1—22,0 (20,51)	—	—	—
—	64,0—77,0 (65,85)	63,5—72,5 (65,89)	—	—	—
17,4—19,4 (18,4)	15,2—21,5 (19,02)	17,3—19,8 (18,8)	—	—	—
13,4—16,2 (14,8)	11,0—14,3 (12,57)	13,0—18,3 (15,5)	—	—	—
4,2—6,6 (5,4)	4,4—6,2 (5,14)	5,1—6,8 (6,1)	—	—	—
7,9—11,4 (9,1)	6,2—9,62 (8,86)	8,1—11,6 (8,52)	—	—	—
—	5,5—6,5 (5,8)	4,73—5,73 (5,4)	—	—	—
20,5—26,5 (23,5)	26,0—32,0 (29,0)	23,3—32,0 (25,9)	31,0	—	—
—	28	28	—	—	—
—	6	6	—	—	—
2 **	2	3	2	5	6
8—10 (9)	9—11 (10,0)	9—11 (10)	—	—	—
15—16 (15,5)	15—17 (16,0)	15—17 (16,0)	—	—	—
10—11	13—10 (11,0)	10—12 (11,0)	—	—	—
7—8 (7,5)	9	8	—	—	—
—	53—54	—	—	—	—
54—60	—	—	—	—	—
—	6,0	6,6	—	—	—
56—67 (61,5)	62,3—85,0 (71,4)	65—75 (69,4)	73,0	45,0	44,0
Серебристая	Слабочерная	Слабочерная	Интенсивно- черная	Серебри- стая	Серебри- стая
1—2 мм	1—2 мм	1—2 мм	0,5 мм	Более 2 мм	Более 2 мм
Мало	Мало	Мало	Много	Нет	Нет
6	10	9	1	1	1

жены в % от длины тела (по Смитту). ** Второй придаток слабо выражен.

Сравнение морфологических признаков мало
(по Таран)

Признаки	р. Лянчяхе, Солёная протока, 16/X 1927 г.								Устье р. Таудем, 4/XII 1929 г.
Длина, по Смитту, мм	105,5	84,0	83,0	78,8	85,0	79,5	79,5	117,0	117,0
Длина без <i>C</i> , мм	97,5	79,0	78,0	74,1	79,0	75,0	74,0	108,5	109,0
Голова (в % <i>P-V</i>)	80,5	90,5	87,8	88,5	80,7	92,4	93,7	91,5	93,0
<i>P-V</i> (в % длины, по Смитту)	25,3	23,8	23,7	24,4	24,9	22,8	21,8	23,2	23,3
<i>P</i> (в % <i>P-V</i>)	60,9	64,5	73,6	65,6	61,8	70,1	75,1	66,4	65,9
<i>P</i> (в % длины, по Смитту)	15,4	15,4	17,5	16,0	15,4	15,6	16,4	15,4	15,3
<i>P</i> (в % длины без <i>C</i>)	16,6	16,3	18,6	17,0	16,6	16,5	17,6	16,6	16,5
<i>D</i> (ветвистых лучей)	8	8	8	9	8	8	7	8	7
<i>A</i> (ветвистых лучей)	14	14	12	14	14	14	14	14	14
<i>P</i> (ветвистых лучей)	12	13	13	—	—	13	13	12	12
общее	33	32	34	34	—	31	32	33	34
Число жаберных тычинок { в верхней части дуги	11	11	11	11	—	10	11	11	11
{ в нижней части дуги	22	21	23	23	—	21	21	22	23
Число пилорических придатков			Обычно четыре					—	4
Число позвонков*	55	54	56	55	56	55	57	58	57
Пол, стадия зрелости	♂2	♂2	♂2	♂2	♀2	♂2	—	♂3	?

* Включая уростиль.

Определение возраста 15 экз. малоротой корюшки, произведенное по числу под микроскопом, показало следующее:

Возраст	Количество экз.	Средняя длина, мм
1 +	3	55,6
2 +	8	66,6
3 +	4	82,1

Для определения систематического положения пойманной нами малоротой корюшки мы произвели сравнение по 32 морфологическим признакам 10 однополовых особей нашей формы с каждым из следующих представителей сем. *Osmeridae*: 1) *Hypomesus olidus olidus* из Амура (устье протоки Накки) и 2) *Hypomesus olidus olidus* из Амура (Болонь), собранных 4 апреля 1947 г. Амурской ихтиологической экспедицией Московского университета и Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии.

Кроме того, нами использованы коллекции малоротой корюшки, хранящиеся в Зоологическом институте Академии Наук СССР (№ 24999 — бассейн р. Алазен, Колымский отряд, 1928 г.; № 25001 и 25002 — бассейн р. Колымы, оз. Кустах, 1928 г.; № 25003 — бассейн р. Колымы, оз. Муна, 1928 г.; № 25007 — бассейн р. Колымы, протока Юрех-Терое, около с. Ружниково, 1928 г.; № 23932 — Камчатка, Авачинская губа, Попов, 1930 г.; № 30232 — р. Камчатка, Рябушинский, 1901 г.; № 30252 — р. Кам-

Таблица 2

ротой корюшки из разных местобитаний
пу, 1936)

Оа. Киац, бассейн Амура, 3/IX 1930 г.				Залив Петра Великого, 3/X 1929 г.				Берег моря вблизи р. Самары, 2/VI 1929 г.			
98,0	99,0	101,0	91,5	134,0	129,0	82,0	71,2	127,0	137,0	151,0	150,0
90,5	92,5	94,0	85,0	127,0	123,0	77,5	67,0	121,0	128,0	143,0	141,5
86,0	93,8	95,7	96,2	75,7	75,8	78,0	82,9	77,9	71,9	74,9	67,3
24,1	22,6	22,8	22,7	25,4	27,5	26,1	25,4	26,7	27,5	26,9	28,7
68,2	79,9	80,4	70,7	61,5	53,5	57,9	59,7	54,9	56,2	51,7	53,1
16,4	18,1	18,3	16,1	15,6	14,7	15,1	15,2	14,6	15,5	13,9	15,3
17,8	19,4	19,7	17,3	16,5	15,4	16,0	16,5	15,4	16,6	14,7	16,2
7	8	8	9	7	7	7?	8?	7	9	7	8
14	12	14	15	14	13	13	14	12	13	12	13
12	13	12	12	12	14	—	—	13	14	13	14
32	32	32	34	34	34	36	38	37	37	33?	35
11	11	11	12	12	12	12	13	13	13	11	12
21	21	21	22	22	22	24	25	24	24	22?	23
2?	4	3?	?	—	5	5	6	6	5	6	5
56	56	57	56	64	63	64	—	63	62	63	64
♀ 2	♀ 2	?	♀ 2	♂ 3	♀ 3	?	?	♀ 2	♀ 2	♀ 2	♀ 3

чатка, у с. Ключевского, Шмидт, 1908 г.; № 30240 — Усть-Камчатск, Шмидт, 1908 г.; № 29407 — Анадырский лиман, Агапов, 1938 г.; № 30091 и 30148 — Петропавловск-на-Камчатке, Авачинская губа, Державин, Рутенберг, 1907 г.; № 19487 — Владивосток, Дальневосточная экспедиция, 1901 г.; № 25498 — Сахалин, Таранец, 1934 г.).

Как известно, род *Hypomesus* включает два вида: *Hypomesus pretiosus*, обитающий в Калифорнии, Японском море, Корее, Северном Китае, и *H. olidus*, обитающий в бассейнах Берингова, Охотского, Японского морей, Северном Китае и в бассейне Северного Ледовитого океана в рр. Колыме и Алазее (Таранец, 1937а,б).

Названные виды различаются по:

1) длине грудных плавников (у *H. pretiosus* — 51,5—61,5% от расстояния $P-V$; у *H. olidus* — 61—80% от $P-V$);

2) пектоцентральному расстоянию (у *H. pretiosus* — 25—29% длины тела; у *H. olidus* — 21—25%);

3) количеству позвонков (у *H. pretiosus* — 61—64, у *H. olidus* — 53—58);

4) количеству пилорических придатков (у *H. pretiosus* — не меньше 5, а у *H. olidus* — 2—4) (табл. 1).

На основании просмотренных нами материалов, а также исходя из литературных данных (табл. 2), можно установить, что *H. pretiosus* в наших водах более редка и встречена лишь у западной Камчатки и в Японском море. Все остальные сборы из других мест, прошедшие через наши руки, содержат только *H. olidus*.

А. Я. Таранец (1937а) делит *H. olidus* на три подвида, исходя из количества пилорических придатков:

1) *Hypomesus olidus olidus* — три пилорических придатка;

2) *Hypomesus olidus drjagini* Tar. (характерна для Колымы) — два пилорических придатка;

3) *Hypomesus olidus bergi* Tar. — два пилорических придатка и, кроме того, большой диаметр глаза. Этот подвид описан из замкнутых тундровых озер Северного Сахалина.

Однако, как указывает Л. С. Берг (1948, 1949) и о чем говорят также и наши данные, среди типичной *H. olidus olidus* из Амура встречаются особи и с тремя и двумя пилорическими придатками, так что разделение подвидов по этому признаку невозможно. Подвид *H. olidus drjagini*, по А. Я. Таранцу, ничем не отличается от типичного за исключением пилорических придатков. Наши данные указывают на то, что колымско-камчатские представители вида, а также найденные нами в районе Карской губы имеют отличия от типичного по основным систематическим признакам. Из табл. 1 видно, что длина грудного плавника (в % от пектоцентрального расстояния) наименьшая у карской формы (50,5), колымская, алазейская и камчатская малоротые корюшки являются переходными формами от карской к типичному подвиду (58,6; 61,5; 61,5), у которого эта величина резко возрастает (70,2%). У сахалинской малоротой корюшки она равна 73%. В указанном ряду по мере продвижения к востоку идет также уменьшение пектоцентрального расстояния (в % от длины тела, по Смитту) (табл. 1).

Таким образом, мы считаем, что анадырско-камчатскую, алазейскую и колымскую малоротых корюшек возможно попрежнему считать самостоятельным подвидом *Hypomesus olidus drjagini* Tar., присоединив к нему и карскую корюшку, но не на основании количества пилорических придатков, а вследствие сходства указанных выше пластических признаков. С упомянутой корюшкой карскую форму сближает: число позвонков, число пилорических придатков, длина P (в % $P-V$), пектоцентрального расстояния (в % от длины тела, по Смитту) и горизонтальный диаметр глаза.

Кроме того, все исследованные нами представители рода *Hypomesus*, собранные из самых различных водоемов, начиная с моря и кончая замкнутыми озерами (от Сахалина на востоке до Карской губы на западе), резко разделяются по внешнему виду на две группы: 1) с черной продольной полосой и 2) с серебристой полосой вдоль всего тела.

Рыбы, живущие в море и морских заливах, имеют серебристую полосу на теле и характеризуются почти полным отсутствием темного пигмента; рыбы же, живущие в замкнутых водоемах, имеют темную окраску тела, особенно вдоль спины, черную полосу по бокам тела, очень мелкую чешую и карликовые размеры. Между этими двумя группами есть, как видно, переходы, зависящие, возможно, от размеров водоема, прозрачности воды в водоеме и других условий внешней среды. Примером эндемичной формы типичного подвида *H. olidus* может служить сахалинская озерная корюшка *H. olidus bergi* Tar., которая отличается от типичной только большей величиной глаза. Грудные плавники у этой формы остались такими же длинными, как и у типичной *H. olidus*.

Обособление карской озерной морфы шло по пути уменьшения размеров грудных плавников и увеличения пектоцентрального расстояния при сохранении неизменной величины глаза.

Найденная нами корюшка, повидимому, представляет собой озерную морфу подвида *Hypomesus olidus drjagini* Tar., в соответствии с чем мы и называем ее *Hypomesus olidus drjagini* Taranetz morpho *lacustris* (n. nova).

Возможность выделения нашей корюшки в особую морфу вытекает еще из следующих обстоятельств:

- 1) интенсивная пигментация тела и черная полоса вдоль тела;
- 2) мелкая чешуя (в одной десятой части длины тела, по Смитту, 12 чешуек вместо 8 у других форм);
- 3) «скороспелость» и карликовые размеры особей (наибольший экземпляр имеет 91 мм длины; наименьший половозрелый — 52 мм).

Озерные корюшки являются, повидимому, реликтовыми представителями доледниковой фауны. Можно предположить, что и в упомянутом нами оз. Круглом, близ Карской губы, малоротая корюшка осталась реликтом морского представителя рода *Hypomesus*, обитавшего в бассейне Карского моря в доледниковую эпоху.

Пользуюсь случаем принести искреннюю благодарность проф. Т. С. Рассу за помощь, оказанную при обработке нашей коллекции, проф. Г. В. Никольскому — за предоставление материалов по амурской малоротой корюшке и ценные советы и С. К. Клузову — за редактирование рукописи и помощь при подготовке рукописи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р г Л. С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 1. Изд-во АН СССР.
- Б е р г Л. С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 3. Изд-во АН СССР.
- Т а р а н е ц А. Я. 1936. Пресноводные рыбы бассейна северо-западной части Японского моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. IV, вып. 2.
- Т а р а н е ц А. Я. 1937а. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока. Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, т. 11. Владивосток.
- Т а р а н е ц А. Я. 1937б. Краткий очерк ихтиофауны бассейна среднего Амура. Изв. Тихоокеанск. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, т. 12.

К. В. ДОБРОХОТОВА

**БОТАНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ
НИЗОВИЙ ДЕЛЬТЫ р. ИЛИ**

(Институт ботаники Академии Наук Казахской ССР)

I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Водная флора только недавно стала предметом специального изучения. Изучение водной флоры водоемов особенно интенсивно начало развиваться в последние десятилетия в связи с реконструкцией рек при гидростроительстве, с созданием огромных водохранилищ и развертыванием работ по развитию рыбного хозяйства.

В Казахстане до последнего времени имелись лишь отрывочные сведения о растительности отдельных водоемов, а также общие описания и сборные списки водной флоры, составленные разными исследователями при посещении ими тех или иных озер (Седельникова, 1910; Зелинский, 1912; Смирнов, 1912; Пташицкий, 1913; Капелькин, 1915; Райкова, 1925; Поляков, 1941; Рубцов, 1941).

Актуальность исследований растительности водоемов не подлежит сомнению, на что имеются многочисленные указания (Михайлова, 1938; Никольский, 1944; Доброхотова, 1948).

Значение водной растительности огромно как для жизни водоема в целом, так и для отдельных компонентов его населения: рыб, птиц и других животных.

Заросли водных растений служат местом нереста рыб и нагула молоди. На крупных прибрежных растениях развиваются низшие представители флоры и фауны, которые служат пищей для более крупных организмов, являющихся, в свою очередь, объектом питания рыб. С другой стороны, среди макрофитов встречаются и такие виды, как альдрованда и пузырчатка, которые приносят вред, уничтожая личинок рыб своими ловчими приспособлениями. Не менее важное значение имеет водная растительность для орнитофауны. В густых зарослях, тянувшихся иногда на десятки километров, водоплавающая дичь находит себе убежище в период линьки. Отдельные представители водной флоры, как, например, рдест, ежеголовка, рогоз и др., доставляют основной корм многим птицам (Маслиев и Горбачев, 1935).

Среди водной флоры имеются виды, ценные в хозяйственном отношении, которые могут широко использоваться местной промышленностью и населением.

Массовое развитие водных макрофитов влияет на гидрологический и химический режим водоемов и играет большую роль в образовании илов.

Мессинева и Горбунова (1946) пишут, что разлагающиеся кувшинки обогащают воду растворимыми соединениями азота, солями, газами (CO_2 , NH_3), а в иловые отложения попадают лигнин, частично клетчатка, гемицеллюлозы, битуминозные вещества и белки тел той микрофлоры, которая участвует в разложении кувшинок. В водохранилищах и местах забора воды водная растительность дает материал для развития бактерий, грибов и актиномицетов, разлагающих ее, и способствует образованию запахов в воде (Исаченко, 1946).

В. А. Гуревич (1948) отмечает, что водные растения выделяют химические вещества, которые диффундируют в воду, оказывая различное влияние на развивающихся зародышей моллюсков в кладках, отложенных на растениях. Одни вещества стимулируют рост, другие тормозят, третьи нейтральны. Поэтому на таких видах, как аир и ежеголовка, кладки моллюсков обильны, а на харовых водорослях, например, очень редки.

В некоторых случаях чрезмерное разрастание водных растений становится механическим препятствием для передвижения судов, облова пелоидами и, затрудняя течение, препятствует нормальной эксплуатации водохранилища для нужд электростанций.

II. ОПИСАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВОДОЕМОВ

Современную дельту р. Или принято считать от места отствления от ее главного русла двух крупных протоков: Джидели с правой стороны и Топара — с левой.

Как отмечает Б. К. Штегман (1946), дельта р. Или имеет весьма своеобразный характер, выражающийся в сочетании «элементов пустынного и болотного ландшафта». Пустынные элементы представлены рядами барханов, поросших саксаулом (*Haloxylon persicum*), селитрянкой (*Nitraria Schoberi*) и другими пустынными видами. Болотный элемент ландшафта в межбарханных понижениях выражен зарослями тростника или же водоемами, заросшими разными водными макрофитами.

Основное русло р. Или ниже пос. Куйган образует истинную дельту очень незначительных размеров. Эта самая молодая часть дельты образована пятью основными и несколькими мелкими протоками — «узяками», которые омывают небольшие по размерам и слабо приподнятые над уровнем воды острова аллювиального происхождения. Реки Топар и Джидели, ответвляющиеся от р. Или и верхней части дельты, в отличие от главного русла, не доходят до Балхаша, а образуют в низовьях обширные системы озер и теряются в мощных зарослях тростников.

Растительность в русле основного потока р. Или и «узяков» из-за сильного течения отсутствует.

Подводная дельта, или авандельта, развита очень слабо, идаясь в оз. Балхаш всего на 1—1,5 км. Рельеф ее дна расчленен благодаря наличию подводных русел и островков разных размеров. Большая часть авандельты почти лишена подводной растительности, что объясняется сильным волнобоем, а также огромным количеством минеральной взвеси, песомой водами р. Или, которая буквально все засыпает на своем пути. Лишь вдоль подводных русел (бороздин) в значительном количестве встречается рдест — *Potamogeton perfoliatus*, который заходит на глубины 1,1—2 м. Среди погруженных видов водных макрофитов рдест можно считать пионером, заселяющим оз. Балхаш. Нередко этот вид рдеста в прибрежной зоне оз. Балхаш встречается совместно с резухой, большой и малой (*Najas marina* и *N. minor*), рдестом маленьким и харовыми водорослями, образуя

подводные луга. Значительное участие в последних принимает уруть — *Mygophyllum spicatum*.

У верхнего края аванделты, ближе к береговой линии, на глубине 15—20 см небольшие заросли образует стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*), иногда с примесью сусака (*Butomus umbellatus*) и некоторых других видов. Кроме того, в прибрежной полосе встречается камыш (*Scirpus kasachstanicus*), единичные экземпляры которого заходит далеко в озеро. Этот вид, вообще широко распространенный в прибалхашских озерах, быстро продвигается в глубь Балхаша.

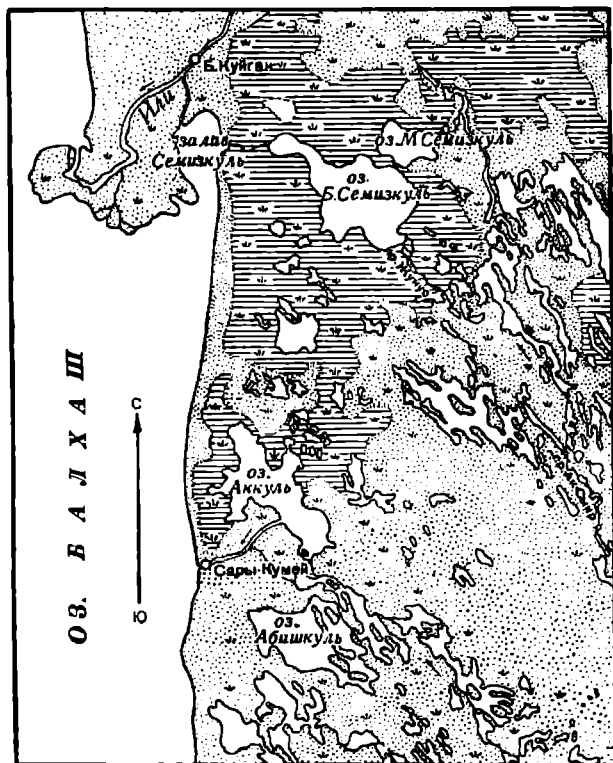


Рис. 1. Схема района исследований

Наиболее интересны и богаты водной растительностью водоемы в нижней части дельты. Среди них следует особенно отметить Семизкульский култук, группу Семизкульских и Кумалакских озер и обширные водоемы, расположенные между дельтой р. Или и пос. Сары-Кумей, — Актыкенские озера (рис. 1).

С гидрографической точки зрения, все эти водоемы не являются производными дельтового потока р. Или, а только примыкают к ней. Их питает р. Топар, и они, по сути дела, — истинная дельта последнего.

Все изученные нами водоемы на основе различий в их гидрологическом и гидрохимическом режиме мы делим на следующие группы:

1. Проточные: А) пресные, Б) солоноватые. 2. Замкнутые: А) пресные, Б) солоноватые, В) соленые.

Самые крупные водоемы изученной части дельты относятся к проточному типу; замкнутые же озера, большей частью небольших размеров, распространены в межбарханных понижениях.

1. Проточные озера

Проточные озера большей частью представляют собой озеровидные расширения русел дельтовых протоков. Размеры и форма их весьма разнообразны и определяются рельефом местности. При наличии больших межбархашных пространств и понижений образуются вытянутые озера в соответствии с формой и расположением барханов. В нижних отрезках дельты, где барханы отсутствуют, озера располагаются в котловинах, окруженных сплошной стеной тростника.

А. Пресные озера

В районе наших исследований проточные пресные озера представлены группой Семизкульских и Кумалакских озер, расположенных близ пос. Семизкуль. К этой группе водоемов относится и пресный Семизкульский култук (залив).

Семизкульский култук образован дельтовыми отложениями р. Или, отделяющими его от оз. Балхаш. С оз. Семизкуль он соединяется протоком. Ширина култука с запада на восток около 2 км, длина — 4,5—5 км; глубины невелики: 20—30 см в верхней части и до 120 см — в нижней, примыкающей к Балхашу.

В верхней части култука обильно развиты заросли рогоза (*Typha angustifolia*) с небольшой примесью *Scirpus littoralis*. Местами вместе с рогозом узколиственным встречается рогоз Лаксмана. В воде обильно развивается рдест пронзеннолистный. По мере приближения к Балхашу рогоз уступает место камышу — *Sc. littoralis*.

Основными ассоциациями в районе господства камыша являются: *Scirpus littoralis* + *Potamogeton lucens* + *Potamogeton perfoliatus* и *Scirpus littoralis* + харовые водоросли. В мелководных спокойных участках култука камыш прибрежный образует густые заросли, в то время как на более глубоких местах и на течении мощно развивается камыш казахстанский с длинными многочисленными плетями. Обширнейшие площади в нижней части култука занимает ассоциация: *Scirpus littoralis* + *Potamogeton lucens*.

Ближе к побережью Балхаша заросли изреживаются и камыш встречается отдельными куртинами, а второй ярус образован харовыми. Небольшими островками разбросаны кое-где заросли нимфейника, нередко с подводным ярусом из рдеста блестящего.

Все пространство култука представляет собою огромный резервуар-отстойник, где вода фильтруется через решетку из стеблей камыша и взвешенные в воде частицы ила оседают на его листьях и подводных растениях.

Оз. Б о л ь ш о й С е м и з к у л ь — самый крупный исследованный нами водоем — расположено в 2,5 км к югу от пос. Куйган и в 3 км к востоку от оз. Балхаш. Береговая линия, слабо изрезанная с северной и северо-восточной сторон, во всей остальной части расчленена несколько более, образуя ряд заливчиков и небольших озер, соединенных с основным озером протоками различной ширины.

Питание оз. Большой Семизкуль осуществляется через протоки Баиз с восточной стороны и Жукус — с южной. Оба эти протока отходят от р. Топар, образуя на своем пути ряд озеровидных расширений, временами теряются в густых зарослях тростника, но в конце концов впадают быстрыми протоками в озеро Семизкуль. Берега протоков низкие, часто залитые водой, почти на всем протяжении поросшие тростником, высотой от 5 до 8 м.

Сток из оз. Б. Семизкуль происходит через ряд протоков, выходящих

из его западной части. Одни из них выражены хорошо и имеют вид небольших речек, шириной 10—20 м, с глубинами 2,5—3 м, со слабым течением и низкими берегами. Другие настолько сильно зарастают тростником и рогозом, что очертания их совершенно теряются. Ложе озера очень пологое, с небольшим скатом к центру, глубины — до 2 м. Дно покрыто мощным слоем иловых отложений, достигающих в юго-восточной части озера толщины более метра. Наощупь ил жирный, не мажущийся, проскальзывающий между пальцами. Возможно, что этой особенностью грунта объясняется и название озера — Семизкуль, что значит «жирное озеро». По всей вероятности, основным илообразователем является синезеленая водоросль, близкая к роду *Aphanotheca* (по определению проф. Н. Н. Воронихина). Эта водоросль в огромных количествах обнаружена нами на дне многих озер. При взятии ее драгой со дна водоема в свежем виде она напоминает зернистую икру зеленоватого цвета.

Несомненно, что в образовании илов принимает также участие растительный детрит, смываемый из окружающих тростниковых массивов, а также масса отмирающих в озерах водных растений и животных. Значительную роль в процессе илообразования играет седиментация минеральных частиц, попадающих в озеро через протоки Банз и Икунус.

Вдоль западного берега имеются песчанистые грунты, причем верхний слой очень твердый, как бы цементированный, а ниже грунт более рыхлый, песчаный. Можно предполагать, что ранее грунты ложа этого озера были песчаные, а иловые наслоения представляют позднейшее образование, явившееся следствием интенсивного процесса илообразования.

Вода в озере очень прозрачная. В большинстве случаев на глубине 2 м под водой хорошо различаются отдельные растения. По количеству содержащихся в воде солей оз. Б. Семизкуль относится к типу пресных водоемов.

Растительность озера, богато развитая в его северной и северо-западной частях, почти отсутствует в юго-восточной. Причиной этого можно считать отчасти большую подверженность открытой юго-восточной части озера сильным западным ветрам, а главным образом наличие здесь мощных иловых отложений, имеющих полужидкую консистенцию в верхних слоях, что препятствует укоренению высших водных растений.

Озеро окружено рамкой мощных тростниковых зарослей. Тростник (*Phragmites communis*), преобладающий вид прибрежной растительности, окружает как само оз. Семизкуль, так и другие связанные с ним озера. Обычно тростник образует ассоциации со вторым ярусом из разнотравья, которое представлено следующими видами: кендырь, дербенник, зюзник, осот и др. В зарастании водоема тростник не играет большой роли, и наступление его на зеркало озера мало заметно.

В некоторых участках озера отмечены значительные площади зарослей рогоза — *Typha angustifolia*. Особенно пышно разрастается рогоз в северо-западной части озера при выходе протоков, где он образует очень мощные густые заросли по берегам, а в открытом плесе встречается в виде колков.

Весьма интересно нахождение в оз. Б. Семизкуль и его протоках камыша, близкого к *Scirpus Ehrenbergii* и *Sc. litoralis*, но отличающегося от них многими признаками и описанного нами как новый вид — *Scirpus kasachstanicus* Dobroch. Больших зарослей он не образует, но единичными экземплярами встречается по всему озеру. В некоторых протоках, даже на сильном течении, у него сильно развиваются вегетативные части, и его тесьмовидные листья стелются по поверхности воды. Большие глубины — до 2—2,5 м, рыхлые грунты, течение и волнобой не препятствуют его распространению по озеру. Именно этот новый вид

камыша можно считать из так называемой «жесткой» флоры основным видом, за счет которого происходит зарастание водоемов прибалхашской зоны дельты р. Или.

Биологически этот вид прекрасно приспособлен к произрастанию на быстром течении и в открытых водоемах. Он имеет корневища с хорошо развитой корневой системой, которые укореняются в грунте; его нежные, но довольно прочные листья обычно растут под водой или стелются по ее поверхности, а высокие тонкие стебли достаточно гибки, чтобы выдерживать волнение и действие ветра.

Указанные три вида образуют заросли надводной растительности.

Ассоциации из надводных и погруженных видов развиты в оз. Б. Семизкуль сравнительно слабо. Большая часть их сосредоточена в западной части озера, прилегающей к култуку, и в северо-восточной, в месте впадения в озеро протока Баиз. В обоих этих пунктах имеются тихие, спокойные заливчики, в которых водная растительность находит благоприятные условия для своего развития. Наиболее распространены ассоциации с участием нимфейника, который массой своих распустившихся цветов во многих местах придает зарослям желтый тон. Изредка встречаются ассоциация нимфейника и кубышки желтой.

Виды с листьями, плавающими на поверхности воды, представлены очень слабо.

Подводный ярус составляют встречающиеся в значительном количестве уруть, роголистник, рдесты и харовые водоросли (*Chara contraria*, *Nitella hyalina*, *Tolypellopsis stelligera*).

Оз е р а М. С е м и з к у л ь, Б а и з и Л е б я ж ь е, представляющие собою ряд озеровидных расширений протока Баиз, расположены на северо-восток от оз. Б. Семизкуль и соединены с последним очень быстрым и многоводным протоком Баиз. Благодаря значительному уклону дна, проток Баиз перед впадением в оз. Б. Семизкуль имеет быстрое течение. Несмотря на это, здесь в значительном количестве растет *Potamogeton lucens* (рдест блестящий), причем его стебли достигают нескольких метров длины, вытягиваясь под водой по течению. В затишных местах встречаются отдельные экземпляры нимфейника. Берега протока обрамлены высоким тростником, местами сменяющимся рогозом. Аналогичными протоками соединены между собою все упомянутые выше озера, образуя как бы цепочку.

Общие черты озер всей этой системы весьма сходны с чертами оз. Б. Семизкуль. Большинство из них имеет сравнительно небольшую величину, несколько вытянуто по направлению с юго-востока на северо-запад, подчиняясь основному направлению всех дельтовых водоемов, занимающих межбарханные понижения. Береговая линия мало изрезана; ложе озер большей частью очень полого понижается к центральной части, а глубины не превышают 2,5—3 м.

Характер же берегов у этих озер несколько иной, чем у оз. Б. Семизкуль, так как они расположены в межбарханных понижениях, и в некоторых местах барханы крутым обрывом спускаются к озеру. Обычно берега низкие, сильно заросшие рогозом и тростником. В озерах тростник образует чистые ассоциации *Phragmitetum purum*, или же в более изреженных зарослях его встречаются растения подводного и надводного яруса — пузырчатка (*Utricularia*), сальвиния (*Salvinia*), резуха (*Najas marina*) и др.

В некоторых озерах имеются небольшие сплавы, состоящие в основном из тростника с участием во втором ярусе папоротника.

В обследованных водоемах зарастание путем наступления тростника с берегов в глубь озера не наблюдалось. Но нередко в озерах можно видеть

отдельные куртинки тростника, напоминающие собою снопики, располагающиеся в некотором отдалении от берега. Тростник очень тонкий, невысокий, растет плотной дерновиной. Число экземпляров на 1 м достигает 1500. Такие снопики («купаки», по местному названию) разбросаны по озеру в значительном количестве. Прибрежные снопики постепенно сливаются друг с другом и в конце концов образуют сплошную, очень густую, трудно проходимую стену тростника. Этот весьма своеобразный тип зарастания водоемов ранее нами нигде не наблюдался.

Обычно тростник, выдвигающийся в открытое озеро и растущий на свободе, имеет иной вид. Как это неоднократно отмечалось, в водоемах дельты р. Волги и в других местах тростник наступает на озеро большей частью сначала в виде отдельных очень мощных экземпляров, которые, развивая большие, длинные корневища, образуют первоначально изреженные заросли, позднее сливающиеся в сплошные.

Тростником и двумя видами рогоза — *Typha angustifolia* и *T. Laxmannii* — исчерпывается так называемая «жесткая» растительность, образующая прибрежные заросли. За ними в глубь озера идут подводные луга из роголистника, рдестов, пузырчатки и урути.

Разнообразие ассоциаций из погруженных видов очень невелико. Обычны ассоциации *Ceratophyllum demersum* + *Utricularia vulgaris* и *Myriophyllum spicatum* + *Potamogeton pectinatus*.

В некоторых озерах, например Лебяжьем, наблюдались огромные площади, занятые пузырчаткой. Большей частью пузырчатка встречалась в небольших заливычках близ берега в застойной зоне. Очевидно, мощное развитие ее в таких местах связано с особенностями ее питания. Известно, что благодаря ловчим приспособлениям пузырчатка улавливает мелких водных животных и таким образом получает добавочное азотное питание. Можно предположить, что именно в недостатке азота в усвояемой для других водных растений форме следует видеть причину такого массового развития пузырчатки при отсутствии других погруженных видов.

Менее всего в данном районе распространены ассоциации из видов с плавающими листьями. Кроме кувшинки и нимфейника, других наводных растений нет. Особенно хорошо выражены ассоциации с кувшинкой в оз. Лебяжьем, где они покрывают значительные площади и придают своеобразный колорит всему озеру.

Характеризуя всю описанную группу озер, можно сказать, что все эти водоемы относятся к типу стареющих озер, находящихся в стадии интенсивного зарастания. Процесс зарастания идет в двух направлениях: за счет передвижения в глубь озера тростника и благодаря энергичному разрастанию видов, слагающих подводные луга. Растения с плавающими листьями большого значения в зарастании водоемов не играют. Почти полностью отсутствуют литоральные виды: ежеголовка, сусак, частуха. Это явление обуславливается отсутствием хорошо выраженной литоральной полосы, где могли бы произрастать эти растения. Тростник или рогоз заходит в воду довольно глубоко, и, таким образом, зона наводных видов выпадает.

Группа описанных озер отличается от оз. Б. Семизкуль меньшей прочностью, характером берегов, а также интенсивностью зарастания. В последнем этот процесс идет значительно медленнее и главным образом за счет камыша казахстанского, а подводная растительность в зарастании почти не участвует.

К у м а л а к с к и е о з е р а расположены на юго-восток от Б. Семизкуля и соединяются с последним протоком Жунус. Больших озер в этой

группе почти нет, и все они представляют озероподобные расширения протока в межбарханных пространствах. Исключение представляет озеро под названием Антоненковское, которое имеет около 1 км в длину и 0,5 км в ширину.

Сам проток Жукус в некоторых отрезках имеет вид неширокой речки с хорошо выраженными берегами, в других — берега образуются огромными сплавиными в $1\frac{1}{2}$ —2 м толщиной, или же он вообще теряет свои очертания и разливается по тростниковым зарослям. В русле протока почти везде встречаются участки подводных лугов из роголистника и урути, кое-где — пузырчатки и рдестов (*Potamogeton lucens* и *P. pectinatus*). В маленьких заводях эти виды разрастаются очень мощно, образуя густые заросли.

В озеровидных расширениях протока в массовом количестве растут харовые водоросли — *Chara intermedia* и др.

Нередки ассоциации: *Chara intermedia* + *Potamogeton pectinatus* + *Utricularia vulgaris* и реже как компонент применяется рогоза (*Najas marina*). Обычно харовые ассоциации приурочены к более песчанистому грунту, в то время как другие распространены на илистых грунтах. Несомненно, что характер грунта, в свою очередь, является производным растительности, и в зависимости от состава ее создаются микроучастки с различным грунтом.

Большой гиперализацией воды по сравнению с оз. Семизкуль можно объяснить отсутствие в водоемах этого района кувшинки. Нет здесь также и альдрованды, за исключением одного небольшого протока, соединяющего оз. Антоненковское с маленьким безымянным озерком, где альдрованда росла в большом количестве.

Наиболее крупные озера этой части дельты — Кумалакское и Антоненковское — совершенно лишены водной растительности. Последнее окружено тростниками, имеет глубины до 3—4 м и внешне мало отличается от юго-восточной части озера Б. Семизкуль. Так же как и в Б. Семизкуле, на дне имеются мощные иловые отложения, состоящие из водоросли *Aphanotece*.

Б. Солоноватые озера

Самыми крупными водоемами из группы солоноватых проточных являются озера Ак-Куль и Абиш-Куль, расположенные на юг от Б. Семизкуля, в районе пос. Сары-Кумей. Оба они чрезвычайно своеобразны, с характерными особенностями, присущими слабопроточным солоноватым водоемам.

По мнению Б. К. Штегмана (1946), эти озера расположены в обширном понижении, залитом в настоящее время водами р. Топар. Более глубокие впадины заняты озерами, а остальная часть понижения представляет собою сплошные тростниковые заросли. От Балхаша эта система отделена песчаным прибрежным барьером.

Оба озера несколько вытянуты с северо-запада на юго-восток и почти равны по величине. Ак-Куль имеет в длину около 6 км при ширине 2—2,5 км, Абиш-Куль — 5 км в длину и 2 км в ширину. Береговая линия довольно сильно изрезана у первого и более ровная — у второго. Ложа этих озер, чрезвычайно пологие, постепенно углубляющиеся к центру, представляют собою как бы очень мелкие блюдца. Глубины у берега — 15—20 см, в центральной части — 70—80 см. Питание обоих озер осуществляется через самый южный рукав р. Топара. Проточность их невелика, так как большая часть потока воды Топара ответвляется и идет несколько севернее, питая

другие системы озер. Сток воды из озера Ак-Куль происходит через проток, впадающий в оз. Балхаш.

Оз. Абиш-Куль почти потеряло связь с Балхашом. Проток, вытекающий из него, местами совсем зарос рогозом (*Typha angustifolia*), так что по нему лишь с большим трудом можно пробраться на лодке. В нижней части протока имеются густые подводные луга из роголистника и пузырчатки с большим количеством сальвинии на поверхности воды. В маловодные годы связь оз. Абиш-Куль с Балхашом совсем прерывается.

Озера эти, как видно из описания, являются слабопроточными. Как следствие слабой проточности, а также благодаря сильному испарению, они постепенно осолоняются.

Грунты обоих озер представлены мощным слоем очень тонкого темно-серого ила, состоящего главным образом из органических остатков и весьма мелких минеральных частиц, которые осаждаются в зарослях макрофитов, представляющих мощную фильтрационную решетку. Ближе к берегу слой ила тоньше, под ним — твердый песчаный грунт. Мощность иловых отложений до 2 м и более в Ак-Куле и до 70—80 см в Абиш-Куле.

Растительность оз. Ак-Куль в основном представлена погруженными видами, но вдоль берегов озеро окаймлено зарослями *Typha angustifolia*. Большие участки чистых *Typhetum* разбросаны в центральной и восточной частях озера. Надводной растительности очень мало, за исключением места выхода из озера протока, где имеются огромные заросли стрелолиста. В виде небольших островов попадает камыш Табернемонтана и — единично — частуха.

Видовой состав подводной растительности очень небогат. Доминантами являются рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus*) и харовые водоросли, а местами в состав ассоциаций входят уруть и резуха морская. Основными, слагающими подводные луга, следует считать ассоциации *Potamogeton pectinatus* + *Charae*, *Potamogeton pectinatus purum* и *Chara* sp. sp.

Подводная растительность покрывает дно озера на 70—80%. При этом она так мощно развивается, что местами доходит до поверхности воды и создает почти непреодолимое препятствие для передвижения на лодке.

Несколько иной вид имеет озеро Абиш-Куль. Островками из рогоза, сусака и камышей (*Scirpus lacustris* и *Sc. Tabernaemontani*) оно разбито на отдельные плесы. Больших площадей открытой воды нет. Под водой — сплошные заросли харовых водорослей с рдестами. Очень распространена ассоциация — *Chara* sp. sp. + *Potamogeton pusillus*. Отдельными куртинками, иногда довольно больших размеров, разбросан по всему озеру ситняг (*Heleocharis eupalustris*).

Озеро Абиш-Куль значительно сильнее зарастает, чем Ак-Куль. При взгляде на него с бугра благодаря густой кайме из рогоза видны прежние очертания озера. Ширина рогозовых зарослей — до 200—300 м. Процесс обмеления и сокращения площади озера происходит буквально на глазах, и недалеко то время, когда от озера останется лишь небольшой проток, по которому можно будет передвигаться на лодке, а все остальное пространство зарастет рогозом, сусаком и камышами.

2. Замкнутые озера

Озера замкнутого типа имеют большое распространение в низовьях дельты р. Или, но площади, занимаемые ими, обычно значительно меньше, чем площади проточных водоемов. По характеру гидрохимического режима замкнутые водоемы весьма неоднородны, представляя все переходы от пресных до горько-соленых. Минерализация воды в них обуславливается,

с одной стороны, возрастом озер, с другой — их генезисом. В том случае, когда водоем образовался путем отшнурования от протока и процесс полной изоляции закончился недавно, озеро еще сохраняет черты пресноводного водоема. Если же обособление произошло много лет назад, то вследствие испарения и выщелачивания солей из грунта вода осолоняется, и водоем переходит в стадию солоноватоводного и, наконец, соленого озера.

В годы большого подъема воды в р. Или, благодаря наполнению депрессий рельефа аллювиальными водами, образуются временные водоемы. В местах с высоким уровнем грунтовых вод понижения обычно заполняются водой, и образуются солоноватые или соленые озера, так как грунтовые воды этого района сильно минерализованы.

А. Пресные озера

Пресные озера замкнутого типа в данном районе почти отсутствуют. Но небольшие озера, занимающие понижения рельефа, имеются. Большой частью это водоемы молодые, образованные аллювиальными водами в момент их наивысшего уровня. После спада воды они некоторое время существуют как пресные озера, а затем постепенно осолоняются или же высыхают. В год нашей экспедиции (1946) паводок в р. Или и ее бассейн был большой, воды было много, и поэтому отрицательные формы рельефа, которые в предыдущий год были без воды, в 1946 г. наполнились водой вновь, а в остальных сильно повысился уровень. Нам приходилось встречать большие пониженные пространства с явно сухопутной растительностью, залитые водой.

Кроме того, в районе Кумалакских озер было встречено небольшое пресное озеро совершенно округлой формы, заключенное в рамку из тростника, высота которого 2,5—3 м. В воде — рдесты *Potamogeton pusillus* и *P. lucens*, среди тростника плавают *Aldrovanda vesiculosa* и *Salvinia natans*.

Большинство замкнутых озер уже находится в различных стадиях осолонения.

Б. Солоноватые озера

Эти озера представляют собою все стадии переходов от пресных к соленым. По большей части это небольшие, ранее пресные озера, потерявшие связь с другими проточными водоемами и постепенно осолоняющиеся. Располагаются они в межбарханных понижениях и нередко находятся в окружении тростника. Вследствие засоления почвы тростник имеет угнетенный вид и постепенно засыхает. Водная растительность представлена солоноватоводными видами. В большом количестве встречаются резуха (*Najas marina*), рдест (*Potamogeton pectinatus*) и харовые водоросли.

В. Соленые озера

Соленые озера составляют последнее звено в ряде замкнутых водоемов различной величины и степени солености. В одних случаях — это большие озера с горько-соленой водой, совершенно лишенные высшей водной растительности, берега которых покрыты белым налетом соли, на воде плавают лишь лепешки из водорослей — *Chroococcus turgidus* и *Oscillatoria*.

В других случаях — это небольшие мелкие водоемчики с общей соленостью до 50 г/л (главным образом за счет большого содержания хлоридов). В одном из таких озерков были найдены значительные заросли руппии (*Ruppia maritima*) с примесью занихеллии (*Zanichellia palustris*).

III. АНАЛИЗ ФЛОРИСТИЧЕСКОГО СОСТАВА И РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

Видовой состав водной флоры дельты рр. Или и Топара очень небогат. Он включает 37 видов из 17 семейств высших растений и 8 видов харовых водорослей. Наибольшим числом видов (9) представлено семейство рдестовых, затем семейство осоковых (4); из остальных семейств встречаются по 1—3 вида. Список харовых водорослей насчитывает: 5 видов *Chara*, один — *Nitella* и один *Tolypellopsis*. Среди представителей водных макрофитов имеются виды, нахождение которых ново или для Средней Азии вообще или же для некоторых ее районов. Так, например, *Potamogeton perfoliatus* (рдест произеннолистный), почти космополит, не указан во «Флоре СССР» для Средней Азии, так же как и *Sparganium polyedrum*. Следующие виды, найденные в дельте Или, ранее не указывались для Прибалхашья: *Ruppia maritima*, *Sagittaria trifolia*, *Salvinia natans*, *Aldrovanda vesiculosa* и *Potamogeton obtusifolius*.

Среди харовых можно отметить нахождение эндемика — *Chara kirghisorum*.

В растительном покрове водоемов дельты преобладают: из надводных видов — *Phragmites communis* и *Typha angustifolia*, из погруженных — *Potamogeton pectinatus*, *P. lucens*, *Myriophyllum spicatum* и харовые водоросли, из надводных — нимфейник (*Limnanthemum nymphoides*).

Тростник и рогоз — типичные прибрежные и береговые растения — обычно окружают водоемы, и лишь в зарастающих озерах они встречаются в открытой части отдельными группами. Появление в центральной части озера тростника свидетельствует о начинающемся процессе зарастания водоема и предопределяет в дальнейшем его превращение в болото.

По-другому ведет себя впервые описанный нами камыш — *Scirpus kasachstanicus*. Его обычные местообитания — или быстротекущие протоки, или же открытые пространства озер. Конечно, при сильном разрастании он сам является мощным фактором, изменяющим экологические условия, и образует большие площади спокойной и затишной зоны.

Для пресных озер очень характерным видом является роголистник, который развивается в массовом количестве на небольших глубинах. По нашим наблюдениям, он избегает солоноватых водоемов, в отличие от урути, которая встречалась на значительной глубине — до 4 м — и присутствовала в ассоциациях с харовыми водорослями в солоноватых озерах.

Вид, обладающий большой амплитудой в отношении степени засоленности воды, — *Potamogeton perfoliatus* — рдест гребенчатый. Он распространен и в пресных озерах, но, повидимому, экологическим оптимумом для него следует считать солоноватые водоемы.

Большой интерес представляет нахождение в районе исследования альдрованды. Это древнее насекомоядное растение, остаток третичной флоры, имеет разорванный ареал, и до последнего времени в пределах Казахстана ближайшее местонахождение его было отмечено в дельте р. Сыр-Дарьи. Типичный обитатель пресных спокойных вод, в массовом количестве он не встречается, но в дельте р. Или найден неоднократно. Обычно он бывает в комплексе с сальвинией и резухой морской, располагаясь чаще всего в затишных зонах зарослей тростника.

Среди наземной растительности имеется немало видов, приспособленных к обитанию в суровых условиях засоленных почв. Во флоре же водных макрофитов количество галофитов очень ограничено. Нами найдено лишь два вида, переносящих очень высокую минерализацию воды, — *Ruppia maritima* и *Zanichellia palustris*. Эти водные галофиты отличаются чрезвычайной пластичностью в отношении солевого режима и приспособленностью к произрастанию в горько-соленых водах. Других видов в подбных крайних условиях нам обнаружить не удалось.

Число видов с плавающими листьями очень незначительно, и они редко встречаются в озерах. Так, например, кувшинка белая отмечена в очень небольших количествах лишь в трех озерах, а нимфейник в массе встречен только в северо-западной части оз. Б. Семизкуль и единично в некоторых других озерах. Можно предполагать, что эти виды не выносят большой минерализации воды и поэтому отсутствуют в соленоватых водоемах, а возможно, что они еще не расселились сюда из верхних участков дельты, где встречаются в большом количестве.

Различное отношение водных макрофитов к солевому режиму водоемов выражается в разной насыщенности последних водными растениями. Так, наиболее богаты видами (43 вида) пресные озера, с содержанием в воде солей до 1 г/л; в соленоватых водоемах, с содержанием солей до 3 г/л, встречается 23 вида, в соленых (свыше 3 г/л солей) отмечено только 7 видов (табл. 1).

Характер грунта также определяет распространение того или иного вида растений. Среди водных макрофитов можно отметить псаммофильные растения, как, например, рупию, найду морскую, занихеллию и ряд видов харовых водорослей, которые поселяются преимущественно на песчаных грунтах, в то время как роголистник и большинство рдестов предпочитают илистые грунты. Но следует подчеркнуть, что почти все водные макрофиты избегают селиться на мощных жидких илистых отложениях.

Строгой зависимости распределения растений от глубины водоема наблюдать не приходилось, так как амплитуда колебания глубин в исследованных водоемах очень невелика.

Надо отметить наличие хорошо выраженных экологических форм у некоторых водных растений. Мы наблюдали сильно вытянутые (до 30—40 см) экземпляры теневой формы рдесты морской, выросшие среди густых зарослей роголистника и рдеста на глубине 1—2 м. Вместе с тем встречаются растения, совершенно распростертые на поверхности грунта у берега, в прибойной полосе, у которых от каждого узла отходят корешки, помогающие прикрепляться к грунту. Это световая форма, называемая *f. prostrata*.

Рдест блестящий на течении развивает стебли длиной 3—3,5 м с удлинненными до 30—40 см междоузлиями, в то время как в затопных зонах междоузлия гораздо короче — 7—10 см. Его очень нежные листья и стебли, оказывается, превосходно выдерживают действие сильного тока воды, и нам не приходилось встречать оборванных и поврежденных течением растений.

Незначительное количество видов водных макрофитов в исследованном районе определяет однообразие растительных ассоциаций и их структуру.

Основными береговыми ассоциациями являются различные комбинации тростника с сухопутными видами для собственно береговой полосы и с водными макрофитами — для зарослей, залитых водою. Относительно небольшой удельный вес в растительном покрове, окружающем водоемы, занимают ассоциации с рогозом (*Typha angustifolia* и *T. Laxmannii*).

Как уже указывалось ранее, вследствие особого характера берегов исследованных водоемов почти отсутствует литоральная полоса. Поэтому и ассоциации из таких видов, как ежеголовка, сусак, частуха, распространены очень слабо.

Ассоциации из наводных видов представлены в основном следующими: *Nymphaea candida* + *Utricularia vulgaris* и *Limnanthemum nymphaoides* + *Potamogeton lucens*.

Наиболее разнообразны комбинации из погруженных и придонных видов.

Особенно широко распространены ассоциации: *Potamogeton pectinatus* + *Najas marina* + *Chara* sp. sp.; *Ceratophyllum demersum* + *Utricularia vulgaris*; *Myriophyllum spicatum* + *Potamogeton pectinatus*; *Myriophyllum spicatum* + *Potamogeton perfoliatus*; *Chara* sp. sp.; *Potamogeton pectinatus* + *Myriophyllum spicatum* и чистые заросли каждого вида в отдельности.

Флористический состав отдельных ассоциаций большей частью насчитывает 4—5 видов, реже 6—7. Следствием этого является примитивность в строении растительных группировок. Как правило, встречаются двухъярусные ассоциации, реже — трехъярусные. Распределение видов обычно зарослевое, а не диффузное, как это большей частью наблюдается в группировках сухопутной растительности. Объяснить это явление можно, во-первых, преобладанием у водных макрофитов вегетативного размножения — главным образом корневищами и зимующими почками; во-вторых, тем, что даже у растений, размножающихся семенами, как, например, наяды морская, семена, опадая в ил в стоячих водах, далеко не разносятся. Такое зарослевое развитие отдельных видов ведет к ярко выраженной мозаичности в строении ассоциаций водных макрофитов.

Большую роль среди растительности водоемов дельты р. Или играют харовые водоросли. При изучении фитоценозов водных макрофитов в водоемах Казахстана мы констатировали тот факт, что харовые водоросли весьма важный компонент в сложении растительного покрова, и почти нет водоема, в котором бы они отсутствовали. В жизни водоемов харовые имеют большое значение. Они способствуют образованию илов и аккумулируют кальций, являясь в то же время биологическим показателем богатства воды кальцием. Ценологически они занимают то же положение, что и некоторые представители высших водных растений.

В ценозах водных макрофитов харовые нередко являются руководящими видами, придавая водоему своеобразный колорит. Наши наблюдения показали, что особенно обильно харовые развиваются в солончатых водоемах на небольших глубинах и на песчаных грунтах.

Для некоторых ассоциаций водных макрофитов было сделано определение продукции путем сбора всей растительной массы на площадке 0,5 м². При этом получились следующие цифры (в т/га): для ассоциации *Scirpus kasachstanicus* — 10, для ассоциации *Potamogeton lucens* — 2, для *Myriophyllum spicatum* — 1,8 и для *Chara* — 5.

На основании данных, полученных при исследовании растительности водоемов, мы классифицируем озера изученного района по принципу преобладания в них определенных видов растений и выделяем три типа.

1. Тростниково-рдестовые. Водоемы с пресной водой (содержание солей в воде не превышает 1 г/л). Прибрежная зона занята тростником, среди погруженной растительности преобладают рдесты (*P. lucens* и *P. perfoliatus*). Число встреченных видов водных макрофитов — 43 (табл. 1).

Тростниково-рдестовые водоемы, богатые погруженной растительностью, наиболее продуктивны и ценны в рыбохозяйственном отношении.

Таблица 1

Список водных макрофитов дельты р. Или и их встречаемость в водоемах разной степени минерализации *

Названия растений	Пресные озера, содержащие солей до 1 г/л	Солоноватые озера, содержащие солей до 3 г/л	Соленые озера, содержащие солей свыше 3 г/л
<i>Salvinia natans</i> All.	+	—	—
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	—
<i>T. latifolia</i> L.	+	+	—
<i>T. Laxmannii</i> Lepech.	+	+	—
<i>Sparganium polyedrum</i> Asch. et Gr.	+	—	—
<i>Alisma Loesselii</i> Garski	+	+	—
<i>Al. plantago-aquatica</i> L.	+	+	—
<i>Sagittaria trifolia</i> L.	+	—	—
<i>Potamogeton lucens</i> L.	+	—	—
<i>P. pusillus</i> L.	+	—	—
<i>P. crispus</i> L.	+	—	—
<i>P. pectinatus</i> L.	+	+	+
<i>P. trichoides</i> Cham. et Schlecht.	+	—	—
<i>P. obtusifolius</i> Mert. et Koch.	+	—	—
<i>P. perfoliatus</i> L.	+	+	—
<i>Zanichellia palustris</i> L.	+	—	+
<i>Ruppia maritima</i> L.	+	+	+
<i>Najas marina</i> L.	+	+	—
<i>N. minor</i> All.	+	+	—
<i>Butomus umbellatus</i> L.	+	—	—
<i>Scirpus kasachstanicus</i> Dobroch.	+	+	+
<i>Sc. Tabernaemontani</i> Gmel.	+	+	—
<i>Sc. littoralis</i> Schrad.	+	+	—
<i>Heleocharis eupalustris</i> Lindb.	+	+	—
<i>Phragmites communis</i> Trin.	+	+	+
<i>Lemna trisulca</i> L.	+	—	—
<i>L. minor</i> L.	+	—	—
<i>Polygonum amphibium</i> L.	+	—	—
<i>Nymphaea candida</i> Presl.	+	—	—
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	—	—
<i>Aldrovanda vesiculosa</i> L.	+	—	—
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	+	+	+
<i>M. verticillatum</i> L.	+	+	—
<i>Utricularia minor</i> L.	+	—	—
<i>Ut. vulgaris</i> L.	+	—	—
<i>Limnanthemum nymphoides</i> Link.	+	—	—
<i>Nitella hyalina</i> (DC) Ag.	+	+	—
<i>Tolypellopsis stelligera</i> (Mig.) Bauer	+	+	—
<i>Chara ceratophylla</i> Wallr.	—	+	+
<i>Ch. contraria</i> A. Br.	+	+	—
<i>Ch. foetida</i> A. Br.	+	—	—
<i>Ch. fragilis</i> Desv.	+	+	—
<i>Ch. intermedia</i> A. Br.	+	+	—
<i>Ch. kirghisorum</i> Lessing.	+	+	—
	43	24	7

* При составлении этой таблицы использованы также материалы автора по водоемам других районов Казахстана.

Заросли погруженной растительности — один из богатейших по населению биотопов в качественном и количественном отношении. При этом богатство водного населения находится в тесной зависимости от состава и структуры ассоциаций водных макрофитов.

2. Рдестово-харовые. Водоемы со слабо минерализованной водой (содержание солей не выше 3 г/л). Прибрежная растительность развита слабо; кроме тростника, в ней встречается частуха (*Alisma Loeselii*). Погруженная растительность состоит из рдеста гребенчатого (*P. pectinatus*) и харовых водорослей. Число встреченных видов водных макрофитов — 24.

Рдестово-харовые озера значительно беднее организмами и менее продуктивны вследствие специфичности основных биотопов. Заросли харовых дают очень большую фитомассу, но животное население их обычно бедно. Это объясняется, видимо, тем, что харовые водоросли, очень жесткие и ломкие, представляют неблагоприятный субстрат для прикрепления животных организмов, и кроме того, как это неоднократно нами наблюдалось, в зарослях харовых водорослей почти всегда имеется дефицит кислорода; часто в грунте присутствует сероводород. Сами харовые водоросли, как указано выше, повидимому, выделяют химические вещества, тормозящие развитие зародышей моллюсков в кладках, отложенных на этих водорослях.

3. Занихеллиеворуппиевые. Водоемы с сильно минерализованной водой (содержание солей более 3 г/л).

Иногда вода в этих озерах, горько-соленая на вкус, содержит до 50 г/л солей. Прибрежной растительности нет, или же она состоит из *Salicornia herbacea*. В воде — луга из руппии (*Ruppia maritima*) и занихеллии (*Zanichellia palustris*). Число встреченных видов водных макрофитов — 7.

Занихеллиеворуппиевые озера в смысле их хозяйственного использования никакого интереса не представляют.

Несомненно, что приведенными выше тремя типами озер не исчерпывается все разнообразие водоемов, и выделенные типы характеризуют только озера нижнего отрезка дельты. Дальнейшие исследования должны пополнить пробел и дать возможность построить стройную классификацию, основанную на данных не только современного состояния водоемов, но и их генезиса.

ЛИТЕРАТУРА

- Гуревич В. А. 1948. К вопросу о взаимоотношениях между водными растениями и эмбрионами пресноводных животных. ДАН СССР, т. LIX, № 3.
- Доброхотова К. В. 1948. Ассоциация высших водных растений, как фактор роста дельты р. Волги. Тр. Астрах. госзаповедника, вып. III.
- Зелинский Ф. Ф. 1912. Очерк растительности средней части Атбасарского уезда Акмолинской обл. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России, ч. II.
- Исаченко Б. Л. 1946. Запахи и привкусы воды. Природа, № 10.
- Капелькин В. Ф. 1945. Очерк растительности окрестностей оз. Денгиз и р. Терек-Аккан Атбасарского уезда Акмол. области. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России, ч. III, вып. 5.
- Масленев Ш. и Горбачев В. 1935. Кормовая ценность водной и прибрежной растительности для уток. Сов. птицеводство, № 8.
- Мессинев М. А. и Горбунова А. П. 1946. Процесс разложения макрофитов пресноводных озер и участие их остатков в формировании озерных иловых отложений. Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 5.
- Михайлова А. Н. 1938. К экологии и биологии рогоза. Тр. Астрах. госзаповедника, вып. III.
- Никольский Г. В. 1944. Биология рыб. Изд. Моск. об-на испыт. природы, М.
- Поляков П. П. 1941. Растительность дельты р. Или. Матер. исслед. растительности Казахстана, т. II. Тр. Казахст. филиала АН СССР, вып. 20.

- П т а ш и ц к и й М. И. 1913. Растительность бассейна нижнего течения р. Или в пределах Верненского уезда. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России, ч. II.
- Р а й к о в а М. А. 1925. Материалы по растительности озер Средней Азии. Бюлл. Среднеазиатского гос. ун-та, вып. 8.
- Р у б ц о в Н. И. 1941. Заметки о растительности дельты р. Или. Растительность Казахстана. Матер. исслед. растительности Казахстана, т. II. Тр. Казахст. филлала АН СССР, вып. 20.
- С е д е л ь н и к о в а А. П. 1910. Озеро Зайсан. Записки Зап.-Сиб. отд. Русск. геогр. об-ва, кн. XXXV.
- С м и р н о в В. В. 1912. Растительность в области рек Кара-су и Кон. Тр. почв.-бот. экспед. по исслед. колониз. районов Азиатской России, ч. II, вып. 11.
- Ш т е г м а н Б. К. 1946. К истории формирования дельты р. Или. Изв. АН Каз. ССР., сер. почв. № 3.

К. В. БЕКЛЕМИШЕВ**ПИТАНИЕ ХИЩНЫХ ЛИТОРАЛЬНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
И ИХ ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ С ПРОМЫСЛОВЫМИ
РЫБАМИ И ПТИЦАМИ***(Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ)***ВВЕДЕНИЕ**

Настоящая работа проводилась летом 1949 г. на Мурманской биологической станции Академии Наук СССР. Основной объект работы — хищные литоральные беспозвоночные, которых можно было подозревать в качестве конкурентов промысловых рыб или птиц (в первую очередь гаги) и вредителей промыслового моллюска — мидии. Данные по питанию рыб взяты полностью, а по питанию птиц — почти полностью из литературы. В частности, автором были использованы материалы из работ Н. Н. Горчаковской (1945) и В. М. Модестова (1941).

Для регулярных наблюдений над беспозвоночными были выбраны две основные площадки, расположенные вблизи биологической станции. Первая площадка подробно описана Т. П. Гурьевой (1948, стр. 109), вторая — представляет валунную россыпь в небольшой бухточке среди крутых скал, где обильны литорины, а баянусы малочисленны или отсутствуют вовсе (встречаются лишь на окружающих скалах). Прибойность на обеих площадках мало отличается.

В своей работе я пользовался советами и помощью Т. А. Матвеевой, В. Т. Черемисной, Н. А. Протопоповой и рад случаю выразить им свою признательность. Особую благодарность приношу своему научному руководителю — профессору Льву Александровичу Зенкевичу.

**1. СПЕКТРЫ ПИТАНИЯ РАССМАТРИВАЕМЫХ ГРУПП
ЛИТОРАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ**

На литорали кормятся все три рассматриваемые нами группы животных: хищные беспозвоночные¹, рыбы и птицы. Первая группа сама не является объектом промысла и с хозяйственной точки зрения представляет интерес потому, что некоторые из входящих в нее видов конкурируют с промысловыми животными. Однако из рассмотренных нами беспозвоночных не все оказались хищниками, а спектр питания многих хищников в основном не совпадает со спектром питания рыб и птиц.

¹ К хищникам я отношу лишь тех зоофагов, которые активно захватывают и поедают отдельных относительно крупных живых животных.

Для решения вопроса о пищевых взаимоотношениях литоральных беспозвоночных с рыбами и птицами надо сначала рассмотреть спектры питания этих групп.

А. Рыбы

Фактически единственной работой, содержащей сведения по питанию рыб на литорали наших северных морей, является статья В. И. Зацепина, Л. А. Зенкевича и З. А. Филатовой (1948). Авторы приводят суммарную диаграмму, показывающую значимость разных пищевых объектов в питании всех изученных видов рыб (в индексах наполнения). Из этой диаграммы (стр. 48, рис. 10) следует, что если принять значение гаммарид за 100, то значение других компонентов пищи рыб выразится следующими цифрами: *Macoma baltica* — 11,6; *Littorina saxatilis* — 8,6; *Mytilus edulis* — 6,2; *Priapulus caudatus* — 6,0; остальные — еще меньше. Молодь трески (*Gadus morhua*) и сайды (*G. virens*), а также бычки (*Myoxocephalus quadricornis*) и бельдюга (*Zoarces viviparus*) поедают почти исключительно гаммарид. Некоторое количество моллюсков и червей, приведенных в суммарной диаграмме, падает на долю эврифагов — камбалы (*Pleuronectes flesus*) и пикши (*Gadus aeglefinus*).

В питании пикши полихеты составляют 32,2%, гаммариды — почти 25%; кроме того, попадаются *Priapulus* и *Macoma*. В питании речной камбалы *Littorina saxatilis* составляет 35%; попадаются также личинки хирономид, гаммариды, мидии и *Priapulus*. И камбала, и пикша захватывают грунт и заметное количество подрослей (камбала — до 15%). Относительно района наших работ есть статья А. И. Булычевой (1948) по питанию камбал. Этот автор подтверждает способность *Pleuronectes flesus* потреблять разнообразный корм и предпочтительное питание этой камбалы мидией. Однако работа проведена по иной методике, и поэтому данные А. И. Булычевой несравнимы с данными В. И. Зацепина, Л. А. Зенкевича и З. А. Филатовой (1948). В. И. Зацепин (1939), приводя значительную литературу, показывает, что состав пищи рыб-эврифагов сильно изменяется в зависимости от состава бентоса кормовых районов. Однако на литорали рыбы поедают главным образом гаммарид, а остальные животные, вероятно, составляют в целом небольшой процент в пище этих рыб.

Б. Птицы

В пище птиц, связанных с литоралью, главное место занимают моллюски и баянусы. В пище же рыб баянусы совершенно отсутствуют. Для гаг (*Somateria mollissima* и *S. spectabilis*) основной пищей являются мидии (около половины рациона), а также литторины, баянусы, бокоплав (гаммарид поедают главным образом молодые птенцы, для которых, moreover, характерно в этот период питание преимущественно водорослями) и многие другие литоральные животные, но в небольших количествах (Горчаковская, 1945; Успенский, 1946; Cottam, 1939). Для хищных чаек, главным образом *Larus marinus* и *L. argentatus*, основной пищей тоже являются мидии и баянусы (Модестов, 1941). Чистик (*Cephus grylle*) поедает мидий и мелких брюхоногих, кулик-сорока (*Haematopus ostralegus*) — литторин и других брюхоногих и пластинчатожаберных, кулики (*Calidris maritima* и *Phalaropus lobatus*) — мидий, литторин, баянусов, гаммарусов (Горчаковская, 1945). В питании птиц наблюдается значительная географическая изменчивость. В этом убеждает хотя бы сравнение питания птиц на литорали Мурманского берега и Белого моря (Вино-

градов, 1950). Так, например, в питании мурманских птиц по сравнению с беломорскими гораздо большую роль играет балаянус и очень незначительную — перелес. Хотя приведенные данные не могут претендовать на полноту, но они все же дают общую картину питания птиц, кормящихся на литорали Восточного Мурмана.

В общем можно сказать, что рыбы на литорали поедают преимущественно гаммарид, а птицы — моллюсков и балаянусов.

В. Беспозвоночные

Поскольку нас интересует пищевая конкуренция литоральных беспозвоночных с бентоядными рыбами и птицами, мы должны рассматривать тех беспозвоночных, которые стоят с рыбами и птицами на одинаковом уровне в пищевых цепях, так как не может быть прямой пищевой конкуренции между организмами, стоящими на разных уровнях пищевой цепи. Это сразу исключает из рассмотрения всех мелких хищников, размер пищи которых определяется величиной порядка меньше 1 см. Ввиду сложности мы исключаем из рассмотрения вопрос о косвенной конкуренции при истреблении молоди пищевого животного (так как неизвестны точно другие губительные факторы и влияние личиночной смертности на численность взрослой части популяции).

Рассмотрим с этой точки зрения регулярно встречающихся в районе биостанции хищников и несколько видов, необоснованно подозревавшихся в хищничестве. К последним относятся *Nereis pelagica*, питающаяся водорослями (Беклемишев, 1950); виды рода *Gammarus* — всеядные и даже преимущественно растительноядные формы, играющие на литорали гораздо более важную роль как основной корм рыб, чем как их конкуренты; *Hyas araneus* — довольно редкий на литорали и питающийся в условиях Восточного Мурмана падалью, а также оба вида рода *Buccinum*, которые крупны и обильны на литорали, но тоже являются преимущественно некрофагами. *B. undatum* в природных условиях питается падалью: в наших опытах он не только не сверлил предлагаемых ему нормальных мидий среднего размера, но не ел и живых мидий, створки которых были открыты ножом, а съедал их только тогда, когда они погибали¹. *B. groenlandicum* тоже не может сверлить раковины, но в опыте поедал живых мидий с открытыми створками. Оба вида не пренебрегают и водорослями. Все эти виды конкурентами рыб или птиц быть не могут и поэтому исключены из дальнейшего рассмотрения.

Действительными хищниками, которые, однако, не оказались конкурентами рыб или птиц и поэтому также исключены из дальнейшего рассмотрения, являются следующие формы: все гидроиды (так как они слишком малы), *Actinia equina*, спектр питания которой частично совпадает с таковым рыб и птиц, так как она заглатывает мелких ракообразных (Gammaridae, Idotheidae), а также мидий и литторин, смываемых волнами с камней во время прилива (Кузнецов и Матвеева, 1948). Однако актинии, принадлежащие к группе хищников, подстерегающих свою добычу, питаются с большими перерывами. Даже несмотря на их обилие, актинии осуществляют очень незначительное выедание и практически ни с рыбами, ни с птицами не конкурируют. Крупные турбеллярии, вроде *Leptoplana* sp., многочисленные на каменистой литорали, все же слишком малы (около 1 см). Немертины обильны на литорали и достаточно крупны. Однако при этом

¹ Однако З. Г. Паленичко (1944, стр. 106) указывает, что на сублиторальных мидиевых банках *B. undatum* поедает мелких живых мидий.

виды рода *Lineus* не конкурируют ни с рыбами, ни с птицами из-за расхождения в спектрах питания; они поедают полихет (*Nereis*, *Nephtys*, *Harmothoe*) и, вероятно, энхитреид. У *Amphiporus lactifloreus*, питающегося гаммаридами и обитающего главным образом в кутах губ, совпадает с рыбами и спектр, и место питания. Однако осуществляемое им выедание не велико, и конкуренция его с рыбами очень слаба. Не конкурируют с рыбами и птицами и полихеты — *Harmothoe imbricata*, форма, обильная на литорали, но мелкая, и *Glycera capitata* — крупная, но слишком редкая, чтобы играть на литорали существенную роль. Брюхоногие из сем. Naticidae поедают главным образом *Macoma calcarea* и *M. baltica*, а также почти всех других моллюсков; однако Naticidae не образуют крупных и длительных скоплений на литорали и вряд ли существенно конкурируют с литоральными рыбами или птицами. *Aeolis papillosa* — крупная и не очень редкая форма, расходится с рыбами и птицами в спектрах питания, так как кормится актиниями.

Хищниками, реально конкурирующими с птицами, оказались гастропода — *Nucella lapillus* и морская звезда — *Asterias rubens*, которые заслуживают рассмотрения, так как они достаточно крупны и обильны на литорали.

Итак, из всех перечисленных видов лишь немногие конкурируют с рыбами или птицами. Практически с птицами могут конкурировать лишь специализированные моллюскоеды, вроде звезд или сверлящих гастропод, так как раковина спасает моллюсков (и отчасти усоногих) от поедания основной массой хищников-эврифагов. Крупные моллюски, вроде больших мидий, *Modiolus*, *Cyprina*, не могут быть съедены даже бентоядными рыбами (Зацепин, 1939).

Птицы-моллюскоеды избирательно потребляют мелких моллюсков, но и они должны иметь для питания моллюсками специальное устройство клюва (например, кулик-сорока — см. Д. Н. Кашкаров и В. В. Станчинский, 1940, стр. 643) и кишечного тракта (например, гаги и чайки — см. В. М. Модестов, 1941; Cottam, 1939). Усоногие ракообразные, приближающиеся в некоторых отношениях по жизненной форме¹ к мелким моллюскам, так же как эти последние, становятся специальной добычей хищников-моллюскоедов.

II. БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ МОЛЛЮСКООДЫ — КОНКУРЕНТЫ ПТИЦ

A. *Nucella lapillus*

1. Систематическое положение и распространение

Nucella lapillus — амфиатлантический бореальный моллюск из сем. Muricidae (Stenoglossa), распространенный по Мурману на восток до мыса св. Носа. Род *Nucella* (Bolten) Röding 1798 представлен несколькими видами в умеренных широтах северного полушария. Виды этого рода часто по традиции относятся к роду *Purpura*, что, однако, неправильно (Dall, 1916). В упомянутой работе Далль, опираясь на чисто конхнологические признаки, относит весь род *Nucella* на правах подрода к роду *Thais*. Это же название употребляли многие позднейшие авторы. Однако детальное исследование и, в частности, исследование ракул, привело к утверждению самостоятельности рода *Nucella* (Thiele, 1929, стр. 298). Это последнее

¹ Мы считаем, что к животным применим этот термин в том же понимании, в каком он используется в фитоценологии (Алехин, 1944, стр. 55).

название и вошло в литературу, хотя и до сих пор по отношению к нуцелле продолжает иногда применяться название «*Purpura*», обозначающее совершенно другую улитку.

2. Распределение по станциям

Нуцелла обитает на каменистых россыпях и пологих трещиноватых скалах с умеренной прибойностью, где взрослые моллюски держатся от нуля глубин до верхней границы фукоидов, а молодые — около нуля глубин. Молодые моллюски живут на нижней стороне камней, входя в основной массе в состав биоценоза *Microporella ciliata* (описан В. В. Кузнецовым, 1941), включая и обедненные варианты этого биоценоза. Покинуть россыпь нуцелла не может, так как вертикальные скалы и песчаные пляжи служат ей преградой и непригодны для заселения. Вследствие отсутствия у нуцеллы планктонных личинок, отдельные ее популяции оказываются практически изолированными друг от друга (Moore, 1936). При этом заселение новых россыпей и даже отдельно лежащих среди пляжа камней, видимо, происходит вследствие пассивного заноса молоди волнами¹. Отсутствие нуцеллы на скалах, вертикально поднимающихся из глубины, отмеченное уже Агерсборгом (цит. по Moore, 1936), очевидно, объясняется отсутствием здесь условий, необходимых для существования молоди: биоценоза *M. ciliata*, занимающего сублитторальные россыпи, и сильной прибойностью. При наличии сильной прибойности количество нуцелл падает даже на каменистых россыпях, где, казалось бы, для них достаточно убежищ для защиты от волн. Сильный прибой угнетает и весь биоценоз *Microporella ciliata* (Кузнецов, 1941). Количество нуцелл уменьшается на россыпях также по направлению к кутам губ, где прибойность уменьшается, причем в самых кутах нуцелла отсутствует вовсе. В этом отношении она подобна *Balanus balanoides*, который лишь немногим выносливее нуцеллы к падению прибойности. В кутах отсутствует и весь биоценоз *M. ciliata*, представляющий оптимальные условия для молоди нуцеллы.

Участки с оптимальными условиями для взрослых характеризуются следующим населением:

Характерные формы	Угнетенные формы
<i>Idothea granulosa</i>	<i>Idothea baltica</i>
<i>Caprella linearis</i>	<i>Caprella septentrionalis</i>
<i>Skenea planorbis</i>	<i>Cingula aculeus</i>
<i>Lacuna vineta</i>	<i>Lacuna pallidula</i>
<i>Ophelia limacina</i>	<i>Cirratulus cirratus</i>
<i>Rhodomenia palmata</i>	<i>Clava multicornis</i>
	<i>Ascophyllum nodosum</i>

Приведенный перечень форм в основном составлен по данным Т. П. Гурьевой (1948).

Жизненный оптимум нуцеллы лежит между III и IV степенями прибойности, по терминологии Е. Ф. Гурьяновой, И. Г. Закса и П. В. Ушакова (1925).

Распределение нуцеллы по россыпи в значительной степени определяется ее тигмотаксисом. Улитки собираются по щелям и уступам, ища защиты от действия прибоя в двугранных углах. Это тем более необходимо, что раковина нуцеллы плохо противостоит смывающему действию волн, особенно на гладких вертикальных скалах, где нуцелла поэтому и не встречается. Следует отметить ее отрицательное отношение к фукоидам: даже

¹ Такие изолированные колонии мне приходилось наблюдать в районе работ.

попадая во время отлива под их полог, нуцелла избегает подниматься на растение и никогда сама активно в заросли не проникает.

При общей малой своей подвижности нуцеллы из мест скопления далеко не расползаются. Вероятно, это и является одной из причин того, что нуцелла распространена по россыпи неравномерно, образуя отдельные «стада», между которыми плотность ее поселения незначительна. Другая причина неравномерности распределения — упомянутый выше тигмотаксис. Третьей причиной является привлечение нуцеллы скоплениями добычи (балабус, мидия). Не имея совершенных дальностных рецепторов, нуцелла ползет наугад, пока не нападет на скопление добычи, где остается и поедает добычу подряд, не совершая больших миграций, пока не выест все кормовое пятно.

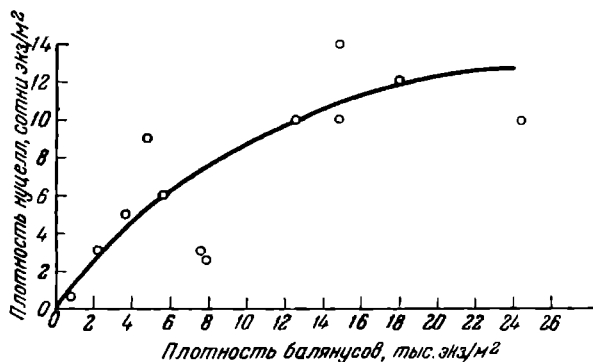


Рис. 1. Соотношение плотностей населения нуцелл и балабусов

(по материалу 12 проб с площади 0,1 м²)

Медленнодвигающийся и медленно реагирующий хищник, питающийся еще менее подвижной добычей и находящийся ее фактически наугад, может прокормиться и существовать как вид только за счет животных, образующих массовые скопления. Поедание неподвижной жертвы, защищенной в связи с своей неподвижностью крепкой раковиной, занимает много времени (см. стр. 284) и вызывает задержку нуцеллы на месте нахождения добычи.

Таким образом, постоянные скопления мидий и балабусов действуют как ловушки, задерживая на себе большее или меньшее количество нуцелл¹. Количество задерживающихся хищников пропорционально плотности поселения добычи (найденный нами коэффициент корреляции плотности балабусов с плотностью нуцелл равен $+0,89 \pm 0,06$; см. рис. 1) и площади ее скопления. Чем больше периметр площади скопления добычи, тем легче ползающим нуцеллам наткнуться на это скопление и тем большее количество их на него привлекается. При условии, что кормовое пятно оказывается в зоне обитания какого-нибудь «стада» нуцелл, плотность последних может достигать до 1000 экз./м² при биомассе до 2 кг/м². В противном случае кормовое пятно не привлекает к себе столь большого количества нуцелл (на рис. 1 точки, соответствующие значению плотности нуцеллы, ложатся справа от кривой).

Полное выедание данного поселения мидий или балабусов вызывает у нуцелл новые поисковые миграции. Однако из-за медленности реакции

¹ Мур (Moore, 1938) указывает на прекращение попыток молодых подопытных нуцелл выползти из приливо-отливного бассейна после помещения в него камня с балабусами (речь идет о молоди, уже вышедшей на литораль).

нуцеллы расползаются не сразу, и некоторое время может еще сохраняться повышенная их плотность, не соответствующая оставшейся плотности поселения добычи. Расползающиеся улитки попадают на соседние скопления добычи, где снова задерживаются. Это явление мне пришлось наблюдать на скоплениях баянусов на одной из основных площадок, выбранных для наблюдений на берегу пролива (первая площадка).

Для привлечения медлительных нуцелл скопление добычи должно быть длительным (например, щетка мидий). Литторины образуют менее постоянные скопления, чем мидии и баянусы: ввиду этого корреляция между плотностями поселения литторин и нуцелл, полученная для участков россыпи, где литторины являются единственной пищей нуцелл (например, на нашей второй площадке), цепелка и статистически не достоверна ($r = +0,41 \pm 0,33$). Образующиеся же на отмирающих питчатках эфемерные скопления литторин с наивысшей плотностью около 40 000 экз./м² не успевают привлечь к себе нуцелл.

Привлечение нуцелл скоплениями добычи отмечалось и раньше. Так, Колтон (Colton, 1916), рассматривая вертикальное распределение нуцелл на фауне скал, констатирует два резких максимума ее численности: в зонах *Balanus* и *Mytilus*. При этом максимумы плотностей нуцеллы и обеих ее жертв совпадают между собой. Однако у Колтона учет проведен недостаточно точно и абсолютные цифры не приведены.

3. Спектр питания

Молодые нуцеллы, живущие в сублиторали на нижней стороне камней, поедают *Spirorbis*, *Cingula* и *Turtonia*. Достигнув размера 8—10 мм, они поднимаются на литораль, где и переходят к питанию мидиями, баянусами и разными видами литторин (Moore, 1938). Кроме того, мною констатированы единичные случаи поедания взрослыми нуцеллами *Musculus discors* juv. (в природе) и *Verruca strömia* (в опыте). Для некоторых пунктов побережья Атлантики, кроме мидий и баянусов, в качестве пищевых объектов нуцеллы указаны *Chthamalus stellatus*, *Patella vulgata*, *Littorina littorea*, *Gibbula cineraria* и *G. umbilicalis* (Ankel, 1936; Moore, 1938). Из числа этих видов на Восточном Мурмане встречается *L. littorea*, но случаев поедания ее нуцеллой мной не обнаружено (возможно, из-за редкости этой литторины). Довольно близкую к пателле *Acmaea testudinalis* нуцеллы совершенно не поедают (ни в природе, ни в условиях опыта). Каннибализм у нуцеллы не наблюдается, хотя в природе часты попытки сверления особей своего вида: такие же случаи сверления себе подобных особей, не доводимые, однако, до конца, описывают и многие другие авторы¹. Иногда одна и та же нуцелла несет на своей раковине следы нескольких неудачных попыток сверления особями того же вида. Неудачи эти, видимо, объясняются толщиной и твердостью раковины нуцеллы, делающей ее недоступной для других моллюсков, за исключением наттид. Мне приходилось находить раковины нуцеллы, выденные наттидой.

Ни в природе, ни в условиях опыта нуцелла не ест падаль и растительной пищи. Однако при вскрытии нескольких нуцелл мне удалось найти в одной из них незначительное количество водорослей. Вероятно, они составляли содержимое кишечника литторины и вместе с последней были съедены нуцеллой. Далль (Dall, 1916) также пишет, что тихоокеанские виды *Nucella*, вероятно, могут случайно поглощать с добычей некоторое количество водорослей. Один раз ему удалось видеть несколько нуцелл

¹ Анкель (Ankel, 1936) утверждает наличие эффективного каннибализма у нуцеллы в искусственных условиях.

(вид не указан), поедающих слегка подгнившую рыбу. Следует отметить, что тихоокеанские виды значительно отличаются по питанию от *Nucella lapillis*, поедающая лишь самых мелких моллюсков асцидий и яйцевые капсулы гастропод. Сверления более крупных моллюсков тихоокеанскими нукеллами Далль не наблюдал ни разу.

4. Интенсивность питания

Интенсивностью питания мы, согласно В. В. Кузнецову (1946а), называем отношение веса съеденной за сутки пищи к весу самого животного. Опыты по изучению питания велись в садках с естественным приливно-отливным ритмом, описание которых дано у В. В. Кузнецова (1946б). Садки помещали в «зоне *Fucus vesiculosus*». По Кузнецову, условия в таких садках не отличаются от условий окружающей среды. Подопытные нукеллы были разделены на 3 размерные группы: 14—20 мм (средний вес — 0,803 г), 20,1—27 мм (средний вес — 1,832 г) и 27,1—34 мм (средний вес — 3,186 г). Сублиторальная молодь (размерами менее 14 мм) в опыт не шла ввиду указанных выше возрастных различий в питании, исключавших прямую конкуренцию с промысловыми рыбами и птицами. Для каждой размерной группы опыты ставились отдельно. Каждый опыт ставился с 10 нукеллами соответствующего размера. Продолжительность опыта — 5 суток. Пища, состоявшая из баянусов и мидий, давалась в количестве, значительно превосходящем 5-дневную потребность нукелл. Если давать пищу в количестве, равном 5-дневной потребности, или еще меньшим, то улитки, съев около 90% пищи, перестают есть. Это объясняется тем, что, уменьшая плотность поселения своей жертвы при ее выедании, нукеллы уменьшают вероятность самой встречи с добычей и наконец сводят эту вероятность к нулю. Данные по питанию в этом случае получаются заниженными.

После опытов раковинки съеденных нукеллой жертв взвешивали. Предварительно был определен процент, который составляет раковина от общего веса тела у половозрелых мидий и баянусов; он равен соответственно 62,1 и 62,8%. Исходя из этих данных, рассчитывали вес их мягких частей. В настоящей работе все цифры по интенсивности питания и рационом животных означают вес именно мягких частей, а не общий вес съеденной добычи.

Интенсивность питания нукеллы чрезвычайно изменчива. У одних и тех же улиток, при одинаковом корме и при постоянстве прочих условий, она может отличаться в двух смежных опытах в 10 раз, хотя обычно разница меньше. В природе нукеллы питаются с перерывами. Так, на скоплениях баянусов в каждый данный момент питается в различных случаях от 20 до 80% присутствующих там нукелл. На перерывы в питании и вообще в активности нукеллы указывает и Фишер-Пьетт (Fischer-Piette, 1935), связывая эти перерывы с неблагоприятными условиями. Большие или меньшие перерывы активности известны и для других прозобранхий, например для *Vuccinum* и для *Busycon* (Magalhaes, 1948). В силу изменчивого характера питания нукелл данные по интенсивности их питания оказываются очень колеблющимися. Поэтому вычисленные величины интенсивности питания не могут претендовать пока на большую точность и характеризуют лишь порядок величин. На рис. 2 сопоставлены размеры нукелл и интенсивность их питания. Полученные результаты дают картину падения интенсивности питания у старших возрастов. Вероятность того, что различия в интенсивности питания смежных возрастных групп достоверны, равна 0,9. Однако совпадение в характере возрастных изме-

нений для двух разных пищевых объектов значительно повышает доказательность данных. Падение интенсивности питания у старших возрастов отмечает и В. В. Кузнецов (1946а) для *Littorina saxatilis*, *L. obtusata*, *Lacuna pallidula* и *L. vineta*.

Нуцеллы не прекращают питания при отливе; осушение лишь ограничивает их подвижность. Однако при содержании в садках без приливно-

отливного ритма интенсивность питания мидиями увеличивается. Хотя разница, видимо, достоверна, но точное количественное ее выражение пока дано быть не может.

5. Отношение к разным пищевым объектам

Как видно из рис. 2, излюбленной пищей нуцеллы является живущий в верхних зонах литорали *Balanus balanoides*. Интенсивность питания одними баянусами может достигать 0,053 и иногда превышать интенсивность питания одними мидиями в три раза. При одновре-

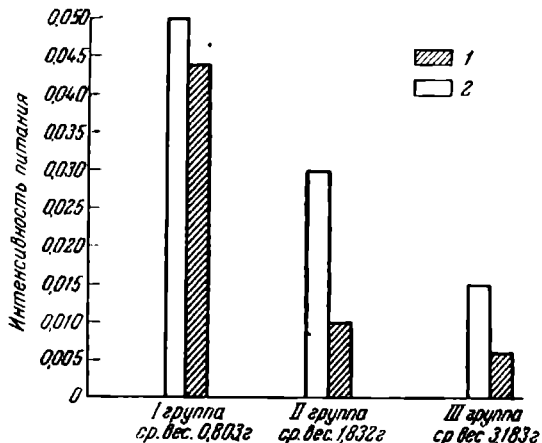


Рис. 2. Интенсивность питания разных размерных групп нуцеллы мидиями и баянусами (экспериментальные данные)

1 — мидия; 2 — баянус

менном кормлении нуцелл и мидиями, и баянусами интенсивность питания последними в 33 раза превышает интенсивность питания мидиями. Этим в значительной степени объясняется отмеченный разными авторами (Fischer-Piette, 1935; Moore, 1938) факт относительно слабой поврежденности мидий, когда они образуют отдельные пятна среди поселений баянусов. Мур склонен объяснять это явление медленностью привыкания нуцеллы к новому виду пищи (в данном случае к мидии). Однако указанные случаи у этого автора достаточно не проанализированы. Следует заметить и то, что мидии, постоянно живущие среди баянусов, не являются для нуцелл новой пищей. Наши наблюдения на Восточном Мурмане не подтверждают приведенного выше мнения Мура.

Нуцеллы начинают поедать сеголеток *B. balanoides* только с середины августа, когда последние достигают примерно 5 мм в диаметре. Нуцелла выедаст баянуса, всовывая хобот между створками крышечки. Часто она съедает рачка целиком, и тогда его конечности могут быть найдены в ее кишечнике. Однако у побережья штата Мэн, по данным Колтона (Colton, 1916), нуцеллы сверлят баянусов так же, как и моллюсков.

В более низких зонах литорали нуцелла питается мидией (*Mytilus edulis*). Иногда мидия является единственной пищей нуцеллы (Ankel, 1936; Moore, 1938). Однако на Восточном Мурмане нуцеллы питались одними мидиями лишь при отсутствии других видов добычи. Нуцеллы питаются мидиями всех размеров, раздвигая или просверливая их створки. Определенного места сверления нет. По Анкелю, сверление мидиевой створки занимает около двух дней; однако в наших садках молодые мидии оказывались просверленными в более короткий срок. Иногда нуцелла, начавшая сверлить мидию, не доводит сверление до конца и выедаст жертву,

раздвинув ее створки. Особенно часты случаи такого неоконченного сверления у самого сифонального края мидии, где раковина наиболее тонка. Чем мельче нуцелла, тем чаще она сверлит, а не раздвигает створки жертвы: в условиях опыта нуцеллы размером от 14 до 20 мм прибегали к сверлению в 47,3% случаев, размером от 20,1 до 27 мм — в 20,8%, а размером от 27,1 до 34 мм — лишь в 14,3%.

Вопрос о постоянстве питания каждым из двух основных пищевых объектов — баянусом и мидией — помогает решить описанная Муром (Moore, 1936) зависимость цвета раковины нуцеллы от состава ее пищи. При питании баянусами раковина у нуцеллы светлая, при питании мидиями — бурая или малиновая. Перемена объекта питания сказывается на изменении цвета нарастающей части раковины обычно не менее чем через 6 месяцев. Этот срок подвержен значительным колебаниям в обе стороны. В районе Мурманской станции на скоплениях мидий и баянусов примерно 80% кормящихся там нуцелл окрашено в цвет, соответствующий виду добычи. Судя по этому, не более чем 20% нуцелл, обитающих в этом районе, сменили объект питания в течение последних месяцев (около полугодя), т. е. в течение сезона, когда производился учет, и у них еще не успел измениться цвет нарастающей части раковины. У основной же массы нуцелл состав пищи не изменялся с прошлого сезона.

При отсутствии баянусов (например, в кутах маленьких каменистых бухточек, вроде нашей второй площадки) нуцелла переходит в верхних отделах литорали на питание литторинами. А так как нуцелла к скоплениям литторин не приурочена, то может создаться впечатление об отсутствии в этих местах всякой связи между количеством нуцеллы и количеством ее добычи (см., например, Кузнецов, 1947). Мидии в этих местах тоже не образуют больших скоплений (стр. 288), в связи с чем и скопления здесь нуцелл не замечены.

В условиях опыта нуцеллы поедают литторин очень неохотно, ввиду чего интенсивность питания нуцелл литторинами мною не вычислена. Единичные попытки сверления большей частью не доводились до конца. Обычно нуцеллы, даже начавшие на свободе сверлить литторин, вскоре после пересадки в кристаллизатор бросали их и стремились выползти на поверхность. Аналогичные данные приводит Магэлис (Magalhaes, 1948) для *Busycos*, который упорно не ест при содержании его в маленьких сосудах, но начинает есть в крупных. Видимо, тут играет роль объем воды, приходящийся на одну улитку.

В природе нуцелла атакует литторин всех размеров (даже крупнейшей себя), причем просверливает их раковину сверху на любом обороте. Сверление снизу или высасывание литторины через устье наблюдается крайне редко, да и то по отношению к мелким особям литторин (около 4 мм). На такие случаи указывает и Анкель (Ankel, 1936). Если отверстие просверлено неудачно, слишком близко к краю раковины, так что литторина может втянуться, нуцелла сверлит повторно, иногда 2—3 раза, пока не добьется успеха. Сверление (при содержании в кристаллизаторе) занимает не менее 12—14 часов, а высасывание — еще столько же. Жертву выедают целиком, так что от нее остается лишь раковина и крышечка.

Во время экскурсий мы отбирали литторин у питающихся нуцелл и определяли вид добычи. В 94,6% случаев (из 180 экз.) это были *Littorina saxatilis* (Oliv.), в 4,3% случаев — *L. obtusata* (L.) и в 1,1% — *L. palliata* (Say); последний вид в районе биологической станции вообще довольно редок. *L. obtusata* питается главным образом фукусами (Кузнецов, 1946а) и встречается преимущественно на них; нуцелла же фукусов избегает. Поэтому вероятность встречи нуцелл с *L. obtusata* невелика и процент

нуцелл, поедающих *L. obtusata*, очень мал. *L. saxatilis* к фукусам безразлична: процент *L. saxatilis*, находящихся на фукусах, примерно равен проценту покрытия камня фукусами (наблюдения на второй площадке). Поэтому, хотя основная масса этого вида держится выше, чем нуцелла, встречи хищника с добычей достаточно часты. Кроме того, *L. saxatilis* совершают миграции из «зоны *Littorina saxatilis*» в нижние зоны и обратно, что подтверждается, в частности, систематическими находками в «зоне *Littorina saxatilis*» (где нуцелл нет) литторин, несущих следы неоконченного сверления нуцеллой (это легко обнаружить, так как отверстие, оставляемое нуцеллой, имеет специфичный вид).

Итак, по значению в питании нуцеллы основные ее пищевые объекты располагаются следующим образом (в порядке убывающего значения): баянус, мидия, литторина. Литторины служат замещающей пищей при отсутствии баянусов и мидий. Случаи нападения нуцелл на литторин среди поселений баянусов представляют собой величайшую редкость. Однако мелкие и хилые баянусы, иногда встречающиеся в малом количестве на тех участках, где нуцеллы в основном питаются литторинами, обычно подвергаются нападению нуцелл. В нижних горизонтах литорали нуцеллы постоянно поедают мидий, которые практически являются единственным пищевым объектом нуцелл, так как другой обильный там вид — *Astaea* — они не поедают.

6. Рационы и выедание

Перед изложением данных по рационам нуцеллы и по выеданию ею популяций разных видов ее жертв необходимо отметить два обстоятельства: 1) нуцелла питается с перерывами, но при вычислении рационов на основании интенсивности питания (по 5-дневным опытам) эти перерывы не учитывались, и рационы являются, таким образом, максимальными; 2) при вычислении рационов мы исходили из допущения, что нуцелла питается в течение всего сезона одним видом добычи. Однако это не совсем так, хотя спектр питания для отдельных «стад» нуцеллы, видимо, довольно постоянен. Нарушение монофагии данного «стада» уменьшает выедание им основного пищевого объекта, что тоже не поддается точному учету, и данные получаются завышенными. С другой стороны, возможно, что в условиях садка нуцеллы несколько угнетены и съедают меньше, чем могли бы съесть в более благоприятных условиях. В таком случае это может явиться некоторой поправкой к указанному завышению рационов.

В ы е д а н и е мы определяем как процент, который составляют съеденные на данный момент особи от первоначального населения данной площади. **П о т р е б л е н и е** — количество съеденных мягких частей этих особей (в весовых единицах). **Р а ц и о н** — вес съедаемой в единицу времени пищи безотносительно площади, с которой выедана добыча.

Приведем месячные рационы для одной нуцеллы по размерным группам:

Размер- ные группы нуцелл	Высота раковины нуцелл (в мм)	Мидии (вес в г)	Баянусы (вес в г)
I	14—20	1,05	1,23
II	20,1—27	0,54	0,75
III	27,1—34	0,57	1,44

Эти данные показывают, что рационы минимальны во второй размерной группе, тогда как интенсивность питания продолжает убывать с возрастом. Дело в том, что на величину рациона влияет интенсивность питания, а следовательно, и размер особи (так как интенсивность питания есть вес потребленной за сутки пищи, отнесенной к весу хищника). В первой группе хищник на 1 г своего веса потребляет так много пищи, что и при малом весе рацион его велик. Во второй группе интенсивность питания резко падает, и падает рацион. В третьей группе малая интенсивность питания компенсируется большим весом хищника, в результате чего величина рациона повышается по сравнению с рационом второй группы.

При поедании литторин, интенсивность питания которыми для нуцелл не вычислена, месячный рацион одной нуцеллы очень приблизительно определяется величиной 0,63 г. Для вычисления рациона надо знать средний вес литторин (90 мг) и процент нуцелл (около 25%), питающихся в каждый данный момент литторинами на участке, где литторины являются единственной пищей нуцелл; последнее дает возможность установить, сколько раз в месяц происходило питание литторинами (около 7 раз), считая, что поедание одной литторины занимает около суток.

Для расчета потребления нуцеллами основных видов добычи с 1 м² нами была определена средняя плотность поселения нуцелл на скоплениях каждого вида добычи и процент, который составляет в популяции нуцелл каждая размерная группа.

Средняя плотность нуцелл	экз./м ²
на баянусах	713
» мидиях	625
» литторинах	13

Разница между плотностями нуцелл на мидиях и на баянусах вследствие больших колебаний плотности статистически недостоверна. Различие же между плотностями нуцелл на литторинах, с одной стороны, и на мидиях и на баянусах — с другой — вполне достоверно. Первая размерная группа составляет 34,8% популяции нуцелл, вторая — 56,1%, третья — 9,0%. Общее потребление пищи падает от первой размерной группы к третьей, так как последняя составляет малый процент популяции.

Вычисленное на основании этих данных месячное потребление с 1 м² оказалось равным (в г):

на поселении баянусов . .	698,1
» » мидий	450,9
среди литторин	8,2

Учет питания в природных условиях дает величины того же порядка. Например, к середине августа с первой основной площадки было выедено в среднем 77% баянусов, что составляет не менее 772 г с 1 м². Вероятно, это составляет суммарное выедание с начала сезона активности нуцелл, т. е. с апреля. Дело в том, что домик выеденного нуцеллой баянуса в значительной мере теряет свою механическую прочность. Прежде всего выпадают и уносятся отливом оперкулярные створки, позднее распадаются и остальные его части. Одиночный баянус может быть сразу оторван нуцеллой от субстрата и в этом случае не может быть учтен. Однако на густых поселениях, где домики баянусов спаяны боковыми стенками, уносятся только оперкулярные створки, сами же домики остаются. Разрушение их происходит постепенно в течение долгой и бурной зимы, и к весне их

остается, видимо, немного. Практически допустимо считать, что все обнаруженные пустые домики баянусов были опустошены в течение данного лета.

Из авторов, исследовавших питание нуцеллы, о выедании баянусов писал Мур (Moore, 1938), многократно очищавший опытные площадки с баянусами от нуцелл. Однако последние напоздали снова и в результате выели за год в разных местах от 21 до 35% всех баянусов. Процент этот ниже нашего в результате проводившейся Муром борьбы с нуцеллами, но все же довольно высок.

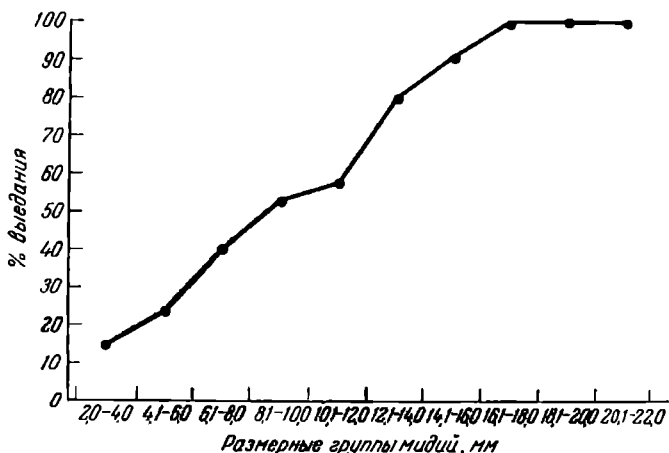


Рис. 3. Зависимость выедания нуцеллой мидий от возраста последних на примере пробы, взятой из мидиевой щетки (200 экз.)

Нуцелла одинаково относится к баянусам разного размера, начиная с баянусов диаметром 5 мм. Более мелких, недавно осевших баянусов нуцелла не выедает вообще.

Мидии на первой площадке сильно угнетены (наибольшую численность имеет размерная группа 10—12 мм) и расположены отдельными небольшими скоплениями, к которым и приурочены скопления нуцелл. Поскольку раковины мидий гораздо устойчивей ракушек баянусов, по отношению к раковинам мидий трудно утверждать, что они успеют разрушиться или быть снесенными в сублитораль за зиму. Скажем только, что нуцеллы, сидящие на отдельном скоплении мидий, могли бы произвести обнаруженное выедание и за текущий сезон. Выедание это показало на рис. 3 и 4¹. В среднем к третьей декаде августа оно составило 52% популяции (по пробе в 200 экз.). Пример почти полного истребления мидий нуцеллами приводит Фишер-Пьетт (Fischer-Piette, 1935).

Наблюдается увеличение процента выеденных мидий по мере увеличения их возраста (рис. 3). Это указывает на безразличное отношение нуцеллы к размеру жертвы: чем старше мидия, тем больше вероятности, что она будет съедена нуцеллами. Следует помнить, что нуцелла ползет наугад, пока не натолкнется на добычу. Иногда две нуцеллы натапливаются

¹ Потребление мидий не приводится за неясностью срока, в течение которого они были съедены. Кроме того, и пересчет на 1 м², вообще условный для россыпи, где естественной мерой был бы 1 дм², не имеет смысла для мелких изолированных скоплений мидий.

с двух сторон на одну и ту же крупную мидию, сверлят и выедают ее каждая со своей стороны. Вряд ли, однако, при одинаковом порядке величины хищника и добычи увеличение размеров мидий значительно увеличивает вероятность встречи с ними нуцелл.



Рис. 4. Процентный состав живых (1) и съеденных нуцеллой (2) мидий в мидиевой щетке (проба 200 экз.) по размерным группам

Не таково отношение птиц к мидиям разных размеров. В их желудках (например, у чаек) обычно находят более или менее расклеванных мелких моллюсков длиной около 2 см. Однако возможно, что иногда и у нуцеллы проявляется избирательная способность по отношению к мидиям, а именно у самых мелких молодых особей, еще не могущих просверлить толстую створку и атакующих мелких мидий.

7. Степень выедания

После установления рационов и выедания естественно встает вопрос о «радикальности» этого выедания, т. е. о том, могут ли нуцеллы при благоприятных для этого условиях подорвать свою пищевую базу настолько, чтобы сделать невозможным свое собственное существование. Для ответа на этот вопрос надо рассмотреть, как расположены по отношению друг к другу основные места обитания добычи и хищника.

Эти взаимоотношения представлены на рис. 5, данные для которого заимствованы из статьи Т. П. Гурьевой (1948). По абсциссе отложена прибойность, по ординате — максимальные биомассы мидий, баянусов и нуцелл на 1 м² (для нуцелл масштаб увеличен для наглядности в 100 раз). Римскими цифрами — I, II, III — обозначены номера площадок Т. П. Гурьевой в порядке возрастания прибойности, причем II площадка соответствует нашей первой; площадки 0 и IV — по данным Т. А. Матвеевой (1948, стр. 239), для мидий на сильном прибое (IV) и в куту губы (0).

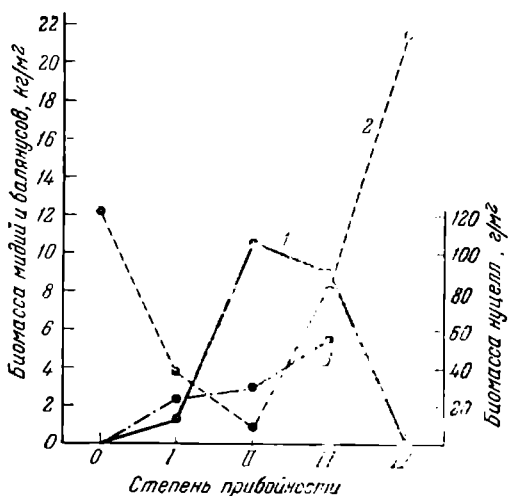


Рис. 5. Зависимость количества мидий, баянусов и нуцелл от прибойности (объяснение в тексте)

1 — нуцелла; 2 — мидия; 3 — баянус

Как видно из графика (рис. 5), количество баянусов падает с уменьшением прибойности (минимумы прибойности для нуцеллы и баянуса примерно совпадают). Мидии имеют два максимума — на сильном и слабом прибое. Это согласуется с данными Колтона (Colton, 1916) об увеличении числа темноокрашенных нуцелл на сильном и слабом прибое. Из работы Мура (Moore, 1936) известно, что темный цвет нуцелл зависит от питания мидиями. Следовательно, в отношении мидий, как и других поедаемых нуцеллой организмов, с увеличением их количества увеличивается их удельный вес в питании нуцеллы. Но поскольку нуцелла связана со средней прибойностью, максимум ее численности резко расходится с максимумами обоих видов добычи. Следовательно, главные скопления добычи находятся в безопасности от нуцеллы, и подрыва ее пищевой базы быть не может. И мидии, и баянусы имеют планктонных личинок. Поэтому население опустошаемых нуцеллой участков литорали поддерживается благодаря заносу личинок из других мест. Основные скопления мидий и баянусов, недоступные для нуцеллы, могут обеспечить, таким образом, возобновление периферических популяций своих видов даже при очень полном их выедании.

8. Биоценоотические связи с другими видами

Взрослые нуцеллы не только входят в состав зональных сообществ *Balanus balanoides* и *Mytilus edulis*, но и распространены по всей литорали, как большинство подвижных хищников, которые не бывают узко приурочены к какому-нибудь одному сообществу (В. Н. Беклемишев, 1927; Magalhaes, 1948). Являясь членом отдельных зональных сообществ (например, сообществ *Mytilus* или *Balanus*), нуцелла симморфологически способствует их объединению в сообщества высшего порядка (в данном случае — в архитектурный комплекс¹ каменистых россыпей со средней прибойностью, некоторые компоненты которого перечислены на стр. 280). Кроме того, она объединяет зональные сообщества и симфизиологически, так как мидия и баянус на этих россыпях связаны друг с другом через нуцеллу косвенными трофическими связями (классификация биоценологических связей по В. Н. Беклемишеву, 1951). Например, большое количество баянусов спасает мидий от выедания. Подробно об этом пишет Фишер-Пьетт (Fischer-Piette, 1935, стр. 175), который после изложения большого фактического материала и установления² предпочтения баянусов нуцеллой приходит к выводу, что с появлением баянусов мидии оказались защищены от истребления. Взаимоотношения баянусов и мидий он рассматривает как косвенное воздействие в смысле предохранения от полного истребления.

Однако описанные здесь взаимоотношения мидии и баянуса существуют лишь на указанных россыпях, где есть нуцелла. К основным местам обитания мидий и баянусов, куда нуцелла не проникает, изложенное неприменимо.

Влияние баянусов через нуцелл на ход численности мидий — лишь небольшой пример серьезной роли косвенных связей, возникающих между массовыми формами разных сообществ вследствие наличия подлижных хищников.

¹ Архитектоническим комплексом мы, следуя терминологии геоботаников, называем закономерное и в известных условиях закономерно повторяющееся сочетание нескольких сообществ, тогда как в литературе слово «комплекс» часто употребляется как синоним любого сообщества (см. также В. Н. Беклемишев, 1931, стр. 281—282).

² Чисто качественно, без применения в работе количественного учета.

Примерами такого рода косвенных трофических связей (защита от поедания) изобилует литература по экологии позвоночных и питанию рыб.

Массовые виды внутри биоценозов могут и не нуждаться друг в друге, но в них обычно нуждаются сопутствующие им формы. Таковы, например, взаимоотношения нуцеллы и *Buccinum groenlandicum*. *B. groenlandicum*, не могущий самостоятельно сверлить раковины, в нижней части литорали часто сопутствует нуцелле, встречаясь обычно скоплениями по несколько особей. На мидисных щетках он, по нашим наблюдениям, может доедать остающиеся от нуцеллы объедки. При сверлении мидий нуцелла оставляет жертву недоеденной примерно в 5% случаев. Тут между нуцеллой и *B. groenlandicum* имеется косвенная трофическая связь: первый организм облегчает доступ к добыче второму. Вообще пищевые цепи являются наиболее наглядной формой биоценологических связей (трофические связи).

Когда в пищевую цепь вместо нуцеллы включаются птицы, наглядными делаются еще более широкие цепотические связи, так как птицы не ограничены в своих передвижениях одной лишь каменистой россыпью. Их кормовые площади полностью включают в себя кормовые площади нуцеллы. В этих условиях совпадение спектров питания многих птиц, в том числе гаги, со спектром питания нуцеллы может делать последнюю на некоторых участках их серьезным конкурентом.

Б. *Asterias rubens*

Asterias rubens встречается летом в нижних горизонтах литорали, уходит на зиму в сублитораль (Кузнецов и Матвеева, 1948). Обычно на литорали звезд можно видеть поедаящими мидий и литторин (*L. saxatilis* и *L. obtusata*), иногда даже по две жертвы сразу. Могут они поедать также *Nucella* и *Buccinum*, и, вероятно, любую животную пищу.

На Восточном Мурмане *Balanus balanoides* в природе для звезд недоступен (в отличие от Белого моря, где звезды поднимаются на литораль выше, чем на Мурмане, и балинус оказывается для звезд доступен и поедается ими в естественных условиях¹). В опыте при содержании звезд в ванне, в условиях, исключавших влияние приливо-отливного ритма, балинусы поедались слабо: за одни сутки звезда съедала в среднем 2—3 балинуса. Каннибализм среди звезд наблюдался лишь при отсутствии всякой другой добычи. Интенсивность питания мидиями оказалась равной $0,035 \pm 0,002$, что примерно совпадает с интенсивностью питания нуцеллы. Среднесуточный рацион одной звезды равен 3,2 г, а среднемесячный — 96 г. Между 80 и 100 г должно колебаться и среднее потребление мидий звездами с 1 м² за месяц (при наличии благоприятных условий, в частности при изобилии добычи)².

Птицы при собирании мидий не связаны специально с нижними зонами литорали, к которым приурочена звезда, так что их кормовые площади значительно расходятся по вертикали. Конкуренция между чайками и звездами из-за морских ежей в нижней части литорали, вероятно, невелика: встречаемость иглокожих всех видов в погадках чаек не превышает 5% (Модестов, 1941). Острой конкуренции между звездой и птицами не может быть еще и потому, что звезды на литорали немногочисленны и потребляют значительно меньше пищи, чем, например, нуцелла.

¹ По нашим наблюдениям в 1948 г. на о-ве Лодейном в Кандалакшском заливе.

² По отношению к звезде также справедливы замечания, сделанные на стр. 286 по поводу нуцеллы.

III. ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РАССМАТРИВАЕМЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ С РЫБАМИ И ПТИЦАМИ

Мы считаем возможным говорить о пищевой конкуренции двух видов при хотя бы частичном совпадении их спектров питания, сроков питания и кормовых участков. Если нет хотя бы одного из этих трех факторов, то и конкуренции нет. Однако в случае наличия значительных миграций хищников или добычи из этого правила могут быть исключения. В частности, могут не совпадать сроки питания видов, и, тем не менее, между ними возможна конкуренция. Тут мы имеем в виду расхождение во времени не по часам суток, а по календарным срокам, если при этом имеет место нехватка корма для одного вида как следствие опустошения кормовой базы другим видом, уже кончившим здесь питаться.

К таким случаям конкуренции относится, например, выедание каленуса гребневыми, лишающее пищи сельдей, которые приходят в тот же район после гребневиков (Зенкевич, 1947, стр. 70—71). В данном случае разрыв конкуренции во времени является следствием миграции обоих хищников, причем один из них, придя на место кормежки, находит свою пищевую базу уже подорванной другим конкурентом. При этом первый из приходящих на кормежку организмов от этой конкуренции не страдает, а страдает лишь второй. Вред от конкуренции оказывается обоим при питании двух видов на одной площади одновременно. Аналогичный случай наблюдался бы, если бы два относительно неподвижных хищника, например подстерегающих свою добычу, питались общей для них хорошо подвижной добычей. Так, в случае сезонных миграций добычи из зоны, населенной одним хищником, в зону, населенную другим, этот последний имел бы дело с уже ранее подорванными в другом месте запасами добычи. Если же питание совпадает во времени, но оно осуществляется в разных местах, то конкуренции нет. Вред, причиняемый какому-нибудь виду конкуренцией другого, может быть самым различным и колебаться от нуля, если нехватки пищи все же не возникает, до очень значительных величин.

Вычислить для интересующих нас видов количественные показатели конкуренции по методу А. А. Шорыгина (1946) оказалось невозможным из-за отсутствия в литературе необходимых данных по питанию конкурирующих с нашими объектами позвоночных.

Однако для гаги, по данным Коттэма (Cottam, 1939), можно примерно определить ее дневной рацион. Этот автор приводит средние размеры поедаемых мидий (3,5—4,0 см), их максимальное количество в зобу и пищевомоде гаг (185 мелких или 58 крупных мидий) и срок пищеварения при наибольшем наполнении желудка (3—4 часа). Если признать, что обычно в одной гаге может быть найдено не 58, а 25 мидий указанного размера (с весом мягких частей — 33,5 г), то за 6 месяцев она должна съесть около 36 кг мягких частей одних лишь мидий.

Нуцелла питается одновременно с птицами около 6 месяцев в году, так как она активна с апреля по сентябрь. Гаги-самки, по данным Н. Н. Горчаковской (1945), держатся на Восточном Мурмане с января по октябрь, самцы — до июля. Хищные чайки прилетают на Восточный Мурман в конце февраля — начале марта и улетают в сентябре (Моделстов, 1941). Спектр питания нуцеллы в основных чертах совпадает с таковым гаги, чаек, куликов (в первую очередь кулика-сороки), отчасти — чистика. Эти птицы также едят моллюсков и баянусов. Указанные виды птиц, по всей видимости, не связаны в своем питании с определенной фацией и могут поедать мидий и баянусов везде, где они встречаются (за исключением куликов, не питающихся на отвесных скалах).

А в каких условиях мидии и баянусы рискуют подвергнуться нападению нуделлы?

Во-первых, если они обитают на россыпи, продолжающейся в сублитораль. Если этого нет, то в данном месте не может развиваться биоценоз *Microporella ciliata*, а потому молоди нуделлы нигде жить, и даже случайно занесенные особи этого вида не смогут дать начало новой колонии. Следовательно, в этих условиях не может возникнуть стойкая угроза и для мидий или баянусов. Если же сама литораль не образована россыпью или пологой скалой, то тут не могут жить взрослые нуделлы, и мидии и баянусы находятся в безопасности.

Во-вторых, если прибойность на россыпи умеренная, так как сильный прибой сказывается губительно и на биоценозе *Microporella ciliata*, и на взрослых нуделлах. Из рассмотрения первого условия, между прочим, видно, как развитие одного (в данном случае сублиторального) биоценоза влияет на численность массовых видов (например, мидий) другого биоценоза (литорального). Другой пример такого рода: откорм на литорали молоди тресковых рыб, которая, подрастая, входит в состав сублиторальных сообществ.

«Зона *Mytilus edulis*» бывает занята по крайней мере тремя зональными сообществами, входящими в состав трех архитектурных комплексов: 1) комплексов сильно прибойных вертикальных скал; 2) комплексов каменистой фации со средним прибоем (включающих литоральные зональные сообщества *Nucella lapillus* и сублиторальные — *Microporella ciliata*); 3) комплексов песчаных пляжей. Наибольшего развития мидии достигают в комплексах первого и третьего вида (рис. 5). Некоторые данные о составе этих комплексов можно извлечь из статьи В. И. Зацепина, Л. А. Зенкевича и З. А. Филатовой (1948). Птицам мидии доступны во всех трех комплексах, нуделле — только во втором, имеющем наименьшее протяжение из всех трех.

«Зона *Balanus balanoides*» занята двумя видами зональных сообществ, входящими в состав двух первых архитектурных комплексов, и располагается над «зоной *M. edulis*». Наибольшего развития достигает баянус в комплексах первого вида. Птицам он доступен повсеместно, нуделле — опять-таки лишь в комплексах второго вида.

Следовательно, кормовые участки птиц выходят за пределы кормовых участков нуделлы (расходясь с ними по горизонтали). При истреблении нуделлой баянусов или мидий в комплексе второго вида (а такое истребление бывает почти полным) птицы могут прокормиться за счет населения остальных комплексов. Следовательно, конкуренция птиц с нуделлой не является для тех и других губительной, тем более что запасы мидий и баянусов на литорали огромны.

Комплекс второго вида — наиболее удобное место для откорма птиц, и конкуренция их с нуделлой должна быть вполне ощутимой. Не уменьшается она и поеданием птицами самой нуделлы. Из данных В. М. Модестова (1941) следует, что встречаемость нуделлы в погадках хищных чаек (*Larus marinus* и *L. argentatus*) на «Семи островах» не превышает 0,5%. Слабое и неравномерное в разных районах Северной Атлантики поедание нуделлы птицами (чайки, кулик-сорока) отмечают также Мур (Moore, 1938) и другие авторы. Однако в большинстве случаев попытки птиц атаковать нуделлу кончаются неудачно. В районе Мурманской биологической станции нет крупных колоний хищных чаек, и случаи поедания нуделлы птицами там до сих пор не обнаружены.

Питание нуделлы литторинами незначительно, и по этой линии конкуренция с гагой и куликами невелика.

Морская звезда (*Asterias rubens*) может быть обитателем нижних зон архитектурных комплексов двух последних видов, но только во второй половине лета. Таким образом, в питании она значительно расходится с птицами по времени. Частично расходится она с птицами и в кормовых площадях (по вертикали и горизонтали). А так как конкуренция между звездами и птицами касается, кроме ежей, только мидий (и отчасти литтории), по отнюдь не баланусов, и их спектры питания не совпадают полностью, то конкуренцию звезд и птиц на Восточном Мурмане приходится признавать незначительной. Основным конкурентом птиц является *Nucella lapillus*, что и объясняет значительное место, отведенное в работе этому виду.

В странах, где значительно развит мидиенный промысел, звезды оказываются серьезными вредителями мидиенного хозяйства; поэтому с ними ведется упорная борьба, и этому вопросу посвящена большая литература. У нас на Восточном Мурмане запасы мидий очень велики и, в отличие от Атлантики, не уменьшаются значительно вследствие выедания их звездами.

Из промысловых рыб-эврифагов (камбала, пикша) ни одна не конкурирует с нуцеллой, так как нуцелла не живет в кутах губ (в архитектурных комплексах третьего вида), где эти рыбы питаются. Не живет там и баланус, и поэтому отсутствует в пище рыб. Некоторая конкуренция может быть у рыб со звездами и птицами. Правда, указанные рыбы питаются на литорали лишь во время прилива, а птицы — в разное время: кулики, чайки — во время отлива, а чистики — в период прилива. Однако некоторое расхождение в часах кормежки тут несущественно. Важнее то, что птицы могут питаться в комплексах всех трех видов, а рыбы — лишь в одном из них. Так что конкуренция птиц с рыбами, если имеется, то незначительная.

ВЫВОДЫ

1. Промысловые рыбы на литорали питаются в основном гаммарусами. Некоторое исключение представляют эврифаги — камбала и пикша. Птицы на литорали питаются преимущественно моллюсками и баланусами. Конкурировать с рыбами и птицами могут лишь те беспозвоночные, которые стоят с ними на одном уровне в пищевых цепях.

2. Спектры питания хищных *Lineus desori* и *L. ruber* расходятся со спектрами питания рыб и птиц. *Nereis pelagica*, *Gammarus*, *Buccinum undatum* и *B. groenlandicum* вообще не являются хищниками.

3. Из литоральных беспозвоночных почти никто не поедает гаммарид, за исключением немертин (*Amphiporus*), поедающих гаммарид в количестве около 1 г с 1 м² в месяц.

4. *Actinia equina* питается мидиями, литторинами, гаммаридами. Но, будучи подстерегающим хищником, она питается редко и выедает их в очень незначительном количестве.

5. Раковина моллюсков является препятствием для поедания их большинством хищников-эврифагов. На питании моллюсками из беспозвоночных специализировались лишь немногие группы; из литоральных беспозвоночных в больших количествах их едят *Nucella lapillus* и *Asterias rubens*.

6. Нуцелла обитает на каменистой фации со средней прибойностью. Увеличение или уменьшение прибой губительно как для литоральных взрослых особей, так и для сублиторальной молодежи. В пределах занятых ею станций нуцелла распространена неравномерно. Одна из причин этого — привлечение нуцеллы длительно существующими скоплениями добычи. Наиболее обычной пищей нуцеллы являются *Balanus balanoides*, *Myti-*

lus edulis и *Littorina saxatilis* (пищевые объекты расположены в порядке убывания значимости). Интенсивность питания взрослых нуцелл падает с возрастом.

7. Общее месячное потребление нуцеллами составляет на поселении баянусов примерно 698 г, на поселениях мидий — 451 г, среди литторин — 8,2 г с 1 м². К середине августа нуцеллами в среднем было выедено 75% баянусов. Статистическая обработка данных показала, что крупные мидии были выедены в большем проценте, чем мелкие.

8. Основные места обитания мидий и баянусов недоступны для нуцеллы, так как расположены в слишком прибойных или недостаточно прибойных местах.

9. При наличии нуцеллы мидии и баянусы связаны друг с другом через нее косвенными трофическими связями: баянусов нуцеллы поедают в первую очередь, и это защищает мидий от выедания.

10. *Asterias rubens* не образует на литорали значительных скоплений на местах скопления добычи (мидий). В отличие от Белого моря, на Восточном Мурмане баянусы для звезд недоступны. Среднемесячное потребление мидий звездами должно лежать между 80 и 100 г с 1 м².

11. Спектр и время питания нуцеллы в основном совпадают с таковыми птиц; однако кормовые участки птиц, включая кормовые участки нуцеллы, выходят за пределы последних. Из беспозвоночных нуцелла самый сильный конкурент птиц. Звезды значительно расходятся с птицами по времени, месту и спектру питания и конкурируют с ними в слабой степени. Рыбы-эврифаги не конкурируют с нуцеллой, полностью расходясь с ней по месту питания. Незначительная конкуренция у них может быть лишь со звездой и птицами.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е х и н В. В. 1944. География растений. Изд-во «Советская наука».
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1927. К фауне турбеллярий Одесского залива и выходящих в него ключей. Изв. биол. научно-иссл. ин-та Пермск. ун-та, т. V, вып. 5.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1931. Основные понятия биоценологии. Тр. по защите растений, т. I, вып. 2.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1951. О биоценологических или симфизиологических связях. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы, т. LVI, № 5.
- Б е к л е м и ш е в В. Н. 1950. Питание *Nereis pelagica* и функциональное значение его челюстного аппарата. ДАН, т. LXXIII, № 5.
- Б у л ы ч е в А. И. 1948. Материалы по питанию камбаловых рыб Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. станции, т. I.
- В и н о г р а д о в М. Е. 1950. Характер пищевых связей некоторых видов птиц с литоралью Белого моря. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. II.
- Г о р ч а к о в с к а я Н. Н. 1945. Птицы «Семи островов» (Восточный Мурман). Диссертация.
- Г у р ь с в а Т. П. 1948. Качественная и количественная характеристика литорального населения каменистой фации в губе Д. Зеленецкой (В. Мурман). Тр. Мурманск. биол. станции, т. I.
- Г у р ь л о в а Е. Ф., З а к с И. Г. и У ш а к о в В. П. 1925. Литораль Кольского залива (предв. сообщ.). Работы Мурманск. биол. станции Ленингр. об-ва естеств., т. I.
- З а ц е п и н В. И. 1939. Питание пикши (*Melanogrammus aeglefinus*) в районе Мурманского побережья в связи с донной фауной. Тр. Полярного ин-та морск. рыбного хоз-ва и океанографии, вып. 3.
- З а ц е п и н В. И., З е н к е в и ч Л. А. и Ф и л а т о в а З. А. 1948. Материалы по количественному учету донной фауны литорали Кольского залива. Тр. гос. океаногр. ин-та, вып. 6 (18).
- З е н к е в и ч Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II. Изд-во «Советская наука», М.
- К а т к а р о в Д. Н. и С т а н ч и н с к и й В. В. 1940. Курс зоологии позвоночных. М.—Л.

- Кузнецов В. В. 1941. Динамика биоценоза *Microporella ciliata* в Баренцовом море. Тр. Зоол. ин-та, т. VII, вып. 2.
- Кузнецов В. В. 1946а. Питание и рост растениеядных морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Изв. АН СССР, сер. биол., вып. 4.
- Кузнецов В. В. 1946б. Некоторые новые способы изучения биологии морских беспозвоночных. Природа, № 7.
- Кузнецов В. В. 1947. Популяция некоторых массовых видов морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Зоол. журн., т. XXVI, вып. 2.
- Кузнецов В. В. и Матвеева Т. А. 1948. Материалы к биоэкологической характеристике морских беспозвоночных Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. станции, т. 1.
- Матвеева Т. А. 1948. Биология *Mytilus edulis* L. Восточного Мурмана. Тр. Мурманск. биол. станции, т. 1.
- Модестов В. М. 1941. Экология колоннальных гнездящихся птиц. Диссертация.
- Паленичко З. Г. 1944. Биология и промысел мидий Белого моря. Диссертация.
- Успенский В. С. 1946. Гага и гусак хозяйство. Изд. Гл. упр. по заповедникам, зоопаркам и зоосадам при СНК РСФСР. М.
- Шорыгин А. А. 1946. Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб. Зоол. журн., т. XXV, вып. 1.
- Agersborg H. P. K. 1929. Factors in the evolution of the prosobranchiate mollusc *Thais lapillus*. Nautilus, v. 43, N 2.
- Ankel W. E. 1936. Prosobranchia der Nord- und Ostsee. Die Tierwelt der Nord- und Ostsee, Lief. 29 (Teil 6).
- Colton H. S. 1916. On some varieties of *Thais lapillus* in the Mount Desert Region. A study of individual ecology. Proc. Acad. Nat. Sc., v. 68, Philadelphia.
- Cottam C. 1939. Food habits of North American diving ducks. U. S. Depart. of Agricult., Techn. Bull., N 643.
- Dall W. H. 1916. Notes of the species of the American subgenus *Nucella* inhabiting the North-west coast of America and adjacent regions. Proc U. S. Nat. Mus., v. 49.
- Fischer-Piette E. 1935. Histoire d'une moulière. Bull. Biol. Fr. Belg., t. LXIX.
- Magalhães. 1948. An ecological study of snails of the genus *Busycon* of Beaufort, North Carolina. Ecological Monographs, v. 18, N 3.
- Moore H. B. 1936. The biology of *Purpura lapillus*. I. Shell variation in relation to environment. Journ. Mar. Biol. Ass., v. 21, N 1.
- Moore H. B. 1938. The biology of *Purpura lapillus*. III. Life history and relation to environmental factors. Journ. Mar. Biol. Ass., v. 23, N 1.
- Thiele J. 1929. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. I Teil. Jena.

ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С. Н. УЛОМСКИЙ

ОПЫТ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА БЕНТОСА НА ПЛОТНЫХ РЕЧНЫХ ГРУНТАХ

(Уральское отделение Всесоюзного научно-исследовательского института озерного
и речного рыбного хозяйства — УралВНИОРХ)

Изучение биомассы плотных речных грунтов и песчано-каменистой литорали озер, как известно, сопряжено с большими трудностями. Дночерпатели Петерсена и Экмана — Берджа, применяющиеся для количественного учета фауны илистых биотопов, мало пригодны для работы на песчаных грунтах и совсем не годятся для исследования каменистых и каменисто-галечных биотипов. Поэтому не случайно в середине 40-х годов текущего столетия в практику гидробиологических работ вводятся многие новые приборы, приспособленные к работе на плотных грунтах. К ним относятся дночерпатель Заболоцкого, пневматический дночерпатель Ланга и его модификации: щуп-дночерпатель, применявшийся Уломским и Ласточкиным (1936), дночерпатель Марковского, дночерпатель Кирпиченко (1936) и др. Преимущество этих орудий лова заключается в том, что они захватывают не только поверхностные слои песка, как дночерпатели Петерсена и Экмана — Берджа, но и глубоко врезаются в грунт, что обеспечивает поимку большего количества организмов и более разнообразный видовой состав их в пробах. При этом соответственно в несколько раз возрастает цифра высчитанной биомассы, главным образом за счет олигохет, глубоко зарывающихся в грунт.

Так, дночерпатель Заболоцкого (площадь захвата 225 см²) погружается в грунт до 20 см и приносит большую пробу. Однако его применение, помимо сложности работы со штангами на глубинах, ограничивается еще и трудностью закрывания на песчаном и глинистом биотопах, а каменистый грунт для него мало доступен.

Прототип пневматических дночерпателей — дночерпатель Ланга — представляет собою металлический цилиндр, нижний конец которого открыт. К верхнему концу сильной спиральной пружины прижата крышка с резиновой прокладкой. Дночерпатель опускается на штанге и вбуравливается в грунт. По мере его заполнения крышка дночерпателя под давлением снизу слегка приподнимается и пропускает воздух и излишнюю воду. При подъеме крышка снова прижимается пружинной к цилиндру и герметически закрывает его сверху. Вырезанный образец грунта не выпадает из цилиндра, будучи как бы присоган к нему.

Дночерпатель-щуп, которым пользовались Уломский и Ласточкин, и дночерпатель Марковского отличаются от дночерпателя Ланга тем, что имеют на верхней плоскости цилиндра клапан, через который выходит

вода, вытесняемая грунтом при погружении дночерпателя. Во время подъема клапан плотно закрывается и не пропускает воду внутрь цилиндра.

С увеличением диаметра цилиндра (более 60 мм) пневматичность дночерпателя уменьшается. В. И. Жадин (1940), применявший дночерпатель Марковского ($1/100 \text{ м}^2$) на Днепре и на реках Валдайской возвышенности, наблюдал, что на песчано-галечных грунтах пневматичность дночерпателя оказывалась недостаточной. В этом отношении дночерпатель-шуп ($1/500 \text{ м}^2$), которым пользовались Уломский и Ласточкин, давал хорошие результаты при работе на всех грунтах.

В дальнейшем пришлось убедиться, что дночерпатель Ланга и его перечисленные видоизменения имеют существенный конструктивный недостаток, отрицательно влияющий на точность их работы. Цилиндры этих приборов при погружении в воду не прорезают свободно ее толщу. В момент соприкосновения с грунтом поступательный ток воды, вызванный опусканием дночерпателя, производит взмучивание тонкого ила и разбрасывание в сторону легких частиц ила и песка. Одновременно теряется и часть бентофауны, обитающей на поверхности грунта. Прежде всего это сказывается на уменьшении количества организмов, обитающих на самой поверхности грунта.

Для устранения этой погрешности М. Я. Кирпиченко (1936) внес в конструкцию пневматического дночерпателя существенное изменение. Его дночерпатель представляет собой латунный цилиндр, открытый с обоих концов. К верхнему концу на петле прикреплена подвижная металлическая крышка, хорошо притертая к краю цилиндра. При опускании прибора крышка под давлением воды принимает вертикальное положение, и цилиндр свободно прорезает толщу воды. После погружения в грунт крышка падает плашмя и, заняв свое место, плотно закрывает цилиндр сверху. Хорошо притертые края крышки и цилиндра обеспечивают полную герметичность.

С моделью дночерпателя М. Я. Кирпиченко нам пришлось работать на илистых и илисто-песчаных биотопах, где он дал хорошие результаты. Однако сравнительно большая площадь захвата дночерпателя, составляющая 100 см^2 , затрудняет работу с ним на каменистом и галечно-гравиевом биотопах. В случае, если между притертыми частями цилиндра и крышки попадает песок, дночерпатель М. Я. Кирпиченко перестает работать.

По своей идее пневматический дночерпатель Ланга и его позднейшие модификации заслуживают большого внимания. Глубоко врезаясь в плотные грунты, они вынимают достаточно большие монолиты грунта. Пневматические дночерпатели являются пока единственными орудиями исследования, дающими хорошие результаты работы на каменистых и галечных биотопах. Проникая в промежутки между валунами, они захватывают гальку, песок, ил с содержащимися здесь организмами. Эту работу не могут выполнить дночерпатели Петерсена и Экмана — Берджа, которые ложатся на камни, скользят по ним и возвращаются пустыми. Вот почему А. Л. Бенинг (1924), работавший на каменистом биотопе Средней Волги с помощью дночерпателя Петерсена ($0,1 \text{ м}^2$), писал в свое время: «В общем этот биотоп населен довольно бедно, и количество животных на $0,1 \text{ м}^2$ равно ок. 10 экземпляров». Теперь, после применения пневматических дночерпателей и дночерпателей других систем (Заболоцкого), стало известно, что каменистые биотопы рек являются самыми продуктивными.

А. Л. Бенинг (1924), учитывая фауну песчаного биотопа Волги также только при помощи дночерпателя Петерсена ($0,1 \text{ м}^2$), приходит к заключению, что как в среднем, так и в верхнем течении на этом биотопе

наблюдается крайне незначительное число организмов, всего 4—5 экз. на 0,1 м² в среднем. Работы с пневматическим дночерпателем показали, что плотность населения псаммофильного биоценоза Средней Волги достигает 150—200 экз. на 0,1 м².

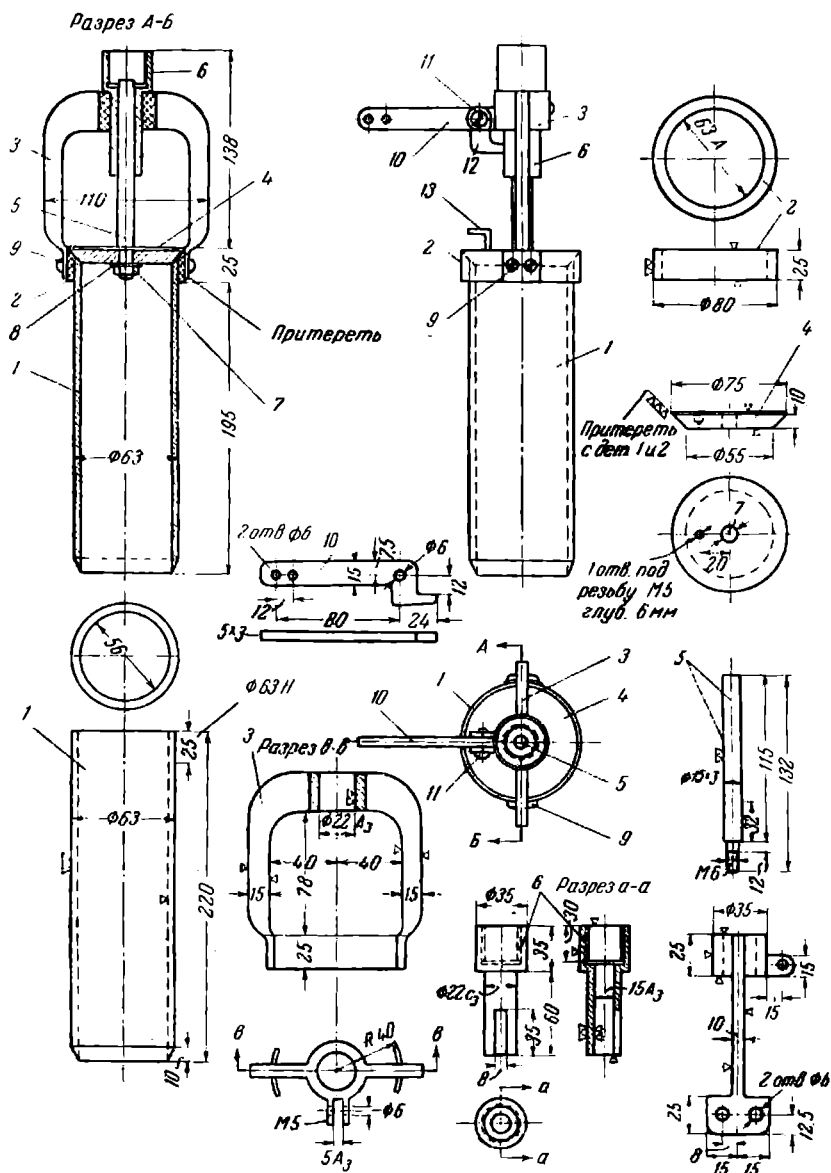


Рис. 1. Чертеж пневматического дночерпателя Ласточкин — Уломского (1/400 м²)

1 — стакан; 2 — кольцо (ободок); 3 — трассера; 4 — диск (крышка); 5 — шток; 6 — направляющая втулка; 7 — гайка М6; 8 — шайба; 9 — винт М6; 10 — рычажок; 11 — винт М5; 12 — зацеп; 13 — стопорный винт М5. Все размеры даны в мм

Однако все модели пневматических дночерпателей, которыми пользовались и пользуются в настоящее время при изучении биомассы плотных речных и озерных грунтов, как было сказано, не лишены тех или других

недостатков, влияющих на качество их работы. Конструкция пневматического дночерпателя, как показал наш опыт работы, должна удовлетворять следующим основным условиям (см. рис. 1):

1. Длина цилиндра (стакана) дночерпателя не должна быть короче 20—25 см, т. е. предела проникновения в грунт донных животных, в частности олигохет.

2. Диаметр цилиндра не должен превышать 5,0 или 5,6 см ($1/400$ или $1/500$ м²), что обеспечивает достаточную пневматичность прибора как на песке, так и на галечных и каменистых биотопах.

3. Цилиндр дночерпателя должен свободно прорезать толщу воды, что устраняет потерю придонных организмов, уносимых током воды за пределы дночерпателя перед его погружением в грунт.

4. Края крышки дночерпателя должны быть тщательно притерты к верхнему краю стенки цилиндра, что обуславливает хорошую работу прибора.

5. Перед работой на цилиндр дночерпателя рекомендуется надевать обруч (рис. 2, В), к верхнему краю которого прикреплены 3 длинные предохранительные шипа, препятствующие полному погружению прибора в грунт, засорению его притертых частей песком и потере напуска, в результате вымывания его через верхний конец цилиндра. Обруч подводится снизу к наружному верхнему ободку цилиндра и плотно закрепляется здесь зажимным винтом.

Приняв за основу все изложенное выше, мы сконструировали новую модель пневматического дночерпателя, отвечающую поставленным требованиям.

Пневматический дночерпатель Ласточкина — Уломского (рис. 1 и рис. 2) представляет собою цилиндр высотой 22 см¹, с внутренним диаметром 5,6 см. Площадь захвата его равна 25 см² ($1/400$ м²).

Замыкающий механизм (рис. 1) состоит из диска (4), служащего крышкой дночерпателя, штока (5) со шпильком, направляющей втулки (6) с продольной прорезью для шпильки, рычажка (10) с зацепом на одном конце и отверстиями для

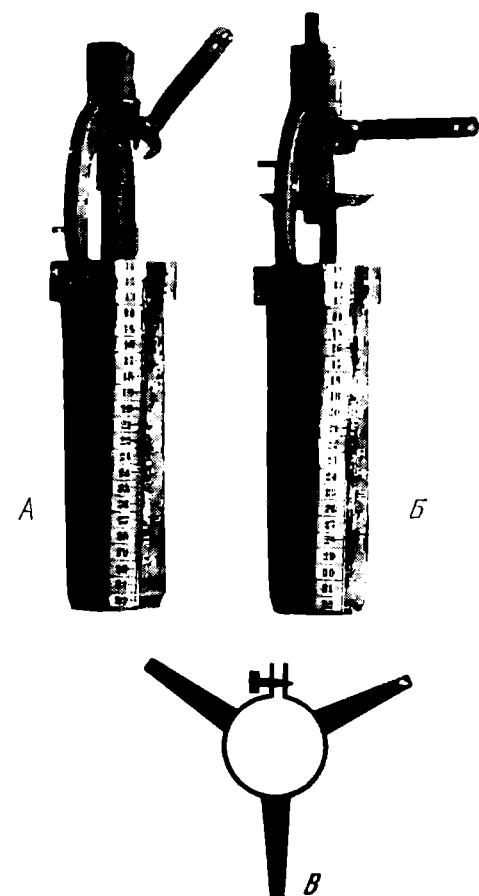


Рис. 2. Пневматический дночерпатель Ласточкина — Уломского ($1/400$ м²)

А — в закрытом виде; Б — в открытом виде; В — обруч с предохранительными шипами и зажимным винтом

прикрепления троса на другом. Направляющая втулка при помощи траверсы (3) прочно прикреплена к ободку (кольцо — 2), охватывающему верхний конец стакана (1). По направляющей втулке вверх и вниз ходит

¹ Лучше, если высота цилиндра будет достигать 25—30 см.

шток, к нижнему концу которого с помощью шайбы и гайки прикреплен диск, закрывающий стакан. Будучи приподнят за специальный крючок (13), диск увлекает шток, шпенец которого идет вверх по прорези, направляющей втулки. После того как шпенец упрется в конец прорези, на него набрасывают зацеп рычажка. Зацеп благодаря тяжести рукоятки рычажка удерживает в нужном положении шток и прикрепленный к нему диск (крышку). В таком открытом положении дночерпатель опускается на штанге в воду и вбуравливается в грунт.

Штангу (полую внутри), нарезкой по внешнему краю, вставляют в верхний конец направляющей втулки (также снабженной резьбой) и плотно ввинчивают во втулку. Верхняя часть штока, выступающая при открытом положении дночерпателя из направляющей втулки (рис. 2, Б), входит в полость штанги.

После того как шипы предохранительного обруча, препятствующие дночерпателю целиком погрузиться в песок, лягут на грунт, дергают за трос, прикрепленный к рукоятке рычажка. Зацеп рычажка освобождает шпенец штока, и диск, направляемый штоком, падает вертикально на кольцо стакана (рис. 2, А). Притертые поверхности кольца и диска соприкасаются и замыкают дночерпатель. Вместо троса удобно пользоваться обычным электрическим проводом, который не перекручивается и не запутывается в штанге подобно шнур. После этого при помощи той же штанги дночерпатель быстро вынимают из воды в вертикальном положении. Под стакан дночерпателя подводят таз или ведро, приподнимают крышку (диск), и проба грунта выпадает в подставленный сосуд. Плавничающиеся одна на другую метровые штанги позволяют работать с дночерпателем на глубинах до 3—4 м. Большие глубины вообще мало доступны для работы на лодке со штанговыми приборами. Вследствие небольшой площади захвата требуется на каждой станции брать от 4 до 8 проб грунта. В этом случае обловленная дночерпателем площадь дна будет соответственно равна $1/100$ и $1/50$ м², что значительно сократит элемент случайности.

Впервые опыт одновременного взятия проб бентоса дночерпателем Петерсена (0,1 м²) и пневматическим дночерпателем (1/500 м²) был произведен на р. Волге у г. Кинешмы. Работы проводились в сентябре и январе 1935—1936 гг. на каменистых (4 станции) и песчаных (6 станций) биотопах стрелынки реки и на песчано-илистых биотопах (5 станций), расположенных недалеко от левого берега на замедленном течении. На каждой станции было взято от 20 до 50 проб грунта пневматическим дночерпателем и 1—2 пробы дночерпателем Петерсена. Таким образом, площадь дна на каждом биотопе, обловленная дночерпателем Петерсена, не больше чем в два раза превышала площадь дна, обловленную пневматическим дночерпателем. В результате были получены следующие сравнительные данные, характеризующие работу обоих приборов (табл. 1 и 2).

В январе сырой вес организмов на песчаном биотопе, полученный в результате работы с пневматическим дночерпателем (5,27 г/м²), почти вдвое превышал вес животных в обычных дночерпательных пробах (2,52 г/м²), а на песчано-илистом биотопе — почти в 10 раз (25,19 и 255 г/м²). Биомасса каменистого биотопа при работе с пневматическим дночерпателем оказалась равной 157,84 г/м².

Анализ табл. 2 показывает, что на всех биотопах реки первое место как по численности, так и по весу принадлежит олигохетам. На песчаном биотопе вес олигохет составляет 89,5% всей биомассы, на песчано-илистом биотопе — 97,9%, на каменистом — 58,9%. Олигохеты проникают в глубь грунта реки на 20—25 см, и большая часть их остается недоступна для дночерпателя Петерсена, погружающегося в песок на 3—5 см.

Таблица 1
Количество организмов на 1 м² дна и их сырой вес
(р. Волга у г. Кинешмы, сентябрь 1935 г.)

Тип дночерпателя	Песчаный грунт		Песчано-илистый грунт		Каменистый грунт	
	количество	вес, г	количество	вес, г	количество	вес, г
Пневматический дночерпатель (1/500 м ²)	1013	5,21	1180	17,02	3631	42,27
Дночерпатель Петерсена (0,1 м ²)	726	2,37	554	2,02	915	11,70

Аналогичные исследования по сравнению работы пневматического дночерпателя (1/500 м²) с дночерпателем Петерсена (0,1 м²) проводились В. В. Громовым в нижнем течении р. Мологи, на участке между с. Пермут и устьем реки. Громов пользовался той же моделью пневматического дночерпателя, с которой работали в 1934 г. Уломский и Ласточкин. Из 24 станций, взятых Громовым, на 15 станциях все организмов, вынутых пневматическим дночерпателем, был больше веса организмов, вынутых дночерпателем Петерсена. Только в 9 пробах перевес дали крупные моллюски (некормовой бентос). Биомасса олигохет р. Мологи в пробах из пневматического дночерпателя составляла в среднем 27,58 г/м² (38,5% веса всего бентоса), а их плотность была равна 2130 экз./м². В пробах, собранных дночерпателем Петерсена, вес олигохет составил в среднем 2,70 г/м² при их плотности 560 экз./м².

Таблица 2
Сравнение работы пневматического дночерпателя (1/500 м²) и дночерпателя Петерсена (0,1 м²) (р. Волга у г. Кинешмы, сентябрь 1935 г.)

Название организмов	Песчаный грунт				Песчано-илистый грунт				Каменистый грунт			
	дночерпатель пневматический		дночерпатель Петерсена		дночерпатель пневматический		дночерпатель Петерсена		дночерпатель пневматический		дночерпатель Петерсена	
	колич. экз./м ²	вес, г/м ²	колич. экз./м ²	вес, г/м ²	колич. экз./м ²	вес, г/м ²	колич. экз./м ²	вес, г/м ²	колич. экз./м ²	вес, г/м ²	колич. экз./м ²	вес, г/м ²
Нематоды	4	—	8	—	—	—	2	—	12	—	—	—
Олигохеты	676	4,66	218	1,04	984	16,66	437	1,89	2825	24,93	408	1,25
Пиявки	—	—	—	—	—	—	—	—	81	0,99	65	1,78
<i>Bithynia</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	25	0,41	15	0,26
<i>Valvata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	0,07
<i>Ancylus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	13	0,02	12	0,02
<i>Sphaerium</i>	3	0,14	7	0,80	—	—	—	—	100	12,70	58	5,79
<i>Pisidium</i>	91	0,26	65	0,30	12	0,04	17	0,02	75	0,32	30	2,00
Гаммариды	20	0,10	16	0,14	—	—	—	—	—	—	—	—
Лич. поденок	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,04
Лич. ручейников	—	—	—	—	—	—	—	—	13	0,14	50	0,43
Лич. хирономид	219	0,05	442	0,09	184	0,32	98	0,11	481	0,21	270	0,09
Прочие организмы	—	—	—	—	—	—	—	—	6	2,55	—	—

Таблица 3

Роль олигохет в биомассе бентоса некоторых рек европейской части СССР

Название реки	Плотный песок		Песок плавун		Песчано-илистый грунт		Каменистый грунт		Глинистый грунт	
	биомасса, г/м ²	% по весу олигохет	биомасса, г/м ²	% по весу олигохет	биомасса, г/м ²	% по весу олигохет	биомасса, г/м ²	% по весу олигохет	биомасса, г/м ²	% по весу олигохет
Верхняя Волга (между Угличем и Щербаковым), 1934 г.	7,5	69,6			38,3	84,9	198,0	9,6	50,4	37,0
Средняя Волга (между Щербаковым и Ярослав-лем), 1934 г.	8,2	60,8	0,3	84,6	18,4	80,0	172,4	20,0		
р. Молога (приустьевая часть), 1934 г.	11,1	65,2			30,0	82,5	169,4	16,3		
Верхняя Кама (между р. Веспеной и р. Вишерой), 1938 г.	2,7	33,1			7,1	62,8	39,5	7,5	49,9	40,0
Средняя Кама (между р. Вишерой и г. Соликам-ском), 1938 г.	4,6	92,4			9,3	66,2				
р. Вишера (между р. Кол-вой и р. Камой), 1938—1939 г.	7,3	25,7	0,03	66,7	13,0	55,7	49,6	44,5		
р. Колва (между р. Вишер-кой и р. Вишерой), 1938—1939 г.	3,0	13,3			14,0	84,9			50,8	26,4

Насколько может быть велико значение олигохет в биомассе бентоса некоторых рек, видно из следующих цифр, полученных нами при помощи пневматического дночерпателя (1/500 м²) (табл. 2 и 3).

Как видно из табл. 3, каменистые и глинистые биотопы представляют собою наиболее продуктивные участки реки. Биомасса бентоса этих биотопов в несколько раз превышает биомассу бентоса не только песчаных и песчано-илистых биотопов русла реки, но и биомассу бентоса илистых биотопов наиболее эвтрофированных озер: Галичского (32,5 г/м²), Чухломского (37,0 г/м²) и Переславского (20,9 г/м²).

В Верхней Волге каменистые биотопы занимали до 29% площади дна. Они имели разный характер. В одних случаях это были валуны разных размеров, в других — щебень различной плотности или галька с гравием, иногда встречалась плотная «плита». Различная быстрота течения и степень заиленности обуславливали здесь разнообразнейшие сочетания условий существования. Благодаря этому каменистый биотоп имел неоднородный (пестрый) состав придонных организмов, относящихся к различным экологическим группам. На быстром течении среди камней обитали типичные литореофилы, как, например, придонный клоп *Aphelocheirus*, многие личинки поденок (*Heptagenia sulphurea*, *Ecdyonurus* sp., *Ephemerella* sp., *Ordella macrura*) и личинки ручейников (*Hydropsyche ornatula*, *Neureclipsis bimaculata*). Если камень подстилала глина, то в этом биотопе в больших количествах встречались роющие формы личинок поденок (*Polymitarcis virgo*, *Palingenia longicauda*, *Ephemerella vulgata*) и ручейников. Наличие обрастаний на камнях привлекало *Viviparus viviparus*,

Valvata piscinalis, *Bithynia tentaculata*. Встречались здесь также *Dreissena polymorpha* и *Ancylus fluviatilis*. В песке и в иле между камнями держались многочисленные псаммо(рео)фильные и пело(рео)фильные организмы. Скопление животных вызывало появление хищников, *Glossiphonia complanata*, *Helobdella stagnalis*, *Herpobdella octoculata*, *H. nigricollis*.

Если рыхло лежащие камни сменялись плотным щебнем или ровной поверхностью «плиты», то биоценоз становился менее разнообразным и количественно более бедным. Замедленное течение вызывало усиление запления каменистого биотопа и связанную с этим смену реофильных форм пелореофильными. Среднее количество организмов на этом биотопе в Верхней Волге достигало в пробах, взятых пневматическим дночерпателем ($1/500 \text{ м}^2$), — 4200 экз./ м^2 .

Обилие организмов каменистого биотопа Волги на участке от Свияги до Жигулей достигает, по В. И. Жадину (1948), в среднем 18 тыс. экз./ м^2 при колебаниях от 1040 до 60 300 экз./ м^2 . Средняя биомасса принята здесь равной 249,9 г/ м^2 (дночерпатель Заболоцкого).

Из всего сказанного видно, какое большое значение имеет биомасса каменистого и глинистого биотопов рек для промысловых рыб в качестве их кормового ресурса.

Песчаные биотопы, хотя и менее кормные, занимают 70—95 % дна наших равнинных рек, и кормовые запасы, при пересчете на всю площадь песка, выражаются сотнями тонн. Так, например, биомасса песчаного биотопа Верхней Волги, как показали работы с пневматическим дночерпателем ($1/500 \text{ м}^2$), на участке реки между гг. Угличем и Щербаковым (120 км течения, площадь — около 2700 га), была равна до образования Рыбинского водохранилища 155 т. На участке между Щербаковым и Ярославлем (90 км течения, площадь — около 3600 га) она достигала 247 т. При этом 50—80 % биомассы составляется здесь за счет олигохет, плохо улавливаемых дночерпателями прежних систем.

Что касается нижнего течения Волги, то на участке между р. Свиягой и Жигулями средняя биомасса псаммореофильного биоценоза, согласно материалу, собранному дночерпателем Заболоцкого, была равна 8,09 г/ м^2 , а дночерпателем Петерсена — 1,4 г/ м^2 (Жадин, 1948). При этом сырой вес крупных олигохет (*Limnodrilus*) в некоторых пробах, взятых дночерпателем Заболоцкого, достигал 95 % всей биомассы.

Для более точной рыбохозяйственной бонитировки рек и разрешения ряда теоретических вопросов следует отказаться в будущем от применения на каменистых грунтах орудий лова, не оправдывающих здесь свое назначение. Что касается песчаных биотопов, то тут, наряду с пневматическим дночерпателем, как вспомогательное орудие можно применять и дночерпатель Петерсена. Оба прибора, работая параллельно, дополняют друг друга: первый учитывает фауну, зарывающуюся в песок, второй — обитающую на его поверхности.

ЛИТЕРАТУРА

- Бенинг А. Л. 1924. К изучению придонной жизни р. Волги. Монографии Волжской биологической станции, № 1.
 Жадин В. И. 1940. Фауна рек и водохранилищ. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. V, вып. 3—4.
 Жадин В. И. 1948. Донная фауна р. Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, т. VIII, вып. 3.
 Крипиченко М. Я. 1936. Новый пневматический дночерпатель. Тр. Гидробиол. станции АН УССР, № 12.
 Ласточкин Д. А. 1936. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи. Тр. Ивановск. с.-х. ин-та, т. II.

Н. А. ПЕРЦОВ

МАССОВЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ,
КАК КОМПОНЕНТЫ ПИТАНИЯ РЫБ И ПТИЦ,
И МЕТОДИКА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИХ СРЕДНИХ РАЗМЕРОВ
И ВЕСОВ

(Биологс-почвенный институт МГУ и Кандалакшский
государственный заповедник)

Многочисленные исследования последних лет, проведенные на Белом море, убедительно показывают, что приливно-отливная зона моря — литораль — является одним из наиболее плотно заселенных участков морского дна, с богатой по видовому составу фауной, и в силу этого служит обильным источником пищи для рыб, птиц и некоторых других животных. Многие рыбы, имеющие большое промысловое значение, как, например, речная камбала, треска, навага и др., питаются в большой степени беспозвоночными литорали. На литорали кормится гага (*Somateria mollissima* L.) — ценнейшая промысловая птица, для охраны и разведения которой учреждены специальные государственные заповедники: «Семь островов» — на Баренцовом море и Кандалакшский — на Белом море. Большинство морских птиц в своем питании также тесно связано с литоралью.

Настоящая работа была начата в 1948 г. и продолжена в течение летних месяцев 1949 и 1950 гг. в Кандалакшском заповеднике. Работа ставит целью дать сведения по основным беспозвоночным, служащим пищей рыбам и птицам, а главное — установить средние размеры и вес этих беспозвоночных, чтобы дать возможность исследователю, занимающемуся изучением питания рыб и птиц или распределением биомассы донных беспозвоночных литорали, более точно подойти к вопросам количественного учета без применения сложной и трудоемкой работы по промерам и взвешиванию.

I

Исследования желудков рыб, выловленных в 1948 и 1949 гг. на литорали о-вов Ряшкова и Лодейного (Кандалакшский залив Белого моря), показали, что подавляющее большинство массовых форм беспозвоночных литорали (а частично и сублиторали) играет первенствующую роль в пищевом балансе рыб. В табл. 1 и 2 приводятся компоненты питания, найденные в желудках рыб (по данным, предоставленным мне В. В. Азаровым), в процентах встречаемости их у разных видов рыб.

Таблица 1

Компоненты питания трески
(на литорали)

Объект	% встречаемости в желудках
Полихеты	49,7
Гаммариды	28,04
Креветки	1,4
Моллюски	6,0
Мальки колюшки . . .	29,0
Разные водоросли . . .	9,0

Таблица 2

Компоненты питания речной
камбалы

(на литорали)

Объект	% встречаемости в желудках
<i>Macoma baltica</i>	60,0
<i>Mytilus edulis</i>	11,80
<i>Mya arenaria</i> (сифоны)	1,25
<i>Hydrobia ulvae</i>	23,50
Гаммариды	15,92

Летом 1949 г. мною было проведено вскрытие желудков трески и наваги, выловленных в сублиторали. В желудках трески были найдены остатки *Ophiura robusta*, *Ophiopholis aculeata*, *Modiolaria laevigata*, *Priapulus caudatus*, *Crangon crangon*, *Acrybia islandica*, *Arenicola marina*, *Chiton* sp. В желудках наваги оказались *Acmaea testudinalis*, *Ophiura robusta*, *Nereis pelagica*, *Natica clausa* (участок ноги с крышечкой), *Flabelligera affinis*, *Pectinaria hyperborea*, мизиды.

Суммируя приведенные данные по питанию на литорали и в сублиторали трески, камбалы и наваги, даем список видов основных беспозвоночных, являющихся компонентами питания рыбы в исследованном районе.

Littorina littorea
L. saxatilis rudis
L. palliata
Mytilus edulis
Modiolaria laevigata
Mya arenaria (сифоны)
Natica clausa
Acrybia islandica
Polynices pallidus
Hydrobia ulvae
Acmaea testudinalis
Chiton sp.

Macoma baltica
Crangon crangon
Gammarus locusta
Ophiura robusta
Ophiopholis aculeata
Priapulus caudatus
Arenicola marina
Nereis pelagica
Pectinaria hyperborea
Flabelligera affinis
Разные мизиды

По данным Л. А. Зенкевича (1947), в питании трески, пикши, речной камбалы и других рыб Баренцева моря также имеют большое значение массовые беспозвоночные литорали (*Gammarus locusta*, *Macoma baltica* и др.).

В пищевом балансе птиц Белого моря беспозвоночные литорали также играют очень большую роль. По данным М. Е. Виноградова (1950), в Рыгозерской губе Белого моря литоральная фауна является главным компонентом пищи некоторых групп птиц, и представители этой фауны встречаются в большинстве исследованных желудков. Особое место в питании птиц занимают моллюски и некоторые ракообразные.

Как уже было указано выше, на литорали питается ценная промысловая птица гага. Ее питание М. Е. Виноградов характеризует данными анализа 8 желудков птиц, из которых 7 добыты в районе о-ва Лодейного. Основные компоненты питания гаги (по частоте встречаемости) перечислены в табл. 3.

Как видно, литоральные формы являются основным компонентом питания гаги, и среди них особое место занимают моллюски, в частности *Mytilus edulis* и *Littorina littorea*.

Таблица 3

Компоненты питания гаги

Объект	% встре- чаемости в желудках
Рыба (колюшка)	12,5
Гаммариды	37,5
Моллюски	100
Из них: <i>Mytilus edulis</i>	75
<i>Littorina litto-</i>	
<i>rea</i>	62,4
Насекомые	12,5
Фукусы	37,5
Вороника (ягоды)	25,0
Литоральные формы . .	100%
Пелиторальные формы	37,5%

В. С. Успенский (1946) также указывает на большую роль беспозвоночных литорали в питании мурманской популяции гаги.

По данным М. Е. Виноградова (1950), другие птицы Белого моря также очень широко используют в своем питании фауну беспозвоночных литорали. В желудках птиц, исследованных М. Е. Виноградовым, встречаются в основном те же компоненты (из числа беспозвоночных), что и в желудках гаги. Кроме них, немалое значение в пищевом балансе имеет еще и перенс (*Nereis pelagica*).

Таким образом, для цитп Белого моря можно составить следующий список основных беспозвоночных, являющихся существенными компонентами их питания:

Mytilus edulis
Littorina littorea
L. saxatilis rudis
L. palliata

Macoma baltica
Hydrobia ulvae
Gammarus locusta
Nereis pelagica

В этот список, так же как и в список для рыб, входят главные массовые формы беспозвоночных литорали.

Из всего сказанного достаточно хорошо видно большое значение беспозвоночных литорали и сублиторали в питании рыб и птиц.

II

При изучении вопросов питания рыб и птиц исследователь постоянно сталкивается с необходимостью вычисления биомассы компонентов питания и количественной оценки их роли в пищевом балансе. Применявшиеся до сих пор методы количественной оценки весьма несовершенны и часто дают лишь очень приблизительное представление о биомассе компонентов питания. В самом деле, очень трудно восстановить, например, живой вес моллюска или рачка по тем, иногда очень сильно измененным и деформированным их остаткам, которые обычно извлекаются при вскрытии желудка рыбы, а особенно птицы. Взвешивание этих остатков (возможное далеко

не во всех случаях) даст лишь очень приблизительное представление о действительном количестве живой массы, употребленной в пищу. Даже внешне мало измененные остатки беспозвоночных, извлекаемые из желудков, при взвешивании далеко не отражают истинного веса съеденного животного, если оно хотя бы в течение 2—3 часов у рыб (а у птиц — и еще меньше) подвергалось перевариванию. Так как вес животного в сильной степени изменяется в зависимости от его размера, то трудно составить представление о живом весе, не зная среднего веса животного определенного размера. Вычисление же средних весов животных разных размеров требует большой и трудоемкой работы по промерам и взвешиванию большого числа экземпляров, не всегда возможной в экспедиционных условиях и весьма неточной при работе с фиксированным материалом. В связи с этим передо мною встала задача определения средних размеров и весов компонентов питания рыб и птиц для облегчения более точного вычисления их биомассы. Работа, продолжавшаяся в течение летних сезонов 1948—1950 гг., была проведена в основном на литорали о-вов Ряшкова и Лодейного в Кандалакшском заливе Белого моря.

1. Методика работы

1. Для беспозвоночных, средние веса которых вычислялись, находили амплитуду колебания размера — от самого мелкого до самого крупного экземпляра данного вида. Исходя из амплитуды колебания размера, устанавливали равные размерные группы (интервалы), преимущественно через 2 мм, в некоторых же случаях — через 1,5 и даже 10 мм (*Mya arenaria*).

2. Производили массовый сбор беспозвоночных данного вида, причем материал брали по возможности в нескольких экологически разных участках (например, *Macoma baltica* — в разных грунтах, *Littorina littorea* — с валунов, фукидон, нитчатки и т. п.). В обработку шли только живые экземпляры. Активно двигающиеся формы перед самой обработкой наркотизировались спиртом (с помощью капельного метода) до прекращения активного движения.

3. С помощью штангенциркуля и специально сконструированной мною измерительной лупы (с окуляр-микрометром) производили измерения наиболее характерных для данного животного частей его тела. При этом особое внимание обращали на измерение тех частей тела животного, которые остаются неперевавленными или долго сохраняются в желудках рыб и птиц. Так, для моллюсков (особенно мелких) измерения проводили по длине или высоте раковины, для креветок — по длине карапакса и тельсона, для гаммарусов — по длине цефалона и уropод, и т. п. В таблицах, приложенных к статье, каждый раз указывается, по каким частям тела проводили измерения. При достаточном количестве материала измеряли по 100 экз. для каждой размерной группы.

4. Для получения живого веса у измеренных и рассортированных по размерным группам животных путем подсушивания отнимали всю лишнюю (не входящую в состав тела животного) воду. Двусторчатых моллюсков вскрывали и подсушивали в эксикаторе с хлористым кальцием в течение $1\frac{1}{2}$ часов (*Mya arenaria* — 3 часа); брюхоногих моллюсков — в течение 3 часов, без вскрытия. Креветок, гаммарид и полихет подсушивали на фильтровальной бумаге (без эксикатора) 15—30 минут. *Pectinaria hyperborea* вынимали из трубочек и подсушивали на фильтровальной бумаге 15 минут. *Ophiura robusta* и *Ophiopholis aculeata* подсушивали на стекле в течение 1 часа. Стекло в данном случае брали потому,

что офиур, высушенных на бумаге, впоследствии невозможно снять, так как они очень плотно сцепляются иглами с волокнами бумаги и легко ломаются.

5. После подсушки производили взвешивание с точностью до 0,001 г. После взвешивания всех 100 экз. данной размерной группы вычисляли средний вес одного экземпляра.

6. Для определения поправки на изменение веса при фиксации в формалине определяли живой вес нескольких (30—50) экземпляров данного вида, которых затем помещали в банки с 4%-ным формалином и взвешивали вновь через 3 месяца в лаборатории. По разности живого и формалинного весов находили поправку (в %).

7. Для определения веса раковины и веса тела у моллюсков взвешивали отдельно раковины и отпрепарированные мягкие части (30—50—100 экз.), после чего выводили среднее отношение веса раковины и веса тела к общему весу (в %).

Примененная методика имеет и недостатки. Прежде всего, при определении сырого веса, или, как я его называю, живого веса, неизбежны отклонения от истинного живого веса ввиду отсутствия критерия обсушивания. Я применял обсушивание до потери «лишней» воды: однако и это понятие является весьма относительным, и время, необходимое для такого обсушивания, сильно колеблется для разных форм в зависимости от их величины и организации.

Поэтому мною и было установлено время обсушивания в эксикаторе с хлористым кальцием, одинаковое для всех экземпляров данного вида. Поскольку для каждого взвешивания брали большое количество экземпляров, имеется известное выравнивание результатов, и приведенные цифры, хотя и не имеют абсолютно точного значения, однако являются сравнимыми между собой и в известном приближении близкими к истинным. Вообще при работе с живым материалом было бы безуспешно пытаться дать какие-либо точные показатели, являющиеся постоянными и стандартными для данного организма или группы организмов. В природе стандартов нет, и те таблицы средних размеров и весов, а также и рисунки, которые я привожу в приложениях, необходимо рассматривать лишь как условный стандарт, использовать который можно лишь при учете в приближенных и округленных величинах.

Перехожу к непосредственному описанию составленных мною таблиц и графиков и методики их использования.

2. Составление таблиц и методика пользования ими

В результате применения описанной выше методики мною были получены данные по средним размерам и весам беспозвоночных: на основании этих данных составлены таблицы по 18 видам, помещенные в приложениях к статье (табл. I—XVIII). Все эти таблицы построены по одному типу. В первой графе дается номер размерной группы, во второй и третьей — размерный интервал данной группы по определенным признакам и, на конец, в последней — средний вес 1 экз. данной группы. Кроме того, при каждой таблице дается поправка, которую нужно вводить в показатель формалинного веса для получения живого веса. Для моллюсков приводятся также средние отношения веса раковины и веса тела к общему весу животного (в %). Последние данные приводятся для того, чтобы в случае, если в желудке рыбы или птицы не сохранился весь моллюск, можно было бы восстановить примерный вес съеденного живого вещества по остаткам раковин путем их взвешивания и соответствующего пересчета.

Пользование таблицами не представляет особенных трудностей, и правильность получаемых данных зависит целиком от точности измерений. Следует оговорить лишь возможность отнесения к той или иной размерной группе экземпляров, которые по своим размерам попадают на границу между двумя группами. Так, если мы измеряем экземпляр *Littorina saxatilis rudis* и находим высоту его раковины равной 4 мм, то его следует отнести к первой размерной группе (табл. VI). Все экземпляры больше 4 мм относятся уже к следующей (второй) размерной группе. Иначе говоря, в состав первой группы входят все экземпляры с высотой раковины до 4 мм включительно, тогда как в состав второй размерной группы входят все экземпляры с высотой раковины свыше 4 мм и до 6 мм включительно, и т. д. Как уже было сказано, определение весов моллюсков ведется по измерению длины или высоты раковины, а у некоторых гастропод — еще и по диаметру крышечки. Для *Mya arenaria* дополнительно дается определение по диаметру стфонов. Несколько более сложно определение веса *Pectinaria hyperborea* по диаметру головной мембраны и длине пятой или шестой щетинок, для чего требуется применение окуляр-микрометра.

Большая точность нужна при определении весов *Gammarus locista* по длине уropода III и цефалона. Для измерения необходимо вычленивать цефалон, так как нередко следующие сегменты налегают на него и не дают возможности правильно определить его длину. При измерении уropода III необходимо помнить, что промеры надо вести по малой ветви.

Определению весов по таблицам хотя и дает большую экономию времени, избавляя от необходимости взвешивания, однако требует времени на промеры и предполагает обработку материала в стационарных условиях. Для работы в полевых условиях этот метод вряд ли применим.

Поэтому я решил составить еще и рисунки, облегчающие и упрощающие весь труд по обработке массового материала. Однако эти рисунки не могут обеспечить большую точность результатов.

Главное преимущество этих рисунков заключается в огромной экономии времени, затрачиваемого обычно при промерах, и в возможности определять средние размеры и веса в полевых условиях, не имея никаких измерительных приборов. Отмечу, что летом 1950 г. при учете биомассы литорали Кандалакшского заповедника эти рисунки с успехом использовались группой студентов МГУ и используются в настоящее время научным сотрудником заповедника Е. П. Дорош. При большой плотности литоральных животных на 1 м² рисунки дают исследователю громадную экономию времени, совершенно освобождая от необходимости измерения штангенциркулем, подсушивания и взвешивания. Точность получаемых данных при этом вполне удовлетворительна. В качестве примера рассмотрим один из рисунков для *Macoma baltica* (рис. 3 на стр. 314).

Рисунки построены следующим образом. Сверху обозначен интервал размерной группы в мм (2—4; 4—6; 6—8 мм и т. д.). Под обозначением интервала размерной группы помещен рисунок животного (в натуральную величину), являющегося наибольшим для данной размерной группы по величине. Таким образом, все экземпляры, меньшие, чем тот, рисунок которого дан, относятся к данной размерной группе, большие — к следующей. Внизу обозначен средний вес 1 экз. данной размерной группы. При пользовании рисунками животное (или часть его), вес которого надо определить, прикладывают к рисунку, помещенному под стекло, определяют размерную группу, к которой относится данное животное, после чего находят его средний вес. Для некоторых гастропод, кроме рисунка раковины, дается еще и рисунок крышечки раковины.

3. Составление графиков (расчетных кривых) и методика пользования ими

На основании промеров и взвешивания более 8,5 тыс. животных разных видов и вычисления их средних весов я пришел к заключению, что в общем изменения длины и веса животных находятся в более или менее определенной зависимости, причем у моллюсков увеличение в длину в раннем возрасте связано с очень быстрым ростом веса. Установив такую зависимость, я счел возможным на основании вычисленных средних размеров и весов составить графики и вычертить расчетные кривые для определения (в первом приближении) весов животных данного вида при любом значении длины определенных частей тела. Такие графики приведены наряду с таблицами в конце работы.

Ввиду того, что у большинства обработанных форм различие веса между самым маленьким и самым большим экземплярами очень велико (например, у *Mytilus edulis* вес колеблется от 0,0004 до 10,23 г), пришлось прибегнуть к несколько осложненному методу построения кривых, дающему, однако, возможность получить вполне сопоставимые для изображения на графике числовые величины.

В качестве примера рассмотрим график для вычисления промежуточных размеров и весов *Macoma baltica*, приведенный на стр. 315 (рис. 4).

График строится следующим образом. На абсциссе откладывается длина раковины (в мм); на ординате же откладывается не непосредственно вес моллюсков, а вес в мг на 1 мм длины, получаемый путем деления среднего веса данной размерной группы (в мг) на середину интервала этой размерной группы (в мм).

Пример: средний вес 1 экз. *Macoma baltica* второй размерной группы (2—4 мм) равен 0,003 г, или 3 мг (табл. II на стр. 314). Середина интервала размерной группы соответствует 3 мм. Делим 3 мг на 3 мм и получаем 1. Эта единица откладывается на ординате, и определяется точка пересечения с делением 3 мм на абсциссе. Эта точка и есть начальная точка кривой. Так же определяются другие точки, по которым и строится кривая.

Вес по любой промежуточной длине раковины определяется путем нахождения на абсциссе точки, соответствующей данной длине, и затем восстановлением перпендикуляра от этой точки до пересечения его с кривой. Против точки пересечения кривой с перпендикуляром на ординате находится числовое значение веса (в мг на 1 мм длины), которое умножается на установленную промером длину экземпляра, что и дает его вес (в мг).

Пример: установленная измерением длина раковины *Macoma baltica* составляет 6,6 мм. Восстанавливаем перпендикуляр из точки 6,6 на абсциссе до пересечения с кривой. Точка пересечения кривой и перпендикуляра лежит против деления 4,2 на ординате. Умножаем 6,6 на 4,2 и получаем 27,72 мг, или округленно 28 мг.

Для некоторых форм (*Mytilus edulis*, *Littorina littorea*) уместить кривую на одном графике оказалось невозможным, поэтому для этих форм даются графики раздельно — для более мелких и для более крупных экземпляров. Разумеется, пользование расчетными кривыми занимает много времени и может применяться лишь при обработке небольшого числа экземпляров, веса которых необходимо определить. Однако этот метод дает то преимущество, что позволяет оценить биомассу животного с большей точностью, нежели это позволяют таблицы средних размеров и весов. Метод построения расчетных кривых позволяет также увидеть ошибки в вычислении средних весов для таблиц, а в некоторых случаях и исправить эти ошибки.

Проведенные мною контрольные промеры по *Littorina littorea*, *L. saxa-*

tilis rudis, *Acmaea testudinalis*, *Macoma baltica* и др. и сопоставление истинных весов взятых экземпляров и весов, найденных по графикам, дали вполне сходные результаты (с ошибкой $\pm 0,8\%$).

Таким образом, метод вычисления весов по расчетным кривым я склонен считать одним из наиболее точных методов оценки биомассы животного по его размерам.

Приводимые в этой работе данные по средним размерам и весам получены на основании обработки материала, взятого в довольно сильно опресненной части Кандалакшского залива (соленость 22—25‰) в губах и бухтах. Поэтому использованию приводимых данных для других частей Белого моря, а тем более для литорали других северных морей, должны предшествовать соответствующая проверка и выведение поправочных коэффициентов, особенно для таких изменчивых видов, как *Mytilus edulis*, *Modiolaria laevigata* и др. Согласно устному сообщению К. В. Беклемишева, пользовавшегося моими рисунками для *Mytilus edulis* на Мурманской биологической станции Академии Наук СССР (Восточный Мурман) в 1949 г., в пределах первых (мелких) размерных групп выведенные мною средние веса для *Mytilus edulis* Белого моря сохраняют свои числовые величины на Восточном Мурмане.

Для облегчения суждения о точности составленных мною таблиц и графиков привожу количественную сводку обработанного материала по видам (табл. 4).

Таблица 4

Число размерных групп и количество обработанных экземпляров

Название организма	Число размерных групп по данному виду	Количество обработанных экземпляров
<i>Mytilus edulis</i>	18	1800
<i>Macoma baltica</i>	6	600
<i>Mya arenaria</i>	11	600
<i>Modiolaria laevigata</i>	6	250
<i>Littorina littorea</i>	13	1300
<i>L. saxatilis rudis</i>	6	600
<i>L. palliata</i>	4	400
<i>Hydrobia ulvae</i>	5	500
<i>Natica clausa</i>	2	50
<i>Polynices pallidus</i>	4	200
<i>Acrybia islandica</i>	4	200
<i>Acmaea testudinalis</i>	4	400
<i>Crangon crangon</i>	3	158
<i>Gammarus locusta</i>	2	100
<i>Balanus balanoides</i>	7	700
<i>Ophiura robusta</i>	3	300
<i>Ophiopholis aculeata</i>	3	300
<i>Pectinaria hyperborea</i>	3	50
	104	8508

В заключение хочу принести глубокую благодарность доценту В. А. Броцкой за руководство и большую и многостороннюю помощь во время выполнения мною настоящей работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Зенкевич Л. А. 1947. Фауна и биологическая продуктивность моря. Т. II. Изд-во «Советская наука».
- Виноградов М. Е. 1950. Характер пищевых связей некоторых видов птиц с литоралью Белого моря. Тр. Всес. гидробиол. об-ва. т. II.
- Успенский В. С. 1946. Гага и гагачье хозяйство. Изд. Гл. упр. по заповедникам. М.

П Р И Л О Ж Е Н И Е
Таблицы и рисунки
для определения средних весов некоторых беспозвоночных
по их размерам

Таблица I

Mytilus edulis

Размерная группа	Длина раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	1—2	0,0004	
2	2—4	0,0021	
3	4—6	0,009	
4	6—8	0,022	
5	8—10	0,045	
6	10—12	0,089	Поправка на фиксацию 3-формалином +9,7%
7	12—14	0,147	Вес раковины — 54,2%
8	14—16	0,213	Вес тела — 45,8%
9	16—18	0,302	
10	18—20	0,418	
11	20—22	0,573	
12	22—24	0,738	
13	24—26	0,967	
14	26—28	1,220	
15	28—30	1,590	
16	30—40	3,35	
17	40—50	5,53	
18	50—60	10,23	

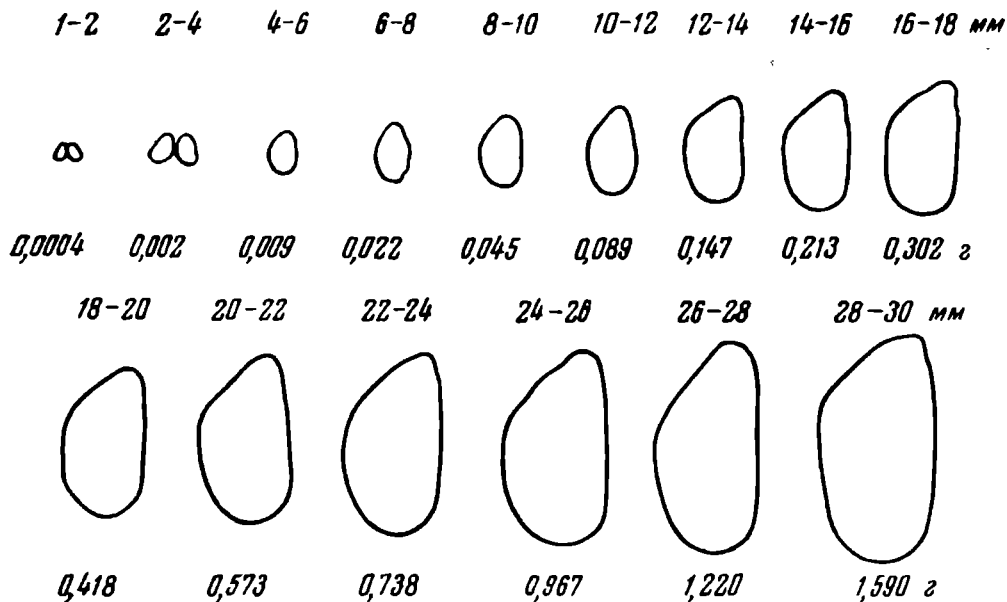


Рис. 1. *Mytilus edulis*. Стандарты для экземпляров с длиной раковины от 1 до 30 мм

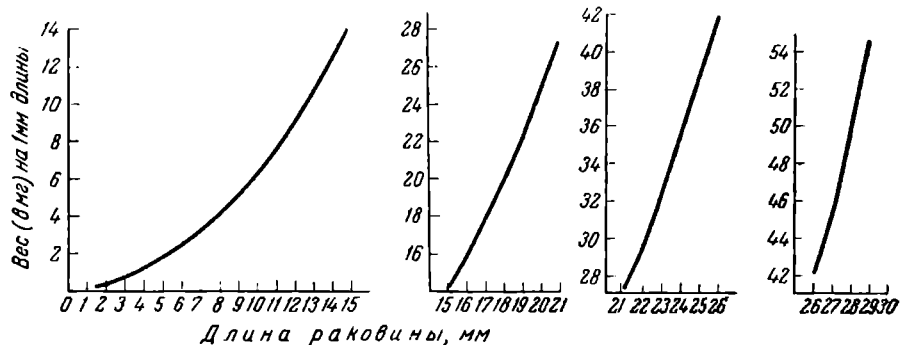


Рис. 2. *Mytilus edulis*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с длиной раковины от 1,5 до 29 мм

Таблица II

Macoma baltica

Размерная группа	Длина раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	1—2	—	Поправка на фиксацию формалином +10,2% Вес раковины — 49% Вес тела — 51%
2	2—4	0,003	
3	4—6	0,011	
4	6—8	0,030	
5	8—10	0,087	
6	10—12	0,176	
7	12—14	0,289	

2—4 4—6 6—8 8—10 10—12 12—14 мм

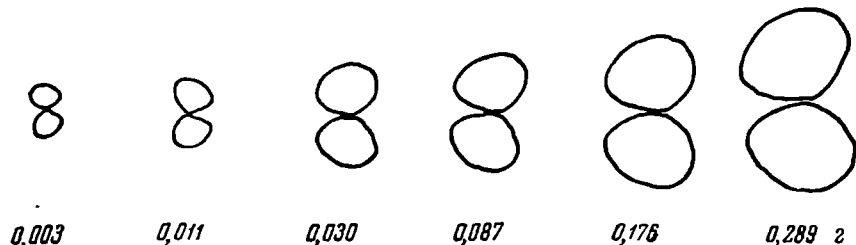


Рис. 3. *Macoma baltica*. Стандарты для экземпляров с длиной раковины от 2 до 14 мм

Таблица III

Modiolaria laevigata (Musculus laevigatus)

Размерная группа	Длина раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	1—2	—	Поправка на фиксацию формалином +9,0% Вес раковины — 49,2% Вес тела — 50,8%
2	2—4	0,0026	
3	4—6	0,009	
4	6—8	0,03	
5	8—10	0,07	
6	10—12	0,13	
7	12—14	0,23	

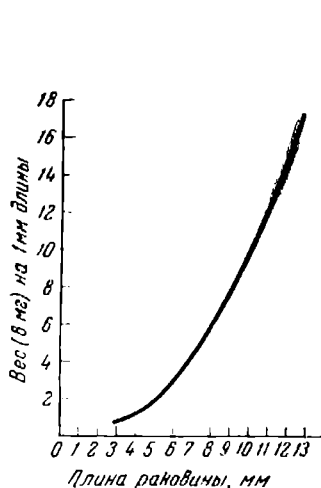


Рис. 4. *Macoma baltica*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с длиной раковины от 3 до 13 мм

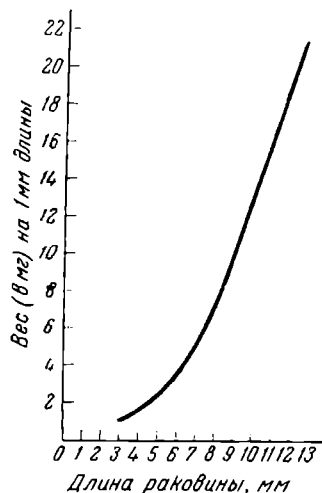


Рис. 5. *Modiolaria laevigata*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с длиной раковины от 3 до 13 мм

Mya arenaria

Таблица IV

Размерная группа	Длина раковины, мм	Диаметр сифона, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	5—10	до 3	0,03	Поправка на фиксацию формалином + 12,8% Вес раковины — 43,2% Вес тела — 56,8%
2	10—15	3—5	0,10	
3	15—20	5—7	0,21	
4	20—25	7—9	0,37	
5	25—30	9—12	0,57	
6	30—40	12—15	1,62	
7	40—50	15—19	4,16	
8	50—60	19—21	7,30	
9	60—70	21—23	12,32	
10	70—80	23—25	21,24	
11	80—90	более 25	31,96	

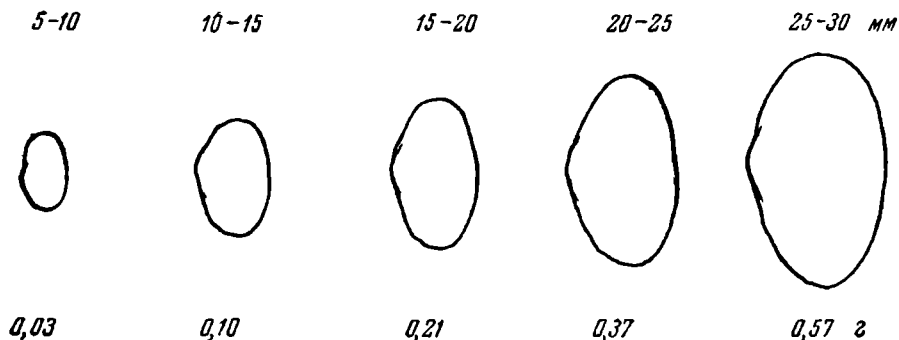


Рис. 6. *Mya arenaria*. Стандарты для экземпляров с длиной раковины от 5 до 30 мм

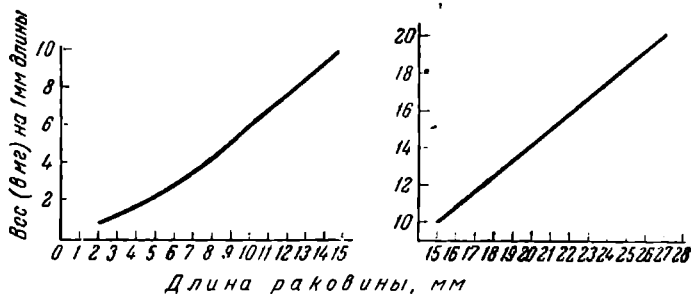


Рис. 7. *Mya arenaria*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с длиной раковины от 2 до 27 мм

Таблица V

Littorina littorea

Размерная группа	Высота раковины, мм	Диаметр крышечки, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	2—4	—	—	Поправка на фиксацию формалином +5,6% Вес раковины — 59,2% Вес тела — 40,8 %
2	4—6	до 2,8	0,034	
3	6—8	2,8—3,2	0,078	
4	8—10	3,2—3,8	0,16	
5	10—12	3,8—4,6	0,28	
6	12—14	4,6—5,4	0,48	
7	14—16	5,4—6,2	0,74	
8	16—18	6,2—7,0	1,10	
9	18—20	7,0—7,9	1,21	
10	20—22	7,9—8,8	1,97	
11	22—24	8,8—9,8	2,50	
12	24—26	9,8—11,0	3,11	
13	26—28	11,0—12,2	3,80	
14	28—30	более 12,2	4,54	

Таблица VI

Littorina saxatilis rudis

Размерная группа	Высота раковины, мм	Диаметр крышечки, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	2—4	0,8—1,5	0,007	Поправка на фиксацию формалином +5% Вес раковины — 55,4% Вес тела — 44,6%
2	4—6	1,5—2,5	0,027	
3	6—8	2,5—3,5	0,077	
4	8—10	3,5—4,5	0,150	
5	10—12	4,5—5,5	0,260	
6	12—14	5,5—6,5	0,410	

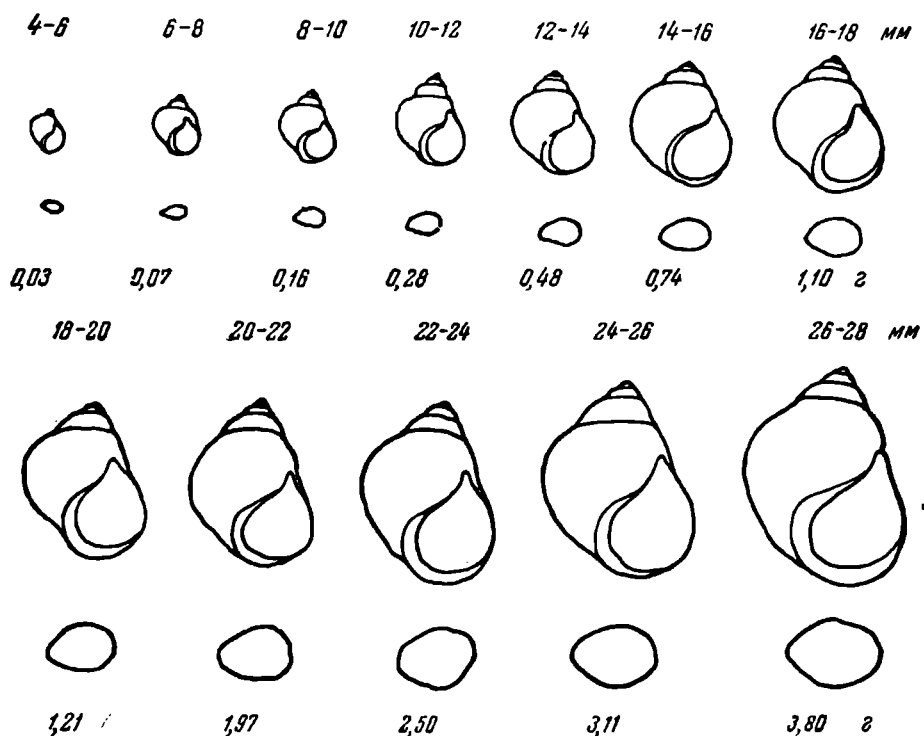


Рис. 8. *Littorina littorea*. Стандарты для экземпляров с высотой раковины от 4 до 28 мм

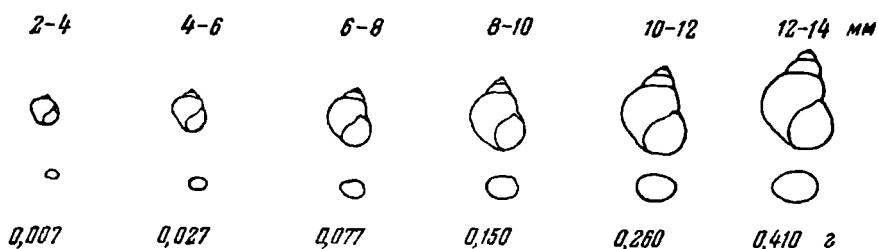


Рис. 9. *Littorina saxatilis rudis*. Стандарты для экземпляров с высотой раковины от 2 до 14 мм

Таблица VII

Littorina obtusata (то же для *L. palliata*)

Размерная группа	Высота раковины, мм	Диаметр крышечки, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	2—4	—	—	Поправка на фиксацию формалином +5,8% Вес раковины — 58,4% Вес тела — 41,6%
2	4—6	1,5—2,5	0,044	
3	6—8	2,5—3,5	0,094	
4	8—10	3,5—4,5	0,18	
5	10—12	4,5—5,5	0,31	

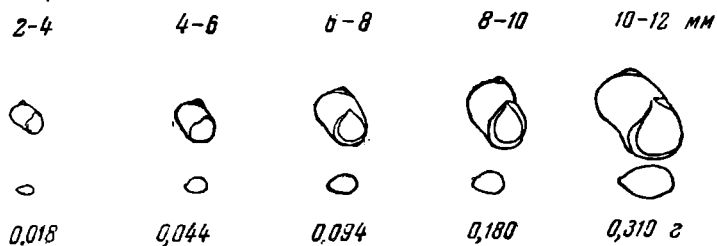


Рис. 10. *Littorina palliata* (то же для *L. obtusata*). Стандарты для экземпляров с высотой раковины от 2 до 12 мм

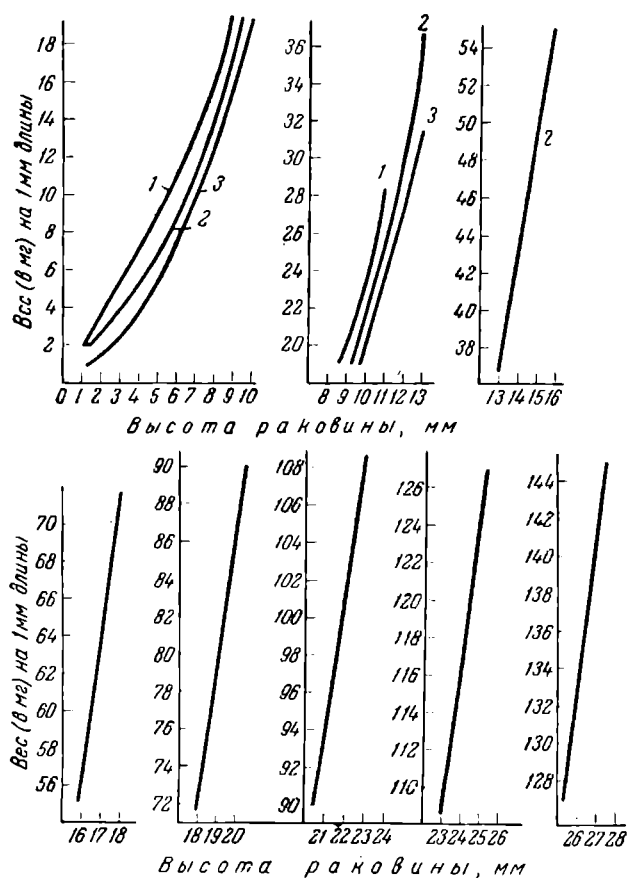


Рис. 11. *Littorina palliata* (1), *L. littorea* (2), *L. saxatilis rudis* (3). Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с высотой раковины от 1,5 до 28 мм

Таблица VIII

Acmaea testudinalis

Размерная группа	Длина раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	5—10	0,04	Поправка на фиксацию формалином +19% Вес раковины — 55,4% Вес тела — 44,6%
2	10—15	0,167	
3	15—20	0,43	
4	20—25	0,80	

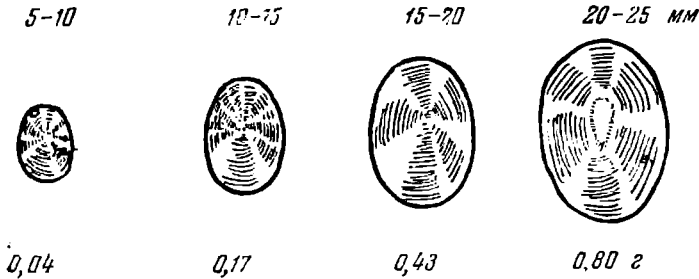


Рис. 12. *Acmaea testudinalis*. Стандарты для экземпляров с длиной раковины от 5 до 25 мм

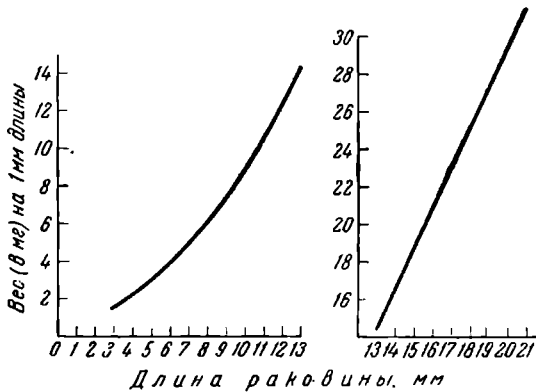


Рис. 13. *Acmaea testudinalis*. Изменения веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с длиной раковины от 3 до 21 мм

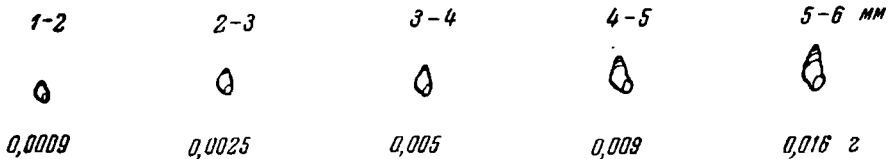


Рис. 14. *Hydrobia ulcae*. Стандарты для экземпляров с высотой раковины от 1 до 6 мм

Таблица VIII

Acmaea testudinalis

Размерная группа	Длина раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	5—10	0,04	Поправка на фиксацию формалином +19% Вес раковины — 55,4% Вес тела — 44,6%
2	10—15	0,167	
3	15—20	0,43	
4	20—25	0,80	

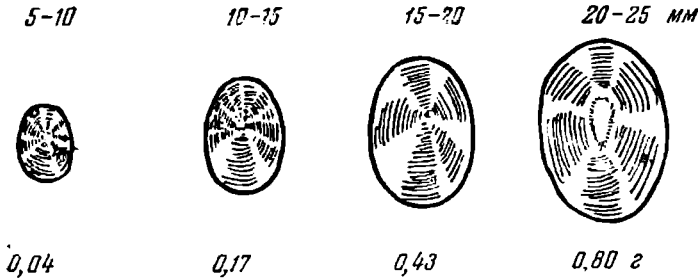


Рис. 12. *Acmaea testudinalis*. Стандарты для экземпляров с длиной раковины от 5 до 25 мм

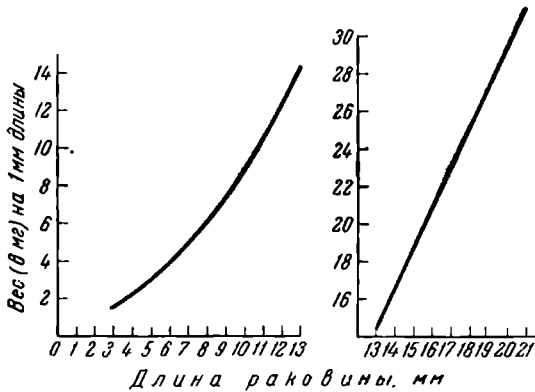


Рис. 13. *Acmaea testudinalis*. Изменения веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с длиной раковины от 3 до 21 мм

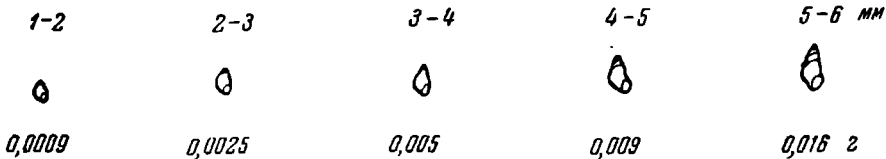


Рис. 14. *Hydrobia ulvae*. Стандарты для экземпляров с высотой раковины от 1 до 6 мм

Таблица IX

Hydrobia ulvae

Размерная группа	Высота раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	1—2	0,0009	Поправка на фиксацию формалином +7,8% Вес раковины — 61,6% Вес тела — 38,9%
2	2—3	0,0025	
3	3—4	0,005	
4	4—5	0,009	
5	5—6	0,016	

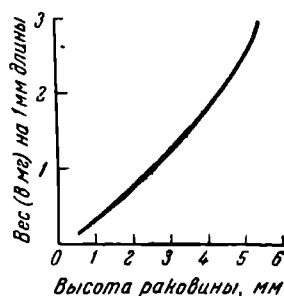


Рис. 15. *Hydrobia ulvae*. Изменение веса на 1 мм длины (высота раковины) в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с высотой раковины от 0,5 до 5,5 мм

Таблица X

Natica clausa

Размерная группа	Высота раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	5—10	0,23	Поправка на фиксацию формалином +14% Вес раковины — 41,2% Вес тела — 58,8%
2	10—15	0,76	

Таблица XI

Polynices pallidus

Размерная группа	Высота раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	8—12	0,45	Поправка на фиксацию формалином +13,2% Вес раковины — 40,1% Вес тела — 59,9%
2	12—16	0,95	
3	16—20	1,14	
4	20—24	2,98	

Таблица XII

Acrabia islandica

Размерная группа	Высота раковины, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечания
1	8—12	0,24	Поправка на фиксацию формалином +13,2% Вес раковины — 45,4% Вес тела — 54,6%
2	12—16	0,57	
3	16—20	1,42	
4	20—24	2,55	

Таблица XIII

Crangon crangon

Размерная группа	Длина нарапанса, мм	Длина тельсона, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	6—8	4—6	0,34	Поправка на фиксацию формалином +10,2%
2	8—10	6—8	0,54	
3	10—12	8—10	0,99	

Таблица XIV

Gammarus locusta

Размерная группа	Длина цефалона, мм	Длина уropода III, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	1,5—2,5	1,5—2,5	0,058	Поправка на фиксацию формалином +11,1%
2	2,5—3,5	2,5—3,5	0,12	

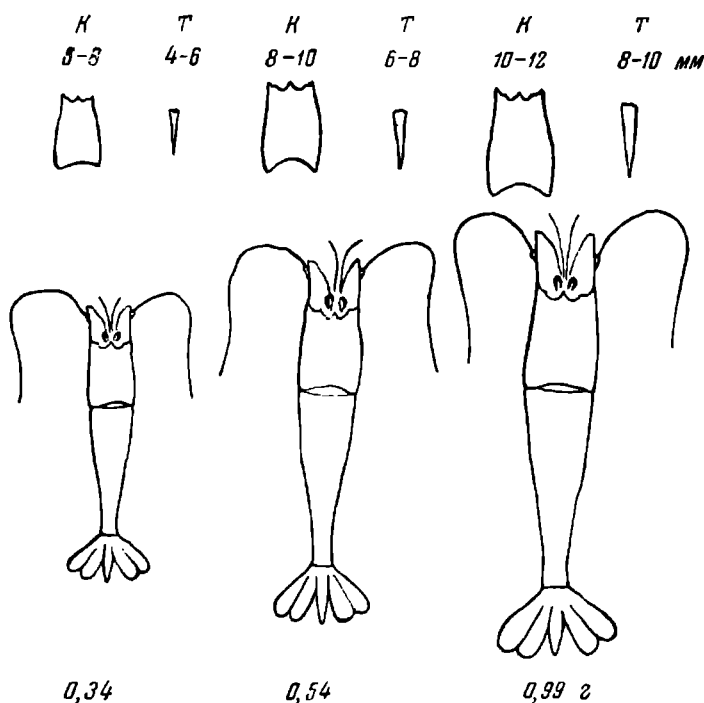


Рис. 16. *Crangon crangon*. Стандарты для экземпляров с длиной карапакса (К) от 6 до 12 мм, тельсона (Т) — от 4 до 10 мм

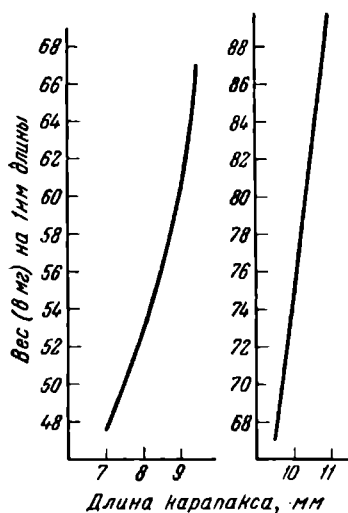


Рис. 17. *Crangon crangon*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетные кривые для экземпляров с длиной карапакса от 7 до 11 мм

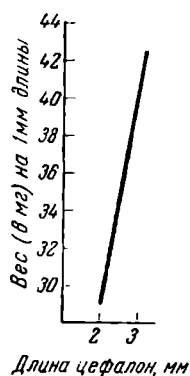


Рис. 18. *Gammarus locusta*. Изменение веса на 1 мм длины в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с длиной цефалона от 2 до 3 мм

Таблица XV

Ophiura robusta

Размерная группа	Диаметр диска, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	3—5	0,02	Поправка на фиксацию формалином +2,5%
2	5—7	0,04	
3	7—9	0,07	

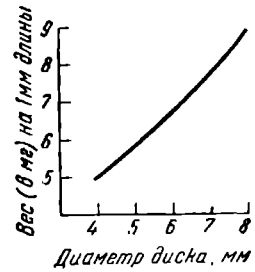


Рис. 19. *Ophiura robusta*. Изменение веса на 1 мм длины (диаметра диска) в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с диаметром диска от 4 до 8 мм

Таблица XVI

Ophiopholis aculeata

Размерная группа	Диаметр диска, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	4—6	0,07	Поправка на фиксацию формалином +2,4%
2	6—8	0,16	
3	8—10	0,3	

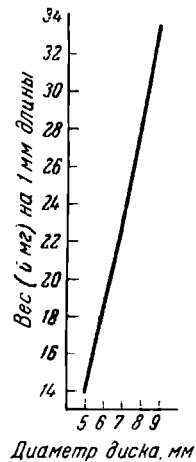


Рис. 20. *Ophiopholis aculeata*. Изменение веса на 1 мм длины (диаметра диска) в зависимости от увеличения длины. Расчетная кривая для экземпляров с диаметром диска от 5 до 9 мм

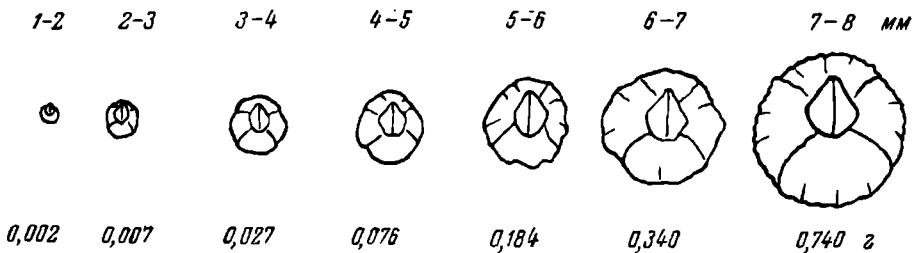


Рис. 21. *Balanus balanoides*. Стандарты для экземпляров с диаметром устья от 1 до 8 мм

Таблица XVII

Balanus balanoides

Размерная группа	Наибольший диаметр устья, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	1—2	0,002	Поправка на фиксацию формалином +4%
2	2—3	0,007	
3	3—4	0,027	
4	4—5	0,076	
5	5—6	0,184	
6	6—7	0,34	
7	7—8	0,44	

Таблица XVIII

Pectinaria hyperborea

Размерная группа	Диаметр головной мембраны, мм	Длина 5-й или 6-й щетинки головной мембраны, мм	Средний вес 1 экз., г	Примечание
1	2—4	1—2	0,06	Поправка на фиксацию формалином +11%
2	4—6	2—3	0,20	
3	6—8	3—4	0,53	

И С С Л Е Д О В А Н И Я Р Е К И В О Д О Х Р А Н И Л И Ц

К. А. Гусева. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним	3
Введение	3
I. Хозяйственное значение «цветения» воды	6
II. Качественный и количественный состав фитопланктона Учинского водохранилища	10
1. Качественный состав фитопланктона	11
2. Количественный состав фитопланктона	14
III. Потребность организмов фитопланктона в основных питательных веществах и методы ее выявления	23
1. Метод гидробиологической производительности	23
2. Метод чистых культур основных организмов фитопланктона Учинского водохранилища	24
3. Потребность организмов фитопланктона в азоте	28
4. Потребность организмов фитопланктона в фосфоре	35
5. Потребность организмов фитопланктона в железе	37
6. Роль марганца в развитии организмов фитопланктона	43
7. Роль кремния в развитии организмов фитопланктона	47
IV. «Цветение» Учинского водохранилища и факторы, его обуславливающие	49
1. «Цветение», вызываемое диатомовыми	50
2. «Цветение», вызываемое синезелеными водорослями	56
3. «Цветение», вызываемое динофлагеллатами	63
4. «Цветение», вызываемое хризомонадами	64
V. Взаимоотношения фитопланктона с зоопланктоном и бактериями в водоеме	65
VI. Прогноз «цветения» водоема	74
VII. Меры борьбы с цветением	76
Общие выводы и заключение	84
С. Н. Уломский. Влияние болотного водосбора и ГРЭС на развитие озерного планктона	93
Э. Л. Штин. Микрофлора некоторых водохранилищ Кировской области	97
Л. Н. Васильев. О ряпушке Рыбинского водохранилища	106
А. В. Асман. К вопросу о роли организмов бентоса в процессах самоочищения текущих вод	115

Б И О Л О Г И Я В О Д Н Ы Х О Р Г А Н И З М О В

М. В. Желтенкова. Размножение и рост водяного ослика (<i>Asellus aquaticus</i>)	131
Г. Г. Щеголев. Медицинские пиявки как литофильные организмы	151

Н. К. Дексбах Мормыш (<i>Gammarus lacustris</i>) в водоемах Среднего Урала и Зауралья	187
С. П. Алексеева. Материалы по размножению перкарины в Азовском море	200
Я. И. Гинзбург. Материалы по биологии молоди полупроходных рыб в заливе имени Кирова	207

ФЛОРА И ФАУНА ВОДОЕМОВ

Я. А. Бирштейн. Новые данные о происхождении фреатической подземной фауны	225
И. И. Малевич. Олигохеты Галичского озера и прилежащих водоемов . . .	230
Е. И. Иванова. О нахождении малоротой корюшки на Европейском Севере	252
К. В. Доброхотова. Ботаническая характеристика водоемов низовий дельты р. Или	260
К. В. Беклемишев. Питание хищных литоральных беспозвоночных и их пищевые взаимоотношения с промысловыми рыбами и птицами	276

ВОПРОСЫ МЕТОДИКИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

С. П. Уломский. Опыт количественного учета бентоса на плотных речных грунтах	297
Н. А. Перцов. Массовые беспозвоночные литорали Белого моря как компоненты питания рыб и птиц, и методика определения их средних размеров и весов	305

В трудах Всесоюзного гидробиологического общества печатаются статьи, монографии и обзоры членов Общества, посвященные актуальным вопросам гидробиологии и ихтиологии, а также работы методического характера.

Представляемые рукописи должны быть тщательно отредактированы и совершенно готовы к печати. Сообщаемые результаты исследований должны быть изложены ясно и кратко и сопровождаться выводами.

Цитаты допускаются в минимальном количестве, иностранные — только в русском переводе. Все цитаты должны быть тщательно выверены по первоисточникам. При цитировании, помимо обычной литературной ссылки, в каждом отдельном случае необходимо указывать страницу. Каждая цитата должна быть записана автором на полях рукописи (если цитата начинается не с начала предложения оригинала, перед ней ставится многоточие).

Рукописи, включая списки литературы, должны быть перепечатаны на машинке на одной стороне листа через два интервала. Латинские названия организмов и фамилии иностранных авторов впекаются на машинке или очень четко вписывают от руки.

Страницы рукописи нумеруют единой нумерацией, включая основной текст, таблицы и литературу. Перечень иллюстраций (графиков, схем, штриховых рисунков и проч.) и подписи к ним представляются отдельно и в общий текст не включаются. На все иллюстрации и таблицы в тексте должны быть ссылки, а на полях рукописи указаны места, где должны быть помещены эти иллюстрации.

Все таблицы должны иметь номер и краткие заголовки, а иллюстрации — пояснительные подписи.

Следует всячески избегать громоздких числовых таблиц, по возможности заменяя их графиками и диаграммами. Один и тот же материал не должен повторяться в таблицах и на рисунках.

Иллюстрации должны быть совершенно отчетливы и выполнены тушью на белой бумаге или кальке. Фотографии надо представлять в 2 экз., они должны быть контрастными и в черных тонах. На иллюстрациях следует избегать надписей, заменяя их цифровыми или буквенными обозначениями, которые объясняются в подписях к иллюстрациям.

Прилагаемый иллюстративный материал должен быть собран в общий конверт, на обратной стороне каждой иллюстрации должна быть пометка с обозначением ее порядкового номера, фамилии автора и заглавия рукописи.

Сокращения слов, имен, названий не допускаются, за исключением стандартных сокращений (например, м, г, м³, мг/л, г/м³, р., S., т., вып. и т. д.). Не следует также делать какие-либо подчеркивания в тексте рукописи или на иллюстрациях.

При упоминании латинских названий организмов, в тех случаях, когда речь идет об определенном виде, недопустимо ограничиваться одним родовым названием, а следует давать полное название по бинарной номенклатуре. Если речь идет об организме, видовой принадлежности которого не определена, то дается родовое название с добавлением слова sp., и лишь в том случае, когда подразумевается род в целом, допустимо применение одного родового названия.

Особое внимание автор должен уделить написанию формул, которые каллиграфическим почерком или четкими печатными буквами вписывают в текст рукописи. В формулах обозначения: «градус», «ноль», «нулик», буква «О» — большая и буква «о» — малая поясняются словами (карандашом) тут же, на полях рукописи, а греческие буквы в формулах обводят красным карандашом. При наличии русских букв, которые похожи на латинские (например, А, В и др.), надо на полях рукописи отметить: В — русск., С — лат. и т. д.

Вся упоминаемая в рукописи литература приводится в виде списка в конце. Перечень литературы располагается в алфавитном порядке фамилий авторов, для русских и иностранных работ отдельно. Работы русских авторов, опубликованные на других языках, помещают в русском списке, причем вначале даются в прямых скобках фамилия и инициалы в русской транскрипции, а затем приводятся полные данные на языке публикации. Работы одного и того же автора даются в хронологической последовательности, причем работы одного года размечают строчными буквами русского алфавита (1950а, 1950б и т. д.).

В списке литературы необходимо приводить следующие данные в следующей последовательности: фамилию, инициалы, год, полное название работы, название журнала (для книг — место издания), серию, том, выпуск или номер. Названия журналов дают с общепринятыми сокращениями (например, Зоол. журн., ДАН, Рыбн. хоз. и т. п.). Как в тексте рукописи, так и в списке литературы совершенно недопустимы сокращенные названия учреждений, такие, как ВНИИОРХ, ВОДГЕО, МОИП и т. д.

Фамилия автора при ссылках на «Литературу» дается в скобках на языке оригинала с указанием года издания, например: (Иванов, 1926), (Schmidt, 1932). В остальных случаях фамилии иностранных авторов даются в русской транскрипции, а при первом упоминании — также и в иностранной (в скобках).

Перечисление в списке литературы всех упоминаемых в рукописи работ — обязательно. Ссылки на неопубликованные работы не допускаются.

В конце рукописи должна быть подпись автора и указаны его фамилия, имя и отчество, а также адрес автора и полное официальное название научного учреждения, в котором выполнена работа.

Рукопись представляется в двух экземплярах, причем иллюстративный материал прилагается только к первому, наиболее четкому экземпляру. Рукопись сопровождается представлением к опубликованию за подписью руководителя учреждения.

Рукописи следует направлять ученому секретарю Всесоюзного гидробиологического общества, по адресу: Москва, 3, пр. Владимирова, 3, Институт океанологии Академии Наук СССР.

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

Редактор издательства А. П. Щербаков Технический редактор Н. А. Невраева
Корректор Т. В. Гурьева

РИСО АН СССР № 4726. Т-03448. Издат. № 3195. Тип. заказ № 135. Подп. к печ. 10/V 1952 г.
Формат: бум. 70×108¹/₂. Печ. л. 28,08. Бум. л. 510,25 Уч.-издат. 27,5. Тираж 1500.

Цена по прейскуранту 1952 г. 19 р. 25 к.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР, Москва, Шубинский пер., д. 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
10	20 св.	фонды	формы
242	22 сн.	21. <i>Na pseudobtusa</i>	21. <i>N. pseudobtusa</i>
242	21 »	22. <i>H emonais</i>	22. <i>Haemonais</i>
252	4 »	<i>Sublovis</i>	<i>Sublaevis</i>
252	12, 18 »	<i>nosus</i>	<i>nasus</i>
267	21 »	<i>Aphanotece</i>	<i>Aphanothece</i>

Труды Всесоюзного Гидробиологического общества. том IV