

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Т Р У Д Ы
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
ВОДОХРАНИЛИЩ

3 (6)

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР
1960

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВОДОХРАНИЛИЩ

Т Р У Д Ы
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ
ВОДОХРАНИЛИЩ

В Ы П У С К

3(6)



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1960 ЛЕНИНГРАД

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р

Доктор биологических наук

Б. С. Кузин

Р е д а к т о р п э д а н и я

Доктор биологических наук

Б. К. Штегман

С. И. Кузнецов

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОФЛОРЫ ВОДОХРАНИЛИЩ

Исследования микрофлоры воды и иловых отложений проводятся в настоящее время в целом ряде водохранилищ СССР. Наиболее полно изучены водохранилища волжской системы. Основной задачей этих работ являлось изучение роли микроорганизмов в круговороте веществ при процессах, связанных с самоочищением воды в водохранилищах, и определение роли бактерий в цепи пищевых взаимоотношений в литорали и в открытой части водохранилища.

Микробиологические процессы очень тесно связаны с химизмом воды и характером водного режима водохранилища в течение годового цикла.

Чем южнее расположено водохранилище, тем сильнее его вода обогащена сульфатами и гидрокарбонатами (табл. 1.). Таким образом, в более южных водохранилищах можно ожидать большей евтрофии и большей интенсивности процессов редукции сульфатов.

Вторым характерным признаком водохранилищ является колебание их уровня в течение годового цикла. Из рис. 1 видно, что по характеру колебания уровня водохранилища могут также очень резко отличаться одно от другого. В водохранилищах средней полосы (Камское, Куйбы-

Таблица 1

Гидрохимическая характеристика некоторых водохранилищ

Название водоема	K + Na, в мг/л	Ca, в мг/л	Mg, в мг/л	HCO ₃ ['] , в мг/л	SO ₄ ^{''} , в мг/л	Cl ['] , в мг/л
Иваньковское водохрани- лище	—	—	—	109	3	1
Угличское водохранилище	—	—	—	107	3	1
Рыбинское водохранилище	1.5	26	7.3	93	4.6	0.89
Горьковское водохрани- лище	3	24.4	6.2	88.5	14.7	3.2
Куйбышевское водохрани- лище	15.8	45.7	9.7	108	53.1	29.1
Днепровское водохрани- лище	—	54.3	10.4	209.7	14.7	14.6
Мингечаурское водохра- нилище	—	35	—	152	—	11
Оз. Севан	101.4	37.4	52.4	416.6	15.7	61.9
Джеказганское водохра- нилище	460	88.4	65.5	207.4	568.4	385
Тедженское водохранили- ще	383	58	51.5	296.3	480.3	314.4
Оз. Белое Вологодской об- ласти	—	16.1	6.2	68.3	—	0.43

шевское, Рыбинское) сработка уровня, как правило, начинается с осени и достигает максимума весной, в период перед паводком. Во время паводка уровень вновь достигает проектной отметки. Наоборот, как наблюдал В. А. Кошкалда (1958), в районе полупустынь, где водохранилища служат в основном для орошения посевов (Тедженское), наполнение их начинается в январе. В марте их уровень достигает максимальной отметки, в июне, когда начинаются поливы, расход воды увеличивается. В августе практически воды в водохранилище не остается. В связи с этим участок литорали водохранилища в период осушения начинает зарастать прибрежно-водной растительностью, остатки которой на следующий год заливаются водой и подвергаются распаду при непосредственном участии сапрофитных бактерий.

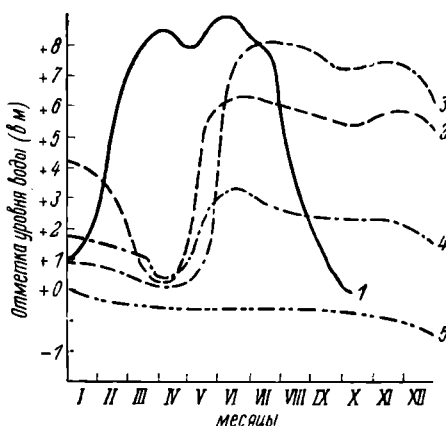


Рис. 1. Колебания уровня водоемов в течение годового цикла.

1 — Тедженское водохранилище; 2 — Камское водохранилище; 3 — Куйбышевское водохранилище; 4 — Рыбинское водохранилище; 5 — оз. Севан.

Важнейшее значение при изучении круговорота веществ в водохранилищах имеет определение интенсивности процессов образования и распада органического вещества. Эта величина, по-видимому, наиболее полно может определять характер трофии водоема. Применение изотопного метода (Сорокин 1956, 1958а, 1958б) дало возможность определить в ряде водохранилищ как количество образовавшегося органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона и бактериального хемосинтеза, так и интенсивность этого процесса.

Вторым процессом, оказывающим, по-видимому, большое отрицательное влияние на зообентос, является бактериальная редукция сульфатов. Применение радиоактивных изотопов серы также дало возможность разработать методы определения интенсивности этого процесса (Иванов, 1956, 1957).

Как видно из табл. 2, наиболее высокая годовая продукция органического вещества отмечена в водохранилищах Горьковском, Куйбышевском и Мингечаурском, где наблюдения проводились в первые годы их заполнения.

Таблица 2
Продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в водохранилищах

Название водоема	Июльская, в мг С на 1 м ² в сутки	Годовая, в г С на 1 м ²
Рыбинское водохранилище . .	296	51.2
Горьковское водохранилище .	570	73.2
Куйбышевское водохранилище	479	143.0
Мингечаурское водохранилище	1700	137.5
Оз. Севан	91	—
Оз. Байкал . . .	307	—

Органическое вещество, образовавшееся в водохранилище в процессе фотосинтеза и поступившее извне, подвергается аэробному распаду в водной массе. Остатки его разрушаются анаэробно в иловых отложениях с образованием газообразных продуктов в виде метана и водорода. Последние, окисляясь в водной массе, могут служить источником энергии для усвоения углекислоты бактериями в процессе хемосинтеза.

Количество органического вещества, образовавшегося в Рыбинском водохранилище в процессе хемосинтеза, было изучено Ю. И. Сорокиным. Среднегодовая величина по водной массе оказалась равной 4.1 г углерода на 1 м² при величине продукции органического вещества, образовавшегося в процессе фотосинтеза, 51.2 г С на 1 м² за весь вегетационный период.

В первые годы после затопления Горьковского и Куйбышевского водохранилищ, как на это указывает Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1959), на залитых почвах поймы Волги наблюдалась резкая кратковременная вспышка развития бентоса. Одной из причин последующего снижения численности бентоса могло быть, по предположению Ю. И. Сорокина, обогащение грунтов водохранилищ сульфидами и свободным сероводородом. По анализам Г. А. Соколовой и Ю. И. Сорокина (1957, 1958), интенсивность процесса образования сероводорода в грунтах водохранилищ достигает большой величины, как это видно из табл. 3.

Как видно из табл. 3, в Горьковском водохранилище, где анализы производились на 2-й год после его заполнения, интенсивность процесса редукции сульфатов достигала 1.2 мг сероводорода на 1 л сырого ила в сутки, в Куйбышевском — 0.7 мг/л даже на незаиленных почвах. Очевидно, одной из причин снижения численности бентоса в водохранилище может быть вспышка процессов редукции сульфатов в поверхностных слоях грунта.

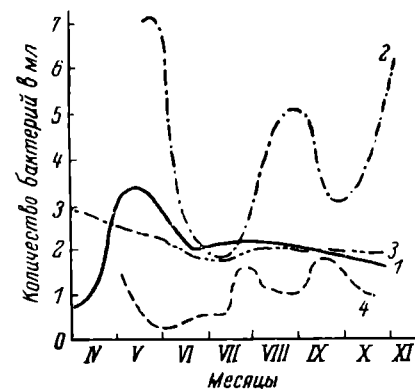


Рис. 2. Динамика численности бактерий в водохранилищах.

1 — Куйбышевское; 2 — Горьковское, 1956 г.; 3 — Горьковское, 1957 г.; 4 — Рыбинское.

Целый ряд водохранилищ используется для целей не только гидроэнергетики, но также и водоснабжения. С этой точки зрения большой интерес представляет изучение процесса созревания водохранилищ, тесно связанного с изменением состава его бактериальной флоры, особенно в первые годы затопления. Достаточно показательным в этом отношении является как общее число бактерий (рис. 2), так и количество сапрофитов.

Как видно из рис. 2, особенно большое количество бактерий наблюдалось в воде Горьковского водохранилища в 1956 г. — в первый год его заполнения (Розанова, 1959). На второй год количество их значи-

Таблица 3

Интенсивность образования сероводорода за счет деятельности десульфуряющих бактерий (в мг H₂S в сутки на 1 л сырого ила)

Водохранилище	Темно-серый ил	Торфянистый ил	Незаиленная почва
Рыбинское . .	0.01—0.05	0.02	0.003
Горьковское .	1.22	—	0.17
Куйбышевское	0.13—0.5	—	0.7

тельно уменьшилось (Крашенинникова, 1960). Менее резко это было выражено в Куйбышевском водохранилище (Салманов, 1958).

В течение годового цикла в зависимости от характера водоема общее число бактерий может иметь 2 или 3 максимума. После зимнего снижения численности бактерий обычно первый максимум их развития наблюдается весной, когда водохранилище заполняется талыми водами. В конце мая и июне количество бактерий обычно снижается. Второй максимум бывает в летний период и обычно совпадает с периодом массового развития и отмирания фитопланктона. Наконец, третий максимум, наблюдающийся нерегулярно, обычно бывает осенью во время штормовой погоды и зависит от взмучивания богатых бактериями поверхностных слоев ила.

Нам кажется, что одним из хороших показателей степени созревания водохранилища может быть соотношение между общим числом бактерий и количеством сапрофитных бактерий, учитываемых в чашках на мясопептонном агаре.

Как видно из табл. 4, в озере Белом Вологодской области указанное отношение является наибольшим и достигает 12 000. Это озеро фактически было подпружено более 100 лет тому назад и в настоящее время является вполне сформировавшимся водохранилищем. Примерно так же высоко это отношение в Рыбинском водохранилище. В недавно заполненных водохранилищах оно значительно ниже и колеблется от 500 до 2000, что зависит от высокого содержания сапрофитных бактерий. Можно полагать, что этому в основном способствует поступление в воду органических веществ и биогенных элементов из почв залитой поймы реки.

Все большие водохранилища Советского Союза, зачастую занимающие площадь в несколько сотен и даже тысяч квадратных километров, используются также и в рыбохозяйственном отношении. В связи с этим были выполнены некоторые исследования по выявлению роли бактерий в питании зоопланктона (Новожилова, 1957; Крашенинникова, 1958). Как известно, наиболее продуктивной зоной водохранилищ является литоральная. Наблюдения С. А. Крашенинниковой (1958) показали, что весной, в период полного заполнения Рыбинского водохранилища, ко-

Таблица 4

Учет отдельных физиологических групп микроорганизмов в водохранилищах в летние месяцы (июль)

Название водоема	Общее число бактерий, в тыс. в 1 мл	Сапрофиты, в 1 мл	Спорообразующие, в % от сапрофитов	Грибы, в % от сапрофитов	Азотобактерии, в 1 мл	Отношение общего числа бактерий к числу сапрофитов
Оз. Белое Вологодской области	3700	310	12	—	—	12000
Рыбинское водохранилище	1620	150	—	—	—	10800
Горьковское водохранилище	5200	1840	0,4	9	—	2100
Куйбышевское водохранилище	2000	4000	0,5	—	1—60	500
Мингечаурское водохранилище	2500	4500	11	6	6	550
Оз. Севан	204	23	—	—	0—1	9900

личество сапрофитных бактерий достигает на остатках прошлогодней растительности 50—100 млн на 1 г поверхностного слоя разлагающейся растительности. Одновременно В. Ф. Фенюк (1958) наблюдала, что в местах разложения растительных остатков наблюдается массовое скопление зоопланктона. Таким образом, в литоральной зоне большое значение в пищевых взаимоотношениях имеют сапрофитные бактерии.

Однако в водной массе водохранилища, где количество сапрофитов не так уж велико, при исследовании роли бактерий в питании зоопланктона необходимо было изучить численность и продукцию биомассы общего числа бактерий.

Таблица 5

Влияние скошенной растительности на продукцию бактерий и выедание их зоопланктоном в Рыбинском водохранилище

Место отбора пробы воды для анализа	Суточная продукция бактерий, в млн в 1 мл	Количество бактерий, следенных зоопланкто- ном, в млн в 1 мл	Время одной генерации бактерий, в часах	Суточный коэффициент (продукция биомасса)
Близ скошенного тростника . .	11.9	2.87	18.4	1.8
Близ скошенной земноводной гречихи	23.4	5.5	12.2	3.4
Близ скошенного рдеста	11.9	4.4	38.2	11
Открытая часть у о. Первомай- ка	2.3	2.3	6.8	3.5
Русло Волги у с. Коприна . . .	1.0	0.1	17.0	0.38

Как видно из табл. 5, суточная продукция бактерий около скошенной растительности в литорали равнялась 12—23 млн в 1 мл воды. В открытой части Рыбинского водохранилища около о. Первомайка — 2.3 млн, а в открытой части Волжского плёса — 1.0 млн.

Следует отметить, что зачастую одна только численность бактерий без указания быстроты их размножения еще недостаточно характеризует значение бактерий как первого звена трофических взаимоотношений.

Исследуя численность бактерий в Рыбинском водохранилище, М. И. Новожилова (1957) показала, что в центральной части водохранилища она была более высокой, чем в прибрежной, но в береговой полосе, вследствие более интенсивного размножения, продукция бактерий была во много раз больше, чем в центре водохранилища.

Подытоживая полученные материалы, можно сделать следующее заключение.

1. Изучение фотосинтеза и хемосинтеза путем применения радиоактивных изотопов дало возможность оценить интенсивность этих процессов для водохранилищ площадью в несколько квадратных километров. Было показано, что в первые годы заполнения водохранилищ наблюдается особенно значительная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза.

2. Применение радиоактивных изотопов серы дало возможность оценить интенсивность образования сероводорода в поверхностных слоях грунта водохранилищ. Интенсивность образования сероводорода, следовательно, является одной из причин снижения количества бентоса в водохранилищах после его усиленного развития в первый год затопления

3. Общая численность бактерий достигает особенно большой величины в первые годы заполнения водохранилища.

4. Определяя роль бактерий в пищевых взаимоотношениях в водоеме, необходимо учитывать не только их численность, но и быстроту размножения.

ЛИТЕРАТУРА

- Журавлев М. В. 1954. Начальные стадии становления гидрохимического режима Мингечаурского водохранилища. Изв. АН АзССР, № 4.
- Иванов М. В. 1956. Применение изотопов для изучения процесса редукции сульфатов в озере Беловодь. Микробиология, т. 25.
- Иванов М. В. 1957. Роль микроорганизмов в образовании отложений серы в сероводородных источниках Сергиевских минеральных вод. Микробиология, т. 26, в. 3.
- Кошкалда В. А. 1958. Гидрохимическая характеристика Тедженского водохранилища. Тр. Мургабск. гидробиол. ст., в. 4.
- Крашенинникова С. А. 1958. Микробиологическая характеристика процесса распада прибрежной водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Крашенинникова С. А. 1960. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования. Наст. сборник.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. Основные пути процесса первичного формирования бентоса в водохранилищах на Волге. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., отд. биол., т. 64, в. 2.
- Новожилова М. И. 1957. Время генерации бактерий и продукция биомассы бактерий в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. 26, в. 2.
- Розанова Е. П. 1959. Характеристика бактериального населения Горьковского водохранилища в первый год его существования. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Салманов М. А. 1958. Характеристика общего числа бактерий в Куйбышевском водохранилище в первые годы его заполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Сokolova Г. И. и Ю. И. Сорокин. 1957. Бактериальное восстановление сульфатов в илах Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. 26, в. 2.
- Сokolova Г. И. и Ю. И. Сорокин. 1958. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфата в грунтах Горьковского водохранилища с применением S^{35} . ДАН СССР, т. 118, № 2.
- Сорокин Ю. И. 1956. О применении радиоактивного углерода C^{14} для изучения первичной продукции в водоемах. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 7.
- Сорокин Ю. И. 1958а. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. III. Продуктивность хемосинтеза в водной толще в летний период. Микробиология, т. 27, в. 3.
- Сорокин Ю. И. 1958б. Первичная продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Фенюк В. Ф. 1958. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.

С. А. Крашенинникова

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ВО ВТОРОЙ ГОД ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

Микробиологические исследования Горьковского водохранилища в год его заполнения (1956 г.) были проведены Г. А. Соколовой и Е. П. Розановой. Изучая микрофлору Горьковского водохранилища во второй год после его заполнения, мы ставили своей задачей: 1) проследить динамику общего числа бактерий в воде; 2) выяснить зависимость численности бактерий от скорости их размножения; 3) по возможности определить количественные показатели выедания бактерий зоопланктоном; 4) проследить изменения, произошедшие в бактериальном населении водохранилища в течение двух лет его существования.

Наши наблюдения производились на следующих станциях:

- № 1 — чкаловский разрез, залив затопленной речки Санохты;
- № 2 — чкаловский разрез, русло Волги;
- № 3 — чкаловский разрез, затопленное озеро;
- № 4 — чкаловский разрез, затопленное болото;
- № 5 — чкаловский разрез, затопленная притеррасная речка на левой пойме;
- № 6 — пучежский разрез, русло Волги;
- № 9 — юрьевоцкий разрез, русло Волги;
- № 14 — русло Волги у Кинешмы.

МЕТОДИКА

Пробы воды для микробиологического анализа отбирались в стерильные бутылки батометров Францева с поверхности и из придонного слоя. Пробы грунта извлекались дночерпателем Петерсена, и через его верхние окошки поверхностный слой грунта отбирался в стерильную пробирку. Общее количество бактерий в воде учитывалось на мембранных фильтрах по методу А. С. Разумова. Окраска бактерий на фильтре производилась 3%-м эритрозином с докраской фуксином, по методике Ю. И. Сорокина (1956).

Учет как общего количества бактерий, так и сапрофитов производился из одной и той же навески грунта. В колбочку с 50 мл стерильной воды вносили 0.5 мл ила, тщательно взбалтывали и отсюда делали посев на МПА и другие питательные среды. Затем в ту же колбочку добавляли 0.5 мл 0.01%-го раствора КОН и снова тщательно взбалтывали. 0.1 мл взвеси наносили на обезжиренное предметное стекло и для закрепления бактерий на стекле перемешивали с каплей 0.05%-го водного раствора агара. Последний предварительно профильтровывался через мембранный фильтр для удаления бактериальных клеток и стерилизовался в автоклаве.

Мазок распределялся на 6 см² и подсушивался на воздухе. Фиксация препаратов производилась абсолютным спиртом, окраска — по методике Ю. И. Сорокина (1956).

Учет сапрофитных бактерий производился посевом 1 мл воды из разведения 1 : 10—1 : 100, а из грунта — на МПА по методу Коха из разведения 1 : 10⁶.

Время генерации бактерий и выедание бактерий зоопланктоном определялось в изолированных пробах воды по методу М. В. Иванова (1955). Поскольку все микробиологические анализы были проведены во время рейса, инкубация склянок с пробами производилась не в водоеме, как это рекомендовано М. В. Ивановым, а на судне в аквариуме, где температура поддерживалась приблизительно равной температуре воды в водоеме.

Число бактерий в воде опытных склянок учитывалось микроскопическим методом в начале и в конце опыта. В тех же склянках определялось время генерации сапрофитных бактерий путем посева проб воды на МПА. Время генерации и продукция бактерий рассчитывались по формулам, приведенным М. В. Ивановым (1955).

Олигокарбофилы выращивались в чашках Петри на «голодном агаре» следующего состава: NaCl — 0.05 г, K₂HPO₄ — 0.01 г, NaNO₃ — 0.005 г, (NH₄)₂SO₄ — 0.005 г, MgSO₄ — 0.01 г, агар — 1.5%, вода дистиллированная — 400 мл, вода из водохранилища — 500 мл, вода водопроводная — 100 мл. Посев на выявление олигокарбофилов производился из тех же разведений, что и на МПА.

Учет денитрификаторов производился на синтетической среде с источником органического вещества в виде лимоннокислого натрия.

Сульфатредуцирующие бактерии выращивались на лактатной среде, с добавлением в нее перед посевом соли Мораи Na₂S.

Для обнаружения метанообразующих бактерий была использована среда Омелянского, содержащая в качестве источника органического вещества соль молочной кислоты. При посевах на среду с уксуснокислым кальцием указанных бактерий обнаружить не удалось.

Определение нитрификационной способности воды производилось по следующей методике: к 200 мл поверхностной и придонной воды добавлялось примерно 100 мг (NH₄)₂SO₄. Через месяц количество нитритов определялось с реактивом Грисса, а количество нитратов в фотоэлектроколориметре по методу Гринвальд—Ляжу.

ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Общее количество бактерий в воде Горьковского водохранилища в 1957 г. было довольно велико, в среднем 2 млн/мл. По сравнению с Рыбинским водохранилищем, в котором среднее количество бактерий в воде, по данным М. И. Новожиловой (1955), не превышает 800 тыс./мл, микрофлора Горьковского водохранилища на втором году существования была значительно богаче. Однако сравнивая данные анализов Е. П. Розановой и наших, можно видеть, что среднее число бактерий в воде в первый год существования водохранилища было примерно вдвое больше, чем в 1957 г.

Наблюдения над численностью бактерий велись в течение навигационного периода — с мая по октябрь, а на станциях приплотинного чкаловского разреза — с февраля (табл. 1). Наименьшее количество бактерий в воде наблюдалось зимой, когда оно равнялось 1—1.5 млн/мл. В мае число бактерий по русловым станциям значительно увеличилось, составив

Т а б л и ц а 1

Количество бактерий в воде Горьковского водохранилища в 1957 г. (в тыс. на 1 мл)

№ стан- ции	Место взятия пробы (слой воды)	Февраль	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1 {	Поверхностный . . .	1940	1794	1435	1782	2102	2264	2369
	Придонный	—	—	2895	2135	1567	1676	—
2 {	Поверхностный . . .	1409	3542	1803	2840	4091	2904	3062
	Придонный	1769	—	2935	2332	2237	1969	—
3 {	Поверхностный . . .	—	—	2196	1852	1626	2179	1571
	Придонный	—	—	1803	2006	2026	2360	—
4 {	Поверхностный . . .	1812	3493	1792	1629	1336	1945	1615
	Придонный	—	—	3185	1975	1887	2081	—
5 {	Поверхностный . . .	2664	2849	2016	2132	2251	1907	1656
	Придонный	2923	—	6179	1914	1425	2234	—
6 {	Поверхностный . . .	1093	—	3570	2351	2480	2446	1966
	Придонный	—	—	2275	1724	1091	2115	—
9 {	Поверхностный . . .	—	—	3121	2360	2874	1721	1980
	Придонный	—	—	2312	1992	—	1418	—
14 {	Поверхностный . . .	—	—	3316	3647	4086	1966	1948
	Придонный	—	—	1979	2366	2886	1751	—

свыше 3 млн/мл. Можно полагать, что майский максимум численности бактерий связан с наличием в воде больших количеств аллохтонного органического вещества, принесенного паводковыми водами. Интересно отметить, что на станциях чкаловского разреза количество бактерий в апреле было выше, чем в мае. Это, вероятно, было связано с паводковыми водами вышележащих мелких речек, которые в апреле уже вскрываются. В июле количество бактерий несколько снижается на станциях, где максимум отмечался в мае, и возрастает на станциях, где паводок наблюдался в апреле. В августе количество бактерий в воде снова увеличивается, достигая максимума за весь год на станциях 2 и 14. Августовский максимум количества бактерий связан, вероятно, с отмиранием синезеленых водорослей. В сентябре число бактерий снижается, но содержание их остается приблизительно равным 2 млн/мл.

Рассматривая сезонные изменения количества бактерий от верховьев водохранилища к плотине, мы видим, что большого различия в их численности не наблюдается. Однако на станции 14 кинешемского разреза, которую можно считать характерной для верхней части водохранилища, число бактерий несколько выше, чем на станциях расширенной части — 6 и 9.

Это различие наблюдается в течение всего года. Общий же ход сезонных изменений численности одинаков для всех русловых станций.

Для выяснения динамики численности бактерий в воде на разных биотопах проводились наблюдения на пяти станциях предплотинного чкаловского разреза. Наибольшее количество бактерий на чкаловском разрезе наблюдалось на станции 2 (русло Волги). Кривая численности бактерий по этой станции носит ясно выраженный двувершинный характер с максимумами в апреле и в августе.

На станции 1, в заливе р. Санохты, количество бактерий в течение года колебалось незначительно. Наибольшее их количество наблюдалось

в октябре, составляя 2.3 млн/мл. На станциях 4 и 5, над затопленной поймой, наибольшее количество бактерий наблюдалось в период паводка, а затем после некоторого снижения оставалось стабильным до осени. Было отмечено, что на станциях, расположенных на разных биотопах — озеро (станция 3), болото (станция 4), притеррасная речка (станции 1, 5) — нет существенной разницы как в количестве бактерий, так и в динамике их численности.

Таблица 2

Количество бактерий в 1 г сырого грунта (по Горьковскому водохранилищу, за 1957 г.), в млрд/г

№ стан-ции	Май	Июль	Сентябрь	Октябрь
1	8.9	9.4	7.3	4.3
2	—	13.9	17.7	2.4
3	—	4.2	10.5	10.7
4	—	—	—	—
5	—	6.1	11.4	1.4
6	—	8.8	6.9	5.8
9	5.3	8.3	6.5	9.3
14	8.9	9.4	7.3	4.3

Хотя общая численность бактерий в 1957 г. была меньшей, чем в 1956 г., кривая численности бактерий на русловых станциях имеет одинаковый ход. Как в 1956 г., так и в 1957 г. были отмечены два максимума — весенний и августовский, за которым в сентябре шло снижение численности и в октябре снова наблюдался подъем. Однако кривая численности бактерий в 1957 г. носит более сглаженный характер; третьего, осеннего, максимума в 1957 г. не наблюдалось. Как и в 1956 г., число бактерий в воде в верховье водохранилища несколько выше, чем в расширенной части.

Если общее количество бактерий дает характеристику интенсивности процессов круговорота веществ в воде, то число бактерий в грунтах в большей или меньшей степени говорит о продуктивности донного биотопа.

Бактериальное население грунтов в Горьковском водохранилище значительно богаче, чем в Рыбинском. Среднее количество бактерий в 1 г сырого ила равно 8.4 млрд, тогда как, по данным Ю. И. Сорокина (1958), количество бактерий в илах Рыбинского водохранилища не превышает 2.5 млрд/г. Если учесть разницу в возрасте водохранилищ, то можно полагать, что высокая бактериальная биомасса илов Горьковского водохранилища зависит от больших количеств легкодоступного органического вещества в молодых иловых отложениях. Наиболее богаты микрофлорой илы предплотинного разреза, где число бактерий достигает 18 млрд в 1 г сырого ила. В течение года содержание бактерий в грунтах колеблется. На русловых станциях в районе Кинешмы и Пучежа наибольшее число бактерий наблюдалось в июле, а на станциях предплотинного разреза — в июле—сентябре. Осенью на всех станциях, за исключением 9-й, наблюдалось заметное уменьшение числа бактерий (табл. 2).

ХАРАКТЕРИСТИКА САПРОФИТНОЙ МИКРОФЛОРЫ

Для выяснения процесса разложения органического вещества в Горьковском водохранилище производился учет сапрофитных бактерий.

Из табл. 3 видно, что на русловых станциях, где материал не собирался в период паводка, максимальное количество сапрофитов наблюдалось в августе, когда имело место массовое размножение и отмирание сине-зеленых водорослей. На станциях чкаловского разреза максимум сапрофитов наблюдался в апреле, в период паводка; в августе также происходит значительное увеличение численности сапрофитов. Осенью количество их снижается и достигает минимума в октябре.

Таблица 3

Количество сапрофитных бактерий в воде Горьковского водохранилища
в 1957 г. в пересчете на 1 мл

№ стан-ции	Место взятия пробы (слой воды)	Февраль	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1 {	Поверхностный . .	1300	108700	2650	550	950	900	95
	Придонный	1900	91800	5300	3000	1450	1400	—
2 {	Поверхностный . .	1200	127200	3050	400	11150	1250	150
	Придонный	2100	138100	8550	1400	300	1850	—
3 {	Поверхностный . .	—	—	1000	700	3200	800	115
	Придонный	—	—	7250	2950	1150	1200	—
4 {	Поверхностный . .	1900	262800	2500	300	4550	750	200
	Придонный	1400	361600	1200	1450	9300	4050	—
5 {	Поверхностный . .	750	485600	3850	1300	1400	800	715
	Придонный	1200	602400	5040	2350	5550	1250	—
6 {	Поверхностный . .	06000	—	3000	650	4250	1450	110
	Придонный	76600	—	2850	1400	21700	3050	—
9 {	Поверхностный . .	—	—	1400	700	4650	600	175
	Придонный	—	—	5050	950	1000000	1200	—
14 {	Поверхностный . .	—	—	2100	700	4050	2200	290
	Придонный	—	—	3000	1400	1400	750	—

Число сапрофитов в придонном слое воды, как правило, выше, чем в поверхностном. По-видимому, это является результатом взмучивания донных осадков при постоянном перемешивании воды в водохранилище. В общем же кривые сезонных изменений численности сапрофитов в придонном и поверхностном слоях воды аналогичны.

Сезонная динамика численности сапрофитов в 1957 г. носила иной характер, чем в 1956 г.

По данным Г. А. Соколовой, в течение летнего периода 1956 г. количество сапрофитов непрерывно возрастало с мая до августа; в сентябре оно несколько снизилось. В октябре установлен второй, более высокий максимум. В 1957 г. во всем водохранилище наблюдалось снижение числа сапрофитов в июле, резкое увеличение в августе и уменьшение осенью. Общий уровень численности сапрофитных бактерий остался почти таким же, как и в предыдущем году. Все это позволяет полагать, что разрушение растворенных органических веществ ограничено их легкоусвояемой частью.

Количество сапрофитов в грунтах в течение летнего периода 1957 г. приведено в табл. 4. Наибольшим оно было на станциях чкаловского разреза в период паводка — несколько миллиардов в 1 г сырого ила. Затем число сапрофитов снизилось и достигло минимума в июле. В августе наблюдалось некоторое его увеличение.

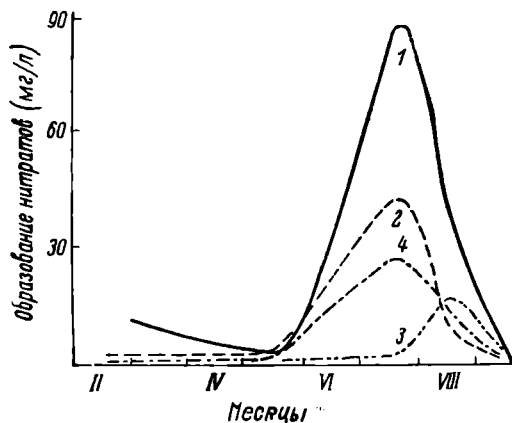
В октябре на станциях чкаловского разреза и в средней части водохранилища против Пучежа произошло увеличение числа сапрофитов в илу, а в верхней части водохранилища, у Кинешмы и против Юрьевца, количество их уменьшилось. Надо полагать, что увеличение числа бактерий в илах предплотинной части связано с распадом остатков отмершего фитопланктона.

Таблица 4

Количество сапрофитных бактерий в грунтах Горьковского водохранилища за 1957 г., в млн/г

№ стан-ции	Апрель	Май	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
1	4320	40	15	80	10	85
2	4592	20	25	770	20	175
3	—	50	15	—	15	130
4	3430	30	—	105	30	—
5	9210	40	30	—	65	125
6	—	730	95	230	25	50
9	—	460	50	100	130	40
14	—	250	55	20	120	35

Одним из основных процессов круговорота азота в водоеме является нитрификация. Однако попытки количественного учета нитрифицирующих микроорганизмов в большинстве случаев не давали положительного результата. Сколько-нибудь заметного количества нитрифицирующих микроорганизмов этим методом в воде обнаружить не удалось. Поэтому мы определяли нитрификационную способность воды. Мы считали, что



Изменения нитрификационной способности поверхностного слоя воды с русловых станций Горьковского водохранилища в течение 1957 г.

1 — у Кинешмы; 2 — у Пучежа; 3 — у Юрьевца;
4 — у Чкаловска.

в зависимости от количества и активности нитрификаторов в естественной воде будет образовываться большее или меньшее количество нитратов в опыте. Данные анализов NO'_2 и NO'_3 приведены в табл. 5, а сезонные изменения количества образующихся нитратов по русловым станциям — на рисунке.

Если проследить нитрификационную способность воды в водохранилище в разные сроки, можно заметить, что в феврале в пробах, отобранных в районе чкаловского и пучежского разрезов, процесс нитрификации шел до стадии образования нитритов, лишь в пробе, взятой у левого берега

водохранилища на чкаловском разрезе, в придонной воде наблюдалось образование нитратов. В пробах поверхностного слоя грунта процесс нитрификации протекал до образования нитратов, причем гораздо быстрее, чем в воде. В мае картина изменилась: на ряде станций чкаловского и пучежского разрезов образование нитритов шло в течение первых двух недель, затем количество их начало снижаться. Количество образованных нитратов достигало за месяц от 1 до 20 мг/л. В июле наблюдалась та же картина — увеличение количества нитритов в первые две недели, затем снижение их и увеличение количества нитратов — до 88 мг/л. В сентябре процесс нитрификации шел еще значительно слабее. Сумми-

руя эти анализы, можно сказать, что между поверхностной и придонной водой существенных различий в активности процесса нитрификации установить не удастся. Зимой, по-видимому, в воде преобладают организмы, ведущие процесс окисления аммиака до нитритов, летом же процесс идет до образования нитратов, причем наиболее интенсивно — в июле и в августе.

Большой интерес представляло изучение группы бактерий олигокарбофилов, способных развиваться при минимальных концентрациях органического вещества. Оказалось, что эта группа бактерий, характерная для олиготрофных водоемов, составляет довольно значительную часть бактериального населения Горьковского водохранилища. Количество их в 1 мл воды колебалось от 360 до 42 600, достигая в паводковый период полутора миллионов. Количество олигокарбофилов, таким образом, значительно выше количества сапрофитных бактерий. Кривая численности олигокарбофилов очень похожа на кривую сапрофитов: в ней тоже наблюдаются два максимума — один в апреле, в период паводка, за которым следует резкое снижение количества бактерий в июле, и второй — в августе—сентябре, когда наблюдается резкое снижение численности сапро-

Таблица 5

Определение нитрификационной способности воды и ила в 1957 г., в мг/л

№ стан-ции	Место взятия пробы воды	Февраль		Май		Июль		Август		Сентябрь	
		NO ₂ '	NO ₃ '	NO ₂ '	NO ₃ '	NO ₂ '	NO ₃ '	NO ₂ '	NO ₃ '	NO ₂ '	NO ₃ '
1 {	а	0.7	0.5	2.5	10	0.001	70	10	0.2	0.01	0.05
	б	0.5	0.5	0.002	3	0.01	68.8	4	0.45	0.0002	0.05
	в	0.001	10	—	—	—	—	—	—	1	40
2 {	а	0.05	0.5	0.002	10	8	64.8	10	8	0.001	0.35
	б	1.0	0.5	0.001	3	8.5	43.6	10	9.5	0.002	0.3
	в	0.002	10	—	—	—	—	—	—	1	17
3 {	а	—	—	0.05	5	0.005	68.8	12	0.05	0.01	0.35
	б	—	—	0.05	10	0.005	73.6	10	0.35	0.5	0.35
	в	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20
4 {	а	0.1	0.5	0.002	10	0.01	36	14	8	0.002	0.3
	б	1.0	0.5	0.1	10	0.05	25	12	5.5	0.001	0.35
	в	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0.75
5 {	а	0.1	0.5	0.002	10	0.001	23	12	5.5	0.001	0.35
	б	1.0	10—20	0.1	10	0.002	48	12	2.5	0.05	0.75
	в	0.002	10—20	—	—	—	—	—	—	1	0.5
6 {	а	1.0	1.0	0.002	10	10	26	6	0.35	0.002	0.35
	б	1.0	0.5	0.001	3	0.01	28	18	15	0.001	0.5
	в	1.0	—	—	—	—	—	—	—	1	30
9 {	а	—	—	0.05	0.5	8.5	13	0.5	60	0.001	0.35
	б	—	—	0.002	10	0.002	24	0.05	17.4	0.001	0.35
	в	—	—	—	—	—	—	—	—	0.5	32
14 {	а	0.01	20	0.001	0.5	5	82	1	79	0.001	0.3
	б	0.5	10	10	1	0.05	88	16	40	0.001	0.75
	в	—	20	—	—	—	—	—	—	1	40

Примечания. а — поверхностный слой воды; б — придонный слой воды; в — поверхностный слой ила.

фитных бактерий. В октябре количество олигокарбофилов также резко снижается на всех станциях.

Количество олигокарбофилов в придонной воде, как правило, выше, чем в поверхностной. В грунтах число олигокарбофилов колеблется от 8 до 2390 млн в 1 г сырого ила. Кривая численности олигокарбофилов в илах повторяет в основном кривую сапрофитных бактерий. Количество олигокарбофилов в октябре возрастает на станциях приплотинного разреза и падает на станциях верхней части водохранилища.

Сравнительно мало изучена флора низших грибов, встречающихся в водохранилище, хотя, по ряду данных, роль их в минерализации органических веществ может быть весьма существенной. В воде Горьковского водохранилища количество их оказалось невелико, в среднем 6 клеток в 1 мл. В придонной воде, как правило, грибов больше, чем в поверхностной. Количество грибов на всех станциях увеличивается осенью и в октябре достигает максимума. В илах количество грибов колеблется от нескольких тысяч до сотен тысяч в 1 г. Общей закономерности динамики их численности вывести не удалось. По сравнению с предыдущим, 1956 г. количество грибов в воде сильно уменьшилось. Объяснить это можно, по-видимому, тем, что остатки высшей растительности успели разрушиться грибными организмами уже в первый год после заполнения водохранилища.

Изучение группы денитрифицирующих бактерий представляло интерес для сравнения с 1956 г. Эти организмы были обнаружены в придонных пробах воды на всех станциях водохранилища. В среднем количество их составляло 100 клеток в 1 мл воды. Однако наличие растворенного кислорода в воде Горьковского водохранилища свидетельствует о том, что на втором году существования водохранилища, как и в первый год, процесс денитрификации не имеет большого значения.

Сульфатредуцирующих бактерий в воде в течение всего года было немного. Они встречались чаще в придонных пробах, причем количество их не превышало 10—14 клеток в 1 мл. Больше всего их наблюдалось зимой перед вскрытием водохранилища на станции 5 чкаловского разреза (500 клеток в 1 мл).

Количество сульфатредуцирующих бактерий в грунтах в среднем составляло несколько сотен тысяч в 1 г сырого ила, в августе на одной станции оно было равно 1.8 млн/г.

Подробно вопросом редукции сульфатов в илах Горьковского водохранилища занимались в 1956 г. Г. А. Соколова и Ю. И. Сорокин (1958). По-видимому, этот процесс может оказывать влияние на донное население.

Тионовые бактерии были найдены в октябре на всех станциях.

Метанообразующие бактерии были обнаружены в придонной воде на станциях чкаловского разреза, причем над залитой поймой их было больше.

В лаборатории ставился опыт по определению способности микрофлоры грунта к образованию метана из CO_2 и H_2 . Опыт проводился с грунтами ряда станций чкаловского разреза. 3 г грунта помещали в трубки Дунбара, заливали буферной средой, содержащей 1% KH_2PO_4 и 1% NaHCO_3 . В трубки с помощью капилляра добавлялся водород. По изменению объема газа можно было судить об образовании метана. Параллельно ставился контрольный опыт без ила. Результаты опыта показали, что все три образца грунта обладают способностью образовывать метан из CO_2 и H_2 , вероятно, за счет деятельности *Methanobacterium Omelianskii*.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ БИОМАССЫ БАКТЕРИЙ

Данные численности бактерий в воде еще не дают представления о продукции органического вещества биомассы бактерий в водохранилище, которая зависит от скорости размножения бактерий. Поэтому было поставлено значительное количество опытов по определению быстроты размножения бактерий и по их выеданию зоопланктоном. Для определения времени генерации бактерий применялся метод Иванова.

Из приведенных таблиц видно, что время генерации сапрофитных бактерий (табл. 6) колеблется от 3.6 до 75 часов. По-видимому, темпера-

Т а б л и ц а 6

Время генерации сапрофитных бактерий в воде Горьковского водохранилища в 1957 г.

№ станции	Дата опыта	Температура воды, в °	Количество бактерий в 1 мл		Продолжительность опыта, в часах	Время генерации, в часах
			до опыта	после опыта		
1	4 IV	+0.1	100800	424000	21	9.9
2 {	4 IV	+0.1	88000	245000	21	4.4
	20 V	15.7	220	2200	12	3.6
	7 IX	21.4	200	1100	9	3.6
5 {	4 VII	17.2	160	260	8.5	12
	7 IX	20.3	300	300	8	—
6 {	7 VII	15.4	220	770	13.5	7.5
	9 IX	19.4	500	600	8.5	32.5
	20 X	4.8	70	330	24	11.8
9 {	28 V	13.5	210	230	10	75
	8 VII	15	350	1320	8.3	4.3

турный фактор не является первостепенным в размножении бактерий, так как на станции 2 в апреле при +0.1° время генерации равнялось 4.4 часа, в мае при 15.7°—3.6 часа, то же время генерации наблюдалось в сентябре, при температуре воды, равной 21.4°. Такие же примеры имеются и по другим станциям. Этот вывод совпадает с выводом М. И. Новожиловой (1957), что быстрота размножения бактерий зависит главным образом от наличия легкоусвояемого органического вещества. Возможно, что различие во времени генерации сапрофитов на юрьевецком разрезе, где в мае оно было равно 7.5—16.6 часа, и на чкаловском, где оно в то же время было равно 3.6 часа, объясняется именно разницей в количестве растворенного органического вещества.

Данные анализов А. В. Фотиева, любезно нам предоставленные, показали, что окисляемость воды, взятой на юрьевецком разрезе, была в три раза ниже, чем на чкаловском. Сезонных изменений во времени генерации сапрофитов заметить не удалось. Время генерации общего числа бактерий, определенное микроскопическим методом (табл. 7), составляло от 8.8 до 120 часов и значительно превышало время генерации сапрофитных организмов.

Для определения продукции бактериальной биомассы в водохранилище параллельно с опытами по определению времени генерации ставились опыты по выеданию бактерий в естественной, нефiltroванной, воде. Как видно

Таблица 7

Время генерации общего числа бактерий в воде Горьковского водохранилища в 1957 г.

№ станции	Дата опыта	Температура воды, в °	Количество бактерий, в тыс./мл		Продолжительность опыта, в часах	Время генерации, в часах
			до опыта	после опыта		
1	4 IV	+0.1	1663	2152	21	56
2	1 II	+0.1	1518	2297	19.5	33
	4 IV	+0.1	1268	1554	21	72.5
	20 V	15.7	2067	2105	12	—
	7 IX	21.4	1931	2315	9	27.5
4	31 I	0	1878	3216	26	33.5
5	5 IV	+0.2	2730	3080	11	61
	21 V	17.2	1363	1737	25	72
	4 VII	17.2	1608	2196	8.5	18.8
	7 VII	20.3	1744	2438	8	15.6
6	27 V	—	1578	2006	23	67
	6 VIII	—	1847	2328	10	33.3
	9 IX	19.4	986	1921	8.5	8.8
	20 X	4.8	1037	1640	24	40
9	8 VII	15	1975	2458	8.3	24
	5 VIII	—	1658	1764	10	120
	10 IX	19	1404	1982	9	18
14	12 IX	—	1622	1717	8.5	102
	22 X	4.6	1880	2333	8	25.5

Примечание. Время генерации общего числа бактерий дано для придонной воды.

Таблица 8

Величина суточной продукции бактериальной биомассы в воде Горьковского водохранилища в 1957 г.

№ станции	Температура воды, в °	Дата опыта	Количество бактерий, в тыс./мл		Количество выведенных бактерий, в тыс./мл	Длительность опыта, в часах	Время генерации, в часах	Суточная продукция (количество бактерий, в тыс./мл)	Суточный коэффициент Г/В
			в начале опыта	в конце опыта					
2	21.4	7 IX	2904	2105	799	8	27.5	4932	1.7
5	20.3	7 IX	1907	1843	64	9	15.6	3103	1.6
6	21.8	6 VIII	2480	897	1583	10	33.3	5585	2.3
	19.4	9 IX	2446	2142	304	8.5	8.8	7529	3.1
	4.8	20 X	1966	1258	708	24	40	1886	0.9
	21.4	7 IX	2904	2105	799	8	27.5	4932	1.7
9	13.5	28 V	3121	1214	1907	10	75	5815	1.8
	15.0	8 VII	2360	1663	697	8.3	24	4373	1.8
	21.6	5 VIII	2874	1454	1420	10	120	3984	1.4
	19	10 IX	1721	1625	96	9	18	2551	1.5
14	20.5	4 VIII	4086	1272	2814	10	60	8388	2.1
	18.4	12 IX	1966	1941	25	8.5	102	530	0.27
	4.6	22 X	1948	1794	154	8	25.5	2202	1.1

из табл. 8, величина продукции бактерий колеблется от 530 до 8388 тысяч в 1 мл воды. Наибольшая продукция приходится на август—начало сентября. В августе наблюдаются и наибольшие величины выедания бактерий зоопланктоном. Однако надо оговориться, что методика определения выедания, разработанная М. В. Ивановым (1955) для рыбхозов дельты Волги, требует доработки. В ряде случаев в опытах с определением времени генерации мы имели отрицательные величины, что не дает возможности вычислить продукцию биомассы бактерий.

Средняя величина отношения суточной продукции бактерий к их общей биомассе — суточный коэффициент P/V — изменялась в пределах от 0.27 до 3.1. В августе—начале сентября коэффициент P/V был наиболее высок — 2.1—3.1. Это говорит о быстром использовании бактериальной продукции зоопланктоном. По сравнению с продукцией бактериальной биомассы в Рыбинском водохранилище, по данным М. И. Новожиловой (1957), продукция бактерий в Горьковском водохранилище в среднем в два раза выше. Это связано, по-видимому, с большими запасами питательных веществ в воде Горьковского водохранилища, обуславливающими большую численность бактерий. Коэффициент P/V в Горьковском водохранилище имеет более постоянную, но несколько меньшую величину, чем в Рыбинском. Но в абсолютных величинах суточная продукция бактериальной биомассы здесь значительно больше, так как больше и общее количество бактерий. Сравнивая величины продукции бактерий в Горьковском водохранилище за 1956 и 1957 гг., можно сказать, что эти величины совпадают довольно близко.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Общее число бактерий на второй год существования Горьковского водохранилища было значительно ниже, чем в первый год после заполнения, и составляло в среднем 2 млн/мл.

2. Сезонные изменения численности бактерий носят тот же характер, что и в первый год существования водохранилища, однако они не так велики, как в первый год.

3. В 1957 г. в динамике численности сапрофитных бактерий явно наблюдались два максимума: паводковый (апрельский) и в августе. К осени число сапрофитов снижается.

4. Количество олигокарбофилов в воде и грунтах значительно больше, чем сапрофитных бактерий.

5. Количество плесневых грибов в воде и грунтах было значительно ниже, чем в первый год существования водохранилища.

6. Отмечено наличие сульфатредуцирующих, тионовых и метанообразующих бактерий.

7. Наибольшая продукция бактериальной биомассы, до 8388 тыс./мл, наблюдается в августе—начале сентября. В августе происходит и наибольшее выедание бактерий зоопланктоном.

8. Отношение суточной продукции бактерий к их общей биомассе (P/V — коэффициент) колебалось в пределах 0.27—3.1.

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов М. В. 1955. Методика определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. XXIV, в. 1.
Новожилова М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXIV, в. 6.

- Н о в о ж и л о в а М. И. 1957. Время генерации и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, в. 2.
- С о к о л о в а Г. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1958. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфатов в грунтах Горьковского водохранилища с применением S^{36} . ДАН СССР, т. 118, № 2.
- С о р о к и н Ю. И. 1956. К методике окраски слабо красящихся бактерий. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Бактериальное население грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
-

М. А. Салманов

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В МИНГЕЧАУРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В результате возведения высокой земляной плотины на р. Куре у Мингечаурской горловины в 1953 г. образовалось Мингечаурское водохранилище. Его площадь 600 км², объем — около 16 км³. Максимальная ширина в верхней части — 20 км, средняя ширина — 9 км (Тарвердиев, 1958).

Мингечаурское водохранилище отличается от других водохранилищ Советского Союза целым рядом характерных особенностей. Будучи глубоководно (максимальная глубина достигает 75 м), оно представляет собой как бы огромный отстойник, в котором почти вся взвесь, увлекаемая реками Курой, Алазанью и Иори, осаждается на дно, и в гидротурбины поступает прозрачная вода. Водохранилище не замерзает зимой.

В литературе нет никаких данных о микрофлоре водоемов Азербайджанской ССР. Наши микробиологические исследования на Мингечаурском водохранилище были начаты в 1958 г. Изучались следующие вопросы: 1) зависимость общей численности бактерий (по прямому счету) и численности сапрофитных бактерий, растущих на МПА, от первичной продукции; 2) динамика общего числа бактерий в воде; 3) зависимость численности бактерий от скорости их размножения; 4) скорость выедания бактерий зоопланктоном; 5) роль некоторых физиологических групп бактерий в круговороте веществ. Материалы для микробиологических анализов собирались в 5 стандартных рейсах, проводившихся с июня по октябрь 1958 г. Наблюдения производились на 6 станциях, расположенных в разных частях водохранилища.

МЕТОДИКА

Пробы воды для микробиологического анализа отбирались в стерильные бутылки батометром конструкции Ю. И. Сорокина (1959). На станциях с глубиной до 25 м отбор проб производился из поверхностного и из придонного слоев, а на станциях, где отмечалось температурное расслоение воды, дополнительно брались пробы в зоне скачка. На станциях, имеющих глубины не более 75 м, брались пробы с горизонтов 0, 5, 10, 20, 25, 30, 40, 50 м и дна (рис. 1, станция 8).

Пробы грунта извлекались дночерпателем Петерсена. Поверхностный слой грунта отбирался через верхние окна шпателем, простерилизованным над пламенем спиртовки, в стерильную чашку Петри. Общее количество бактерий в воде учитывалось на мембранных ультрафильтрах по методу А. С. Разумова (1932, 1947). Вода в количестве 10 мл профильтровывалась через фильтр № 3 диаметром 22 мм. Окраска бактерий на фильтре про-

изводилась 3%-м эритрозином с докраской фуксином (1 : 200) без нагревания, по методике Ю. И. Сорокина (1956). Учет общего числа сапрофитных бактерий и посевы для учета физиологических групп производились из одной и той же навески грунта. В стерильную колбочку с 100 мл простерилизованной воды вносили 0.5 мл ила, тщательно взбалтывали и из этой взвеси делали посевы.

Учет сапрофитных бактерий производился посевом на МПА 1 мл воды из разведения 1 : 100, а из грунта — из разведения 1 : 10 000. Чашки инкубировались при 20—25°, через 10—15 дней подсчитывались выросшие колонии. Каждый раз все типичные колонии микроскопировались. При этом отдельно учитывалось количество беспоровых палочек, бацилл, микобактерий, грибов, кокков и актиномицетов.

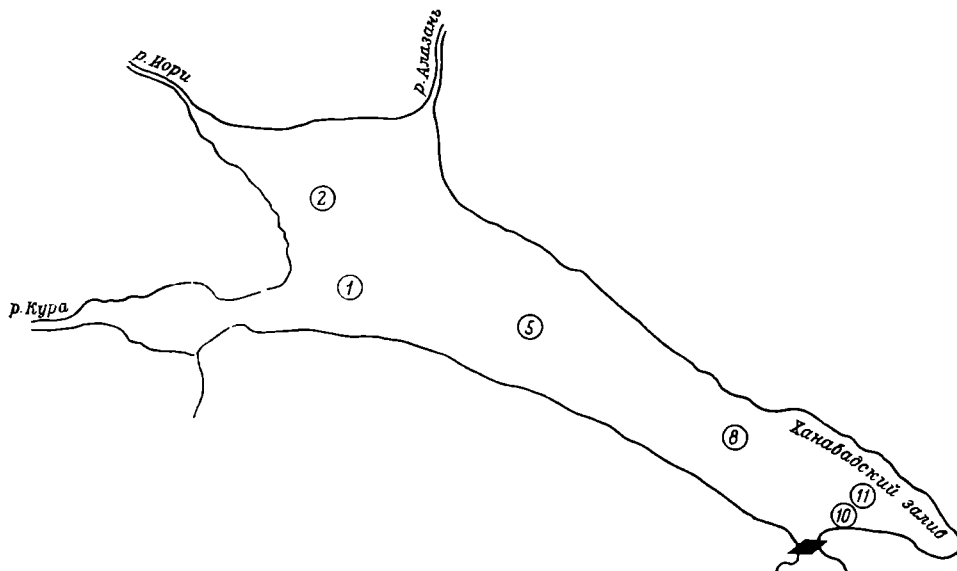


Рис. 1. Схема Мингечаурского водохранилища с указанием номеров станций.

Время генерации и скорость выедания бактерий зоопланктоном определялись в изолированных пробах воды по методу М. В. Иванова (1955). При этом инкубация склянок производилась не в самом водоеме, как это рекомендуется, а в затемненном аквариуме на судне, где поддерживалась температура, близкая к температуре воды в водоеме.

Олигокарбофильные бактерии выращивались на среде «голодный агар» в чашках Петри. Среда содержала: NaCl — 0.05 г, $MgSO_4$ — 0.01 г, $NaNO_3$ — 0.005 г, K_2HPO_4 — 0.01 г, $(NH_4)_2SO_4$ — 0.005 г, агара — 1.5%, воды дистиллированной — 400 мл, воды из водохранилища — 500 мл и воды водопроводной — 100 мл. Посев на выявление олигокарбофилов производился по 1 мл из разведений воды 1 : 500 и 1 : 1000.

Сульфатредуцирующие бактерии выращивались на агаризованной лактатной среде, предложенной Ю. И. Сорокиным (1953), с добавлением в нее перед посевом соли Мора и Na_2S . Через 2—3 недели подсчитывалось количество выросших черных колоний десульфуризирующих бактерий.

Азотобактер учитывался на двух средах: жидкой и агаризованной. Жидкая среда имела следующий состав: маннит — 20 г, NaCl — 0.3 г,

K_2HPO_4 — 0.3 г, $CaHPO_4$ — 0.2 г, K_2SO_4 — 0.2 г, $MgSO_4$ — 0.3 г, $FeSO_4$ — 0.1 г, $CaCO_3$ — 5 г, вода дистиллированная — 1 л. Среда разливалась тонким слоем в колбы Виноградского, которые заражались водой в количестве 5—10 мл или илом 0.5 мл из разведения 1 : 1000. Спустя 3—4 дня содержимое колб микроскопировалось. В качестве твердой среды применялась агаризованная среда Эшби (Омелянский, 1940). Для обнаружения *Clostridium Pasteurianum* применялась жидкая среда Виноградского. Для микроскопирования готовились мазки из осадка культуры. Мазки заливались раствором Люголя, и наблюдались типичные клостридиальные формы, характерные для данных организмов.

Аэробные бактерии, разлагающие клетчатку, учитывались на среде Хетчинсона. Развитие бактерий отмечалось по появлению окрашенных или бесцветных ослизненных пятен на полоске фильтровальной бумаги.

Учет денитрифицирующих бактерий производился на синтетической среде с лимоннокислым натрием в качестве источника органического вещества.

Первичная продукция фотосинтеза фитопланктона определялась с применением меченого углерода C^{14} по методике Ю. И. Сорокина (1958а).

ОБЩАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ БАКТЕРИЙ В МИНГЕЧАУРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Наблюдения над численностью бактерий велись в течение летнего и осеннего периода — с июня по октябрь. Всего было сделано 40 станций. Учет общего количества бактерий был выполнен более чем на 200 мембранных фильтрах.

Мингечаурское водохранилище, как отмечалось выше, является глубоководным. Максимальная его глубина достигает 75 м, а средняя глубина равна 25.6 м (Тарвердиев, 1959). В связи с глубоководностью и своеобразным морфометрическим устройством ложа водохранилища в нем отсутствует полное перемешивание водной толщи, несмотря на часто возникающие ветровые волнения. На участках, имеющих глубину более 30 м, наблюдается четко выраженная температурная стратификация. Зона скачка температуры располагается обычно на глубине около 27 м. Стратификация водной толщи вызывает неравномерное распределение бактерий по вертикали.

Наблюдения над вертикальным распределением бактерий в водной толще показали, что содержание бактерий в поверхностном и придонном

Таблица 1

Вертикальное распределение бактерий в водной толще Мингечаурского водохранилища, в тыс. на 1 мл (станция 8)

Горизонт	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
0 м	1829	2125	1910	1816	1590
5 »	1900	2439	2220	1714	1443
10 »	1911	1771	1823	1851	2033
20 »	2816	2342	1980	1900	2344
25 »	3110	2964	2227	2098	3035
30 »	3200	3086	2957	1287	2864
40 »	3100	3241	2674	2039	2486
50 »	2911	3091	2340	3116	3184
Придонный слой . .	3416	4409	4638	5534	3295

слоях воды испытывает значительные колебания (табл. 1). В поверхностной пробе воды количество бактерий варьирует от 1590 до 2125 тыс. в 1 мл, а в придонной — от 3295 до 5534 тыс. в 1 мл. Таким образом, в поверхностной пробе оно в среднем в два раза меньше, чем в придонной. В распределении бактерий по вертикали наблюдаются два максимума: первый — в слое температурного скачка (25—30 м) и второй — в придонном слое (табл. 1). В первом случае интенсивное развитие бактерий, видимо, связано с накоплением в слое скачка частиц органического детрита, осаждаемые которых задерживаются в слое скачка плотности.

Общее количество бактерий по прямому счету колебалось от 1440 до 3215 тыс. в поверхностном и от 2111 до 7151 тыс. клеток в 1 мл в придонном слое воды.

Сравнительно большое количество бактерий обнаружено в предустьевой части Хапабадского залива водохранилища, особенно на станциях, расположенных в прибрежных участках (табл. 2, станции 1, 2, 10 и 11; рис. 1).

Таблица 2

Общее количество бактерий в воде Мингечаурского водохранилища летом и осенью 1958 г., в тыс. на 1 мл

№ станции	Глубина, в м	Время отбора проб, горизонт									
		июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
		поверхностный	придонный	поверхностный	придонный	поверхностный	придонный	поверхностный	придонный	поверхностный	придонный
1	20	2616	—	3215	4391	1927	2111	2371	5843	2401	6058
2	18	1936	2141	2596	7151	1813	2571	2685	4847	2134	5298
5	54	1846	3116	1715	2745	1492	4544	2085	4718	1703	5941
8	69	1829	3416	2125	4409	1910	4638	1816	5534	1590	3295
10	8	2411	3141	2244	2321	1689	2360	1440	2696	2088	2621
11	25	2140	2961	3000	2366	1858	2410	2355	2721	1783	3445
Среднее		2575.6		3190		2244		3259		3196.4	

Интересно отметить, что в центральной части водохранилища (станция 8) общее количество бактерий в поверхностной пробе воды примерно в два раза меньше, чем в поверхностной пробе, взятой в речной части водохранилища (станция 1). Среднее количество бактерий за период наблюдений в поверхностной пробе воды для станции 8 составляет 1854 тыс. клеток в 1 мл, тогда как на станции в речной части за тот же период оно составило 2506 тыс. в 1 мл.

Это явление, очевидно, связано с развитием перифитонных бактерий на взвешенных частицах, которые несут мутные речные воды. В водохранилище в связи с постепенным замедлением течения эта взвесь осаждается, в результате чего увеличивается прозрачность и уменьшается число перифитонных бактерий.

Сравнивая данные анализов общего числа бактерий в Мингечаурском водохранилище и в крупных волжских водохранилищах, Рыбинском (Новожилова, 1955) и Куйбышевском (Салманов, 1958), можно видеть, что общее число бактерий в воде Мингечаурского водохранилища гораздо выше, чем в Рыбинском (среднее — 800 тыс. в 1 мл), и приближается к об-

щему числу бактерий в Куйбышевском водохранилище, где оно составляет от 0.846 до 4.6 млн клеток в 1 мл.

Представляло интерес сопоставить численность бактерий Мингечаурского водохранилища в сезон с июня по октябрь с суточной продукцией органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона. Для каждого срока анализа были взяты средние величины из данных, полученных на всех станциях, на которых определялась численность бактерий. На этих же станциях определялась величина фотосинтеза фитопланктона. Средние данные по продукции фотосинтеза и числу бактерий для всего водохранилища в расчете на 1 м² в сутки представлены на рис. 2. В июле в период

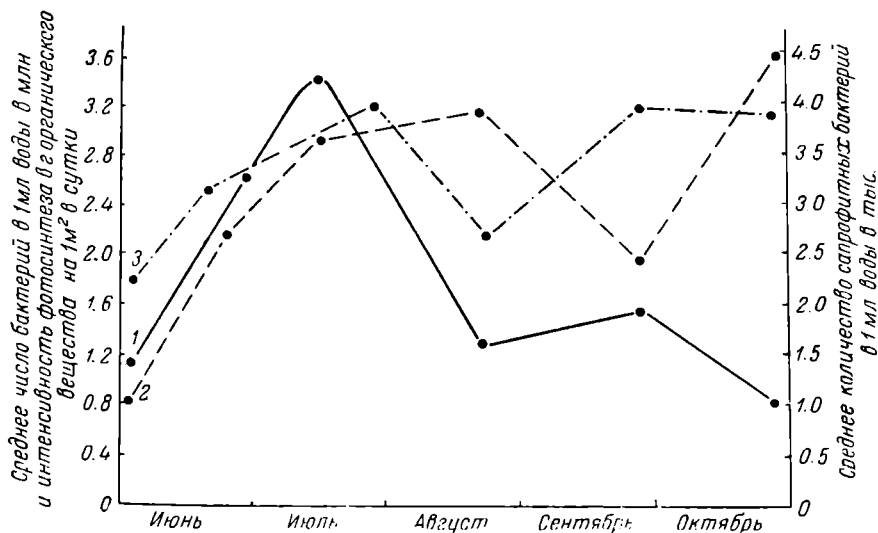


Рис. 2. Среднесуточная продукция органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона, общее число бактерий по прямому счету и численность сапрофитов в воде Мингечаурского водохранилища в летний и осенний сезоны 1958 г. (средние данные из всех анализов данного рейса).

1 — интенсивность фотосинтеза в г органического вещества на 1 м² в сутки; 2 — численность сапрофитных бактерий в тыс. на 1 мл; 3 — общее число бактерий в млн на 1 мл по прямому счету.

максимального фотосинтеза заметно увеличивается число бактерий. Подобная же картина наблюдалась М. И. Новожиловой (1955) для Рыбинского водохранилища, что свидетельствует о положительном влиянии первичной продукции фотосинтеза фитопланктона на развитие бактерий.

Нужно отметить, что подобное же исследование, проведенное на Куйбышевском водохранилище, показало, что в период максимального фотосинтеза в июле и августе не удалось отметить сколько-нибудь заметного увеличения количества бактерий (Салманов, 1959а, 1959б).

Полученные данные указывают на существование двух максимумов общего числа бактерий в июле, когда наблюдался интенсивный процесс фотосинтеза в водохранилище, и в конце сентября и начале октября, когда шли сильные дожди. Поступление в водохранилище дождевых вод с большой мутностью, очевидно, и является причиной повышения количества бактерий в водохранилище в период второго максимума.

Таблица 3
Количество сапрофитных бактерий в воде и грунтах Мингечаурского водохранилища в пересчете на 1 мл воды или 1 г сырого грунта в 1958 г.

№ стан-ции	Глубина, в м	Время отбора проб, горизонт														
		июнь			июль			август			сентябрь					
		поверх-ностный	при-донный	грунт	поверх-ностный	при-донный	грунт	поверх-ностный	при-донный	грунт	поверх-ностный	при-донный	грунт			
1	20	1200	5000	1800000	1900	6000	1000000	2200	2000	2000000	6000	2200	830000	900	4500	970000
2	18	960	1210	—	1000	7500	630000	4800	4000	1900000	3000	1100	3000000	8600	9100	2600000
5	54	890	2900	460000	6000	3100	500000	4200	3400	2540000	2000	2500	640000	3600	2000	560000
8	69	5660	5300	—	2600	2400	490000	4500	1300	400000	4200	2700	810000	6300	2800	900000
10	8	2100	3600	—	3800	2300	180000	7900	5700	430000	2100	4600	1800000	3100	6700	7100000
11	25	1100	2600	—	3300	3000	1070000	3000	5600	2000000	1900	2400	2920000	2400	3600	2910000
Среднее . .		1985	3435	1100000	3100	4050	913333.3	3666.6	3666.6	1545000	2300	2533.3	1665000	4150	4800	2508666.6
		2710			3575			3816.6			244.2			4475		

Вертикальное распределение сапрофитов по своему характеру отличалось от вертикального распределения общего числа бактерий (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Вертикальное распределение сапрофитных бактерий в водной толще Мингечаурского водохранилища в 1958 г., в пересчете на 1 мл (станция 8)

Горизонт, м	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
0	5660	2600	4500	4200	6300
27	3500	5000	1700	1700	2900
68	5300	2400	1300	2700	2800

Из табл. 4 видно, что в отличие от общего числа бактерий численность сапрофитных бактерий, начиная с поверхности до слоя температурного скачка, постепенно падает. Очевидно, это связано с окислением легкоусвояемого органического вещества в водной толще (Кузнецов, 1952), о чем свидетельствует увеличение содержания спорозоных бацилл и грибов в воде в горизонте температурного скачка и в придонном слое (табл. 5). Если в поверхностном слое споровые бациллы составляют 3—11 % от сапрофитных бактерий, то на глубине 30 м, в зоне скачка они составляют 13—21 %.

Известно, что присутствие споровых форм бактерий свидетельствует о наличии трудноусвояемых органических веществ (Кузнецов, 1949а). Поэтому преобладание той или иной группы сапрофитных бактерий в почве или же воде указывает на наличие или отсутствие легкоусвояемых органических веществ.

Спорозоные бациллы в Мингечаурском водохранилище встречаются в значительных количествах (табл. 5). В поверхностной пробе процентное содержание споровых форм колеблется в пределах от 2 до 23 %, а в придонной пробе — 4—60 %. Это говорит о том, что в верхних горизонтах воды легкоусвояемое органическое вещество присутствует в большем количестве, чем в нижних.

Сравнительно высокое содержание споровых бацилл в воде Мингечаурского водохранилища с несомненностью указывает на присутствие трудноминерализуемых веществ.

Микобактерии в среднем составляют около 10 % от числа сапрофитов, а в некоторых случаях эта величина достигает 20 % (табл. 5, станции 8, 5).

Учет плесневых грибов показал их широкое распространение в воде Мингечаурского водохранилища. В среднем грибы составляют 12—22 % от числа сапрофитов. Максимальное количество грибов было отмечено на станции 2, где они составляют 82 %.

Особенно много грибов встречалось в придонном слое воды и грунтах. Развитие грибной флоры связано с разложением устойчивых органических остатков в водоеме (Мишустин и Перцовская, 1954).

При посевах на МПА часто наблюдался рост белых колоний дрожжей. Это подтверждает высказанное рядом исследователей мнение, что дрожжевые и дрожжеподобные организмы являются исконными обитателями водоемов (Родина, 1950; Крыс и Новожилова, 1954; Сорокин, 1958б).

Групповой состав сапрофитных бактерий в воде

№ станции	Горизонт	Июнь				Июль			
		общее число, в 1 мл	грибы	мико-бактерии	споровые	общее число, в 1 мл	грибы	мико-бактерии	споровые
1 {	Поверхностный . . .	1200	11	3	4	1900	3	1	8
	Придонный	5000	14	7	4	6000	3	3	11
2 {	Поверхностный . . .	960	13	3	2	1000	—	—	5.3
	Придонный	1210	16	9	4	7500	—	—	10
5 {	Поверхностный . . .	890	—	4.5	—	600	7	4	11
	Придонный	2900	—	0	6.9	3100	9	8	17
8 {	Поверхностный . . .	5660	6.1	4	6.8	2600	21	4.2	11
	30 м. слой скачка . .	3500	9	13	14	5000	42	16	13
	Придонный	5300	14	19	17	2400	39	20	10
10 {	Поверхностный . . .	2100	8	0	6	3800	—	—	—
	Придонный	3600	3	—	11	2300	—	—	—
11 {	Поверхностный . . .	1100	16	3	9	3300	4	3	18.2
	Придонный	2600	21	7	13	3000	6	7	20
	Среднее		12	7.2	8		15	7.4	12.1

Спороносные бациллы, грибы, микобактерии и актиномицеты в значительных количествах были обнаружены в воде и грунтах Рыбинского водохранилища. По данным М. И. Новожиловой (1955), споровые составляют 2—70 % от числа сапрофитных бактерий. Ю. И. Сорокин (1953) указывает, что в торфянистых илах открытой части Рыбинского водохранилища споровые составляли 80 % от числа сапрофитных бактерий.

Значительный интерес представляло изучение группы олигокарбофилов — бактерий, способных развиваться при минимальных концентрациях органического вещества. Эта группа бактерий характерна для водоемов олиготрофного типа (Кузнецов, 1952).

Олигокарбофилы составляют значительную часть бактериального населения Мингечаурского водохранилища. Количество их в 1 мл воды колеблется от 14 000 до 54 000 (табл. 6). Таким образом, количество олигокарбофилов значительно превышает количество сапрофитных бактерий.

Таблица 6

Количество олигокарбофильных бактерий в воде Мингечаурского водохранилища в пересчете на 1 мл

Горизонт	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Поверхностный	24600	17000	17000	21000	6000
30 м	30600	21000	14100	26000	—
Придонный	54000	52000	22000	46000	14000
Среднее	36400	30000	17700	31000	10000

Таблица 5

Мингечаурского водохранилища (в % от общего числа)

Август				Сентябрь				Октябрь			
общее число, в 1 мл	грибы	мико- банте- рии	споро- вые	общее число, в 1 мл	грибы	мико- банте- рии	споро- вые	общее число, в 1 мл	грибы	мико- банте- рии	споро- вые
2200	5	3	13	600	30.4	0	7	900	8	0	23
2000	7	2	25	2200	0	0	14.6	4600	11	2	26
4800	6.5	2	5.6	3000	7	—	3	8600	2	1	4
4000	5	1	7.5	1100	82	2	5	9100	5.5	3	6.6
4200	4.8	4	0	2000	20	4	0	3600	11	6	8.3
3400	5	3	12	2500	16	20	4	2000	30.2	13	25
4500	10	0	3	4200	7.2	4	3.2	6300	6.4	14	3.2
1700	13	7	11	1700	10.8	—	11.2	2900	10.2	19	21
1300	7.9	9	21	1300	11	13	14	2800	14.2	20.1	14.2
7900	7	9	12.6	2100	24	7	10	3100	2	3	16
5700	16	18	56	4600	24.2	10	65	6700	11	4.5	19
3000	0	4	3.6	1900	21	9	16	2400	—	—	—
5600	3	6	16.7	2400	4.5	16	24	3600	—	—	—
	7.5	5.7	15.5		21.5	9.4	14.7		10.1	8.5	15.8

Количество олигокарбофилов в придонной воде, как правило, выше, чем в поверхностной. В грунтах число олигокарбофилов колеблется от 11 до 36 млн клеток в 1 г сырого ила.

РАЗВИТИЕ НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП БАКТЕРИЙ

Изучение группы аэробных бактерий, разлагающих клетчатку, показало, что эти организмы встречаются в очень незначительном количестве. Как видно из табл. 7, в воде их количество не превышает 5—10 клеток в 1 мл. Мало было их и в грунтах, где их численность не превышает 100—200 клеток в пересчете на 1 г сырого ила. Количество клетчатковых бакте-

Таблица 7

Количество аэробных бактерий, разлагающих клетчатку в воде и грунтах Мингечаурского водохранилища, в пересчете на 1 мл воды или 1 г сырого грунта

№ стан- ции	Время отбора проб, горизонт									
	июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
	поверх- ностный	грунт	поверх- ностный	грунт	поверх- ностный	грунт	поверх- ностный	грунт	поверх- ностный	грунт
1	5	100	5	100	≥ 10	≥ 100	5	100	5	100
2	10	200	10	100	≥ 10	≥ 200	10	200	10	200
5	0	100	0	100	10	100	1	100	0	100
8	0	100	0	100	10	100	0	100	0	100
10	10	100	10	100	10	100	5	100	5	100
11	10	200	5	200	10	100	5	100	5	100

рий было невелико даже в том районе водохранилища, где под водой оказалась значительная лесная зона (Самухский район). Качественный состав клетчатковых бактерий тоже был беден. Основным разрушителем клетчатки оказались грибы. В июле, в период интенсивного развития фитопланктона, встречалась *Cytophaga*.

Как известно, *Cytophaga* требовательна к источнику азотного питания, ее появление в период сравнительно интенсивного развития фитопланктона и обогащения воды белковыми соединениями является закономерным. *Celvibrio* встречался очень редко. Центральная часть водохранилища (рис. 1, табл. 7, станции 5, 8) в общем по количеству клетчатковых бактерий беднее предустьевой части и Ханабадского залива водоема.

Как известно, в фиксации свободного азота атмосферы принимают участие *Azotobacter*, *Clostridium Pasteurianum* и некоторые виды синезеленых водорослей (Алеев и Мудрецова, 1937). Результаты учета указанных микроорганизмов в Мингечаурском водохранилище приводятся в табл. 8 и 9, из которых видно, что количество азотобактера в водной толще и грунтах невелико. Количество азотобактера не превышает 100 клеток в 1 мл воды и 3600 клсток в 1 г грунта. В несколько большем количестве азотобактер встречался в прибрежной зоне, где развивается водная растительность (табл. 8, станции 10, 11). Другие авторы также отмечали развитие азотобактера на водной растительности (Родина, 1951).

Таблица 8

Чистотность азотобактера в воде и грунтах Мингечаурского водохранилища в 1958 г. в пересчете на 1 мл воды или 1 г ила

№ станции	Время отбора проб, горизонт														
	июнь			июль			август			сентябрь			октябрь		
	поверхностный	придонный	ил	поверхностный	придонный	ил	поверхностный	придонный	ил	поверхностный	придонный	ил	поверхностный	придонный	ил
1	18	11	600	4	19	400	4	3	1300	11	—	400	3	5	600
2	5	4	300	7	24	600	2	9	1300	7	—	—	3	19	400
5	1	0	100	0	1	0	1	0	0	10	1	300	1	9	200
8	1	4	600	0	0	200	2	8	100	1	0	100	0	0	600
10	21	46	3600	8	110	2400	12	70	1800	14	48	2100	4	34	1100
11	18	17	2100	16	59	1800	9	84	2300	16	74	1000	4	46	2100

В грунтах Ханабадского залива было азотобактера в 3—5 раз больше, чем в предустьевой и центральной частях водохранилища. В этом районе были затоплены бахчевые почвы. Посевы большим количеством воды — 5—10 мл и ила — 0.5 мл из разведения 1: 1000 на жидкой среде показали, что азотобактер встречается не на всех станциях или присутствует на них в малом количестве. Весьма возможно, что применяемая среда мало пригодна для роста азотобактера. Редкая встречаемость азотобактера отмечалась М. И. Новожиловой (1958) для Рыбинского, Г. А. Соколовой для Горьковского водохранилищ.

Другой азотофиксирующий организм — *Clostridium Pasteurianum* в Мингечаурском водохранилище встречался гораздо чаще, чем азотобактер. Содержание этих бактерий в 1 г сырого грунта достигает 10 000

клеток. В воде этот организм встречается в количестве не более 10 клеток в 1 мл (табл. 9). Интересно отметить, что начиная с горизонта температурного скачка во всех пробах был обнаружен *Clostridium Pasteurianum*. В воде вышележащих горизонтов он встречался очень редко.

Таблица 9

Численность *Clostridium Pasteurianum* в придонной воде и грунтах Мингечаурского водохранилища в пересчете на 1 мл воды или 1 г сырого грунта

№ станции	Время отбора проб, горизонт									
	июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт
1	1	100	5	10000	1	1000	0	100	1	1000
2	2	100	5	10000	2	1000	5	1000	1	>1000
5	>5	100	5	10000	10	1000	>5	1000	1	100
8	10	100	10	>10000	10	>1000	10	1000	10	1000
10	>5	200	5	100	1	1000	0	100	0	100
11	5	100	5	10000	0	100	0	100	0	1000

Многие авторы также отмечали широкое распространение *Clostridium Pasteurianum* (Кузнецов, 1934; Копп и Лимберг, 1945) в водоемах. Денитрифицирующие бактерии в водной толще встречались очень редко, и лишь в придонных слоях глубоководных станций их количество составляет 10 клеток в 1 мл. В грунтах, наоборот, они встречаются довольно часто и в значительных количествах: 1000—10 000 клеток в 1 г. Ввиду благоприятного кислородного режима Мингечаурского водохранилища процесс денитрификации, по-видимому, не играет существенной роли в круговороте азота.

Численность сульфатредуцирующих бактерий в Мингечаурском водохранилище невелика. Они встречались чаще всего в придонных пробах, причём количество их не превышало 50—70 клеток в 1 мл (табл. 10).

Количество сульфатредуцирующих бактерий в грунтах составляло от 400 до 9000 клеток в 1 г сырого грунта, т. е. гораздо меньше, чем в других водохранилищах. Так, в 1 г сырого грунта Куйбышевского водохранилища их количество достигало 680 000 клеток (Салманов, 1959а, 1959б). По данным С. А. Крашенинниковой (1960), в грунтах Горьковского водохранилища количество сульфатредуцирующих бактерий достигает 1.8 млн/г. Таким образом, процесс сульфатредукции в грунтах Мингечаурского водохранилища идет гораздо слабее, чем в волжских водохранилищах, что, по-видимому, связано с недостатком легкоусвояемых органических веществ в грунтах.

По данным М. В. Журавлева (1954), даже при полном исчезновении растворенного кислорода в придонных слоях воды в первые годы затопления ни разу не были обнаружены следы сероводорода.

Одновременно с изучением распределения бактерий, восстанавливающих сульфаты, были проведены анализы распределения тионовых бактерий. При высеве на питательную среду из грунтов и воды во всех без исключения случаях наблюдалось развитие тионовых бактерий.

Таблица 10

Численность сульфатовосстанавливающих бактерий в придонной воде и грунтах Мингечаурского водохранилища в пересчете на 1 мл воды или 1 г сырого грунта

№ станции	Время отбора проб, горизонт									
	июнь		июль		август		сентябрь		октябрь	
	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт	придон- ный	грунт
1	24	2300	16	6000	21	Сплош- ная расти- тель- ность. 1600	4	Сплош- ная расти- тель- ность. То же.	8	1200
2	16	800	45	5000	—		7	То же.	0	500
5	3	700	78	610	18	4500	19	»	5	Сплош- ная расти- тель- ность.
8	10	400	50	400	24	310	22	»	9	То же.
10	0	2100	34	2000	16	1800	16	18000	24	8000
11	4	2000	5	2400	81	9000	19	1400	4	6000

ВРЕМЯ ГЕНЕРАЦИИ БАКТЕРИЙ И ВЫЕДАНИЕ ИХ ЗООПЛАНКТОНОМ

Работы А. Г. Родиной (1949а, 1949б), К. В. Горбунова (1946) и ряда других авторов показали, что бактерии, перерабатывая огромные количества трудноусвояемых для водных животных органических веществ, синтезируют бактериальный белок, который может служить пищей как для илоядных беспозвоночных, так и беспозвоночных — фильтраторов. Они усваивают растворенное в воде органическое вещество и биогены из минимальных разведений и превращают их в форму, доступную для питания водных беспозвоночных. Данные численности бактерий в воде еще не дают представления о продукции бактериальной биомассы в водохранилище, которая зависит от скорости их размножения. Поэтому были поставлены опыты по определению быстроты размножения бактерий и их выедания зоопланктоном.

Данные, представленные в табл. 11, показывают, что время генерации бактерий колеблется от 9.1 до 66 часов. Основным фактором, влияющим на скорость размножения бактерий, кроме температуры, является наличие легкоусвояемых органических веществ. Свидетельством этого могут быть результаты следующих опытов (табл. 11).

В одной и той же пробе определялось время генерации в разные сроки. Оказалось, что в течение 8—10 часов после постановки опыта скорость размножения достигает максимума и при дальнейшей инкубации проб снижается. Например, в пробе, поставленной 26 VII (табл. 11, станция 8, поверхностная), через 14 часов время генерации было равно 17.1 часам, через сутки — 32 часам, а спустя 36 часов, после отбора проб из водоема, время генерации было равно 40 часам. Такие же данные получены и на других станциях. Этот вывод совпадает с выводами других авторов (Новожилова, 1957; Крашенинникова, 1960).

Таблица 11

Время генерации общего числа бактерий в воде
Мингечаурского водохранилища в 1958 г.

№ станции	Горизонт	Дата	Количество бактерий, в тыс./мл		Продолжи- тельность опыта, в часах	Время генерации, в часах
			в начале опыта	в конце опыта		
1	Поверхност- ный	26 IX	2000	2461	8	26.7
	Придонный .	26 IX	5073	5818	8	40.2
	»	25 VII	3152	5073	20	32.2
				5723	36	41.0
				6203	48	49.2
8	Поверхност- ный	26 VII	1743	3074	14	17.1
				3820	24	32.0
				4695	36	40.0
	Придонный .	26 VII	3474	4238	14	48.2
				5188	24	30.0
				5884	36	66.0
	Поверхност- ный	13 VIII	1531	1833	8	31.0
				4551	24	12.2
	Придонный .	13 VIII	1934	2741	8	15.9
	Поверхност- ный	25 IX	1628	3028	8	9.1
	Придонный .	25 IX	3466	4313	8	25.2
	Поверхност- ный	24 X	1335	1684	8	23.8
	Придонный .	24 X	2394	3100	24	65.0

Таблица 12

Величина продукции бактериальной биомассы в воде
Мингечаурского водохранилища в 1958 г.

№ станции	Горизонт	Дата	Количество бактерий, в тыс./мл		Количество сделанных бактерий, в тыс./мл	Длитель- ность опыта, в часах	Время гене- рации, в часах	Количество сделанных бактерий за час в тыс./мл
			в начале опыта	в конце опыта				
1	Поверхност- ный	26/IX	2376	1964	412	8	26.7	139.5
	Придонный .	26/IX	5478	5337	141	8	40.2	154.5
	»	25/VII	5656	5490	166	10	26	225.6
8	Поверхност- ный	26/VII	3300	2309	991	14	17.1	264.8
	Придонный .	26/VII	5021	4896	125	14	48.8	111.5
	Поверхност- ный	13/VIII	1868	1800	68	8	31	68.7
	Придонный .	13/VIII	1864	1400	464	24	15.9	135.8
	Поверхност- ный	25/IX	2241	1836	405	8	9.1	299.6
	Придонный .	25/IX	5534	3671	1863	8	25.2	445.0
	Поверхност- ный	24/X	3295	2418	877	8	23.8	243.6

Для определения скорости выедания бактерий зоопланктоном параллельно с опытами по определению времени генерации ставились опыты с нефилтрованной естественной водой. Как видно из табл. 12, количество съеденных за час бактерий колеблется в пределах от 68.7 до 445 тыс. в 1 мл. Эти данные подтверждают важную роль бактерий в цепи пищевых взаимоотношений в водоеме.

Поддерживая справедливое замечание С. А. Крашенинниковой (1960), надо отметить, что методика определения выедания, разработанная М. В. Ивановым (1955) для рыбхозов дельты Волги, не всегда дает возможность вычислить продукцию биомассы бактерий. В ряде случаев в опытах с определением времени генерации мы получили отрицательные величины, поэтому указанная методика требует доработки.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Общее количество бактерий в воде Мингечаурского водохранилища колеблется от 1440 до 3215 тыс./мл для поверхностного, от 2111 до 7151 тыс./мл для придонного слоев. По вертикали бактерии распределены неравномерно. Обнаружено два максимума их концентрации: в слое температурного скачка и в придонном слое.

2. Обнаружена связь сезонных колебаний численности бактерий с сезонным изменением первичной продуктивности.

3. Колебания числа сапрофитных бактерий и общего числа бактерий сходны. Численность сапрофитов колеблется от 890 до 9100 клеток в 1 мл, а в грунтах — от 0.4 до 7.1 млн в 1 г. Споровые составляют от 2 до 23% для поверхностного, от 4 до 60% для придонного горизонтов от общего числа сапрофитов. Число сапрофитов в придонном слое в среднем в 3—5 раз выше, чем в поверхностном. Процент микобактерий среди сапрофитов колеблется в пределах от 10 до 20. Грибы распространены очень широко и составляют от 12 до 82% от общего числа сапрофитов.

4. Содержание олигокарбофильных бактерий колеблется от 14 000 до 54 000 клеток в 1 мл. Их количество в грунтах 11—36 млн клеток в 1 г сырого ила.

5. *Azotobacter* встречается в небольшом количестве — до 100 клеток в 1 мл воды и 3600 в 1 г сырого грунта. *Clostridium Pasteurianum* встречается в количестве около 10 клеток в 1 мл воды и до 10 000 клеток в 1 г сырого грунта.

6. Денитрифицирующие бактерии распространены в основном в нижних горизонтах водной толщи и в грунтах.

7. Количество бактерий, аэробно разлагающих клетчатку, в воде и грунтах невелико. В основном клетчатка разрушается грибами.

8. Содержание сульфатредуцирующих бактерий в воде и в грунтах очень мало. В грунтах они встречаются в количестве до 9000 клеток в 1 г.

9. Время генерации бактерий в воде колеблется в пределах от 9.1 до 66 часов. Скорость размножения бактерий в основном зависит от наличия легкоусвояемых органических веществ.

10. Число бактерий, поедаемых зоопланктоном, составляет до 445 тыс. в 1 мл за час.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е е в Г. С. и К. А. М у д р е ц о в а. 1937. Роль фитопланктона в динамике азота цветущего водоема. Микробиология, т. VI, в. 3.
Г о р б у н о в К. В. 1946. Целлюлозные бактерии как звено в пищевой цепи пресных водоемов. Микробиология, т. XV, в. 2.
Ж у р а в л е в М. В. 1954. Начальные стадии становления гидрохимического режима Мингечаурского водохранилища. Изв. АН АзССР, № 4.

- И в а н о в М. В. 1955. Методика определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиология, т. XXIV, в. 1.
- К о п п Ф. И. и Е. Л. Л и м б е р г. 1945. Микробиологические исследования озер Северного Казахстана. Микробиология, т. XIV, в. 4.
- К р и с с А. Е. и М. И. Н о в о ж и л о в а. 1954. Являются ли дрожжевые организмы обитателями морей и океанов. Микробиология, т. XXVIII, в. 6.
- К р а ш е н и н и к о в а С. А. 1960. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования. Наст. сборник.
- К у з н е ц о в С. И. 1934. Сравнительное изучение азотного, фосфорного и кислородного режимов Глубокого и Белого озер. Тр. Лимнол. ст. в Косине, в. 17.
- К у з н е ц о в С. И. 1949а. Основные итоги и очередные задачи микробиологических исследований иловых озерных отложений. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 1.
- К у з н е ц о в С. И. 1949б. Применение микробиологических методов к изучению органического вещества в водоемах. Микробиология, т. XVIII, в. 3.
- К у з н е ц о в С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.—Л.
- М и ш у с т и н Е. Н. и М. И. П е р ц о в с к а я. 1954. Микроорганизмы и самоочищение почвы. Изд. АН СССР, М.
- Н о в о ж и л о в а М. И. 1955. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXIV, в. 6.
- Н о в о ж и л о в а М. И. 1957. Время генерации и продукции бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. XXVI, в. 2.
- Н о в о ж и л о в а М. И. 1958. Бактериальное население водной толщи Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- О м е л я н с к и й В. Л. 1940. Практическое руководство по микробиологии. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Р а з у м о в А. С. 1932. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиология, т. I, в. 2.
- Р а з у м о в А. С. 1947. Метод микробиологических исследований воды. Изд. Мин. стр. предпр. тяж. инд. и Инст. ВОДГЕО.
- Р о д и н а А. Г. 1949а. Роль бактерий в питании личинок тендицидид. ДАН СССР, т. 67, № 6.
- Р о д и н а А. Г. 1949б. Бактерии как пища для водных животных. Природа, № 10.
- Р о д и н а А. Г. 1950. Распределение дрожжевых и дрожжеподобных грибов в озерах. Микробиология, т. XIX, в. 1.
- Р о д и н а А. Г. 1951. О роли отдельных групп бактерий в продуктивности водоемов. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, в. 1. Пробл. гидробиол. внутр. вод, Изд. АН СССР.
- Р о д и н а А. Г. 1954. Бактерии в продуктивности каменистой литорали оз. Байкал. Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН, в. 2.
- С а л и м о в с к а я-Р о д и н а А. Г. 1939. Местонахождения азотобактера в пресных водах. ДАН СССР, т. XXV, № 5.
- С а л м а н о в М. А. 1958. Характеристика общего числа бактерий в Куйбышевском водохранилище в первые годы его заполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- С а л м а н о в М. А. 1959а. Динамика численности бактерий в водной толще Куйбышевского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- С а л м а н о в М. А. 1959б. Микробиологическая характеристика Куйбышевского водохранилища. Микробиология, т. XXVIII, в. 4.
- С о р о к и н Ю. И. 1953. Изучение хемосинтеза у сульфатвосстанавливающих бактерий. Автореферат дисс. Инст. микробиологии АН СССР, М.
- С о р о к и н Ю. И. 1956. К методике окраски слабокрасящихся бактерий. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- С о р о к и н Ю. И. 1958а. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- С о р о к и н Ю. И. 1958б. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- С о р о к и н Ю. И. 1959. Батометр для отбора проб на микробиологические анализы. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Т а р в е р д и е в Р. Б. 1958. К гидрологии Мингечаурского водохранилища в период его заполнения. Изв. АН АзССР, сер. биол. и с.-х. наук, № 4.
- Т а р в е р д и е в Р. Б. 1959. Гидрология Мингечаурского водохранилища. Автореферат дисс. Баку.

Ю. И. Сорокин

БАКТЕРИАЛЬНОЕ ВОССТАНОВЛЕНИЕ СУЛЬФАТОВ В КУЙБЫШЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Грунтовые и поверхностные воды Среднего Поволжья содержат значительное количество сульфатов, поступающих из гипсоносных горизонтов пермских отложений (Алекин, 1948; Афанасьев, 1949).

Известно, что присутствие сульфатов в воде накладывает существенный отпечаток на процессы, происходящие в пресных водоемах (Кузнецов, 1952; Ohle, 1954). Сульфаты служат источником образования сероводорода — токсичного вещества и сильного восстановителя, поглощающего растворенный в воде кислород. Восстановление сульфатов до сероводорода осуществляется анаэробным микроорганизмом *Vibrio desulfuricans*, который использует сульфаты в качестве акцептора водорода по следующему схематическому уравнению: $RH_2 + SO_4^{2-} \rightarrow S^{2-} + H_2O$, где RH_2 — органическое вещество. В качестве окисляемого субстрата может использоваться также газообразный водород, образующийся в иловых отложениях при анаэробном распаде органического вещества (Сорокин, 1953). Можно даже думать, что водород является зачастую главным источником энергии для *V. desulfuricans* в природных условиях, поскольку в чистой культуре этот организм, по данным Постгейта (Postgate, личное сообщение) и по нашим данным (Сорокин, 1953 и неопубликованные данные), способен окислять из всего многообразия органических веществ молочную и муравьиную кислоты и некоторые спирты. Остальные соединения доступны этому организму в какой-то мере только в смешанных культурах после частичного разложения сопутствующими бактериями.

Энергия процесса бактериальной редукции сульфатов очень велика, и именно этот процесс является главной причиной образования сероводорода в морях (Zo Bell, 1946), озерах (Кузнецов, 1952) и водохранилищах (Purcell, 1939; Соколова и Сорокин, 1957, 1958). В двух последних работах было показано, что в иловых отложениях Рыбинского и Горьковского водохранилищ процесс восстановления сульфатов до сероводорода идет достаточно энергично даже при сравнительно низком содержании сульфатов в воде. В Куйбышевском же водохранилище, как указывалось выше, можно было ожидать поступление вод, обогащенных сульфатами. В указанных работах было высказано предположение о том, что в данном водохранилище сульфатредукция достигнет еще больших размеров и окажет большое влияние на формирование его биологического и химического режима. Поэтому изучению процесса сульфатредукции в Куйбышевском водохранилище было уделено особое внимание.

Первые наблюдения за развитием сульфатредуцирующих бактерий были проведены нами в августе 1955 г. еще до начала заполнения водохранилища.

В пробах илов, взятых из пойменных водоемов, из русла Волги и притеррасных речек, производился количественный учет сульфатредуцирующих бактерий, как показатель интенсивности процесса сульфатредукции. Было установлено, что сульфатредукция идет очень активно везде, где отлагаются рыхлые серые или темные илы, богатые органическим веществом. Такие илы отлагались в участках русла Волги с замедленным течением и в притеррасных и пойменных водоемах. Количество сульфатредуцирующих бактерий в подобных илах измерялось десятками тысяч в 1 г сырого ила (табл. 1) и, следовательно, не уступало их содержанию в грунтах типичных сульфатных озер (Кузнецов, 1952). Таким образом, состав поверхностных вод в долине Средней Волги был весьма благоприятен для развития сульфатредуцирующих бактерий.

После заполнения водохранилища до проектной отметки в 1957 г. автор совместно с дипломником МГУ П. В. Кравцовым выполнил ряд анализов для выяснения скорости сульфатредукции в грунтах. Эти анализы показали, что в свежесажженных илах концентрация сульфидной серы в августе 1957 г. составляла 100—200 мг, достигая в отдельных случаях (на руслах притоков Волги) 300—500 мг/л. Скорость образования сероводорода составила от 0.5 до 3 мг/л в сутки. Количество сульфатредуцирующих бактерий во многих случаях превышало 100 000 в 1 г сырого ила. Эти данные показали, что редукция сульфатов в свежееотложенных грунтах Куйбышевского водохранилища идет гораздо энергичнее, чем в Горьковском и Рыбинском водохранилищах (Кравцов и Сорокин, 1959).

В связи с этим в 1958 г. было продолжено изучение процесса восстановления сульфатов в грунтах и придонном слое воды и его влияния на

Таблица 1

Развитие сульфатредуцирующих бактерий в илах пойменных водоемов и русла р. Волги в районе Куйбышевского водохранилища до его заполнения

Местополо- жение раз- реза	Местоположение станции	Характер грунта	Глубина, в м	Количество сульфатредуци- рующих бакте- рий, в тыс. 1 г сырого ила
Разрез против с. Ундоры	Фарватер Волги. Левый берег.	Глинистый ил.	6.8	2.0
	» »	Мягкий серый ил.	3.5	32.0
	» »	Твердая глина.	7.8	1.0
	» »	» »	20.0	0.5
	» »	Рыхлый серый ил.	12.0	41.0
	» »	» » »	4.0	89.0
Разрез выше г. Ставрополь	Правый берег Волги.	Песок с наилком.	2.0	0
		Крупный песок.	4.0	0
	Фарватер.	Песок с галькой.	7.0	0
	Левый берег.	Зайленный песок.	6.0	0.5
	Заросшее пойменное озе- ро, левая пойма.	Темный ил с расти- тельными остатка- ми.	2.2	56.0
	Середина озера.	То же.	4.0	29.0
	Правый берег.	» »	1.8	89.0
	Небольшое озеро, правая пойма.	Зайленная почва с черным наилком.	2.0	120.0
	Притеррасный водоем, правая пойма.	Темно-серая почва.	2.5	25.0
	Озеро, правая пойма.	» »	1.5	49.0

кислородный режим и бентофауну. Для этого на острове, расположенном в Черемшанском заливе против с. Никольского, была организована полевая лаборатория. Черемшанский залив был выбран в качестве основного района исследования ввиду того, что именно здесь сульфатредукция протекает наиболее интенсивно и оказывает большое влияние на жизнь водоема.

МЕТОДИКА

В ходе исследования определялись в грунтах и воде содержание сульфидной серы и сульфатов, количество сульфатредуцирующих бактерий и скорость редукции сульфатов. Кроме того, на ряде станций исследовалось изменение температуры воды по вертикали и содержание в ней растворенного кислорода, активность тионовых бактерий, окисляющих соединения серы, первичная продукция фотосинтеза фитопланктона и биомасса бентоса.

Содержание сульфидной серы анализировалось согласно методу, описанному в предыдущей работе (Сорокин, 1959). Для определения содержания сульфатов в грунтах проба делилась на две порции. Одна из них высушивалась, и из нее готовилась водная вытяжка при нагревании до 80° в течение 4 часов. В вытяжке определялось весовым методом содержание $\text{SO}_4^{''}$. В другой порции грунта определялась его влажность, с тем чтобы можно было рассчитать содержание сульфатов в сыром грунте. Скорость редукции сульфатов определялась с помощью радиоизотопного метода, принцип которого был предложен М. В. Ивановым (1956). Ил в количестве 8 см³ помещался в пробирку емкостью 50 мл. В нее вносился 1 мл раствора меченого сульфата, содержащего радиоизотоп серы S^{35} с общей активностью (фактически учитываемой под счетчиком) $1.3 \cdot 10^8$ имп./мин. Затем в нее доверху наливалась профильтрованная вода из водохранилища, в которую предварительно добавлялся сульфид натрия в количестве 50 мг/л для удаления кислорода. Пробирки закрывались резиновыми пробками так, чтобы под пробкой не оставалось пузырьков воздуха, и выдерживались в течение 4 суток в черном мешке в водоеме. Затем из содержимого пробирки производилась отгонка сероводорода, по той же методике, которая употреблялась для количественного определения сероводорода в грунтах. Перед началом отгонки в пробирку добавлялось 10—20 мг $\text{Na}_2\text{S} \cdot 9\text{H}_2\text{O}$ в качестве дополнительного «носителя» с тем, чтобы полнее отогнать меченый сероводород, образовавшийся в грунте за время инкубации из $\text{SO}_4^{''}$. Сероводород отгонялся из подкисленного ила в раствор 0.3 н. щелочи. В щелочь, смываемую из поглотителя после окончания отгонки в колбочку емкостью 100 мл, добавлялось 5 мл насыщенного раствора CuSO_4 . Через несколько часов щелочь в колбочке нейтрализовалась 2%-й HCl до полного растворения осадка гидроокиси меди; колбочки выдерживались в течение суток. При этом в них формировался осадок CuS , который затем отфильтровывался на мембранный фильтр, укрепленный в воронке с фильтрующей площадью диаметром 20 мм. Осадок на фильтрах высушивался, после чего фильтры с осадком помещались под торцовый счетчик с диаметром окна 25 мм для учета радиоактивности CuS . Подобные опыты позволяют рассчитать количество сероводорода, образовавшегося за сутки за счет восстановления сульфатов в 1 л ила ($K_{\text{H}_2\text{S}}$), по формуле:

$$K_{\text{H}_2\text{S}} = \frac{r \cdot K_{\text{SO}_4^{''}} \cdot 1000 \cdot 1.06}{P \cdot n \cdot K} \text{ мг/л,}$$

где P — объем пробы ила, взятой в опыт; $K_{SO_4''}$ — суммарное содержание сульфатной серы в пробе ила и в воде, заполняющей пробирку; n — продолжительность инкубации проб ила с меченым сульфатом (в сутках) в опыте; R — радиоактивность сульфата, внесенного в пробу; r — радиоактивность сульфидной серы, отогнанной из пробы в конце опыта и осажденной в виде CuS .

Определения R производились после осаждения SO_4'' в виде осадка $BaSO_4$ в условиях, аналогичных условиям измерения радиоактивности осадка CuS .

Для количественного учета сульфатредуцирующих бактерий пробы воды объемом 0.1 мл или 1 мл из разведения грунта 1 : 1000 вносились в пробирки емкостью 50 мл, в которые затем заливалась доверху агаризованная среда следующего состава: KH_2PO_4 — 0.2 г, Na_2HPO_4 — 0.3 г, Na_2SO_4 — 0.5 г, $(NH_4)_2SO_4$ — 0.05 г, $MgSO_4$ — 0.1 г, молочнокислый пептон — 0.2 г, агар-агар — 1.5%, вода водопроводная — 10 мл, вода дистиллированная — до 1 л, pH — 6.8. Перед посевом в расплавленную среду добавляли: $FeSO_4$ — 200 мг/л, $Na_2S \cdot 9H_2O$ — 10%-й раствор, до потемнения среды. Засеянные таким способом пробирки, закрытые ватными пробками, инкубировались в течение 15 дней, после чего в них подсчитывались черные колонии сульфатредуцирующих бактерий.

Для учета активности тионовых бактерий в воде была разработана новая методика, которая заключалась в следующем. Пробы воды наливались по 50 мл в стерильные склянки емкостью 100 мл. В них добавлялось по 3 мл 0.1 н. раствора тиосульфата. Склянки помещались в водоем в черном мешке. После 10 дней инкубации в склянках определялось количество оставшегося тиосульфата с помощью йодометрического титрования и таким образом учитывалась потенциальная способность его окисления бактериями, присутствующими в воде.

Суточная величина первичной продукции фотосинтеза фитопланктона определялась радиоуглеродным методом, описанным в предыдущих работах (Сорокин, 1958). Для учета биомассы бентоса через сито промывали содержимое 5 дночерпателей с площадью захвата $\frac{1}{40}$ м². Животные отбирались, подсушивались на фильтровальной бумаге, после чего определялся их общий вес.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Результаты наблюдения 1958 г. сведены в табл. 2.

Местоположение основных станций указано на рис. 1. Станции, расположенные в различных районах водоема сгруппированы в табл. 2 по типам грунтов. В 1958 г. процесс накопления сероводорода в грунтах продолжал прогрессировать. В илах, отлагавшихся на руслах бывших притоков Волги — Черемшана (станция 1, 15), Усы (станция 36), Архаровки (станция 18), в небольших заливах (станции 5, 6, 8, 12), в бывших притеррасных водоемах (станции 2, 3) концентрация сульфидной серы превысила 500 мг/л, достигая в отдельных случаях огромной величины — до 2000 мг/л (станции 9, 12 в Сусканском заливе).

В грунтах, отлагавшихся на бывшем русле Волги (станция 56) и других участках с повышенным водообменом (станции 20, 32), концентрация сульфидной серы составляла 70—160 мг/л. В нижней части водохранилища на бывшем русле Волги против с. Березовки она достигала 280 мг/л. В незаиленных плотных черноземных почвах, в широкой пойме на глубине 2—5 м концентрация сульфидной серы также не превышала 150—

Таблица 2

Характеристика процесса сульфатредукции в грунтах Куйбышевского водохранилища (конец августа—начало сентября 1958 г.)

Местоположение станций и характер грунтов	№ станции	Глубина, в м	Содержание S ²⁻ , в мг/л	Количество сульфат-редуцирующих бактерий, в тыс./г сырого ила	Содержание SO ₄ ²⁻ в грунтах		Восстановление сульфатов			Биомасса бентоса, в г/м ²
					мг/кг сухого грунта	мг/л сырого грунта	K ₂ SO ₄ в мг S	г, в импл./мин. H ₂ S за сутки	образовалось H ₂ S за сутки мг/л	
Черемшанский затив	Незаиленная и слабо заиленная черноземная почва с растительными остатками. Пойма	21	150	8.0	2040	560	1.97	11000	0.55	3.44
		19	430 (50)	17.9	905	270	1.23	15800	0.52 (0.6)	5.52
		18	72	22.2	1320	441	1.68	2540	0.11	1.52
		17	144	17.5	1260	376	15.0	3200	0.1	3.84
	Темносерые и серые илы, терраса и притеррасные водоемы	7	610	150.0	708	205	1.04	6600	0.17	—
		16	675	41.4	1920	286	1.27	3800	0.12	0.24
		7	515	21.8	2040	560	1.99	21700	1.09	1.84
		4								
	Черные и темно-серые илы. Русло	2	855	17.6	2840	355	0.35	84000	3.15	0.72
		3	900	20.5	1990	377	1.52	71000	2.71	1.52
22		835 (288)	41.0	2320	645	2.22	66000	3.68(0.19)	—	
8		78	16.0	1300	430	1.83	58000	2.7	61.04	
Сусканинский затив	Заклепная почва с растительными остатками. Пойма	23	399 (47)	11.0	1950	268	1.23	141000	4.38 (0.5)	—
		18	980	28.9	1320	441	1.68	41700	1.76	0.16
		15	830 (508)	16.5	1250	170	0.95	168000	4.03 (0.71)	0.01
		8	1930	69.0	2700	610	2.13	70500	3.76	7.76
	Темно-серые илы с растительными остатками. Русло	13	440	26.0	2320	765	22.4	44500	0.25	2.3
		10а	690	16.0	1810	332	1.25	135000	4.27	38.64
		11	855	32.0	1880	310	1.2	141000	4.03	16.86
		12а	2140	18.0	1320	268	1.11	41000	3.95	3.28

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

Местоположение станций и характер грунтов	№ стан- ции	Глубина, в м	Содержание S ²⁻ , в мг/л	Количество сульфат- редуцирую- щих бакте- рий, в тыс. в 1 г сы- рого ила	Содержание SO ₄ ²⁻ в грунтах		Восстановление сульфатов			Биомасса бентоса, в г/м ²
					мг/кг сухого грунта	мг/л сырого грунта	КСО ²⁻ в мг S	г, в вып./мин.	образовалось H ₂ S за сутки мг/л	
Мелкие затливы	{ Темные илы из раскис- шего чер- нозема	5	510	56.0	1000	246	1.06	53500	2.45	3.68
		6	521	30.0	2580	635	2.2	126000	2.82	—
		9	935	74.0	4350	1160	3.6	28500	11.45	13.8
		24	486	256.0	6350	1860	5.5	42000	3.95	—
Основной плёс	{ Каштановая почва, сла- бо заилен- ная. Пойма	38	463 (139)	35.0	1380	375	1.5	7300	0.25	—
		40	170 (143)	15.0	1660	562	2.0	9400	0.47 (0.27)	—
		12	365 (143)	31.0	555	141	1.01	92000	2.57 (3.9)	—
		18	702 (50)	3000.0	380	149	0.9	127000	2.87 (0.16)	—
	{ Темно-серые илы. При- террасные водоемы	32	160 (115)	37.0	2230	699	2.32	26400	1.55 (0.48)	—
		10	91 (68.3)	20.0	1360	355	1.44	4100	0.15 (0.13)	—
		35	218	16.0	2170	626	2.08	64000	3.35	—
		19	538	10.8	1560	505	1.83	85000	3.92	—
	{ Серый ил. Русло Вол- ги	28	94	13.0	1320	425	1.63	6200	0.25	—
		34	266 (34)	25.0	1430	460	1.73	8500	0.36 (0.15)	—

П р и м е ч а н и е. Цифры в скобках — данные за 1957 г.; прочерки означают отсутствие данных.

170 мг/л (станции 21, 17, 18, 40). С другой стороны в незаиленных и слабозаиленных почвах мелких заливов, куда обычно стоняются массы фитопланктона, концентрация сульфидной серы была столь же велика, как и на более глубоких участках русл рек, и составляла от 400 до 1000 мг/л (станции 4, 7, 8, 9, 13, 16, 19, 24, 38). Сравнение данных, полученных на одних и тех же станциях в 1957 и 1958 гг., показывает, что в 1958 г.

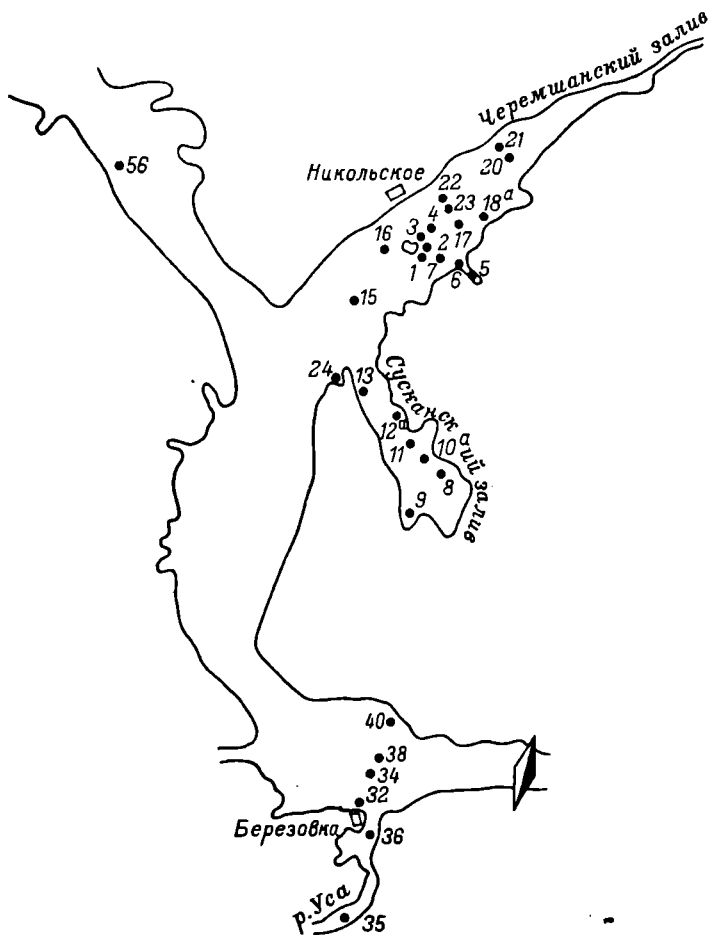


Рис. 1. Местоположение станций в Куйбышевском водохранилище.

концентрация сероводорода существенно возросла. На тех станциях, где идет процесс замещения светлых песчаных грунтов, образовавшихся в результате переработки берегов, темно-серыми и темными илами планктонного происхождения (станции 19, 23, 18, 34), концентрация сульфидной серы увеличилась в 8—10 раз. На других станциях это увеличение составило 150—200%.

Представленные выше данные указывают на необычайно интенсивное и в ряде случаев катастрофическое увеличение концентрации сероводорода в грунтах водохранилища. Результаты опытов с меченой серой и бактериологических анализов показывают, что это явление вызвано дальней-

шим развитием сульфатредукции в грунтах. Скорость образования сероводорода в 1957 г. лишь в одном случае достигла 3.9 мг/л. На большинстве станций она не превышала 0.2—0.9 мг/л. В 1959 г. скорость сульфатредукции на большинстве станций с заиленными грунтами достигла 3—4 мг/л (табл. 2). На станции № 9 в Сусканском заливе она составила 11.4 мг/л, т. е. величину, близкую к величинам нарастания H_2S в культурах сульфатредуцирующих бактерий в присутствии солей молочной кислоты. Скорость сульфатредукции на почвах, особенно незаиленных, была наименьшей (0.1—1.0 мг/м²). Однако эти последние величины все же гораздо выше величин скорости сульфатредукции, найденных для иловых отложений Рыбинского водохранилища, где скорость редукции сульфатов не превышает 0.2 мг/л (Соколова и Сорокин, 1957). В свежих иловых отложениях Горьковского водохранилища она составляет 0.72 мг/л (Соколова и Сорокин, 1958), а в сульфатных озерах, где существует сероводородная зона — 0.17 мг/л (оз. Беловодь — по Иванову, 1956) и 0.1—1.4 мг/л (оз. Соленое — по Иванову и Теребковой, 1959). Следовательно, скорость сульфатредукции в илах, формирующихся в Куйбышевском водохранилище, превышает таковую даже в илах сульфатных озер. При скорости сульфатредукции, равной 3—5 мг/л в сутки за год в илах должно было бы накапливаться 500—1000 мг/л S'' (с учетом зимней депрессии и частичной отдачи H_2S в воду). Это в общем соответствует действительно найденным в них концентрациям сульфидной серы.

Количество сульфатредуцирующих бактерий в грунтах колебалось в среднем в пределах от 20 до 70 тыс. в 1 г сырого ила. На станции № 18 оно превысило 3 млн/г (табл. 2). Сравнение результатов учета сульфатредуцирующих бактерий на питательной среде и скорости образования H_2S , определяемой с помощью S^{35} , указывает на отсутствие прямой корреляции между ними. Определение скорости сульфатредукции с помощью S^{35} несомненно является более надежным критерием интенсивности этого процесса в природных условиях, чем учет бактерий на питательной среде, поскольку результаты последнего могут зависеть от целого ряда посторонних факторов, например от свойств применяемой питательной среды или от степени развития сопутствующей микрофлоры в испытуемом грунте.

Развитие процесса редукции сульфатов в водохранилище обуславливается достаточно высоким количеством сульфатов в грунтах (табл. 2) и высокой первичной продукцией органического вещества в водной толще. Работы С. И. Кузнецова (1952) показали, что основным условием развития сульфатредукции в озерных иловых отложениях является присутствие легкоусвояемых органических веществ и сульфатов. В настоящее время в иловые отложения водохранилища попадает много легкоусвояемых веществ планктонного происхождения ввиду сильного развития фитопланктона. Например, в начале августа 1958 г. в Черемшанском заливе на станции № 2 первичная продукция достигла огромной величины — 8 г углерода под 1 м² поверхности в сутки (табл. 3). На других станциях она составляла 2—4 г С/м². Содержание сульфатов в илах и затопленных почвах также достигает значительной величины, в среднем 200—500 мг/л сырого ила (табл. 2), что намного выше, чем в Горьковском и Рыбинском водохранилищах. Наибольшие концентрации сульфатов отмечены для илов с большим содержанием минеральных частиц, которые отлагаются на руслах Волги и Усы (станции 32, 34, 35), а также для некоторых затопленных почв (станции 13, 18, 21, 38) и грунтов, сформировавшихся из размывтой черноземной почвы (станции 9, 24). Однако

Таблица 3

Характеристика процесса сульфатредукции в водной толще
Куйбышевского водохранилища (август 1958 г.)

№ станции	Глубина отбора проб, в м	Температура воды, в °	Содержание O_2 в воде, в мг/л	Содержание H_2S в воде, в мг/л	Количество сульфатвосстанавливающих бактерий в 1 мл воды	Скорость восстановления сульфатов в мг H_2S /л за сутки	Активность тионовых бактерий (количество окисленного за сутки тиосульфата, в мг/л)	Первичная продукция фотосинтеза, в г C/m^2 за сутки
1	0	22.4	11.6	0	0	0	0	1.98
	9	19.0	0.8	0	0	0	0	
	12	16.9	0.03	0.2	21	0.012	2.1	
	14	16.2	0	2.1	450	0.014	6.8	
	16	14.0	0	3.0	490	0.017	7.2	
	18 (дно)	13.2	0	4.7	550	0.18	10.8	
2	0	22.79	9.7	0	0	0	0	8.85
	11	18.7	0.3	0.3	330	0.005	13.5	
	13	16.9	0.08	5.5	620	0.129	14.9	
3	0	22.6	11.4	0	0	0	0.4	4.95
	9.5 (дно)	19.0	0.16	1.1	200	0.004	7.5	
6	0	21.9	9.4	—	0	—	0	1.29
	6	20.0	4.75	0	0	—	5.1	
	9 (дно)	19.8	4.15	0	15	—	10.4	
8	0	21.4	13.6	0	0	—	4.2	0.72
	2.5 (дно)	18.1	6.6	0	14	—	12.5	
9	0	19.6	9.4	0	12	—	3.9	1.01
	2	18.4	3.0	0	21	—	7.6	
	3 (дно)	18.0	1.9	0	29	—	14.1	
10	0	20.8	6.4	0	0	—	3.3	2.07
	6 (дно)	18.2	1.3	0	45	—	16.1	
35	0	21.6	9.2	0	2	0	0.4	—
	15 (дно)	19.1	0.98	0	250	1.65	4.2	
36	0	21.6	9.2	0	0	0	0.4	—
	19 (дно)	19.7	1.3	0	210	0.92	6.2	
32	0	21.2	7.32	0	0	0	0	—
	24 (дно)	18.6	0.74	0	800	0.275	5.8	
34	0	20.8	6.26	0	0	0	—	—
	28 (дно)	18.9	3.96		24	0	—	

скорость редукции сульфатов не находится в прямой зависимости от концентрации сульфатов в грунте (табл. 2). Она скорее является функцией поступления в грунт отмирающего фитопланктона. Этот вывод подтверждается данными о содержании сероводорода в свежих наилках, состоящих из отмирающих водорослей, и в подстилающей почве (на станции 24) в небольшом заливе у с. Хрящовки, куда ветер массами сгоняет синезеленые водоросли. Оседая на дно, они в смеси с размытой почвой образуют пухлый наилкок, лежащий на плотной почве. Анализы показали, что наилкок содержит 486 мг/л S'' , а почва под ним — всего 95 мг/л. Скорость восстановления сульфатов в почве также была в 5 раз ниже, чем в наилке из отмерших водорослей.

Развитие процесса сульфатредукции и накопление сульфидной серы в грунтах существенно влияет на кислородный режим водохранилища и на жизнедеятельность обитающих в нем водных животных. В централь-

ном плёсе (станция 34) влияние сульфатредукции на кислородный режим было не столь велико вследствие хорошего водообмена, а также сравнительно небольшой скорости редукции сульфатов (табл. 2) и невысокой концентрации S'' (табл. 3, станция 34). В участках с замедленным водообменом и высокой первичной продукцией фотосинтеза (крупные и мелкие заливы, притеррасные водоемы) при наличии иногда даже небольшой

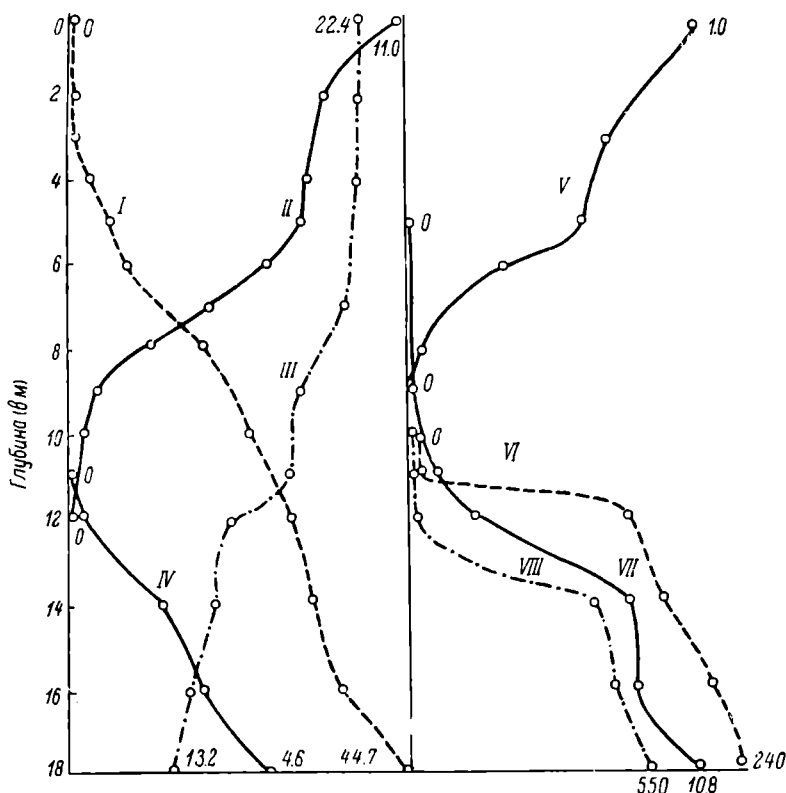


Рис. 2. Характеристика процессов бактериального окисления и восстановления соединений серы в водной толще над б. руслом р. Черемшана. Станция 1, глубина 18 м, 2 августа 1958 г.

I — CO₂, в мг/л; *II* — O₂, в мг/л; *III* — T°; *IV* — H₂S, в мг/л; *V* — фитопланктон, в относительных величинах; *VI* — сульфатвосстанавливающие бактерии в 1 мл; *VII* — тионовые бактерии; *VIII* — гS₂₀, в имп./мин.

температурной стратификации содержание кислорода в придонном слое резко снижалось. В Черемшанском заливе на станциях с глубинами более 10 м в конце июля кислород полностью исчез (станции 1, 2). Начиная с глубины 9—10 м и до дна на станциях, расположенных как на русле (табл. 3, рис. 2, 3), так и на пойме (рис. 4), исчез кислород и появился сероводород, концентрация которого в самом придонном слое достигала 5 мг/л. При этом сульфатредуцирующие бактерии, обычно обитающие в грунтах, начали развиваться и в водной толще сероводородной зоны. Количество сульфатредуцирующих бактерий в слое 10—18 м резко возросло и у самого дна составило 600—1700 клеток в 1 мл. На тех станциях, где до дна присутствовал растворенный кислород, их количество в придонной воде не

превышало обычно десятка клеток в 1 мл. Опыты с применением радиоактивного сульфата показали, что действительно на этих станциях в придонном слое воды, начиная с горизонта 12 м и глубже идет заметное восстановление сульфатов до сероводорода. За сутки здесь образуется 0.01—0.2 мг/л H_2S . Еще большая скорость десульфуризации была отмечена на станциях 39 и 38 (0.27—0.9 мг/л) и особенно высокая — на станции 35, где она составила 1.65 мг/л за сутки. Станция 35 находится в заливе на бывшем русле р. Усы.

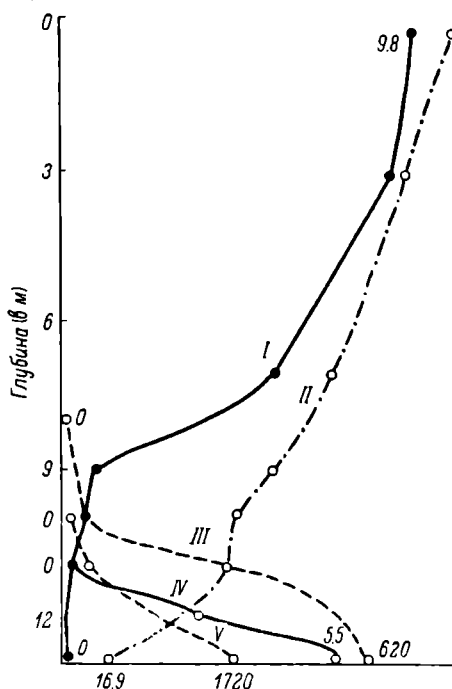


Рис. 3. Характеристика бактериальной редукции сульфатов в водной толще над 6-й террасой р. Черемшана. Станция 2, глубина 13 м, 1 августа 1958 г.

I — O_2 , в мг/л; II — T° ; III — десульфуризирующие бактерии в 1 мл; IV — H_2S , в мг/л; V — rS^{2-} , в имп./мин.

В этом заливе цветение синезеленых водорослей достигает большой силы. Отмершие водоросли оседают на дно и стимулируют десульфуризацию, поскольку в долине р. Усы имеются выходы сульфатных вод. В придонном слое на указанных станциях наблюдался сильный дефицит кислорода при сравнительно небольшой температурной стратификации и отсутствии резкого температурного скачка. На станциях 9 и 10 дефицит кислорода возник в придонном слое, несмотря на небольшую глубину (3 и 6 м) и слабую температурную стратификацию.

Дефицит кислорода на описанных станциях является, вероятно, следствием бурных окислительно-восстановительных процессов, идущих в придонном слое воды при участии бактерий. Среди этих процессов главенствующую роль следует отвести процессам, связанным с круговоротом серы, которые происходят при участии тионовых и сульфатредуцирующих бактерий.

Сильная сульфатредукция в грунтах и накопление сульфидов

приводят к тому, что из ила в воду постоянно поступает свободный сероводород. Анализы содержания свободного сероводорода в грунтах показали, что он составляет до 8% от общего количества сульфидов. Анаэробное сбраживание остатков водорослей в иловых отложениях ведет к подкислению ила и стимулирует тем самым разрушение сульфидов с образованием газообразного сероводорода. Последний, диффундируя из ила в придонные слои, вызывает развитие окисляющих его автотрофных тионовых бактерий. Кроме того, он частично окисляется чисто химическим путем. Определения показали, что в воде водохранилища и особенно в придонных слоях очень высока активность тионовых бактерий. На станции 1 в поверхностном слое тионовые бактерии отсутствовали и начали появляться на глубине 9—10 м, т. е. в зоне, где исчезал кислород и появился сероводород. В пробах воды, взятых из придонного слоя на этой станции, потенциальная способность к окислению гипосульфита со-

ставила 10 мг/л в сутки (рис. 2). На всех других станциях (табл. 3) в придонном слое также была найдена микрофлора, окисляющая соединения серы, причем на мелководных станциях с большим содержанием сероводорода в грунте тионовые бактерии обнаруживались также и в поверхностном слое воды (станции 8, 9).

Исчезновение кислорода и появление сероводорода в придонном слое воды явилось, по нашему мнению, основной причиной гибели рыб, наблюдавшейся летом 1958 г. в Черемшанском заливе. Особенно сильно пострадали бентофаги: лещ и густера. Этой же причиной, по нашему мнению, вызвана сильная депрессия бентофауны в Черемшанском заливе. На большинстве станций в сентябре 1958 г. биомасса бентоса здесь не превышала 1—3 мг/м² вместо 18 г/м² в сентябре 1957 г. На русле р. Черемшан на глубинах 15—18 м животные почти полностью исчезли (табл. 2). В верхней же проточной части залива на русловом участке с глубиной 8 м, где ил содержит всего 78 мг/л сульфидной серы, биомасса бентоса составила 60 г/м².

В Сусканском заливе в грунтах, содержащих много сульфидов, сохранилась сравнительно высокая биомасса бентоса, поскольку здесь, в связи с небольшими глубинами, придонный слой аэрируется ветровым перемешиванием. При возрастании глубин с 5 до 7 м условия аэрации ухудшаются и биомасса бентоса снижается в 10 раз: с 38 до 3 мг/л (табл. 2).

В 1958 г. во всем Куйбышевском водохранилище наблюдалась депрессия бентоса. Депрессия бентоса наблюдалась и в других водохранилищах в период их созревания (Баранов, 1958; Иоффе, 1958). Приведенные выше данные показывают, что накопление сульфидов в свежих иловых отложениях за счет восстановления сульфатов может являться одной из существенных причин этого явления.

Наблюдения за созреванием водохранилищ показывают, что кислородный дефицит и появление сероводорода в придонных слоях принадлежат к числу временных явлений и по мере созревания водохранилища и стабилизации его режима исчезают (Purcell, 1939; Францев, 1939). Несомненно, кислородный режим районов Куйбышевского водохранилища, подверженных в настоящее время заморным явлениям, со временем также должен улучшиться. Однако, по нашему мнению, на это потребуются гораздо больше времени, чем в других водохранилищах, поскольку в Куйбышевском водохранилище существуют факторы, благоприятствующие развитию сульфатредуцирующих бактерий, действие которых сохранится еще длительное время. Этими факторами, как уже указывалось выше, являются высокая первичная продукция и достаточно высокое содержание сульфатов в грунтах и водах, питающих водохранилище (Алекин, 1948; Баранов, 1959). Накопление сульфидов

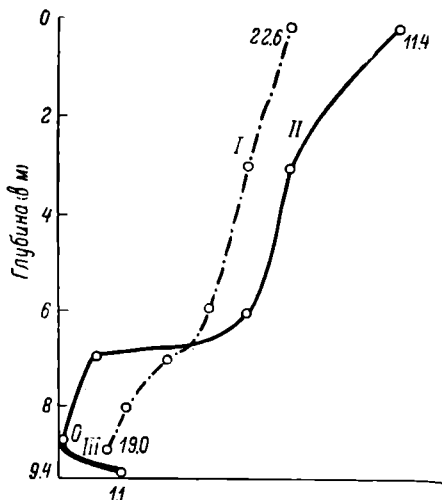


Рис. 4. Вертикальное распределение O_2 и H_2S в водной толще над 6-м озером в Черемшанском заливе. Станция 3, 6 августа 1958 г.

I — T° ; II — O_2 , в мг/л; III — H_2S , в мг/л.

в грунтах за счет десульфуризации, по нашему мнению, будет оказывать угнетающее действие на развитие бентофауны еще довольно длительное время.

Результаты настоящего исследования показывают, что при прогнозировании гидробиологического режима водохранилищ следует учитывать возможную концентрацию сульфатов в будущем водоеме, поскольку сульфаты являются источником образования сероводорода. В связи с этим можно полагать, что в Сталинградском и Саратовском водохранилищах, так же как и в Куйбышевском, процессы редукции сульфатов будут протекать весьма интенсивно. Этот фактор безусловно скажется на формировании кормовых ресурсов (бентофауны) в этих водохранилищах.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что в грунтах Куйбышевского водохранилища в 1958 г. продолжалось накопление сероводорода. Концентрация сульфидов за год возросла в 2—10 раз и достигла в ряде случаев 2000 мг/л.

2. Главной причиной образования сероводорода является бактериальная редукция сульфатов с использованием в качестве окисляемого субстрата оседающих на дно остатков фитопланктона.

3. Скорость редукции сульфатов, определенная с помощью S^{35} , достигла максимума в грунтах, отлагающихся на руслах бывших притоков Волги. Она колебалась здесь в пределах 4—5 мг H_2S /л в сутки, доходя до 11.4 мг/л, что в несколько раз выше, чем в вышележащих водохранилищах и в сульфатных озерах.

4. В условиях температурной стратификации на бывшем русле р. Черемшана образовалась сероводородная зона толщиной в 6 м и десульфуризация активно шла не только в грунте, но и в водной толще.

5. Накопление сероводорода в грунтах и поступление его в придонные слои воды вызывает развитие тионовых бактерий, окисляющих сероводород и тем самым снижающих содержание кислорода, растворенного в воде.

6. Отмечена обратная зависимость между концентрацией сероводорода в грунтах и биомассой бентоса.

ЛИТЕРАТУРА

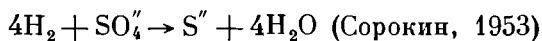
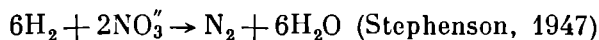
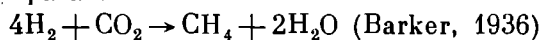
- А лекс и н О. А. 1948. Гидрохимия рек СССР. Тр. Гос. гидрол. инст., в. 10 (64).
 А р и с т о в с к а я Г. В. 1958. Бентос Куйбышевского водохранилища в первый год его существования. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, в. 8.
 А ф а н а с ь е в Г. П. 1949. Воды верхне-пермских отложений Среднего Поволжья. Тр. Лаб. гидрогеол. пробл. им. Саваренского АН СССР, т. 2.
 Б а р а н о в И. В. 1958. Опыт гидрохимической и трофической типизации водохранилищ Европейской части СССР. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л.
 Б а р а н о в И. В. 1959. Термический и гидрохимический режим Волги и Куйбышевского водохранилища в 1955—1957 гг. Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, в. 8.
 Ж а д я н В. И. 1937. Формирование биологического режима водохранилища. Усп. совр. биол., т. 9, в. 1.
 И в а н о в М. В. 1956. Применение изотопов для изучения круговорота серы в водоемах. Микробиология, т. 25, в. 3.
 И в а н о в М. В. и Я. С. Т е р е б к о в а. 1959. Изучение микробиологических процессов образования сероводорода в Соленом озере. Микробиология, т. 28, в. 2.
 И о ф ф е Ц. И. 1958. Закономерности и пути обогащения донной фауны водохранилищ. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л.

- К р а в ц о в П. В. и Ю. И. С о р о к и н. 1959. Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- К у з п е ц о в С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.
- С о к о л о в а Г. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1957. Бактериальное восстановление сульфатов в илах Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. 26, в. 2.
- С о к о л о в а Г. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1958. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфатов в грунтах Горьковского водохранилища с применением S^{35} . ДАН СССР, т. 118, № 2.
- С о р о к и н Ю. И. 1953. Изучение хемосинтеза у сульфатвосстанавливающих бактерий. Автореферат дисс. М.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- С о р о к и н Ю. И. 1959. О методике определения сероводорода и сульфидов в грунтах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Ф р а н ц е в А. В. 1939. Химические изменения Учинского водохранилища за первые три года его существования. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, т. XVIII, в. 4.
- O h l e W. 1954. Sulfat als «Katalisator» des limnischen Stoffkreislaufes. Vom Wasser, Bd. XXI, p. 13.
- P u r c e l l L. T. 1939. The aging of reservoir Waters. Journ. Amer. Water Work Ass., v. 31, № (9).
- Z o B e l l C. 1946. Marine microbiology, N.-Y.
-

Ю. И. Сорокин

МЕТАН И ВОДОРОД В ВОДЕ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Метан и водород образуются в водоемах в результате анаэробного распада органических веществ в иловых отложениях, при котором происходит окислительно-восстановительная перестройка их молекул, завершающаяся образованием окисленных (CO_2 и H_2O) и сильно восстановленных продуктов с большим запасом химической энергии (CH_4 и H_2). Энергия, теряемая органическими молекулами при подобной перестройке, составляет лишь небольшую часть энергии, заключенной в образующихся восстановленных продуктах (Кузнецов и Кузнецова, 1935). Метан и водород мигрируют из иловых отложений в водную толщу и переносят этот энергетический потенциал в зону интенсивных окислительных процессов, идущих с участием специфической микрофлоры. Поступление метана и водорода в водную толщу оказывает большое влияние на происходящие в ней биохимические процессы. В процессах, происходящих в анаэробной зоне водной толщи, которая образуется в водоемах в условиях постоянной или временной температурной стратификации, активно участвует только водород, тогда как метан в этих условиях пассивен. Водород в условиях анаэробного биоза интенсивно потребляется автотрофными анаэробными бактериями, использующими для его окисления кислород, связанный в углекислоте, сульфатах и нитратах:



Указанные процессы, идущие с участием молекулярного водорода, накладывают существенный отпечаток на биологические явления в водоеме. В процессе денитрификации происходят потери солевого азота. Водородная редукция углекислоты приводит к дополнительному образованию метана. В результате водородной редукции сульфатов образуется сероводород — токсическое вещество и активный восстановитель, поглощающий кислород из воды.

В аэробной зоне водной толщи метан и водород энергично окисляются аэробными метан- и водородоокисляющими бактериями. В процессе аэробного окисления метана и водорода происходит интенсивное потребление кислорода, приводящее часто к полной потере кислорода водой (Россолимо и Кузнецова, 1934). Доля кислорода, идущего на окисление этих газов, в общем биологическом потреблении кислорода особенно велика зимой, составляя в евтрофных водоемах 40—60, а иногда и 98% БПК (Кузнецов, 1939). Из данных Альгейера и других (Allgeier et al.,

1932) следует, что 1 л ила оз. Мендота выделяет за 100 дней при 7° около 28 см³ метана. Простой расчет показывает, что метана, выделившегося за год из ила, хватит на полное использование кислорода воды в слое, толщиной около 4 м. Согласно Кояма (Koyama, 1955), скорость выделения метана из иловых отложений может быть еще выше.

Другим важным следствием процесса бактериального окисления метана и водорода, выделяющихся из иловых отложений, является новообразование органического вещества бактерий из углекислоты за счет хемосинтеза. Метановые и водородные бактерии используют энергию окисления этих газов для синтеза белка своих тел из углерода CO₂. Исследования, выполненные на водохранилищах волжской системы, показали, что в поверхностном слое ила, в придонных слоях воды и на границе выклинивания кислорода в зонах кислородного дефицита синтез органического вещества за счет хемосинтеза достигает значительных величин и играет существенную роль в регенерации биомассы бактерий, являющихся кормовой базой для водных животных (Сорокин, 1955, 1957б, 1958а). Специальными опытами показано, что бактерии, окисляющие метан и водород в воде в естественных условиях в водоемах, хорошо поедаются и усваиваются рачками-фильтраторами (Сорокин, 1957в).

Таким образом, процессы образования и окисления метана и водорода играют важную роль в биохимической взаимосвязи дна и водной толщи, поскольку они осуществляют перенос химической энергии и восстановительного потенциала из донных отложений в толщу воды. Непосредственное влияние этих процессов на биологическую продуктивность водоема может быть положительным или отрицательным, в зависимости от конкретной гидрологической обстановки. С одной стороны, как указывалось выше, при окислении метана и водорода в воде снижается содержание растворенного кислорода (Россолимо и Кузнецова, 1934). С другой стороны, процесс окисления метана интенсифицирует хемосинтез. Это приводит к накоплению бактериального корма для водных животных и вызывает массовое развитие рачков-фильтраторов в зоне активного окисления метана и водорода (Сорокин, 1957а). Следовательно, при замедленном водообмене в условиях длительной температурной стратификации летом или подо льдом зимой интенсивное образование метана и водорода может вызвать замор. При хорошем водообмене и временно возникающей температурной стратификации образование этих газов повышает кормность водоема.

Лимнологи давно проявляли интерес к изучению состава газов, выделяющихся из донных отложений. Первый анализ озерного газа был выполнен Дальтоном еще в начале прошлого века (цит. по: Hutchinson, 1958). Согласно его анализу, в состав этого газа входит: 5—10% CO₂ и равные доли CH₄ и H₂.

Большой материал по составу газов, выделяющихся в свободном состоянии из ила Белого озера в Косине, приводит Л. Л. Россолимо (1932). Согласно его анализу, газ, собранный над илом, содержит 80% CH₄ и 11% H₂. По данным С. И. Кузнецова и Е. М. Хартулари (1941), ил Белого озера выделяет в условиях эксперимента газ, содержащий 76% CH₄ и 9.5% H₂. При сбраживании стерильного ила культурами бактерий выделяющийся газ состоит целиком из водорода.

Это явление, так же как и сильные колебания в соотношениях CH₄ и H₂ в озерном газе, связано с тем, что при анаэробном распаде углеводов, которые служат основным источником газовыделения, непосредственно образуются лишь водород и низшие жирные кислоты. Метан образуется в результате вторичного специфического процесса метанового брожения

с использованием молекулярного водорода и жирных кислот в качестве донатора и углекислоты в качестве акцептора водорода (Clausen, 1931; Barker, 1936; Имшенецкий, 1940; Кузнецов и Хартулари, 1941; Koyama, 1955, и др.).

Данные о содержании метана и водорода, растворенных в озерной воде, весьма отрывочны.

Анализы Берджа и Джеди (Berge a. Juday, 1911) на озерах Мендота и Чарвин (США) и С. И. Кузнецова (1952) на Белом озере в Косине показали, что вода из придонного слоя евтрофных озер в зоне кислородного дефицита содержит значительное количество растворенного метана и водорода. Так, в гипolimнионе оз. Гарвин в период летней стагнации содержание метана, растворенного в воде, достигало $13 \text{ см}^3/\text{л}$. В Белом озере весной перед вскрытием содержание водорода в придонной воде составляло $20.2 \text{ см}^3/\text{л}$, а метана — $7.1 \text{ см}^3/\text{л}$. Пользуясь данными об эффективности хемосинтеза при окислении метана и водорода в условиях водоема (Сорокин, 1957б), можно подсчитать, что в последнем случае полное окисление растворенных метана и водорода дает прирост общего числа бактерий на 15 млн/мл. При этом расходуется такое количество кислорода, которое в три раза превышает величину его растворимости в воде.

При выяснении закономерностей формирования биологического и химического режимов новых крупных водохранилищ изучение процессов, связанных с динамикой метана и водорода, имеет немаловажное значение. В новых водохранилищах, получающих богатый биогенами сток и построенных на плодородных почвах, происходят бурные биохимические процессы распада аллохтонных органических веществ и отмирающего фитопланктона с образованием этих газов. Такого рода работы проводятся в Лаборатории микробиологии Института биологии водохранилищ с начала ее основания. С. А. Крашенинникова (1959) изучала распределение метанооксиляющих бактерий в Рыбинском водохранилище, пользуясь скляночным методом определения потенциальной способности воды к окислению метана, предложенным С. И. Кузнецовым (1952).

В. И. Романенко (1959), применив разработанную им радиоавтоматическую методику количественного учета автотрофов, провел учет метановых и водородных бактерий в воде и грунтах верхних волжских водохранилищ и выделил культуры метанооксиляющих бактерий.

В настоящей работе излагаются результаты анализов содержания растворенных метана и водорода и потенциальной скорости их окисления в воде Рыбинского водохранилища и Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища. Выбор этих районов исследования был вызван следующими соображениями. Согласно С. И. Кузнецову и З. И. Кузнецовой (1935), интенсивность газовыделения в иловых отложениях зависит от поступления легко минерализующихся органических веществ, главным образом углеводов. Эти вещества попадают в иловые отложения в основном при оседании отмершего фитопланктона. Поэтому интересно было сравнить содержание метана и водорода в Рыбинском водохранилище, формирование которого заканчивается и первичная продукция приближается к продукции мезотрофных озер (Сорокин, 1958а), и в Черемшанском заливе, заполнение которого завершилось в 1957 г., где первичная продукция выше, чем в евтрофных водоемах (Салманов и Сорокин, 1958).

Метан и водород извлекались из воды вместе с другими растворенными в ней газами с помощью прибора, изображенного на рис. 1. Извлекался газ из проб в полевых условиях (на судне или в полевой лаборатории) тотчас же после их взятия следующим образом.

Пробы отбираются батометром и переливаются в бутылку емкостью около 3 л с помощью длинного шланга. Бутылку заполняется доверху так, чтобы в ней сменилось до полутора объемов воды, и закрывается пробкой с пропущенной через нее трубкой таким образом, чтобы под ней не осталось воздуха (рис. 1). Для извлечения растворенных газов бутылку *д* помещается в жестяной бак *е* и присоединяется к прибору, заполненному 5%-м раствором NaCl, подкисленным серной кислотой. Вода в баке *е* доводится до кипения. В сосуде *б* с помощью ручного насоса *а* создается небольшой вакуум. Вода в бутылке *д* при этом закипает, и выделяющиеся растворенные газы скапливаются в сосуде *в*. После получасового кипения бутылку *д* отсоединяется от прибора с помощью зажима. Насос *а* отсоединяется от склянки *б*. Последняя поднимается так, чтобы уровень жидкости в ней превысил уровень ее в склянке *г*. Зажим *ж* открывается, и газ из сосуда *в* переносится в склянку *г* емкостью 150 см³, заполненную подкисленной водой. Затем склянка *г* плотно закрывается резиновой пробкой и хранится в перевернутом виде до окончания экспедиции.

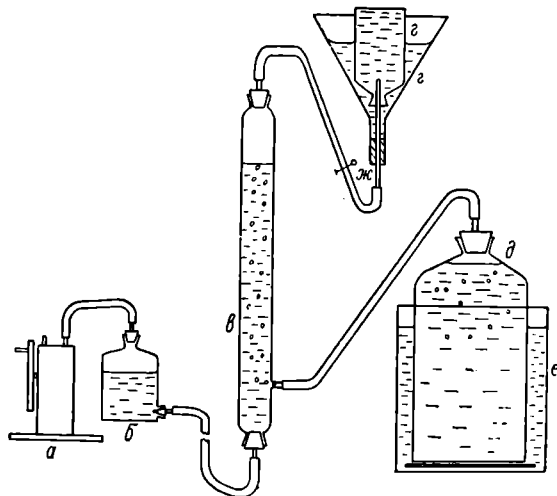


Рис. 1. Схема прибора для извлечения газов, растворенных в воде. Объяснения в тексте.

Собранные таким способом пробы растворенных газов анализировались в газоанализаторе ВТИ.

Активность микрофлоры, окисляющей метан и водород, сравнивалась по величине возрастания БПК в склянках, в которые вносились пузырьки

Таблица 1

Содержание растворенных газов в воде Рыбинского водохранилища, июль 1956 г.

№ станции	Местоположение станции и горизонт взятия пробы	Содержание метана, в см ³ /л	Содержание водорода, в см ³ /л
1	Волжский плёс, придонный слой	1.66	0.19
2	Б. русло р. Мологи, придонный слой . . .	0.38	0
4	Устье р. Согожи, придонный слой	0.415	0
5	Открытая часть, придонный слой	0.81	0.11
6	Шекснинский плёс, придонный слой	1.83	0.46
30	Устье р. Шексны, придонный слой	0.33	0
28	Шекснинский плёс, придонный слой	0.24	0
76	Волжский плёс, придонный слой	0.56	0
2а	Б. русло Волги:		
	поверхностный слой	0	0
	на глубине 11 м	0.06	0
	придонный слой	1.1	0.13
9	Моложский плёс	0.09	0

этих газов, и в контрольных склянках, не содержащих таких пузырьков (Кузнецов, 1952).

Результаты анализов по Рыбинскому водохранилищу за июнь 1956 г. (табл. 1) показывают, что в летний период в придонном слое воды присутствуют растворенные газы метан и водород. Наибольшее их содержание отмечено на станциях с заиленным грунтом, расположенных на бывших руслах рек Шексны, Мологи и Волги ($1.1-1.8 \text{ см}^3/\text{л}$ CH_4 и $0.13-0.46 \text{ см}^3/\text{л}$ H_2). В поверхностном слое воды эти газы отсутствовали. Почти полное их отсутствие отмечено также в придонном слое на станции 9, где дно представляет собою незаиленную плотную почву. Интересно отметить, что подобный же характер носит вертикальное и горизонтальное распределение интенсивности хемосинтеза (Сорокин, 1958а) и активности микрофлоры, окисляющей метан и водород (Крашенинникова, 1959). Присутствие в воде этих газов наряду с благоприятным кислородным режимом стимулирует формирование соответствующей микрофлоры.

Как видно из табл. 2, скорость окисления метана и водорода на станции 9, где их содержание в воде было незначительным, не превышала БПК как у дна, так и у поверхности. На русловых же станциях скорость окисления метана и водорода в придонном слое в несколько раз превышала БПК. Скорость окисления метана в поверхностном слое достигала при этом около 4 мг/л в сутки в пересчете на потребленный кислород.

В Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища наблюдения велись в течение 3 лет, начиная с 1957 г., первого года его заполнения до проектной отметки. На станциях, расположенных на русле и на пойме р. Черемшана, в 1957 и 1958 гг. имела место температурная стратифика-

Таблица 2

Скорость потребления кислорода для окисления метана и водорода в воде Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ

Водохранилище	Год	№ станции	Горизонт	Биологическое потребление O_2 , в мг/л за сутки	Потреблено O_2 для окисления метана, в мг/л за сутки	Потреблено O_2 для окисления водорода, в мг/л за сутки
Рыбинское	1956	9	Придонный	0.7	0.7	0.5
		1	»	0.9	3.4	2.85
		2	Поверхностный	1.2	2.7	3.5
		2	Придонный	1.65	4.3	3.9
		2а	Поверхностный	0.18	0.4	0.52
		2а	11 м	0.36	0.82	0.76
		2а	Придонный	0.4	2.42	2.13
	1957	1	Поверхностный	0.8	0.15	0.95
			10 м	0.3	1.15	1.2
			Придонный	1.01	1.3	2.8
Куйбышевское	1958	1	Поверхностный	1.08	0.78	2.10
			5 м	0.88	3.55	3.65
			8 м	0.33	3.43	3.35
			11 м	0.75	4.5	2.52
			Придонный	1.32	3.65	1.91
	1959	1	Поверхностный	1.08	0.66	1.08
			4 м	0.2	1.05	1.62
			9 м	0.85	1.28	1.23
			14 м	0.86	0.86	0.65
			Придонный	1.9	1.26	4.2

ция при сильном дефиците кислорода в гипolimниионе. Поэтому содержание метана и водорода в воде анализировалось на разных горизонтах водной толщи. Результаты анализов показывают (табл. 3, рис. 2), что в 1957 г. сразу же после заполнения водохранилища содержание метана и водорода в воде было не намного выше, чем в Рыбинском. Вспышка накопления этих газов в воде наблюдалась в августе 1958 г., когда в заливе сформировались достаточно мощные иловые отложения, в которых создались благоприятные условия для анаэробного распада органического вещества. В этот период максимальная концентрация растворенного метана ($6-7 \text{ см}^3/\text{л}$) была отмечена в бескислородной зоне на станциях 1 и 2, расположенных на русле р. Черемшана и на бывшем озере. На других станциях, расположенных на пойме на незаиленных или слабозаиленных грунтах (станции 7, 3а, 3, 4), метан и водород содержались в меньшем количестве. В 1959 г. содержание метана и водорода в воде Черемшанского залива заметно снизилось. Летом этого года в заливе часто была штормовая погода. Стратификация водной толщи была нарушена, и иловые отложения, осевшие в 1957—1958 гг., были в значительной степени смыты. Поэтому в 1959 г. условия для газовой выделения со дна были неблагоприятными.

Определение активности метан- и водородокисляющей микрофлоры на разных глубинах показало, что в 1958 г. при высоком содержании метана в воде его активное окисление шло не только в придонном слое, как это имело место в Рыбинском водохранилище и в Черемшанском заливе в 1957 и 1959 гг., но и во всей толще воды. Наибольшая скорость окисления метана водной микрофлорой была отмечена на границе кислородной и бескислородной зон на станции 2 ($4.5 \text{ мг O}_2/\text{л}$). При такой активности метанокисляющей микрофлоры содержание кислорода в склянках в присутствии пузырька метана менее чем за двое суток падало от полного насыщения до нуля. Здесь же наблюдалась наибольшая концентрация рачков-фильтраторов (рис. 2).

Приведенные данные показывают, что появление в водной толще метана и водорода при длительной штилевой погоде, вызывающей температурную стратификацию, служит одной из главных причин возникновения заморных явлений в летний период. Накопление этих газов стимулирует развитие бактериального процесса образования сероводорода из сульфатов. Окисление метана обеспечивает создание анаэробных условий для раз-

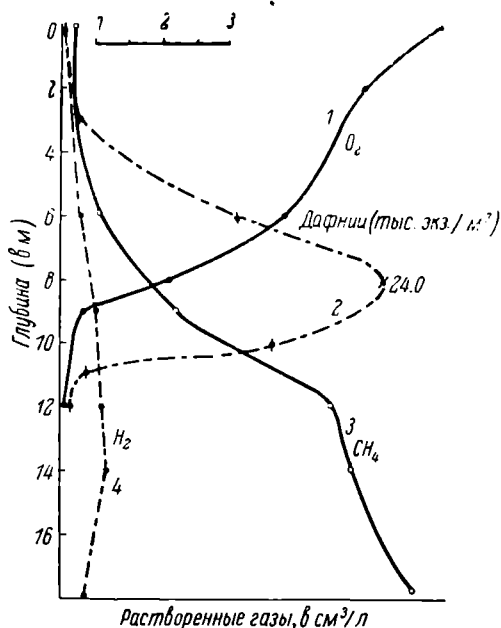


Рис. 2. Вертикальное распределение растворенных газов: кислорода, метана и водорода — и распределение дафний на станции 1 и в Черемшанском заливе. Начало августа 1958 г.

1 — O_2 ; 2 — дафнии, в тыс. экз./м³; 3 — CH_4 ; 4 — H_2 .

Таблица 3

Содержание растворенных газов в воде Черемшанского залива в 1957—1959 гг.

Срок отбора проб	№ станции	Местоположение станции	Глубина, в м	Содержание метана, в см ³ /л	Содержание водорода, в см ³ /л	Отношение CH_4/H_2
Конец июля 1957 г.	30	Русло р. Черемшана, в 10 км от устья	0	0	0.14	—
			16	0.93	0.39	2.4
			19 (дно)	3.82	0.41	9.3
	27	Там же, в 30 км от устья	12 (дно)	0.86	0.37	2.3
5—10 августа 1958 г.	286	Пойма р. Черемшана	9 (дно)	0.36	0.36	1.0
			15 (дно)	0.33	0.21	1.6
	1	Русло р. Черемшана, в 12 км от устья	0	0.11	0	—
			9	2.25	0.56	3.6
			12	4.82	0.69	7.0
			14	5.15	0.82	6.2
			18 (дно)	6.28	0.39	16.1
	2	Правая пойма р. Черемшана, бывшее озеро	0	0	0.29	—
			9	1.98	0.74	3.8
			10	2.82	0.56	3.56
			11	7.2	0.52	14.1
			13 (дно)	6.85	0.47	14.5
	3а	Там же	9 (дно)	0.43	1.44	0.3
			10 (дно)	0.56	0.82	0.68
			7 (дно)	0.94	0	—
Конец июля 1959 г.	1	Русло р. Черемшана	18 (дно)	0.21	0.05	4.2
	2	Пойма р. Черемшана	12 (дно)	0.86	0.12	7.2
	3	»	9 (дно)	0.02	0	—

вития облигатно-анаэробных сульфатредуцирующих бактерий. Водород же служит для них наиболее благоприятным источником энергии для восстановления сульфатов до сероводорода, протекающего по схеме: $\text{SO}_4^{2-} + 4\text{H}_2 \rightarrow \text{S}^{2-} + 4\text{H}_2\text{O}$. В анаэробной зоне на станциях 1 и 2 (табл. 3) в 1958 г. появился свободный сероводород в количестве до 5 мг/л. Содержание водорода в этой зоне постепенно снижалось с возрастанием глубины, что говорит о его потреблении (рис. 2).

Отношение CH_4/H_2 на разных горизонтах водной толщи в 1958 г. было весьма показательным. В самых нижних слоях анаэробной зоны (станции 1 и 2) водорода было в 14—16 раз меньше, чем метана, что, очевидно, связано с его активным потреблением в процессе сульфатредукции, который шел в этих слоях с большей интенсивностью (Сорокин, 1960). Поскольку метан не участвует в анаэробных процессах окисления, он сохраняется и накапливается. Попадая в аэробную зону, метан начинает быстро окисляться, и отношение CH_4/H_2 снижается. На станциях 3, 3а и 4 даже в придонных слоях вода содержала больше водорода, чем метана. На этих станциях, расположенных неподалеку от острова, наблюдались массовые скопления отмирающих синезеленых водорослей, при первичном анаэробном распаде которых водород образуется в большем количестве, чем метан. Это видно из результатов опыта, поставленного с целью изучения состава газа, выделяющегося при распаде синезеленых водорослей (табл. 4). Оказалось, что этот газ содержит 8.15% H_2 и лишь 0.96% метана. Газ, выделяющийся из иловых отложений Рыбинского водохранилища, содер-

жит 62% CH_4 . Эти данные согласуются с представлением о вторичности образования метана по сравнению с водородом (Кузнецов, 1952).

Данные об интенсивном накоплении и окислении метана и водорода помогают объяснить причину обеднения бентофауны и, наоборот, обильного развития зоопланктона в Черемшанском заливе летом 1958 г. Образование анаэробной зоны, которому способствовало окисление метана и водорода, а также связанное с этим накопление H_2S за счет сульфатредукции, вызвало сильное снижение биомассы бентоса. Вместе с тем на границе аэробной и анаэробной зон вследствие интенсивного окисления метана и водорода возросла продукция бактериальной пищи за счет хемосинтеза. Увеличение запасов последней вызывало массовое размножение планктонных рачков-фильтраторов (рис. 2). Концентрация зоопланктона в слое 6—10 м на станциях 1—2 превысила 200 тыс. экз./м³, тогда как биомасса бентоса здесь составляла всего 0.16—0.7 г/м². Приведенные нами данные говорят о том, что изучение динамики метана и водорода имеет существенное значение для понимания причин ряда важных явлений, происходящих в водоеме. К таким явлениям можно отнести, например, возникновение заморов и массовое развитие зоопланктона.

Т а б л и ц а 4

Состав газа, образующегося при распаде органического вещества в водоеме и в условиях опыта

Источник получения газа	CO_2 , в %	CH_4 , в %	H_2 , в %	C_2H_6
Газ, скопившийся подо льдом в районе сгона торфяников против пос. Каменники, Рыбинское водохранилище, 15 II 1956	1.5	53.2	4.9	10.9
Газ, выделяющийся из ила при протыкании палкой. Залив против Борка, Рамонское водохранилище, 10 III 1956 . . .	2.95	62.8	6.4	10.3
Газ, выделяющийся при анаэробном распаде синезеленых водорослей в искусственных условиях	73.5	0.96	8.15	0.18

ВЫВОДЫ

1. Содержание метана и водорода в воде колеблется в зависимости от характера грунтов и гидрологического режима. Наибольшая концентрация метана обнаружена в анаэробной зоне над руслом р. Черемшана в условиях температурной стратификации (7.2 см³/л).

2. Соотношение метана и водорода изменяется в зависимости от условий гидрологического режима и характера распадающегося органического вещества. При быстром распаде отмирающих синезеленых в условиях эксперимента образуется газ, в котором преобладает водород.

3. Горизонтальное и вертикальное распределение микрофлоры, окисляющей метан и водород, близко совпадает с количественным распределением этих газов в водоеме.

4. Накопление метана и водорода в условиях длительной стратификации вызывает дефицит кислорода, активизирует образование сероводорода за

счет сульфатредукции, что снижает продуктивность дна. Образование этих газов в условиях гомотермии или временно возникающей стратификации стимулирует накопление бактериальной биомассы в водоеме за счет хемосинтеза и увеличивает его продуктивность.

ЛИТЕРАТУРА

- И м ш е н е ц к и й А. А. 1940. Микробиология анаэробного разложения целлюлозы термофильными бактериями. Микробиология, т. IX, в. 3.
- К р а ш е н и н н и к о в а С. А. 1959. О распределении метанокисляющих бактерий в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- К у з н е ц о в С. И. 1939. Определение интенсивности поглощения кислорода из водной массы озера за счет бактериальных процессов. Тр. Лимнол. ст. в Косине, в. 22.
- К у з н е ц о в С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.
- К у з н е ц о в С. И. и З. И. К у з н е ц о в а. 1935. Бактериологические и химические исследования илов в связи с донным газоотделением. Тр. Лимнол. ст. в Косине, в. 19.
- К у з н е ц о в С. И. и Е. М. Х а р т у л а р и. 1941. Микробиологическая характеристика процессов анаэробного распада органического вещества ила Белого озера в Косине. Микробиология, т. X, в. 7—8.
- Р о м а н е н к о В. И. 1959. Учет метанокисляющих бактерий в воде методом радиоавтографии колоний с мембранных фильтров. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- Р о с с о л и м о Л. Л. 1932. Явления газоотделения на оз. Белом в Косине. Тр. Лимнол. ст. в Косине, в. 15.
- Р о с с о л и м о Л. Л. и З. И. К у з н е ц о в а. 1934. Донное газоотделение как фактор кислородного режима озер. Тр. Лимнол. ст. в Косине, в. 17.
- С а л м а н о в М. А. и Ю. И. С о р о к и н. 1958. Продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. Тез. докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л.
- С о р о к и н Ю. И. 1953. Изучение жмосинтеза у сульфатвосстанавливающих бактерий. Автореферат дисс., М.
- С о р о к и н Ю. И. 1955. О бактериальном хемосинтезе в иловых отложениях. Микробиология, т. 24, в. 4.
- С о р о к и н Ю. И. 1957а. Подледный хемосинтез в водной толще Рыбинского водохранилища. Микробиология, т. 26, в. 6.
- С о р о к и н Ю. И. 1957б. Определение эффективности хемосинтеза при окислении метана и водорода в условиях водоема. Микробиология, т. 26, в. 1.
- (С о р о к и н Ю. И.) S o r o k i n J. I. 1957в. Results and prospects of use of radiocarbon for investigation of carbon cycle in water reservoirs. Intern. conf. on radioisotopes, Paris.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Баланс углерода при автотрофном питании бактерий, восстанавливающих сульфаты молекулярным водородом. ДАН СССР, т. 90, № 5.
- С о р о к и н Ю. И. 1958а. Продуктивность хемосинтеза в водной толще в летний период. Микробиология, т. 27, в. 3.
- С о р о к и н Ю. И. 1958б. Первичная продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- С о р о к и н Ю. И. 1960. О содержании сероводорода в грунтах Черемшанского и Сусканского заливов Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- A l l g e i e r R. Y., W. W. P e t e r s o n, C. J u d a y, E. A. B r i g e. 1932. The anaerobic fermentation of lake deposits. Int. Rev. Hydrobiol., v. 26.
- B a r k e r H. A. 1936. On the biochemistry of the methane fermentation. Arch. f. Microbiol., v. 7.
- B e r g e E. a. C. J u d a y. 1911. The dissolved gases of the water and their biological significans. Wisconsin Geol. a. Nat. Hist. Survey Bull., v. 22, Sci. Ser., № 7.
- C l a u s e n P. 1931. Studien über anaerobe Zellulosebacillen. Zbl. f. Bact., Bd. 11, № 84.
- H u t c h i n s o n G. E. 1958. A treatise on limnology, v. I, N. J. London.
- K o y a m a T. 1955. Gaseous metabolism in lake muds and paddy soils. Journ. Earth. Sci. Nagoya Univ., v. 3.
- S t e p h e n s o n M. 1947. Metabolism of molecular hydrogen by bacteria. Anth. v. Leeuw. Journ. of Microbiol., v. 12.

А. Д. Приймаченко

СОСТАВ И ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РАВНИННЫХ РЕК СССР

По фитопланктону, гидрологии и морфометрии некоторых водохранилищ равнинных рек европейской части Советского Союза накопились значительные материалы, сопоставление которых дает возможность выявить ряд закономерных явлений в формировании, динамике численности и распределении фитопланктона.

При выполнении настоящей работы данные по морфометрии и гидрологии водохранилищ мы заимствовали из литературных источников.

По фитопланктону водохранилищ использовались данные собственных исследований (на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах), литературные источники и неопубликованные данные по учету биомассы фитопланктона Каховского водохранилища за 1956 и 1957 гг., полученные проф. Я. В. Роллом, и по учету биомассы фитопланктона Иваньковского и Угличского водохранилищ за 1954—1956 гг., полученные Л. Г. Буториной. За любезное предоставление этих материалов автор выражает указанным лицам глубокую признательность.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДОХРАНИЛИЩ. СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА

И в а н ь к о в с к о е в о д о х р а н и л и щ е, заполненное в 1937 г., расположено в южной части верхневолжской низины. По морфологическим и гидрологическим признакам в нем резко выделяются три плёса: Иваньковский — от плотины до устья р. Сози, Волжский — от устья Сози до г. Калинина, и Шешинский — обособленный участок, занимающий затопленную долину р. Шешин (рис. 1). Мы остановимся лишь на характеристике плёсов, расположенных по руслу Волги—Иваньковском и Волжском.

Длина водохранилища по руслу Волги 120 км, наибольшая ширина у плотины 10 км, средняя глубина — 3.4 м, максимальная — 19 м. Площадь зеркала — 327 км², объем — 1.12 км³ (Зиминова, 1959).

Водохранилище характеризуется большой проточностью. Наиболее проточным является Волжский плёс. В верхней его части (немного ниже г. Калинина) весной скорости течения достигают 0.3—0.4 м/сек. В летне-осенний период среднемесячные скорости течения здесь достигают 0.15—0.20 м/сек., а в нижней части (район Конакова) — 0.06—0.08 м/сек. (Буторин, 1959б). Иваньковский плёс менее проточный. Более или менее ощутимые скорости течения здесь наблюдаются только весной, в период максимальных сбросов. В это время они достигают 0.03—0.04 м/сек.,

а в летне-осенний период среднемесячные скорости течения в этом плёсе были порядка 0.01 м/сек. (Буторин, 1959; Зиминова, 1959). Существующие в Иваньковском водохранилище скорости течения обеспечивают полный водообмен один раз в месяц. Регулирование стока сезонное. Уровень в навигационный период колеблется в пределах 2 м.

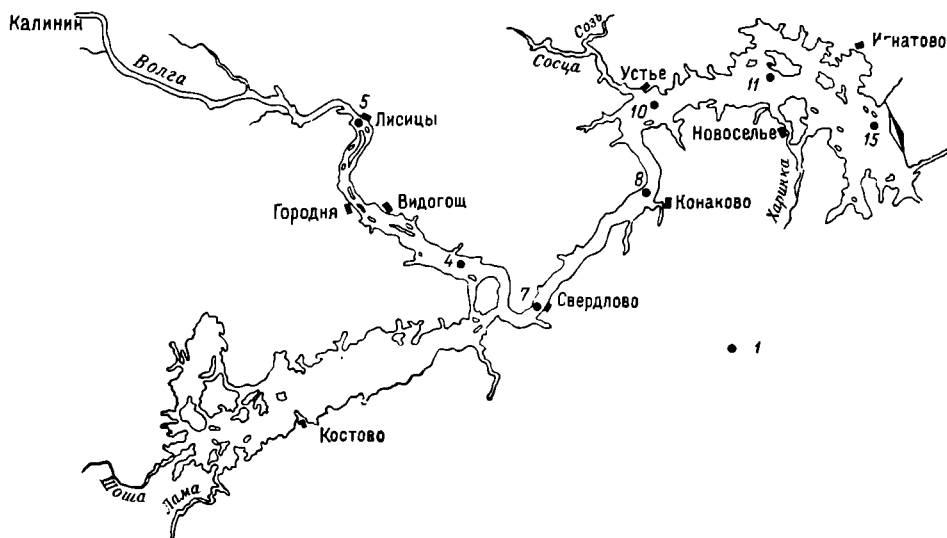


Рис. 1. Схематическая карта Иваньковского водохранилища.

1 — станции взятия проб.

Фитопланктон Иваньковского водохранилища довольно богатый. В летний период 1954—1956 гг. средняя его биомасса колебалась в пределах от 7.4 до 17.8 г/м³, а в отдельных местах она достигала 45 г/м³. Основу ее составляют диатомовые водоросли. Они распространяются по всему водохранилищу и дают наивысшую биомассу во все сезоны года. В значитель-

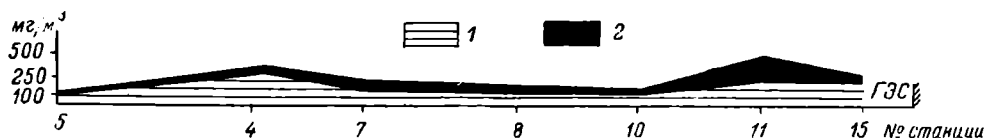


Рис. 2. Распределение биомассы фитопланктона в Иваньковском водохранилище в мае 1955 г.

1 — диатомовые; 2 — прочие.

ном количестве здесь встречаются также синезеленые, протококковые, вольвоксовые, эвгленовые, пиррофитовые и десмидиевые. Весной, в период половодья, когда по всей площади водохранилища наблюдаются значительные скорости течения, общая биомасса фитопланктона очень низка и распределяется по длинной оси водохранилища почти равномерно (рис. 2). Некоторое повышение ее наблюдается лишь в районе Шошинского и Харинского заливов, имеющих более богатый фитопланктон, выносимый частично в водохранилище. В этот период фитопланктон представлен в основном диатомовыми, среди которых руководящая роль принадлежит *Melosira italica*.

В летне-осенний период в Волжском плёсе, представляющем собой речную¹ часть водохранилища, общая биомасса фитопланктона гораздо ниже, чем в Ивановском. В августе 1954—1956 гг. в Волжском плёсе она колебалась в пределах от 3.7 до 12 г/м³, а в Ивановском — от 8 до 22 г/м³. Основную часть биомассы фитопланктона в Волжском плёсе составляют диатомовые, пиропитовые, вольвоксовые, эвгленовые и десмидиевые (рис. 3). В Ивановском плёсе в летне-осенний период фитоплан-

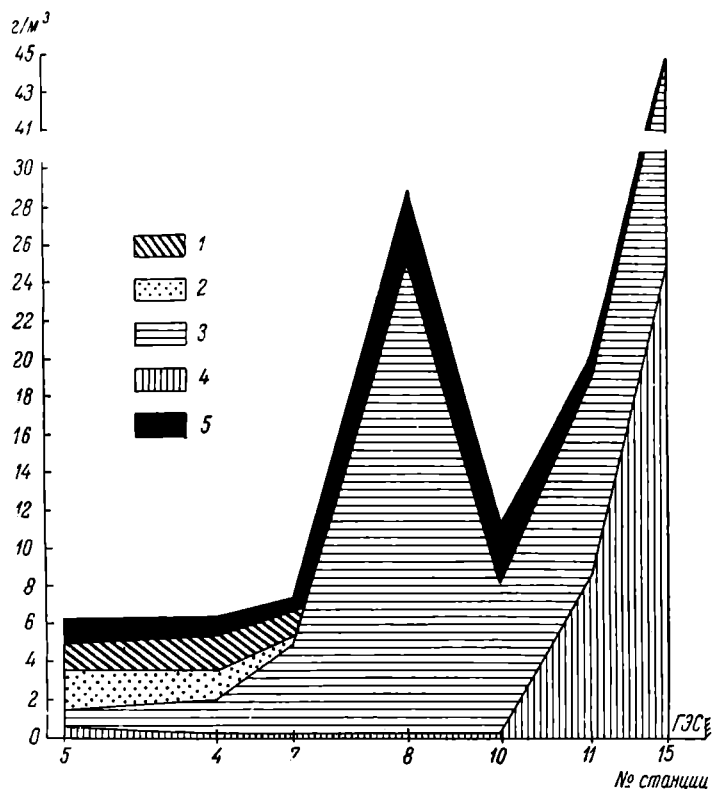


Рис. 3. Распределение биомассы фитопланктона в Ивановском водохранилище в августе 1954 г.

1 — вольвоксовые; 2 — пиропитовые; 3 — диатомовые; 4 — эвгленовые; 5 — прочие.

ктон состоит в основном из диатомовых и синезеленых. Причем диатомовые в этом плёсе в период его слабой проточности представлены в основном видами *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*. Иногда, особенно в верхней части плёса, в значительном количестве встречается *Melosira italica*. В Волжском плёсе почти всегда основную массу диатомовых составляют *Melosira italica* и различные факультативно планктонные виды.

¹ Речными мы называем узкие участки водохранилищ, по очертаниям представляющие собой лишь немного расширенные русла рек, на которых они образовались. Озерными мы называем расширенные участки водохранилищ, образовавшиеся вследствие затопления более или менее значительных площадей поймы реки.

Иногда в Иваньковском плёсе в большом количестве встречаются вольвоксовые, которые, по-видимому, заносятся в его центральную часть из неглубоких участков поймы.

По биомассе и групповому составу фитопланктон Волжского плёса сохраняет черты сходства с фитопланктоном этого участка Верхней Волги до зарегулирования ее стока. По данным С. Н. Строганова и Н. Г. Захарова (1937), он был сравнительно беден и, в связи с питанием Волги на

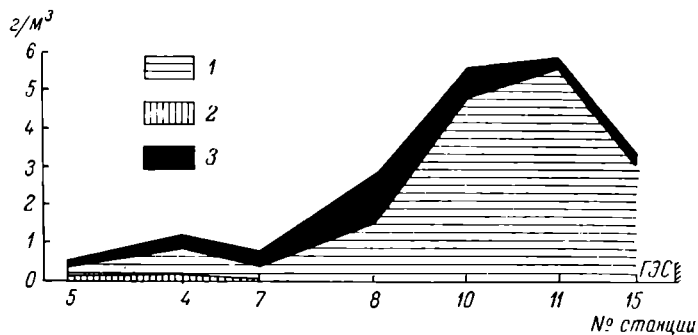


Рис. 4. Распределение биомассы фитопланктона в Иваньковском водохранилище в октябре 1955 г.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — прочие.

этом участке поверхностными водами озер и болот и наличием богато развитых прибрежных зарослей, содержал большое количество вольвоксовых, эвгленовых, десмидиевых и пиррофитовых.

Общая биомасса фитопланктона в летний период в водохранилище увеличивается по направлению к плотине (рис. 3). Такое же распределение ее по длинной оси наблюдается и осенью (рис. 4).



Рис. 5. Схематическая карта Угличского водохранилища.

Угличское водохранилище, созданное в 1941 г., представляет собой немного расширенное русло Волги (рис. 5) с максимальной шириной у плотины около 3 м. Длина водохранилища 150 км. Средняя глубина 5 м, максимальная у плотины — 23 м, площадь зеркала 249 км², объем — 1.2 км³ (Курдина, 1959).

Водохранилище характеризуется большой проточностью. Весной, при максимальных притоках и сбросах воды, верхний участок по скоростному режиму представляет собой реку в условиях половодья со скоростями течения 0.7 м/сек. (Курдина, 1959). Весной после паводка скорости течения по длинной оси водохранилища колеблются от 0.08 до 0.23 м/сек., причем наиболее низкие наблюдаются в средней его части. Довольно боль-

шие скорости течения в Угличском водохранилище отмечаются и для летнего периода (Курдина, 1959).

Перемещение водных масс в Угличском водохранилище в большой степени зависит от работы ГЭС, между которыми оно находится. Слишком большой по сравнению со сбросом приток воды может в приплотинном участке вызвать обратные токи, которые распространяются на значительные расстояния и приводят к перемешиванию там всей водной толщи (Кренке, 1958). Это обстоятельство, как мы увидим дальше, играет весьма важную роль в распределении фитопланктона.

В связи с тем, что основная часть акватории водохранилища представляет собой по существу русло реки, течением охватывается вся масса его воды, смена которой происходит в среднем один раз в месяц (Курдина, 1959).

В Угличском водохранилище осуществляется лишь суточное и недельное регулирование стока. В навигационный период уровни в нем поддерживаются на отметках, близких к нормальным проектным (Кусков, 1957).

Основу растительного планктона в Угличском водохранилище составляют диатомовые водоросли. Они распределяются по всему водохранилищу и во все сезоны года дают наивысшую биомассу. Руководящей формой из диатомовых чаще всего выступает *Melosira italica*, реже *M. Binderana* и *Asterionella formosa*.

Синезеленые развиваются сравнительно слабо. Значительное их количество иногда встречается только в верховьях, куда они поступают из расширенной части Иваньковского водохранилища.

В составе планктона Угличского водохранилища, особенно среднего и нижнего его участков, летом встречается значительное количество вольвоксовых, представленных в основном видами *Randorina tozum* и *Eudorina elegans*. Последние, вероятно, поступают из малопроточных, неглубоких пойменных участков, которые расположены главным образом в среднем и нижнем районах водохранилища. Биомасса фитопланктона в Угличском водохранилище примерно такая же, как в Иваньковском. В летний период 1954—1956 гг. она колебалась в пределах от 7 до 18 г/м³, а максимальная достигала 34 г/м³.

В верхней части Угличского водохранилища фитопланктон сходен с таковым приплотинного участка Иваньковского, но несколько обеднен по сравнению с последним. По всей остальной акватории водохранилища состав и распределение биомассы фитопланктона определяются условиями, создающимися в самом этом водоеме. В период весеннего половодья, при максимальных притоках и сбросах воды, распределение биомассы фитопланктона по длинной оси может быть весьма различным. Это объясняется тем, что в это время в общий поток воды вливаются воды поймы с различным по составу и биомассе фитопланктоном. В период после паводка распределение фитопланктона по длинной оси водохранилища находится в тесной связи с перераспределением в нем водных масс. Данные табл. 1 показывают, что при условиях, когда сброс воды превышает ее приток, биомасса фитопланктона по направлению к плотине уменьшается. И наоборот, если приток равен сбросу или превышает его, она в этом направлении возрастает. В последнем случае очень важно отношение величины притока к сбросу. Слишком большой по сравнению со сбросом приток, как мы уже отмечали, является причиной глубинного перемешивания водных масс в приплотинном участке, что, естественно, приводит к разбавлению фитопланктона поверхностных слоев воды придонными, где фитопланктоп

Т а б л и ц а 1

Трехдневный водный баланс Угличского водохранилища и биомасса фитопланктона в послепаводковый период

Дата	Приток, в млн м ³	Сброс, в млн м ³	Биомасса фитопланктона, в мг м ³	
			средняя часть водохрани- лища	нижняя часть водохрани- лища
4—6 VI 1956	106.9	146.0	10458	7276
30 VII—1 VIII 1954	32.8	5.8	26103	1660
2—4 VIII 1955	29.8	29.8	4252	11561
20—22 VIII 1956	27.1	38.8	15184	3349
11—13 X 1955	31.5	26.5	1721	6675
28—30 X 1956	145.0	139.5	8030	34063

практически отсутствует. При этом биомасса фитопланктона в водохранилище по направлению к плотине резко снижается. Судя по величине притока и сброса, такие условия наблюдались в августе 1954 г. (табл. 1). Вследствие того, что основная часть притока воды в Угличском водохранилище, как и ее сброс, регулируется искусственно, находящееся в зависимости от него распределение биомассы фитопланктона по длинной оси водохранилища в течение сезона может резко изменяться.

Рыбинское водохранилище образовалось в 1941 г. Его площадь 4550 км², длина 150 км, максимальная ширина 60 км, объем 25.4 км³ (Кусков, 1957), преобладающие глубины 4—6 м, максимальная у плотины 25 м.

Как водохранилище с годичным регулированием стока (Кусков, 1957) оно характеризуется значительным колебанием уровня как в течение года, так и по годам. Проточность водохранилища небольшая. Средние объемы его сменяются 1 раз за 7 месяцев, минимальные — за 3 месяца, максимальные — за 9 (Рутковский и Курдина, 1959).

Асимметрия котловины, являющаяся одной из характерных черт большинства водохранилищ, в Рыбинском выражена очень незначительно (рис. 6). Участки с устойчивыми стоковыми течениями здесь занимают очень небольшую часть водоема. Они наблюдаются только в Воляжском плёсе, Южно-Шекснинской горловине и северной части Моложского и Шекснинского плёсов (Кренке, 1958). По всей остальной акватории водохранилища в навигационный период преобладают неустойчивые ветровые течения. Стоковые течения здесь наблюдаются только в период максимальных сбросов. Водохранилище имеет хорошо выраженную прибрежно-мелководную зону (с глубинами до 3 м), окружающую его почти на всем протяжении.

Фитопланктон Рыбинского водохранилища в настоящее время изучен довольно подробно (Гусева, 1955, 1958; Приймаченко, 1959а). В прибрежной зоне он очень разнообразный. В наибольшем количестве здесь развиваются синезеленые, диатомовые, протококковые, вольвоксковые, пиррофитовые и эвгленовые. Состав и биомасса этих водорослей в различных районах прибрежной зоны находятся в зависимости от местных экологических условий и от степени наполнения водохранилища.

Фитопланктон глубоководной зоны довольно однообразен (Гусева, 1955). Он представлен преимущественно диатомовыми и синезелеными

водорослями. Руководящими видами диатомовых весной и осенью являются *Melosira italica*, *M. granulata*, а в летний период — *Asterionella formosa*, *Melosira Binderana*, *M. italica*, *Stephanodiscus astraea* и др. Руководящими видами синезеленых являются большей частью *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. В глубоководной зоне Волжского, Моложского и Шекснинского плёсов, где наблюдаются стоковые течения, основную массу фитопланктона составляют диатомовые.

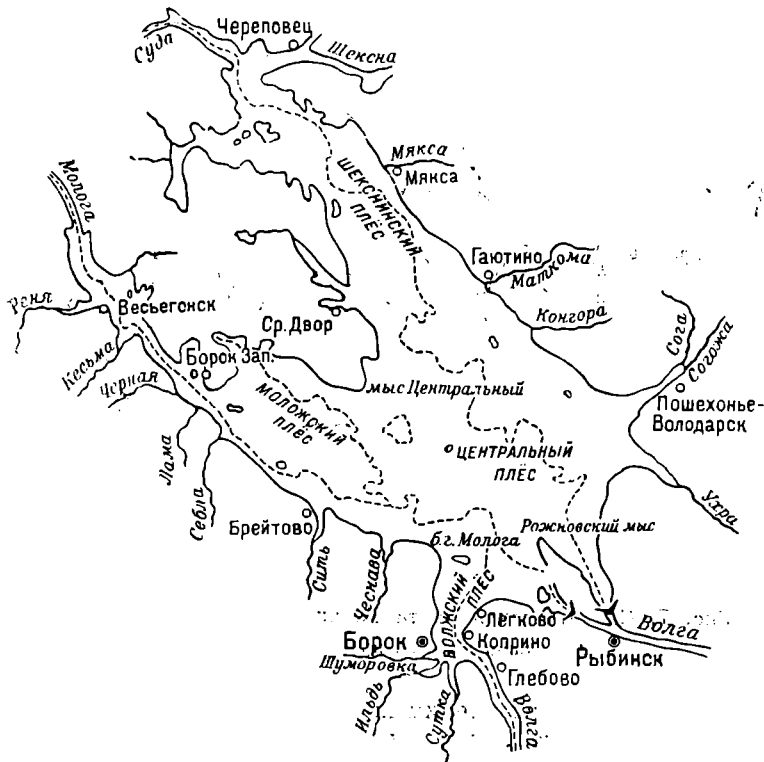


Рис. 6. Схематическая карта Рыбинского водохранилища.

Изменения биомассы этих водорослей за вегетационный период выражается двувёршинной кривой с пиками, приходящимися один на весну, а другой на осень (Гусева, 1955). Роль синезеленых в этих плёсах по сравнению с диатомовыми невелика. Даже в период максимального развития этих водорослей их биомасса оказывается в несколько раз меньше таковой диатомовых. Так, в сентябре 1953 г. максимальная биомасса синезеленых в Волжском, Моложском и Шекснинском плёсах составляла в среднем 0.09 мг/л, тогда как на долю диатомовых приходилось 3.52 мг/л (Гусева, 1955).

В Центральном плёсе диатомовые водоросли встречаются в планктоне также на протяжении всего вегетационного периода и наибольшую биомассу дают весной и осенью. В отличие от русловых участков осенний максимум диатомовых в Центральном плёсе сравнительно небольшой (Гусева, 1955). С июня по октябрь в этом плёсе развиваются синезеленые. Максимальное их количество приходится на август—сентябрь, когда

они вызывают бурное цветение воды, повторяющееся здесь из года в год. Биомасса диатомовых в этот период обычно бывает минимальной. Так, в сентябре 1953 г. биомасса синезеленых в Центральном плёсе достигла 1.77 мг/л, а диатомовых — всего 0.8 мг/л.

Общая биомасса фитопланктона Центрального плёса Рыбинского водохранилища в период наиболее интенсивного развития водорослей составляет в среднем 4.9 г/м³, а в отдельных местах она достигает 10—11 г/м³. Биомасса диатомовых за вегетационный период колеблется по годам от 0.79 до 2.19 г/м³, а синезеленых — от 0.4 до 1.63 г/м³. Весной распределение общей биомассы фитопланктона в глубоководной зоне за-

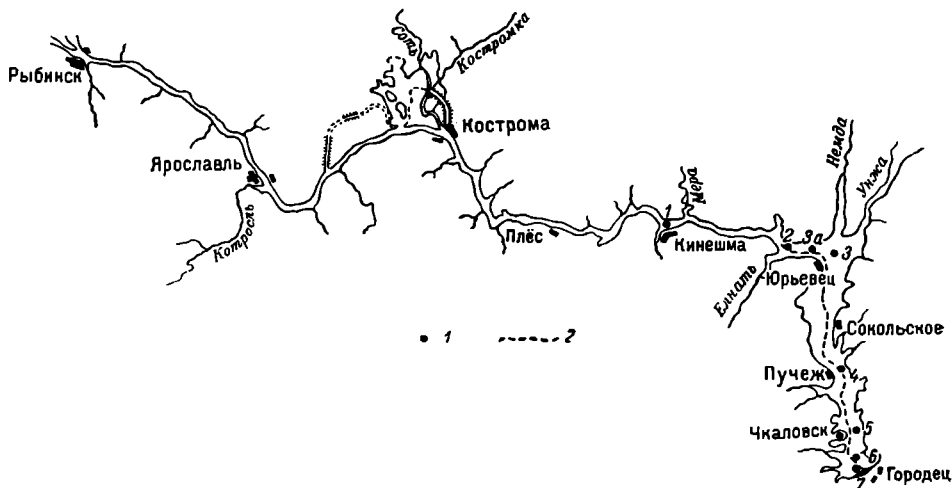


Рис. 7. Схематическая карта Горьковского водохранилища.

1 — станции взятия проб; 2 — русло Волги.

висит от степени его разбавления паводковыми водами впадающих в водохранилище рек. Летом, когда основная масса фитопланктона представлена синезелеными, распределение его находится в зависимости от направления и длительности действия ветра (Гусева, 1955).

Горьковское водохранилище начало заполняться в 1955 г. Протяженность его от Рыбинска до Городца 434 км, наибольшая ширина 14 км, площадь 1611 км², объем 10.3 км³, максимальная глубина 23 м (Буторин, 1959а). По морфологическим и гидрологическим признакам в нем резко различаются два участка: узкий речной участок — от верховьев до устья р. Елнати, и расширенный озерный — ниже устья этой реки (рис. 7). В речном участке наблюдается гомотермия и значительная проточность во все сезоны года. Даже в период минимальных расходов воды скорость течения здесь довольно большая. Так, в августе 1957 г. у Костромы она достигала 0.34, а у Кинешмы — 0.32 м/сек. В это же время в расширенном участке на траверзе устья Немды скорость течения была 0.04 м/сек., а в средней и нижней частях она практически не ощущалась за исключением небольшого участка в 5—10 км от плотины, где под влиянием ГЭС скорости течения периодически увеличивались до 0.33 м/сек. (Буторин, 1958б).

Весной в связи с большими расходами воды довольно большие скорости течения наблюдались во всем водохранилище, однако в озерной

части они все же были гораздо меньше, чем в речной (соответственно 0.16—0.2 и 0.4—0.8 м/сек.). Судя по скоростному режиму, водообмен в речном участке происходит гораздо быстрее, чем в озерном. В целом по водохранилищу он осуществляется 5 раз в год.

Особенностью водохранилища является большое различие в интенсивности прогрева вод отдельных его участков. Температуры воды в верхних районах водохранилища весной и осенью значительно ниже, чем в нижних, что объясняется климатическими условиями соответствующих районов и влиянием на верхний участок более холодных вод выпележащего Рыбинского водохранилища (Буторин, 1959а).

В Горьковском водохранилище регулирование стока сезонное. Колебания уровня в навигационный период не превышают 2 м.

Фитопланктон Горьковского водохранилища представлен в основном диатомовыми и синезелеными водорослями. В первую половину лета

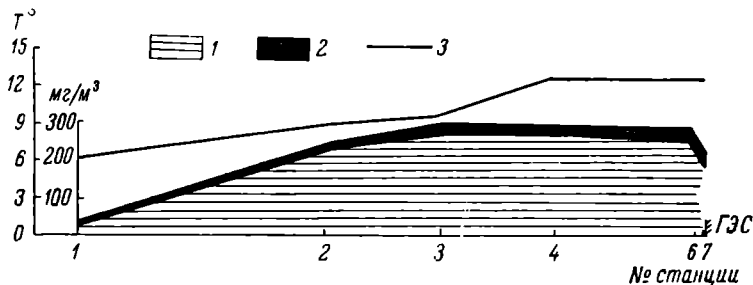


Рис. 8. Температура воды и распределение биомассы фитопланктона в Горьковском водохранилище в мае 1956 г.

1 — диатомовые; 2 — прочие; 3 — температура воды.

здесь в значительном количестве развиваются также протококковые и улотриксковые.

Распределение биомассы фитопланктона по длинной оси водохранилища ранней весной определяется в основном температурным его режимом. Так, в мае 1956 г., когда температура воды была сравнительно низкой (максимальная достигала 12.5°) и разница между температурой в верховье и у плотины доходила до 6°, наблюдалось повышение биомассы фитопланктона по направлению к плотине, т. е. соответственно повышению температуры (рис. 8). Фитопланктон в это время был представлен преимущественно диатомовыми водорослями с руководящими видами: *Melosira islandica*, *M. italica* и *Stephanodiscus astraea*.

В мае 1957 г. температура воды в Горьковском водохранилище была гораздо выше, чем в мае 1956 г. (максимальная достигала 15.9°), и разница между отдельными районами не превышала 2.5°. Групповой состав и руководящие виды фитопланктона были те же, что и в мае 1956 г., но общая биомасса его была значительно выше и распределение ее по водохранилищу было иным. По направлению к плотине наблюдалось постепенное снижение биомассы, что соответствовало уменьшению скоростей течения (рис. 9). В речной части в это время скорости течения достигали 0.35 м/сек., тогда как в озерной — 0.10—0.5 м/сек. (Буторин, 1958а).

Ближе к лету различия между гидрологическими условиями речного и озерного участков увеличились. В первом в августе 1957 г. скорости

течения достигали 0.2—0.3 м/сек., тогда как во втором течение практически отсутствовало и наблюдалась термическая стратификация водной толщи. В это время фитопланктон озерной части водохранилища был представлен в основном диатомовыми, улотриковыми и синезелеными. Руководящими формами из диатомовых были *Melosira italica*, *M. Binde-*

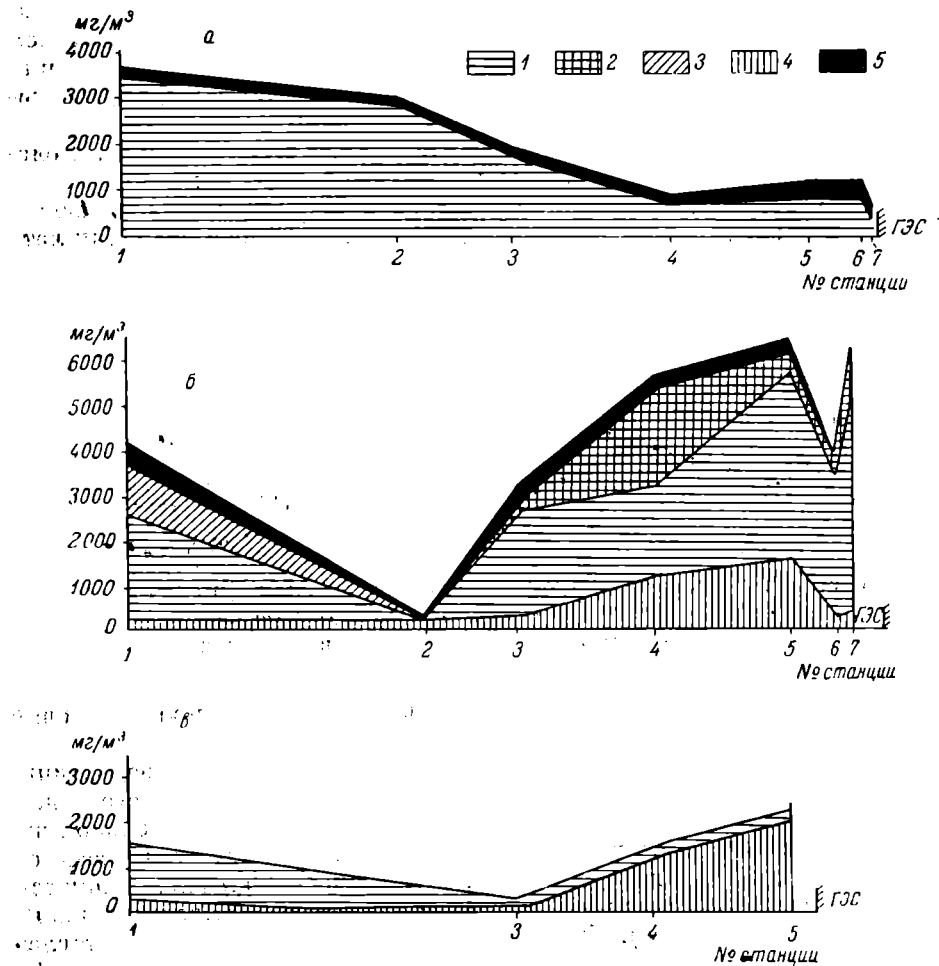


Рис. 9. Распределение биомассы фитопланктона в Горьковском водохранилище в 1957 г.

а — май; б — август; в — сентябрь: 1 — диатомовые; 2 — улотриковые; 3 — протококковые; 4 — синезеленые; 5 — прочие.

gana, *Asterionella formosa*. В довольно большом количестве им сопутствовали *Melosira italica* v. *tenuissima* и *Melosira distans* v. *alpigena*. Руководящими видами из улотриковых были *Ulothrix tenuissima* и *U. aequalis*, из синезеленых — *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*. В речной части основную массу фитопланктона составляли протококковые и диатомовые с руководящими видами *Melosira italica* и *Strophodiscus astraea*. Общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине в речном участке снижалась (рис. 9), а в озерном возрастала, и только

на расстоянии 5—10 км от плотины, где отмечался пульсационный характер течения, наблюдалось некоторое снижение общей биомассы. У самой же плотины на расстоянии 1—1.5 км общая биомасса фитопланктона была так же высока, как и в центральной части (рис. 9). В сентябре 1957 г. общая биомасса фитопланктона по длинной оси водохранилища распределялась так же, как и в августе: в речном участке наблюдалось падение ее по направлению к плотине, а в озерном — увеличение. Абсолютная величина биомассы фитопланктона к этому времени резко снизилась, и изменилось соотношение основных его групп. Так, в августе общая биомасса фитопланктона составляла в среднем 4.7 г/м^3 , с колебаниями ее в речной и озерной частях от 2.7 до 4.9 г/м^3 , а в сентябре она достигала всего 1.3 г/м^3 , при колебаниях в соответствующих участках от 1.6 до 1.2 г/м^3 . Протококковые и улотриксые к этому времени из планктона

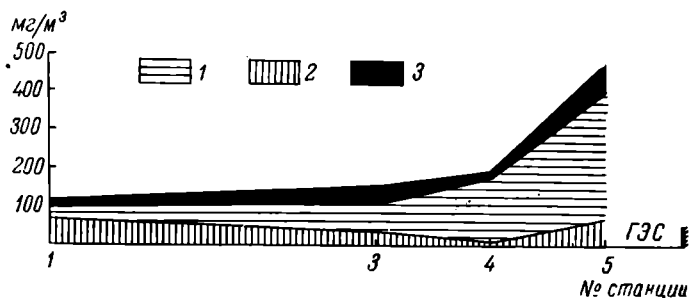


Рис. 10. Распределение биомассы фитопланктона в Горьковском водохранилище в октябре 1956 г.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — прочие.

почти выпали. Количество диатомовых, особенно в расширенной части, резко уменьшилось, а синезеленых несколько возросло. Вследствие этого руководящая роль в фитопланктоне расширенной части перешла к синезеленым. Последние в это время составляли свыше 90% всей биомассы и были представлены в основном теми же видами, что и в августе.

В речной части существенных изменений в групповом составе фитопланктона не произошло.

Таким образом, в Горьковском водохранилище летом и ранней осенью наблюдаются два максимума общей биомассы фитопланктона. Один из них находится в верхнем участке водохранилища, а другой — на небольшом расстоянии от плотины. В районе, где происходит изменение группового состава и смена руководящих видов фитопланктона, биомасса оказывается минимальной. В летне-осенний период 1957 г. минимум биомассы наблюдался несколько выше Юрьевоцкого расширения (рис. 9).

Поздней осенью, при значительном охлаждении водной толщи водохранилища, распределение биомассы фитопланктона по длинной оси примерно такое же, как и ранней весной (рис. 10) и обусловлено, вероятно, теми же факторами.

Из изложенного видно, что репашущим фактором в распределении биомассы фитопланктона в Горьковском водохранилище весной и осенью является температура, а летом — скорость течения.

К у й б ы ш е в с к о е в о д о х р а н и л и щ е начало наполняться почти одновременно с Горьковским (осенью 1955 г.). Основными источниками его питания являются воды Волги и Камы. Объем водохранилища

52.3 км³, площадь зеркала 5580 км², длина по руслу Волги 630 км, преобладающие глубины 9.4 м, максимальная 41 м. Верхняя часть водохранилища вплоть до слияния волжских и камских вод представляет собой немного расширенное русло Волги (рис. 11). Ниже этой границы



Рис. 11. Схематическая карта Куйбышевского водохранилища.

1 — станции взятия проб; 2 — разрезы станций; 3 — русла Волги и Камы.

начинается расширенная часть с преобладающей шириной порядка 10 км. Максимальная ширина водохранилища в районе Камского Устья 40—45 км.

Куйбышевское водохранилище характеризуется сравнительно большой проточностью. Весной стоковые течения наблюдаются по всей его площади. В мае 1956 г. на участке от Чебоксар до плотины скорости течения изменялись от 1.4 до 0.4 м/сек. (Курдина, 1958б). В летний период,

при минимальных расходах воды Волги и Камы, значительные скорости течения наблюдались только в речных участках. Так, в августе 1957 г. в Волжском речном участке скорости течения достигали 0.41—0.23 м/сек., в верховьях озерного участка — 0.18 м/сек., а ниже Камского устья стоковые течения практически не ощущались (за исключением участка, находящегося в 7—10 км от плотины, где под влиянием работы ГЭС скорости течения периодически увеличивались до 0.37 м/сек.).

Существующие скорости течения обеспечивают полный водообмен водохранилища 5 раз в год.

Огромная площадь Куйбышевского водохранилища при сравнительно небольших глубинах обеспечивает хорошую перемешиваемость водной толщи. Вследствие этого большую часть вегетационного периода по всему

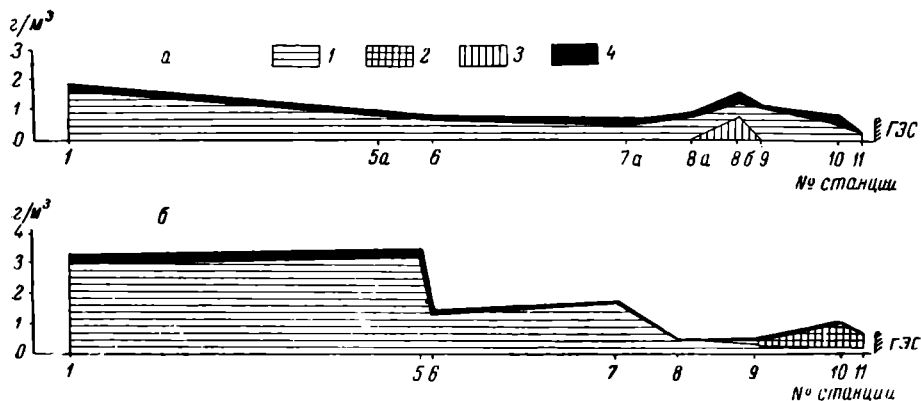


Рис. 12. Весеннее распределение биомассы фитопланктона в Куйбышевском водохранилище.

а — май 1956 г.; б — май 1957 г. 1 — диатомовые; 2 — улотриковые; 3 — синезеленые; 4 — прочие.

водохранилищу наблюдается гомотермия. Температурная стратификация отмечается лишь в расширенной части при штилевой погоде и легко нарушается даже при слабых ветровых волнениях (Баранов, 1958).

По фитопланктону Куйбышевского водохранилища мы располагаем данными сезонных наблюдений за первые два года его существования (1956 и 1957 гг.). В мае 1956 г. во время паводка, когда температура воды достигала 14—15°, на участке от Чебоксар до Камского Устья биомасса фитопланктона была гораздо выше, чем на участке от Камского Устья до плотины (рис. 12). В среднем она составляла 900 мг/м³. По всему водохранилищу в это время доминировали диатомовые с руководящим видом *Melosira italica*. После прохождения паводка общая биомасса фитопланктона была значительно выше. Так, в мае 1957 г. она достигала 1642 мг/м³, а в июне 1956 г. — 4846 мг/м³. Основную часть биомассы составляли, как и в период паводка, диатомовые, но доминировали они не по всему водохранилищу. В приплотинном участке, начиная от Черемшанского залива, в мае 1957 г. преобладали улотриковые, а в июне 1956 г. — синезеленые. Биомасса этих водорослей по направлению к плотине увеличивалась, а диатомовых уменьшалась (рис. 12, 13).

Синезеленые, появляющиеся в июне, достигают максимального развития в августе. К этому времени они распространяются по всему водо-

хранилищу и в озерной его части составляют основную массу фитопланктона: в августе 1956 г. в расширенной части водохранилища 95.1% всей биомассы, а в августе 1957 г. — 94.5%. Массовое развитие синезеленых в Куйбышевском водохранилище вызывает цветение воды. Наиболее ин-

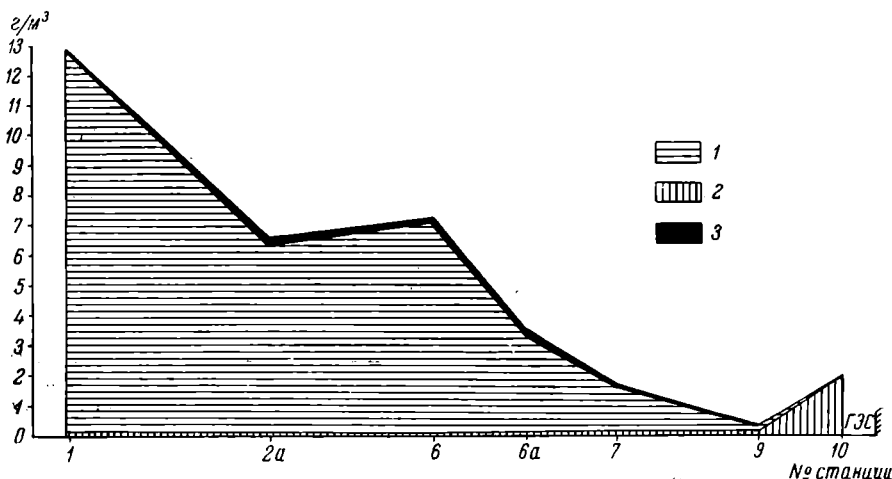


Рис. 13. Распределение биомассы фитопланктона в Куйбышевском водохранилище в июне 1956 г.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — прочие.

тенсивно «цветет» участок водохранилища от Черемшанского залива до Березовки. В это время биомасса синезеленых в некоторых местах достигала больше 70 г/м³. Руководящими формами синезеленых в Куйбышев-

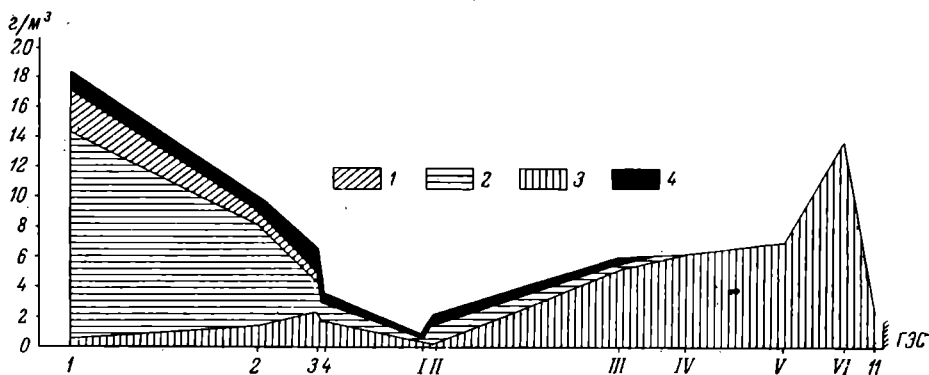


Рис. 14. Распределение биомассы фитопланктона в Куйбышевском водохранилище в августе 1957 г.

1 — протококковые; 2 — диатомовые; 3 — синезеленые; 4 — прочие. По оси абсцисс арабские цифры — номера станций взятия проб, римские — разрезы взятия проб.

ском водохранилище являются *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Значительное количество синезеленых в августе 1957 г. наблюдалось и в речной части водохранилища, особенно в районе Казани, где они были представлены преимущественно видами *Coelosphaerium dubium* и *C. Kützingianum*. Основную же часть фитопланктона по всему

русловому участку составляли диатомовые. В августе 1956 г. они давали 79% общей биомассы, а в августе 1957 г. — 54%.

Руководящими видами диатомовых в 1956 г. были *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea* и *Cyclotella Meneghiniana*. В августе 1957 г. — *Melosira italica*, *M. granulata*, *Cyclotella Meneghiniana*.

Кроме диатомовых и синезеленых в речном участке водохранилища летом в значительном количестве развиваются протококковые. Биомасса диатомовых и протококковых по направлению к плотине уменьшается, тогда как синезеленых увеличивается (рис. 14). Общая биомасса фитопланктона Куйбышевского водохранилища в августе достигает максимальных величин. В 1956 г. она равнялась в среднем 16.4 г/м^3 , а в 1957 г. — 6.3 г/м^3 . В отдельных местах она достигала 71 г/м^3 . К осени фитопланктон водохранилища становится значительно беднее. В октябре 1956 г. биомасса его составляла всего 2692 мг/м^3 . В это время он был представлен

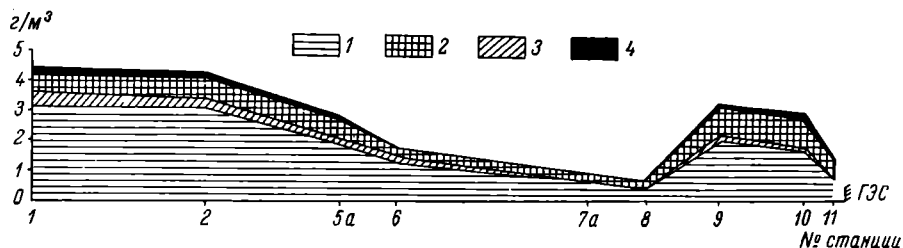


Рис. 15. Распределение биомассы фитопланктона в Куйбышевском водохранилище в октябре 1956 г.

1 — диатомовые; 2 — улотриксовые; 3 — протококковые; 4 — прочие.

главным образом диатомовыми и улотриксовыми. На участке от Чебоксар до Ульяновска, где руководящая роль принадлежала видам *Melosira italica* и *Cyclotella Meneghiniana*, общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине снижалась. Ниже Ульяновска, где фитопланктон был представлен улотриксовыми и диатомовыми с руководящими формами *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, биомасса его по направлению к плотине возрастала (рис. 15).

Приведенное на рис. 12—15 распределение общей биомассы фитопланктона по длинной оси Куйбышевского водохранилища показывает, что в послепаводковый период, с мая по октябрь, она имеет два резко выраженных максимума: один — в речной части, преимущественно за счет диатомовых водорослей, второй — в озерной, за счет синезеленых, улотриксовых или же диатомовых, представленных иными, чем в речной части, видами. Минимальное количество фитопланктона в Куйбышевском водохранилище всегда наблюдается в тех участках, где происходит изменение группового состава и смена руководящих видов. В мае 1957 г. и в июне 1956 г. изменение состава планктона наблюдалось в районе Черемшанского залива, в августе 1956 г. — в районе Ундор, в августе 1957 г. — несколько выше Камского Устья, в октябре 1956 г. — в районе Ульяновска. Таким образом, район смены состава планктона перемещается по водохранилищу соответственно изменению гидрологического режима, в частности скоростей течения.

Резкое снижение общей биомассы фитопланктона по длинной оси водохранилища часто наблюдается и в районе Камского Устья. Данные, приведенные в табл. 2, свидетельствуют, что оно вызвано разбавлением

Таблица 2

Биомасса фитопланктона (в мг/м³) Куйбышевского водохранилища на волжском и камском участках и в районе слияния Волги и Камы

Дата взятия пробы	Выше устья Камы по руслу Волги	Выше устья Камы по руслу Камы	Район устья Камы
Май 1956 г.	2547	244	776
Июнь 1956 г.	6603	7027	7309
Октябрь 1956 г.	2834	769	1657
Май 1957 г.	2315	1098	1439
Август 1957 г.	230	2642	2352

волжского планктона камскими водами, фитопланктон которых в районе слияния почти всегда оказывается беднее волжского.

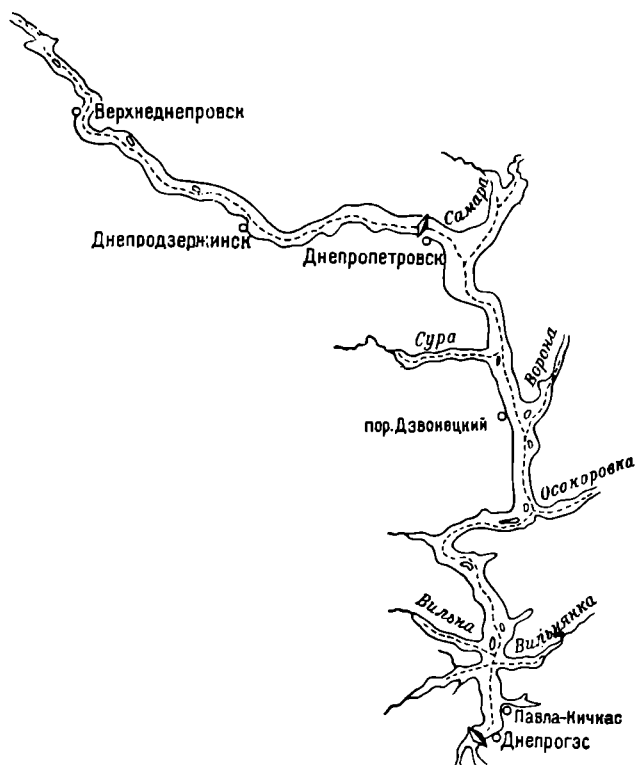


Рис. 16. Схематическая карта Днепровского водохранилища.

Как правило, резкое снижение общей биомассы фитопланктона наблюдается также и на расстоянии 7—10 км от плотины. Судя по скоростному режиму в этом районе (Буторин, 1958б), оно вызвано работой ГЭС.

Днепропетровское водохранилище (рис. 16), известное также под названием оз. Ленина, образовалось в 1934 г., но в 1941 г. вслед-

ствие разрушения плотины перестало существовать как таковое и новое свое существование начало с 1947 г.

Его длина от Верхнеднепровска до Кичкаса 156 км, максимальная ширина 2.5—3 км. Средняя глубина 9.1 м, максимальная у плотины 50 м, площадь зеркала 328 км², объем 3 км³ (Лапицкий, 1958). Водохранилище характеризуется большой проточностью. По данным Д. О. Сви́ренко (Сви́ренко, 1938а), в верхних его участках скорость течения только немногим ниже, чем была до зарегулирования. В августе 1935 г. на участке от Верхнеднепровска до Днепродзержинска она колебалась в пределах от 0.72 до 0.83 м/сек. На участке ниже Днепропетровска — от 0.11 до 0.07 м/сек. (Сви́ренко, 1938а). Полный водообмен в Днепровском водохранилище обычно происходит 17 раз в год (Кусков, 1957). В связи с небольшим полезным объемом в Днепровском водохранилище осуществляется лишь суточное или недельное регулирование стока.

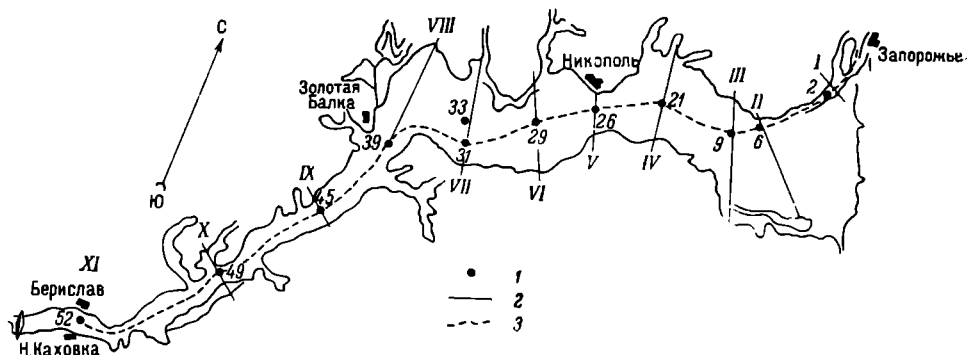


Рис. 17. Схематическая карта Каховского водохранилища.

1 — станции взятия проб; 2 — разрезы станций; 3 — бывшее русло реки.

Исследования фитопланктона Днепровского водохранилища в первый период его существования производились Д. О. Сви́ренко (1934, 1937, 1938а, 1938б). После восстановления (с 1947 по 1949 гг.) его изучала З. С. Гаухман (1955). По данным этих авторов, фитопланктон водохранилища состоит главным образом из диатомовых, протококковых и синезеленых водорослей. Общая его численность во все сезоны года по направлению к плотине падает, причем особенно резко в приплотинном участке. Снижение численности фитопланктона происходит в основном за счет диатомовых, протококковых и других групп водорослей, кроме синезеленых. Последние здесь ежегодно вызывают цветение воды, которое начинается в заливах, а затем распространяется по всей акватории водоема, особенно в средней и нижней его частях.

В течение всего вегетационного периода в планктоне доминируют диатомовые. Численность синезеленых, особенно в летний период, часто превышает численность диатомовых, однако биомасса последних всегда оказывается выше таковой синезеленых (Гаухман, 1955).

По сравнению с другими водохранилищами на равнинных реках Днепровское имеет небогатый фитопланктон. В июле 1953 г. максимальная его биомасса достигала 6 г/м³, а средняя — всего около 3 г/м³. 54% общей биомассы фитопланктона в этот период составляли диатомовые, 27% — синезеленые. Остальная часть была представлена главным образом вольвоксовыми и протококковыми.

Каховское водохранилище начало заполняться в 1955 г. Его протяженность от г. Запорожья до г. Новая Каховка 247 км, площадь 2300 км², объем 18.5 км³, средняя глубина 8.4 м, максимальная 35 м. Водоохранилище характеризуется малой проточностью. Значительные скорости течения на протяжении всего вегетационного периода наблюдаются только на небольшом правобережном участке по руслу Днепра от Запорожья до Никополя (рис. 17). Здесь в течение вегетационного периода скорости течения колеблются в пределах от 0.25 до 1.9 м/сек. На всей остальной площади в этот период сохраняется озерный режим,

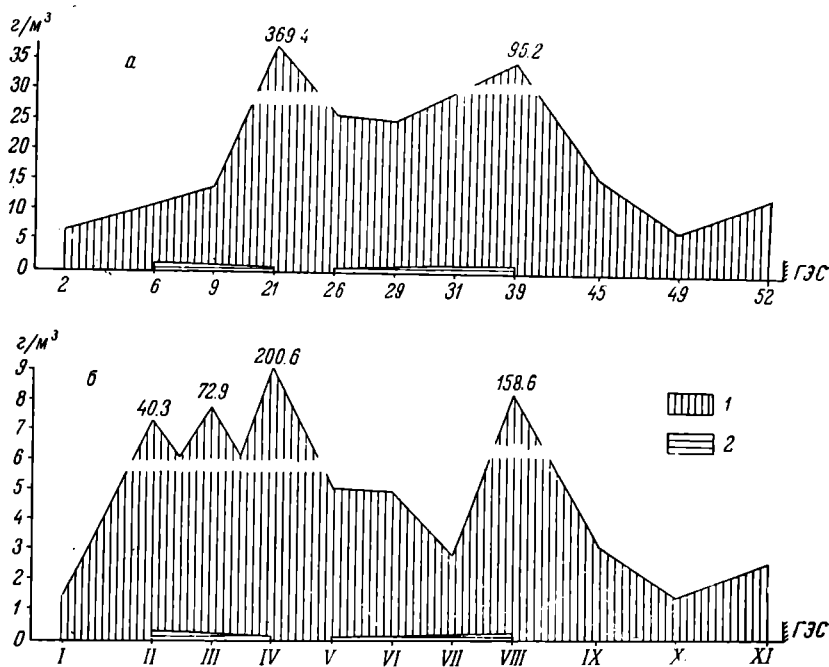


Рис. 18. Распределение биомассы фитопланктона Каховского водохранилища в августе 1956 г.

а — по руслу Днепра; б — по всей площади. 1 — синезеленые; 2 — диатомовые. Значение цифр по оси абсцисс то же, что на рис. 14.

который нарушается только в многоводные годы во время паводков. Скорости течения тут редко превышают 0.05—0.06 м/сек.

Полный водообмен в Каховском водохранилище в маловодные годы происходит за 5 месяцев, а в многоводные — за 4.

Фитопланктон Каховского водохранилища очень богат. Особенно обилен он был в первый год существования водоема. В августе 1956 г. на большей части водохранилища общая биомасса его колебалась в пределах от 15 до 96 г/м³, а в отдельных участках она достигала 396 г/м³. В августе 1957 г. она колебалась от 16 до 36 г/м³.

Основную массу фитопланктона составляют синезеленые. Они появляются в мае и интенсивно вегетируют вплоть до октября. Максимальное развитие их наблюдается в августе. Средняя их биомасса в августе 1956 г. составляла 79 г/м³, а в августе 1957 — 22 г/м³. К этому времени они распространились по всей акватории водохранилища и составляли

95—97% его биомассы. Наиболее высокая биомасса синезеленых наблюдается в верхней и средней частях водохранилища, где имеются большие пойменные участки. В нижней части, где пойма занимает небольшую площадь, она значительно ниже и также сравнительно низка в русловом районе верхнего участка водохранилища (рис. 18).

Диатомовые и протококковые развиваются гораздо слабее. В августе и сентябре они практически отсутствуют. Максимальное их развитие наблюдается в мае, но и в это время их биомасса очень низка по сравнению с максимальной биомассой синезеленых. Так, в мае 1956 г. средняя биомасса диатомовых достигала всего 806 мг/м^3 , а в мае 1957 г. — 605 мг/м^3 . В отдельных пробах она не превышала 6 г/м^3 . Примерно таких же величин достигала биомасса протококковых. Диатомовые и протококковые, как и синезеленые, наименьшую биомассу дают в русловом районе верхнего участка водохранилища (рис. 19).

Цимлянское водохранилище образовалось в 1952 г. Длина водохранилища 260 км, наибольшая ширина 42 км, площадь

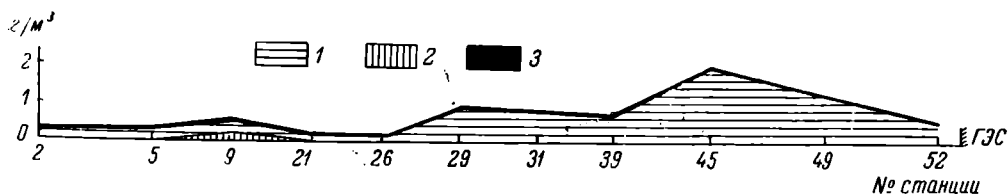


Рис. 19. Распределение биомассы фитопланктона в Цимлянском водохранилище в мае 1956 г.

1 — диатомовые; 2 — синезеленые; 3 — прочие.

2702 км^2 , объем 23.85 км^3 , максимальная глубина 35 м., средняя 8.8 м (Лапицкий, 1958). Рельеф окружающей местности обусловил его сложную конфигурацию с довольно изрезанной береговой линией. В водохранилище различаются четыре плёса, расположенные по руслу Дона: Приплотинный, Потемкинский, Чирский и Верхний или Калачевский (рис. 20). Последний представляет собой речную часть водохранилища и характеризуется большой проточностью во все сезоны года. На этом плёсе в течение всего года почти полностью сохраняется речной режим. По всей остальной площади водохранилища скорости течения очень незначительны (Лапицкий, 1958).

В Цимлянском водохранилище многолетнее регулирование стока. Полный водообмен в нем происходит более чем за 1 год (Кусков, 1957).

В Верхнем плёсе благодаря большой проточности во все сезоны года существует гомотермия. Во всех остальных плёсах летом в штилевые дни наблюдается температурная стратификация (Баранов, 1954).

Фитопланктон водохранилища очень богатый. Биомасса его иногда достигает свыше 284 г/м^3 . Представлен он в основном синезелеными, диатомовыми и протококковыми водорослями. В речной части (от Иловли до Калача) в летний период развиваются преимущественно протококковые и диатомовые. Во всех остальных плёсах, представляющих озерную часть водохранилища, развиваются главным образом синезеленые (Вертебная, 1957). В 1953 г. протококковые и диатомовые интенсивно развивались и в районе от Калача до Н.-Чирской, но доминировали здесь все же синезеленые. Таким образом, в Цимлянском водохранилище распределение основных групп фитопланктона в летний период примерно

такое же, как и в близких к нему по морфологии Горьковском и Куйбышевском водохранилищах.

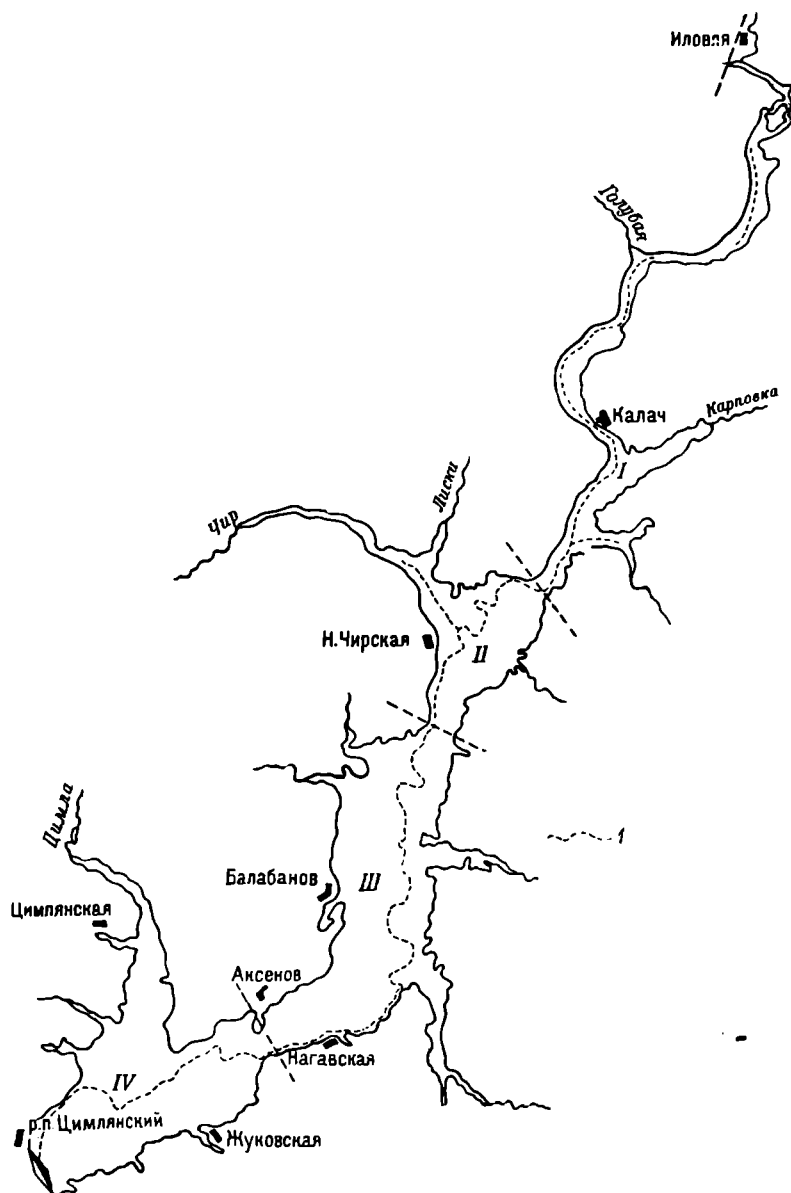


Рис. 20. Схематическая карта Цимлянского водохранилища.

I — русло Дона. Участки водохранилища: I — Верхний, II — Чирский, III — Потемкинский, IV — Приплотинный.

По морфологическим и гидрологическим признакам среди рассмотренных нами водохранилищ резко выделяются три группы: 1) Днепровское и Угличское, по очертаниям представляющие немного расширенные русла рек и характеризующиеся преобладанием речного режима на про-

тяжении всего вегетационного периода; 2) Ивановское, Горьковское, Куйбышевское и Цимлянское, имеющие хорошо выраженную речную часть с речным режимом в течение всего вегетационного периода и расширенную или озерную, где в летний период преобладает озерный режим; 3) Рыбинское и Каховское — с очень слабо выраженной речной частью и с преобладанием почти по всей акватории озерного режима. Продукция фитопланктона в этих водохранилищах очень различна. Если судить по величине его биомассы, то она наиболее высока в Каховском и Цимлянском, и самая низкая — в Рыбинском и Днепровском.

Основными компонентами растительного планктона во всех водохранилищах являются синезеленые и диатомовые. Цветение воды, вызванное синезелеными, наблюдается во всех водохранилищах, только в южных оно значительно интенсивнее, чем в северных. Диатомовые, наоборот, более интенсивно развиваются в водохранилищах северной полосы. Кроме синезеленых и диатомовых, в значительном количестве в водохранилищах бывают представлены протококковые и улотриковые. Причем протококковые в южных водохранилищах дают более высокие биомассы, чем в северных. Улотриковые бывают обильными как в северных, так и южных водохранилищах, только в последних — в более холодные периоды. Так, в Горьковском водохранилище, расположенном в лесной полосе, наибольшая биомасса улотриковых наблюдалась в августе, а в Куйбышевском, расположенном в зоне лесостепи, — в октябре.

По составу фитопланктона из всех водохранилищ выделяется Ивановское, где, кроме названных групп, в довольно большом количестве встречаются пиропитовые, вольвоксовые, эвгленовые и десмидиевые.

Соотношение биомассы основных групп фитопланктона в отдельных водохранилищах различное. В Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском и Днепровском большую часть биомассы за вегетационный период составляют диатомовые. В Каховском и Цимлянском — синезеленые. В Куйбышевском биомасса этих водорослей примерно одинаковая. Также весьма различно и распределение общей биомассы фитопланктона в отдельных водохранилищах.

Соотношение биомассы основных групп фитопланктона и распределение общей его биомассы по водохранилищам, как мы увидим дальше, находятся в тесной связи с их морфологическими особенностями.

Характерным для всех водохранилищ является резкое падение биомассы в приплотинном участке. По нашим данным, на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах оно не определено ни сезонами года, ни составом фитопланктона и всегда приходится на тот участок, где наблюдается пульсационный характер течения, связанный с работой ГЭС. Резкое уменьшение биомассы фитопланктона в этих участках, очевидно, объясняется глубокими перемешиваниями водной толщи.

ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Для водохранилищ равнинных рек характерно резкое преобладание небольшого числа форм, развитием которых, по существу, определяется основная продукция фитопланктона. Поэтому для решения вопроса о факторах, определяющих состав и распределение биомассы фитопланктона в водохранилищах, очень важно установить, какие условия определяют развитие его руководящих видов.

Численность отдельных руководящих видов водорослей сильно варьирует по участкам водохранилища. Часто одна и та же форма в одном районе водохранилища оказывается руководящей, а в другом второстепенной или же совсем отсутствует и замещается другой формой. Характер изменения численности отдельных видов по длинной оси различных водохранилищ свидетельствует, что их развитие находится в тесной связи со скоростями течения. Так, численность *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Cyclotella Meneghiniana* и *Stephanodiscus astraea* во всех водохранилищах и независимо от сезона года по направлению к плотине, т. е. по мере уменьшения скоростей течения, снижается. Численность же *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos aquae*, *Melosira Bidegana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Ulothrix tenuissima* и *U. aequalis* по направлению к плотине возрастает (табл. 3). Таким образом, постепенное снижение скоростей течения в водохранилище по направлению к плотине влияет на развитие одних видов водорослей положительно, а других отрицательно. При этом общая биомасса фитопланктона в более проточных участках водохранилища с уменьшением скоростей по направлению к плотине обычно снижается, а в малопроточных участках она в этом направлении возрастает.

Скорости течения в водохранилище определяются главным образом величиной расхода воды и морфометрией ложа, а поэтому в разные сезоны года, как и в разных по морфометрии водохранилищах, они сильно колеблются. Так, в Днепровском и Угличском водохранилищах довольно большие скорости течения наблюдаются по всей площади во все сезоны года. В остальных водохранилищах значительные скорости течения по всей площади отмечаются только в период паводка при больших расходах воды. По мере уменьшения расходов воды они постепенно снижаются и к летнему периоду остаются сравнительно большими только в речных участках, а в озерных практически отсутствуют.

В соответствии с большими скоростями течения по всей площади Днепровского и Угличского водохранилищ, а также в речных участках остальных водохранилищ, за исключением Ивановского, во все сезоны года основную часть биомассы фитопланктона в них составляют диатомовые с руководящими видами *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Cyclotella Meneghiniana* и *Stephanodiscus* sp. Кроме диатомовых, здесь довольно богато представлены протококковые. В речном участке Ивановского водохранилища, помимо диатомовых и протококковых, в большом количестве развиваются пирофитовые, вольвоксовые, эвгленовые и десмидиевые. Следует также указать на наличие в планктоне речных участков водохранилищ значительного количества факультативно планктонных и бентосных видов. Таким образом, по составу и руководящим видам фитопланктон Днепровского и Угличского, а также речных участков всех остальных водохранилищ в общем сохраняет черты фитопланктона рек, из которых эти водохранилища образовались (Свиренко 1938а, 1938б; Неизвестнова-Жакина, 1941; Есырева, 1945; Киселев, 1948; Гаухман, 1955; Приймаченко, 1959а, б). При этом речной характер планктона проявляется ярче по мере удаления от плотины вверх и в самых верхних районах водохранилищ фитопланктон, по существу, ничем не отличается от речного.

В озерных участках водохранилищ состав фитопланктона в течение вегетационного периода резко меняется вследствие изменения скоростей течения. Весной и поздней осенью, когда значительные скорости течения наблюдаются по всей площади водохранилища, фитопланктон озерных

Распределение численности руководящих видов фитопланктона по продольной оси водохранилищ

Водохранилище	Дата исследования	№ станции	Количество водорослей, в тыс. клеток на 1 л											
			Microcystis aeruginosa	Aphanizomenon flos-aquae	Cyclotella meneghiniana	Stephanodiscus astraea	Melosira italica	Melosira islandica	Melosira granulata	Melosira blindiana	Asterionella formosa	Fragilaria crotonensis	Ulothrix tenuissima	Ulothrix aequalis
Иваньковское	Август 1954 г.	5	—	—	—	—	96	—	—	—	—	182	46	—
		4	—	—	—	1131	90	—	—	24.3	7.4	—	—	
		7	109	—	—	2582	130	—	—	46	66	—	—	
		8	810	—	—	11497	3315	—	—	892.5	3715	—	—	
		10	2405	—	—	2411	218.7	—	—	41	7754	—	—	
	Август 1955 г.	11	94077	1800	—	2508	378	—	—	36	9478	—	—	
		15	304200	231	—	3085	350	—	—	160	9600	—	—	
		5	—	554	—	538	16	10.8	—	35.2	—	—	—	
		4	—	366	—	1564	40	—	—	140	60	—	—	
		7	—	485	—	1472	523	19.2	—	174	65.3	—	—	
	Август 1956 г.	8	—	403	—	1037	111.3	27	201	1396	1030.7	—	—	
		10	—	819	—	92	94	27.5	1396	1185.3	—	—	—	
		11	—	415.2	—	39	—	119.4	3121	2219.3	—	—	—	
		15	—	—	—	10	6	80	2538	1096	—	—	—	
		5	40	—	—	796	—	—	8	74	—	—	—	
	Август 1956 г.	4	—	—	—	346	—	—	—	226	40	—	—	
		7	—	91	—	994	—	—	103	549	103	—	—	
		8	—	52	—	600	—	—	580	1688	404	—	—	
		10	400	112	—	208	—	—	456	1441	452	—	—	
		11	140	270	—	154	—	—	9480	1360	310	—	—	
	15	36	300	—	89	—	—	2040	44	58	—	—		

Таблица 3 (продолжение)

[illegible]

участков мало чем отличается от такового речных участков. В летний период, когда стоковые течения в озерных участках очень незначительны, основную часть биомассы фитопланктона здесь составляют синезеленые или диатомовые с улотриковыми. Причем в большинстве случаев среди диатомовых руководящая роль переходит к *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*. Наряду с этими видами иногда в большом количестве в озерных участках водохранилищ встречается *Melosira italica*, которая по отношению к проточности является, по-видимому, более пластичной, чем другие виды. Факультативно планктонные и бентосные виды вследствие снижения скоростей течения из планктона выпадают, и в результате фитопланктон приобретает черты озерного. Таким образом, в водохранилищах, имеющих хорошо выраженные речную и озерную части, как Ивановское, Горьковское, Куйбышевское, Цимлянское, фитопланктон представлен двумя экологически разнородными группировками (речного и озерного типа).

В Рыбинском и Каховском водохранилищах, характеризующихся слабо выраженной русловой частью, основная часть акватории имеет фитопланктон озерного типа.

По морфометрическим признакам, по скоростям течения, а также по составу фитопланктона рассматриваемые водохранилища могут быть отнесены к следующим типам: Днепровское и Угличское — к речному; Ивановское, Горьковское, Куйбышевское и Цимлянское — к озерно-речному, Рыбинское и Каховское — к озерному.

В связи с тем, что во всех водохранилищах весной и осенью основную массу планктона составляют водоросли, численность которых с уменьшением скоростей течения падает, общая биомасса фитопланктона водохранилищ в эти сезоны по направлению к плотине уменьшается. Исключение составляет только Горьковское водохранилище. В нем ранней весной и поздней осенью по направлению к плотине биомасса фитопланктона повышается, что, как мы уже отмечали, объясняется температурными условиями, создающимися в водохранилище в эти сезоны вследствие поступления сравнительно холодных вод из Рыбинского водохранилища.

В летний период в водохранилищах речного типа, как и весной, наблюдается уменьшение биомассы фитопланктона по направлению к плотине. Следует, однако, отметить, что в Угличском водохранилище распределение общей биомассы по его длинной оси часто отклоняется от этой схемы, так как в нем происходит весьма изменчивое в течение вегетационного периода перераспределение водных масс.

В водохранилищах озерно-речного и озерного типов распределение общей биомассы фитопланктона к летнему периоду в связи с изменением скоростного режима резко меняется. В речных участках по направлению к плотине наблюдается уменьшение общей биомассы, в озерных же по направлению к плотине она повышается. Такое распределение общей биомассы фитопланктона в летний период мы наблюдали в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Судя по составу и распределению основных групп фитопланктона, есть основание предполагать, что таково же оно и в Цимлянском. Из водохранилищ озерно-речного типа в этом отношении представляет исключение Ивановское, в котором летом по направлению к плотине общая биомасса фитопланктона возрастает начиная от его верховьев. Такое распределение общей биомассы фитопланктона здесь наблюдается также осенью и объясняется разбавлением фитопланктона в речном участке верхневолжскими водами, бедными фитопланктоном.

В водохранилищах озерного типа распределение фитопланктона не связано со скоростями течения. Оно определяется гидрологическими и гидрохимическими факторами, характерными для каждого из них.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Основу растительного планктона в водохранилищах равнинных рек европейской части Советского Союза составляют синезеленые и диатомовые. В значительном количестве в них развиваются также протококковые и улотриксковые. Иваньковское водохранилище выделяется среди прочих тем, что в нем, кроме диатомовых, протококковых и синезеленых, значительную часть биомассы фитопланктона составляют пиропитовые, вольвоксовые, эвгленовые и десмидиевые.

По морфометрии, скоростям течения и составу фитопланктона водохранилища равнинных рек европейской части Советского Союза относятся к трем типам: речному (Днепровское и Угличское), озерно-речному (Иваньковское, Горьковское, Куйбышевское и Цимлянское) и озерному (Кавховское и Рыбинское).

Для водохранилищ речного типа характерно постоянное преобладание в планктоне диатомовых и уменьшение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине. Руководящие формы планктона по всей акватории водохранилища одни и те же.

В водохранилищах озерно-речного и озерного типов групповой состав и распределение общей биомассы фитопланктона в течение сезона резко меняется в связи с изменением скоростей течения. Ранней весной и поздней осенью в этих водохранилищах состав и распределение биомассы фитопланктона такие же, как и в водохранилищах речного типа. Так же по всей площади наблюдается доминирование одних и тех же форм.

Летом доминирование диатомовых и уменьшение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине характерно только для речных участков водохранилищ (за исключением Иваньковского, в речной части которого ясно выраженного преобладания какой-либо одной группы водорослей не наблюдается и общая биомасса фитопланктона по направлению к плотине обычно повышается.) В озерных участках руководящая роль может принадлежать диатомовым или синезеленым. При этом основную массу диатомовых в озерных участках водохранилища в летний период составляют *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*. В речных же участках основная масса фитопланктона представлена видами *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Cyclotella Meneghiniana*, *Stephanodiscus astraea*. Общая биомасса фитопланктона в озерных участках водохранилищ озерно-речного типа в летний период по направлению к плотине, т. е. по мере уменьшения скоростей течения, повышается. Распределение общей биомассы фитопланктона в водохранилищах озерного типа в этот период не связано со скоростями течения, а определяется рядом иных факторов (химизмом воды, влиянием притоков, метеорологическими условиями).

Распределение фитопланктона в Угличском водохранилище, а также ранней весной и поздней осенью в Горьковском не характерно для водохранилищ тех типов, к которым они относятся. Часто меняющееся в течение вегетационного периода распределение общей биомассы в Угличском водохранилище объясняется влиянием работы Угличской и Иваньковской ГЭС, между которыми оно находится.

Резкое снижение биомассы фитопланктона в верховьях Горьковского водохранилища в указанные сроки объясняется поступлением сравнительно холодных вод из Рыбинского водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Баранов И. В. 1954. Гидрохимический режим Цимлянского водохранилища 1952—1953 гг. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Баранов И. В. 1958. Термический и гидрохимический режим Волги и Куйбышевского водохранилища в 1955—1957 гг. Тр. Тат. отдел. ВНИОРХ, в. 8.
- Буторин Н. В. 1958а. Изменения скоростного режима Волги в зоне подпора Горьковского ГЭС. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Буторин Н. В. 1958б. О скоростях течения Волги от Рыбинска до Сталинграда. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Буторин Н. В. 1959а. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища в первый год его наполнения. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Буторин Н. В. 1959б. Краткая гидрологическая характеристика Волги на участке Горьковского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Буторин Н. В. 1959в. К вопросу о проточности Иваньковского и Угличского водохранилищ. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Вертебная П. И. 1957. Санитарно-биологическое исследование р. Дона и Цимлянского водохранилища в 1952—1953 гг. Тр. пробл. и темат. совещ. ЗИН, в. VII.
- Гаухман З. С. 1955. Формирование фитопланктона Днепровского водохранилища после его восстановления. Вестн. Днепропетр. н.-и. инст. гидробиол., т. XI.
- Гусева К. А. 1955. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). Тр. биол. ст. «Борок», в. 2.
- Гусева К. А. 1958. Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Долгов Г. И. 1948. Морфология водохранилища как фактор зарастания макрофитами и цветения воды. Сб. нам. С. А. Зернова, М.—Л.
- Есырева В. И. 1945. Флора водорослей р. Волги от Рыбинска до г. Горького. Уч. зап. МГУ, в. 82.
- Жадин В. И. 1938. Формирование биологического режима водохранилища. Усп. совр. биол., т. IX, в. 1.
- Жадин В. И. 1950. Жизнь в искусственных водоемах. Жизнь пресн. вод, т. III, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Зминова Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Киселев И. А. 1948. К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 3.
- Кренке А. Н. 1958. Материалы по течению Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», в. 3.
- Курдина Т. Н. 1958а. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Курдина Т. Н. 1958б. Температура воды в Куйбышевском водохранилище весной 1956 и 1957 гг. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Курдина Т. Н. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Угличского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Кусков Л. С. 1957. Гидрологические и водохозяйственные расчеты при эксплуатации водохранилищ. Изд. «Речной транспорт», М.
- Лапицкий И. И. 1958. Цимлянское водохранилище и его рыбохозяйственные особенности. Изв. ВНИОРХ, т. XLV.
- Неизвестнова-Жадина Е. С. 1941. Планктон Иваньковского водохранилища. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, в. 1.
- Приймаченко А. Д. 1959а. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Приймаченко А. Д. 1959б. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда в период до образования водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).

- Ролл Я. В., Я. Я. Цееб, К. К. Зеров, К. С. Владимирова, А. И. Денисова, Г. А. Оливари. 1959. Каховское водохранилище в первый год его становления. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Рутковский В. И. и Т. Н. Курдина. 1959. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 г. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Свиренко Д. О. 1934. Исследования Днепровского водохранилища им. Ленина. Матер. совещания при инст. ВОДГЕО, М.
- Свиренко Д. О. 1937. Фітопланктон порожистої частини р. Дніпра, водойм її допливів, балок та його зміни під впливом побудування греблі Дніпрельстану. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. II.
- Свиренко Д. О. 1938а. Дніпровське водосховище, II. Вісн. Дніпропетр. гідробіол., ст. т. III.
- Свиренко Д. О. 1938б. Дніпровське водосховище, V. Фітопланктон водосховища і його заток. Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст., т. IV, в. 1.
- Строганов С. Н. и Н. Г. Захаров, 1937. Волга, Ока и Москва-река в качестве источника водоснабжения г. Москвы. Тр. Комиссии по изыск. новых источн. водоснабж. г. Москвы., № 3.
-

О. И. Феоктистова

ВЛИЯНИЕ ОТМЕРШИХ ВОДОРΟΣЛЕЙ НА ЧИСЛЕННОСТЬ САПРОФИТОВ

При хранении озерной, речной и морской воды количество бактерий в ней резко возрастает (Ворошилова и Дианова, 1937). Ваксман, Стокс и Бутлер (цит. по Кузнецову, 1952) показали, что массовое развитие сапрофитов вызывает внесенный в воду мертвый фитопланктон. По нашим наблюдениям, интенсивность развития сапрофитных бактерий зависит от состава фитопланктона и от характера его распада. Изучение этого процесса производилось нами на синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena Scheremetievi*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium*), диатомовых (*Asterionella formosa*, *Nitzschia* sp.) и зеленых (*Scenedesmus quadricauda*) водорослях. На них же выяснилось влияние продуктов распада на численность сапрофитов.

В литровые колбы с водой из Рыбинского водохранилища вносилось по 5 мг органического вещества водорослей, убитых автоклавированием в аппарате Коха. Пробы воды отбирались в стерильную посуду и перед опытом в течение дня выдерживались в лаборатории для устранения влияния смены температур на рост сапрофитов. Было поставлено 3 опыта в двукратной повторности. Каждый опыт длился 1 месяц. В начале опыта через день, а потом через 2 из колб производился посев на МПА в чашки Петри. После 10-дневной инкубации при комнатной температуре производился подсчет бактерий. Видовой состав сапрофитов не учитывался. Отмечались лишь спороносные и неспороносные виды. Параллельно учитывалось растворимое органическое вещество методом перманганатного окисления (Алекин, 1954). Результаты даны в мг O_2 , пошедшего на окисление растворенного органического вещества. По окончании опыта определялось количество неразложившегося органического вещества методом мокрого сжигания.

При внесении убитых синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей в воде наблюдается увеличение количества растворенного органического вещества (рис. 1). Основная масса легкоразлагаемого органического вещества синезеленых водорослей переходит в воду на 5—8-й день, зеленых — на 8-й, диатомовых — на 15—20-й день. Сходные результаты получены Т. И. Горшковой (1955) в опытах с синезеленой водорослью *Anabaena* sp. и К. К. Вотинцевым (1953) с диатомовой *Melosira baicalensis*. Максимум продуктов распада в опытах с *Anabaena* наблюдался на 4—5-е сутки. При распаде *Melosira* увеличение количества растворенного органического вещества происходило в течение первых 10 суток. К сожалению, авторы не производили параллельного изучения характера распада водорослей различных групп.

В наших опытах при распаде синезеленых водорослей органическое вещество выделялось в воду не только быстрее, но и в большем количестве, чем при распаде диатомовых и зеленых (рис. 1). Это понятно, если принять, что 80% органического вещества синезеленых легко гидролизуется (Горшкова, 1955). У диатомовых процент легкогидролизуемого органического вещества меньше.

В результате опытов за месяц у синезеленых водорослей осталось 20% неразложившегося органического вещества, у диатомовых около 50%, у зеленых 75—80%.

У синезеленых водорослей органическое вещество минерализуется полнее, чем у диатомовых и зеленых. Неразложившимися у синезеленых водорослей, вероятно, остались пектиновые вещества оболочки, которые, по данным С. В. Горюновой (1950), составляют 20% от сухого веса.

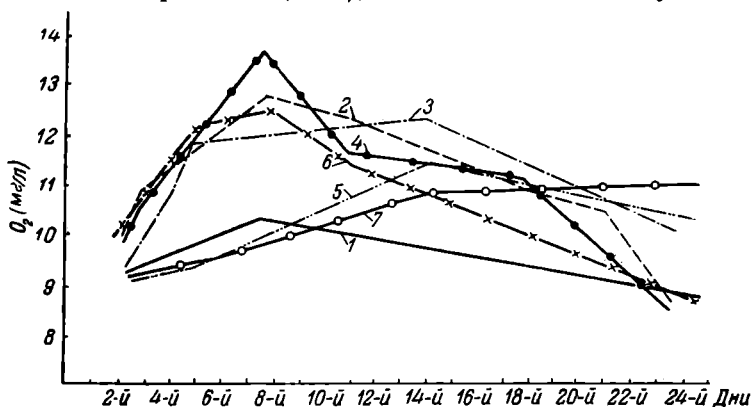


Рис. 1. Содержание растворенного органического вещества (O_2 мг/л) в воде при разложении водорослей.

1 — контроль; 2 — *Anabaena Scheremetievi*; 3 — *Microcystis aeruginosa*; 4 — *Aphanoizomenon flos-aquae*; 5 — *Nitzschia* sp.; 6 — *Scenedesmus quadricauda*; 7 — *Asterionella formosa*.

Углеводы зеленых водорослей представлены полисахарами типа клетчатки (Курсанов и др., 1945). Судя по всему, во взятых нами пробах воды не было аэробов, разрушающих клетчатку, которая и составила основную часть неразложившегося к концу месяца органического вещества *Scenedesmus*.

Выделяемое при распаде водорослей органическое вещество стимулирует развитие находящихся в воде сапрофитов (рис. 2). Уже на второй день после внесения в воду убитых синезеленых, диатомовых и зеленых водорослей численность сапрофитов в ней в 1.5—2 раза превысила наблюдавшуюся в контроле и продолжала нарастать параллельно увеличению растворенного органического вещества.

При разложении синезеленых в воде обнаружено максимум в 1.3—1.5 раза больше органического вещества, чем в контроле, а при разложении диатомовых — в 1.1—1.3 раза. Число же сапрофитов в колбах с отмершими синезелеными водорослями в этот период в 5—8 раз превышает контроль, а в колбах с диатомовыми — лишь в 3—5 раз (рис. 2). Наибольшее количество сапрофитов в опытах с синезелеными наблюдалось на 5—9-й день, в опытах с диатомовыми — на 12—18-й день. При разложении зеленых водорослей (*Scenedesmus*) в воде обнаружено примерно такое же

количество растворенного органического вещества, как и при разложении синезеленых. Но бактериями оно использовалось слабо. Количество сапрофитов на убитых зеленых водорослях лишь в 1.5—2.0 раза превышало контроль. Бактериальные максимумы в опытах с зелеными и диатомовыми по времени почти совпадают. Следовательно, выделяемое в воду органическое вещество отмирающих синезеленых используется сапрофитными бактериями полнее и быстрее, чем таковое других водорослей. И в этом заключается причина столь полной минерализации синезеленых за месяц (80%).

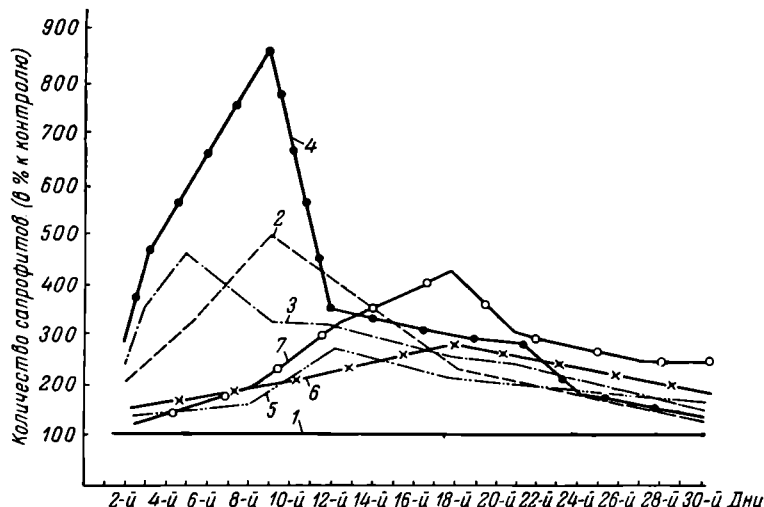


Рис. 2. Численность сапрофитов при разложении водорослей.

1 — контроль; 2 — *Anabaena Scheremetlevi*; 3 — *Microcystis aeruginosa*; 4 — *Aphanizomenon flos-aquae*; 5 — *Nitzschia sp.*; 6 — *Scenedesmus quadricauda*; 7 — *Asterionella formosa*.

Из взятых синезеленых наиболее усвояемые продукты распада дает *Aphanizomenon*, менее усвояемые *Microcystis*, *Coelosphaerium* и *Anabaena* (рис. 2). В колбах с убитыми культурами *Microcystis* и *Coelosphaerium* 3% от общего количества сапрофитов составляли споровые бактерии.

Органическое вещество диатомовых и зеленых разлагается труднее. Процесс перехода его в воду протекает не так быстро, как у большинства синезеленых, а растягивается на больший период (15—20 дней). Но даже перешедшее в воду органическое вещество этих водорослей слабо используется сапрофитами. Как правило, к концу месяца большая часть органического вещества зеленых и половина его у диатомовых остается неминерализованной. Это различие зависит от химического состава водорослей этих групп (см. таблицу). Литературных данных по химическому составу пресноводных планктонных водорослей очень мало. Эти данные свидетельствуют о том, что синезеленые очень богаты органическим веществом. Оно составляет у них 90% сухого веса, а у зеленых 65—90%. Но у зеленых водорослей основная часть углеводов представлена трудно поддающейся разложению клетчаткой. Диатомовые содержат от 30 до 60% органического вещества на сухой вес. По содержанию общего азота на первом месте также стоят синезеленые, затем идут зеленые и диатомовые. По количеству

белка синезеленые в 2—3 раза превосходят диатомовые и в 1.5—2 раза зеленые. Последнее обстоятельство, возможно, и вызывает бурное развитие сапрофитов при отмирании синезеленых.

Химический состав водорослей
(в % от сухого веса)

Водоросли	Зола	Общий N	Общий P	Белок	Жир
Синезеленые					
Microcystis	7.34—4.31 (1)	9.2—6.3 (1)	—	39.5—59.9 (1)	—
Microcystis	—	8.15—7.76 (3)	0.55 (2)	—	—
Microcystis	—	7.27 (2)	—	—	—
Aphanizomenon	7.51 (1)	9.3 (1)	—	58.12 (1)	—
Aphanizomenon	—	8.01—0.1 (2)	0.42 (2)	62—12 (1)	—
Anabaena	7.17 (1)	8.3 (1)	0.52—0.54 (1)	51.69 (1)	—
Oscillatoria	—	9.0—7.9 (4)	—	—	—
Gomphosphaeria	—	8.34 (2)	—	—	—
Не определенные	—	—	—	—	2—12 (5)
Диатомовые					
Asterionella	—	1.56 (4)	—	—	—
Asterionella	—	3.10 (2)	—	—	—
Asterionella	—	2.20 (3)	—	—	—
Chaetoceros	—	2.49 (3)	—	—	—
Melosira	—	2.00 (2)	—	—	—
Nitzschia	42.0 (6)	—	—	—	—
Rhizosolenia	39.7—62.2 (3)	—	—	—	—
Не определенные	39.5 (1)	2.20 (4)	—	22.87 (1)	15—16 (7)
	57.91 (3)	—	—	22.65—22.68 (8)	—
	50.00 (6)	—	—	—	—
Зеленые					
Volvox	—	7.6 (1)	—	—	—
Ankistrodesmus	6.38 (1)	6.4—2.4 (2)	—	—	—
Scenedesmus	—	—	0.33 (2)	—	—
Scenedesmus	18.0 (9)	—	—	62.04 (9)	13.03 (9)
Enteromorpha	36.38 (9)	—	—	10.19 (9)	1.66 (9)

Примечание. Цифры в скобках обозначают, из каких работ взяты данные: 1 — Birge and Juday, 1922 (цит. по: Welch, 1952); 2 — данные Учинской лаборатории (Гусева, 1952); 3 — Виноградов, 1944; 4 — Whipple, 1944 (цит. по Гусевой, 1952); 5 — Fogg, 1956; 6 — Clarke and Mazur, 1941; 7 — Серенков и др., 1954; 8 — Серенков и др., 1955; 9 — Серенков и др., 1957.

ЛИТЕРАТУРА

- А лекс и н О. А. 1954. Химический анализ вод суши. Гидрометеонздат, М.
В и н о г р а д о в А. П. 1944. Химический элементарный состав организмов моря. Тр. Биогеохим. лабор., т. VI.
В о р о ш и л о в а А. А. и Е. В. Д и а н о в а. 1937. Роль планктона в разложении бактерий в изолированных пробах морской воды. Микробиология, т. VI, в. 6.
В о т и н ц е в К. К. 1953. О скорости регенерации биогенных элементов при разложении отмершей *Melosira baicalensis*. ДАН СССР, т. 42, № 3.
Г о р ш к о в а Т. И. 1955. О скорости распада органического вещества фитопланктона Таганрогского залива. ДАН СССР, т. 104, № 1.
Г о р ю н о в а С. В. 1950. Химический состав и прижизненные выделения синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida*. Изд. АН СССР, М.
Г у с е в а К. А. 1952. Цветение воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним. Тр. Всес. гидробиол. общ., т. 4.

- Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, М.
- Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, Б. К. Флеров. 1945. Курс низших растений. М.
- Серенков И. П. и Г. Н. Барашков. 1954. Биохимический анализ планктонных дальневосточных диатомей. Вестн. МГУ, № 12.
- Серенков И. П. и М. В. Пахомова. 1955. Исследование азотистого комплекса некоторых видов диатомовых водорослей. Вестн. МГУ, № 12.
- Серенков, И. П., М. В. Пахомова и И. Г. Борисова. 1957. Сравнительное биохимическое исследование 2-х видов зеленых водорослей. Вестн. МГУ, № 3.
- Clarke H. T. a. A. Mazur. 1941. The lipoids of Diatoms. Journ. Biol. chemistry, v. 141, № 1.
- Fogg G. E. 1956. The comparative physiology and biochemistry of blue-green algae. Bact. Rev., v. 20, № 3.
- Welch P. S. 1952. Limnology. New York.
-

В. А. Экзерцев

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЗОНЫ ВРЕМЕННОГО ЗАТОПЛЕНИЯ ЮЖНОЙ ЧАСТИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Формирование растительности в литорали Куйбышевского водохранилища изучалось нами на втором (1958 г.) и третьем (1959 г.) году существования этого водоема при нормальном подпорном горизонте (НПГ).¹ Было произведено несколько маршрутных обследований мелководий водохранилища. Растительность изучалась по поясам. Участки ассоциаций описывались на площадках в 100 м². В тех случаях, когда такой участок занимал меньшую площадь, он описывался целиком. Ярусы выделялись по методу, предложенному В. М. Катанской (1956). Обилие видов учитывалось по шкале Друде. Для определения продуктивности основных ассоциаций брались укусы с площадок в 1 м² в 10-кратной повторности. Растения срезались на высоте 2—3 см над уровнем грунта и высушивались до воздушно-сухого состояния.

ФАКТОРЫ ЗАРАСТАНИЯ МЕЛКОВОДИЙ

Как отмечалось ранее (Белавская, 1958; Экзерцев, 1959), для нижних плёсов Куйбышевского водохранилища характерны крутые обрывистые берега, подверженные постоянному разрушающему действию волн и совершенно недоступные для поселения прибрежных и водных растений (рис. 1). Мелководья, на которых способны расти гидрофиты, приурочены в основном к верховьям заливов. Обширные площади таких мелководий образовались в заливах Черемшана, Сускана, Усы. Здесь на участках, где пойма притоков Волги затоплена на глубину до 2.5 м, происходит интенсивный процесс образования новых растительных сообществ. Направление этого процесса определяется рядом факторов, из которых ведущими в первые годы существования водохранилищ являются уровеньный режим водоема и наличие зачатков гидрофитов на затопляемых участках. Сравнительно стабильный в течение летних месяцев уровень Куйбышевского водохранилища создает благоприятные условия для зарастания его мелководий. Постепенное падение горизонта воды к осени, освобождая все новые площади, расширяет зону, доступную для поселения воздушно-водных растений и отрицательно сказывается на развитии плавающих и погруженных растений. Однако последние к моменту обсыхания занятых ими участков успевают закончить вегетацию и переносят небла-

¹ В сборе материала и гербаризации растений принимали участие студенты МГУ им. М. В. Ломоносова М. А. Соколова, И. О. Солнцева, Л. Н. Савельева и студентка МГПИ им. В. И. Ленина Г. И. Зуйкина.

гоприятный период в виде корневищ и турбионов, углубившихся в размокший грунт.

В зависимости от продолжительности обводнения мелководные участки Куйбышевского водохранилища подразделяются нами на три зоны.

1. Зона мелководий, лежащая выше НПГ, заливаемая на короткий срок при весеннем подъеме уровня, в летний период обильно увлажненная.

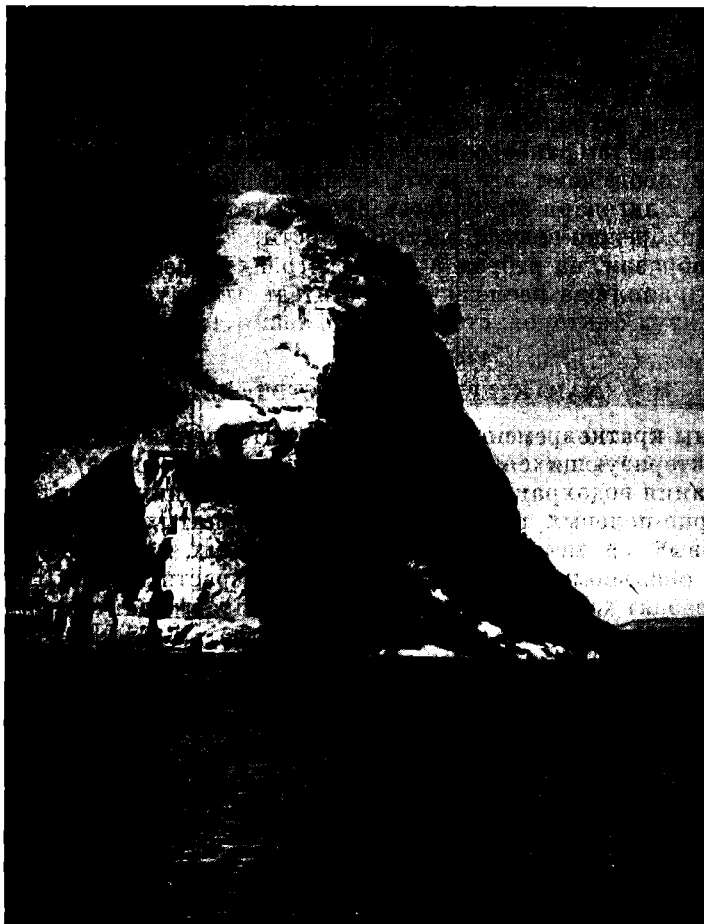


Рис. 1. Правый обрывистый берег Куйбышевского водохранилища.

2. Зона мелководий, освобождающаяся от воды к августу—сентябрю.

3. Зона мелководий, обводненная в течение всего летнего периода и обсыхающая лишь после окончания вегетации прибрежных и водных растений.

Однако флористический состав зарослей этих зон определяется не только глубинными условиями и продолжительностью обводнения, но в значительной степени наличием зачатков макрофитов на вновь зарастающих площадях. В зависимости от их количества и видового состава мел-

ководное побережье южной части Куйбышевского водохранилища можно подразделить на два типа.

1-й тип — мелководья побережья нижних и средних участков заливов по рекам и мелководья заливов без притоков. Здесь в результате подъема вод все пойменные озера, ручьи и другие очаги распространения водной растительности были погребены под толщей воды, а левобережная литораля образовалась вдоль возвышенных участков террас, на которых в прошлом господствовали мезофитные и ксерофитные группировки. Этот тип побережья характеризуется дефицитом семян и органов вегетативного размножения гидрофитов и гидатофитов.

2-й тип — мелководья побережья верховий заливов по долинам рек. Зона с глубинами до 2,5 м расположена на участках поймы, где вследствие малой глубины затопления сохранились зачатки гидрофитов и частично существовавшие там ранее сообщества воздушно-водных растений. Одновременно реки обогащают эти места семенами макрофитов, принесенными с верховий. Благодаря этому здесь происходит интенсивный процесс разрастания прибрежно-водной растительности.

Таким образом, на втором и третьем годах существования Куйбышевского водохранилища размещение растительных группировок в литорали зависит от двух факторов: степени обводнения и наличия зачатков макрофитов.

ХАРАКТЕРИСТИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Для зоны кратковременного весеннего затопления мелководий первого типа (характеризующихся дефицитом зачатков гидрофитов) на втором году существования водохранилища характерны незамкнутые пятнистые сообщества сорно-полевых видов на участках, занятых ранее пашнями, и сорно-луговых на местах затопленных луговых и степных формаций. Благодаря обильному увлажнению травостой растительных группировок этой зоны развит хорошо. Средняя высота его превышает высоту береговых фитоценозов. Проективное покрытие достигает 80—90%. Доминантами зарослей являются *Agropyron repens*, *Setaria viridis*, *S. glauca*, *Echinochloa crus galli*, *Calamagrostis epigeios*, *Erigeron canadensis*, *Rumex crispus*, *Potentilla anserina*. Постоянно встречаются (в обилии *sol.—sp.*) *Bidens tripartitus*, *B. cernuus*.

По мере понижения профиля усиливается лимитирующее влияние продолжительности затопления. Обводнение в течение почти всего летнего периода переносят лишь единичные экземпляры *Echinochloa crus galli*, *Bidens tripartitus*, *B. cernuus*, *Rumex crispus*, *R. maritimus*. Ввиду отсутствия в побережьях данного типа зачатков водных растений постоянно обводненная зона мелководий на втором году формирования растительности совершенно лишена гидрофитов. Лишь на обсохших к середине сентября участках появляются одиночные сеянцы *Typha angustifolia* и *T. latifolia*, высота которых едва достигает 3—5 см. В течение лета третьего года существенных изменений в распределении зарослей на мелководьях первого типа не произошло. Растительные сообщества зоны кратковременного весеннего затопления, как и во втором году, представляют очень пеструю мозаику из группировок сорняков. В таких зарослях постоянно встречаются *Bidens cernuus*, *B. tripartitus*, *Echinochloa crus galli*, *Inula britannica*, *Lycopus europaeus*, *Mentha austriaca*, *Polygonum scabrum*, *Rorippa islandica*, *Rumex crispus*, *R. maritimus*, *Agropyron repens*. Однако на некоторых участках на более увлажненных местах намечается разрастание куртин *Typha angustifolia* и *T. latifolia*. Наиболее ин-



Рис. 2. Тростниковые сплавины, вынесенные на мелководья.



Рис. 3. Заросли тростника в зоне временного затопления Сусканского залива.

тенсивно рогоз распространяется во второй, ниже расположенной зоне. Между побегами рогоза разбросаны куртины *Bolboschoenus maritimus* площадью в 4—6 м², окруженные редкими дерновинками *Juncus filiformis*.

Несколько своеобразен по растительному покрову залив Сускан, по дефициту зачатков макрофитов близкий к первому типу мелководий. Для его литорали характерно почти полное отсутствие погруженной и плавающей растительности. Отлогие берега или совершенно лишены растительности, или, что характерно для данного типа, заняты группировками сорных гигрофитов, среди которых наиболее часто встречаются заросли *Rumex crispus*. Своеобразным ландшафтным элементом некоторых участков Сускана являются плавающие острова из сплетений корневищ тростника (*Phragmites communis*). Куски этих сплавин, вынесенные на побережье, дали начало зарослям тростника (рис. 2). Последний занимает значительные площади мелководий островов и верховий залива. Наиболее часто встречаются ассоциации *Phragmites communis* с сорными гигрофитами и чистая ассоциация *Ph. communis*. Первая приурочена к временно затопляемым участкам (2-я зона), обсыхающим к концу лета. Сообщество многоярусное, несколько разреженное, высота тростника 170 см, общее проективное покрытие грунта 70%. Сопутствующими видами являются *Agropyron repens*, *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa*, *Epilobium nervosum*, *Lycopus europaeus*, *Lythrum virgatum*, *Mentha austriaca*, *Scutellaria galericulata*, *Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza* (на грунте). Односоставная ассоциация тростника отмечена преимущественно на участках бывших культурных земель, затопленных на глубину до 2 м. Высота тростника достигает 220 см, обилие 165 побегов на 1 м² (рис. 3). Сообщество интенсивно захватывает новые площади; так, поверхностные корневища тростника, идущие от края заросли, достигают 5—10 м.

Иную картину представляет растительность мелководий в верховьях заливов с притоками (2-й тип — мелководья, обеспеченные зачатками водной растительности).

Уже на втором году существования водоема при НПГ экологические ряды этих участков слагаются из трех поясов растительности. Как и на мелководьях предыдущего типа, ведущую роль в составе травостоя зоны кратковременного весеннего затопления играют сорно-полевые и сорно-луговые виды. Однако в их заросли в большем обилии (sp.—сор.) внедряются типичные представители воздушно-водных группировок — *Typha angustifolia*, *T. latifolia*, *Cicuta virosa*, *Sagittaria sagittifolia*, *Alisma plantago-aquatica*. Травостой следующей зоны (второй) представлен сообществами полупогруженных растений. Но воздушно-водная растительность на втором году еще не создает сплошного пояса, а расположена прерывистыми куртинами площадью в 2—6 м². В третьей, нижележащей зоне, растительность, состоящая из собственно водных растений, имеет чрезвычайно пестрый облик. Пятна рдестов площадью в 1—2 м² чередуются с такими же по площади пятнами *Polygonum amphibium*.

К концу третьего года как по разнообразию растительных ассоциаций, так и по занимаемой ими площади наиболее полно растительность второго типа мелководий представлена в верховьях залива по р. Черемшану. В районе Мелекеса зарастающие мелководья простираются на несколько десятков километров. Здесь в зависимости от высоты подъема вод при заполнении водохранилища, с одной стороны, и от обеспеченности гидрофитами, с другой, выделяются различные участки местообитания (рис. 4 и 5). Так, выше Мелекеса река не вышла из русла и затопленными оказа-

лись лишь пониженные луга и озера гривистолуговой поймы (рис. 4). Заращение этих залитых депрессий идет двумя путями. На третьем году, как и на втором, неглубокие лога, сухие до подъема уровня (рис. 4, D), а в настоящее время залитые на глубину не более одного-двух метров, заняты мозаичными растительными группировками. Еще не сложившиеся сообщества этих участков характеризуются большой пестротой и неравно-

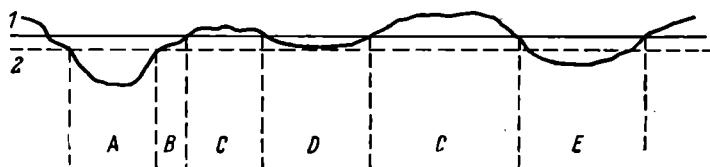


Рис. 4. Профиль в верховьях залива по р. Черемшану на участках мелководного затопления межгривных понижений и депрессий поймы.

1 — уровень водохранилища; 2 — уровень реки до создания водохранилища. А — русло реки; В — песчаные наносы; С — незалитые гривы поймы; D — затопленные понижения поймы, сухие до подъема уровня; E — затопленные старицы и притеррасные реки.

мерным распределением всех видов. Выделить пояса распределения растений в зависимости от глубин трудно, а часто совсем невозможно. Однако в отличие от предыдущего года вся площадь, доступная для поселения гидрофитов, занята их зарослями, а в зоне кратковременного весеннего затопления резко сократились площади, заросшие сорными гигрофитами. В таких понижениях преобладают заросли рогоза узколистного (*Typha*

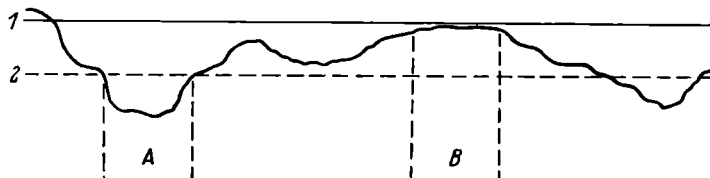


Рис. 5. Профиль в верховьях залива по р. Черемшану на участке мелководного затопления всей поймы.

1 — уровень водохранилища; 2 — уровень реки до создания водохранилища; А — русло реки; В — мелководья на местах грив центральной поймы.

angustifolia), чередующиеся с пятнами *Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, *P. perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. heterophyllus*, *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium simplex*, *Chara* sp.

В других депрессиях (рис. 4, E) гидрофитная растительность существовала еще до подъема уровня. Это чаще всего старицы, озера, заливы Черемшана или сильно увлажненные понижения поймы, затопленные после подъема уровня на небольшую глубину. Ранее существовавшие сообщества воздушно-водной и погруженной растительности частично погибли, а частично дали начало массовым зарослям макрофитов. В последнем случае растительный покров имеет довольно отчетливое поясное распределение сообществ. Экологический ряд складывается из следующих поясов:

На границе затопления (1-я зона), заходя несколько во вторую зону, проходит пояс амфибийных растений, вытеснивший с этих участков господствовавшие на втором году заросли сорняков. Наиболее часто он представлен ассоциацией *Alisma plantago-aquatica* с луговыми видами. Высота травостоя достигает 110 см, проективное покрытие 90%. В числе содоминантов отмечены *Agrostis alba*, *Bidens triparitus*, *B. cernuus*, *Lycopus europaeus*, *Lysimachia nummularia*, *Lythrum salicaria*, *L. virgatum*, *Rumex maritimus*, *Stachys palustris*.

На глубинах 20—60 см (2-я зона) тянется прерывистый пояс рогазо узколистного. Высота первого яруса достигает 3 м. Часто представлены ярусы плавающих и погруженных растений. Общее проективное покрытие грунта 90—100%. Состав растительности характеризуется следующими видами, отмеченными на стометровой площадке: *Typha angustifolia* — сор., *T. latifolia* — сол., *Sagittaria sagittifolia* — сол., *Sparganium simplex* — ср., *Eleocharis palustris* — сол., *Potamogeton crispus* — сол.

Пояс погруженной растительности (3-я зона) занимает глубины 120—180 см и состоит из ассоциаций *Potamogeton perfoliatus*—*P. pectinatus*, *Sparganium simplex* и смешанных зарослей погруженных растений, среди которых трудно выделить доминирующие виды. Наибольшего обилия в таких зарослях достигают *Potamogeton perfoliatus*, *P. pusillus*, *P. crispus*, *P. pectinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Sparganium simplex*, *Chara* sp.

Крайне редко встречаются в верховьях зал. Черемшан сообщества растений с плавающими листьями. Так, нимфейные растут лишь единичными экземплярами на участках, где они существовали ранее. Несколько чаще отмечены небольшие по площади пятна рдеста разнолистного (*Potamogeton heterophyllus*), плавающие листья которого образуют сплошной ковер, покрывающий водную поверхность на 90—100%.

В связи с подъемом уровня и изменением весеннего скоростного режима вод в излучинах Черемшана вдоль русла образовались песчаные наносные косы (рис. 4, В). Мощность аллювиального слоя, подстилаемого размокшей луговой почвой, не превышает здесь 10—20 см. Для таких зарастающих песчаных отмелей характерно свое зональное распределение растительных группировок по профилю. В воде и в продолжительно обводненной зоне (3-я и 2-я зоны), на крупнозернистых отложениях господствуют открытые группировки клубнекамыша морского (*Bolboschoenus maritimus*), иногда сменяемые фрагментами ассоциаций *Cyperus fuscus*+*Juncus lamprocarpus*. Как заросли клубнекамыша, так и сытево-ситниковые группировки сильно разрежены, общее проективное покрытие в них менее 10%, высота травостоя не превышает 20 см.

К зоне кратковременного весеннего затопления, расположенной выше по профилю, приурочена ассоциация *Bolboschoenus maritimus*+*Petasites spurius*. Сообщества этой зоны флористически более насыщены, проективное покрытие достигает 30%, на некоторых участках наблюдается смыкание наземного яруса. Наконец, на вершине гряды на границе максимального подъема вод появляются молодые заросли ивняка. В большинстве случаев они представлены ассоциацией *Salix acutifolia*—*Agropyron repens*+*Petasites spurius*.

Ниже Мелекеса вся долина Черемшана затоплена и основные площади мелководий возникли по возвышенным участкам центральной и прирусловой поймы. Гидрофитные сообщества создаются здесь на участках, занятых ранее пойменными дубравами и луговыми фитоценозами, из семян, занесенных с верховьев (рис. 5). На таких мелководьях наибольшего распространения достигли пионеры зарастания *Typha angustifolia* и *T. la-*

tifolia, сообщества которых занимают 60—70% всех площадей мелководий. Так, на равнинном рельефе междуречья и центральной поймы заросли рогоза широколистного протянулись на несколько километров (рис. 6). Иногда в разрывах между ними встречаются пятна *Sparganium simplex* и *Sagittaria sagittifolia*. Заросли рогоза на всей площади состоят в основном из двух ассоциаций: *Typha latifolia*—*Lemna minor* и *T. latifolia* с сорными гигрофитами. В первой и отчасти во второй зонах на участках с глубинами 0—40 см господствует ассоциация *T. latifolia* с сорными гигрофитами, сообщество несколько разрежено, рогоз достигает лишь 170 см высоты, общее проективное покрытие грунта 70—80%. В составе травостоя единично отмечены *Alisma plantago-aquatica*, *Agropyron repens*, *Carex*



Рис. 6. Заросли рогоза широколистного на мелководьях Черемшанского залива.

pseudocyperus, *Echinochloa crus galli*, *Mentha austriaca*, *Typha angustifolia*.

Ассоциация *Typha latifolia*—*Lemna minor* приурочена в основном ко 2-й и отчасти 3-й зонам. В условиях продолжительного обводнения рогоз образует плотные сообщества с равномерным распределением растений. Высота его достигает 220 см. Поверхность воды на 80% покрыта ковром ряски малой (*Lemna minor*). Общее проективное покрытие грунта 100%. Единично встречаются *Typha angustifolia*, *Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Spirodela polyrhiza*. В этих же условиях часто встречаются односоставные заросли рогоза узколистного. Перед поясом рогоза в зоне прибоя постоянно встречаются пятна *Potamogeton pectinatus*. Подобные же заросли рогоза отмечены в верховьях залива по р. Усе. На третьем году зарослей других водных растений в верховьях Усы не наблюдалось. Лишь по руслу в зоне выклинивания подпора вод найдено несколько куртинок рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfolia-*

tus) и рдеста гребенчатого (*P. pectinatus*). Отмеченные в предыдущие годы сообщества горца земноводного (*Polygonum amphibium*) исчезли. На месте довольно плотных зарослей развились лишь одиночные угнетенные побеги.

Мелководья заливов по правому нагорному берегу Волги зарастают в основном по первому типу. Только в верховьях некоторых из них отмечены одиночные побеги *Phragmites communis*.

КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Растительность зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища представлена сообществами луговых и полевых растений, приспособившихся к условиям временного обводнения, а также собственно прибрежными и водными фитоценозами. Основываясь на том, что луговые и полевые растения развиваются в тех же условиях, что и амфибийные, мы условно объединяем их в одну группу. Тогда прибрежно-водная растительность — если понимать под последней как прибрежную, так и водную растительность — подразделяется на четыре подтипа (группы формаций по В. К. Богачеву, 1952): 1) воздушно-водная растительность; 2) плавающая прикрепленная растительность; 3) погруженная прикрепленная растительность; 4) погруженная свободноплавающая растительность.

В подтипе воздушно-водной растительности на третьем году зарастания мелководий южной части водохранилища нами выделены следующие формации: пырея ползучего, горца птичьего, щетинника сизого, щетинника зеленого, ежевника куриное просо, мяты полевой, девясила британского, вейника наземного, белокопытника ненастоящего, зюзника европейского, череды четырехраздельной, дербенника прутьевидного, лугового чая, щавеля морского, щавеля курчавого, сити бурой, ситника болотного, ситника сплюснутого, ситника жабьего, ситника развесистого, камыша озерного, камыша Табернемонтана, рогоза узколистного, рогоза широколистного, клубнекамыша морского, тростника обыкновенного, ежеголовника простого, частухи подорожниковой, стрелолиста обыкновенного.

Второй подтип (плавающая прикрепленная растительность) представлен двумя формациями: горца земноводного и рдеста разнолистного. Однако последняя формация более тяготеет к следующему подтипу растительности — погруженной прикрепленной. Дважды отмечены заросли рдеста плавающего, но площади куртин рдеста были настолько малы, что как самостоятельные сообщества эти растения не выделялись.

Прикрепленная погруженная растительность имеет большее распространение и более разнообразна по числу слагающих ее формаций. В нее входят формации рдеста пронзеннолистного, рдеста гребенчатого, рдеста курчавого, рдеста маленького, урути колосистой.

Четвертый подтип на мелководьях водохранилища представлен одной формацией роголистника темно-зеленого. При этом подводные луга роголистника состояли из растений, прикрепленных ко дну.

Таким образом, как по занимаемой площади, так и по разнообразию слагающих формаций, на первом месте стоит воздушно-водная растительность. Крайне редко встречаются сообщества свободноплавающих и плавающих прикрепленных растений. Несколько шире в сравнении с предыдущими годами распространилась группа корневищных погруженных растений. Подобное же преобладание группировок воздушно-водных растений отмечают Ц. И. Иоффе (1954) и А. А. Потапов (1955) для начальной стадии зарастания Цимлянского водохранилища.

ПРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ФОРМАЦИЙ

В приводимой таблице даны величины биомассы, создаваемой растительными сообществами на единицу площади. Пробы брались в период цветения, когда учитываемая продукция довольно близка к общей годовой. Наибольшую биомассу создают сообщества рогоза узколистного и тростника обыкновенного. Довольно высока продукция погруженных фитоценозов, рдеста пронзеннолистного и рдеста гребенчатого. Однако вследствие того, что площадь зарастания водохранилища крайне мала в сравнении с общей площадью нижних плёсов, продукция органического вещества, ежегодно создаваемого высшей растительностью, занимает ничтожную долю в общем балансе органического вещества водоема.

Биомасса прибрежно-водной растительности Куйбышевского водохранилища (в г на 1 м²)

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Зарастание литорали Куйбышевского водохранилища в первые годы его существования определяется двумя ведущими факторами: гидрологическим режимом и заносом зачатков гидрофитов. Участки, подверженные постоянному разрушающему действию волн, лишены растительности. Процесс зарастания протекает лишь на защищенных от волнения мелководьях. В соответствии с постепенным летним падением уровня мелководные участки можно подразделить на три зоны, отличные по продолжительности периода затопления. Однако состав растительности этих зон зависит в первую очередь от состава занесенных семян. Так, верховья заливов по рекам, обеспеченные зачатками гидрофитов, зарастают водно-болотной растительностью. Осушаемая зона низовий заливов по рекам и заливов без притоков, испытывающая дефицит зачатков водных растений, зарастает легко транспортируемыми однолетниками и растениями лугов, полей и других формаций, приспособившимися к перенесению обводненного периода.

2. Строение сообществ прибрежно-водной растительности в этих двух типах мелководий различно. В верховьях заливов на третьем году существования водохранилища при НПП растительный покров складывается из молодых замкнутых фитоценозов. В устьевых же участках только лишь появляющиеся небольшие по площади заросли являются неустойчивыми, начинающими формироваться группировками, состав и сложение которых зависят в первую очередь от заноса семян.

3. Формирование прибрежно-водной растительности Куйбышевского водохранилища идет через первичное распространение воздушно-водных группировок с последующим появлением корневищных погруженных видов, в отличие от верхневолжских водохранилищ, где процесс зарастания происходил через массовое развитие погруженной неприкрепленной растительности с дальнейшим внедрением амфибийных растений.

Растительные группировки	Сырой вес	Воздушно-сухой вес
<i>Typha angustifolia</i> . .	3520	1020
<i>T. latifolia</i>	2910	600
<i>Phragmites communis</i> .	2230	960
<i>Sagittaria sagittifolia</i> .	1810	163
<i>Sparganium simplex</i> . .	—	370
<i>Bidens tripartitus</i> . . .	2550	600
<i>Polygonum amphibium</i>	1040	143
<i>Potamogeton crispus</i> . .	—	130
<i>P. perfoliatus</i>	1400	230
<i>P. pectinatus</i>	3200	330

4. В связи с благоприятным трофическим свойством грунтов и вод, а также отсутствием в первые годы острой конкуренции высшая растительность дает на единицу площади довольно высокую продукцию.

Однако общая годовая продукция высшей растительности занимает ничтожную долю в общем круговороте органического вещества водоема.

ЛИТЕРАТУРА

- Белавская А. П. 1958. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после наполнения. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Богачев В. К. 1952. Формирование водной растительности Рыбинского водохранилища. Уч. зап. Ярославск. гос. пед. инст., в. XIV.
- Иоффе Ц. И. 1954. Донные кормовые ресурсы Цимлянского водохранилища в первый год его существования. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Катанская В. М. 1956. Методика исследований высшей водной растительности. Жизнь пресных вод СССР, т. IV, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Потапов А. А. 1955. Начальные стадии зарастания Цимлянского водохранилища. Мед. паразитол. и паразитич. болезни, № 3.
- Экзерцев В. А. 1959. Некоторые закономерности в распределении зарослей гигрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 4.
-

Ю. И. Сорокин

САМОПОГЛОЩЕНИЕ ИЗЛУЧЕНИЯ C^{14} В ПРЕПАРАТАХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

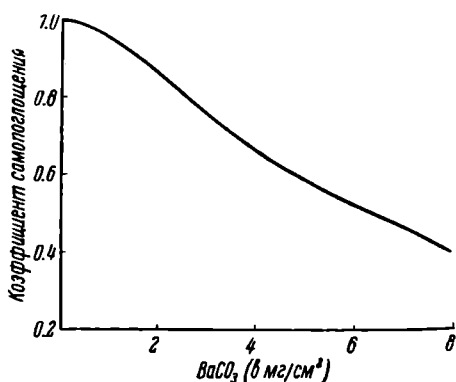
В работах по изучению круговорота органического вещества в водоемах все большее применение находит радиоизотоп углерода C^{14} . Использование карбоната, меченного C^{14} , позволило разработать чувствительные методы определения продуктивности фото- и хемосинтеза (Steemann Nielsen, 1952; Кузнецов 1955; Сорокин, 1957). В последнее время появляются работы, посвященные методике применения меченных C^{14} водорослей и бактерий для выяснения некоторых вопросов питания водных беспозвоночных, как например скорость фильтрации у ракообразных (Nauwerck, 1959), усвояемость пищевых объектов (Marshall a. Orr, 1957; Монаков и Сорокин, 1959а, 1959б), избирательность в питании (Родина и Трошин, 1954).

Радиоактивность органического вещества пищи, перешедшего в результате усвоения в тела водных беспозвоночных, в указанных работах определялась путем подсчета активности высушенных на стекле животных под торцовым счетчиком. При этом произвольно принималось, что самопоглощение излучения в телах рачков незначительно (Nauwerck, 1959; Монаков и Сорокин, 1959а). Поправка на самопоглощение излучения в телах более крупных животных (мотыли) определялась косвенным путем по степени снижения активности при прохождении излучения из точечного источника через тело высушенного животного (Сорокин и Мешков, 1958а).

Ниже приводится описание разработанной нами методики определения поправок на самопоглощение излучения C^{14} в препаратах высушенных водных животных и результаты анализов самопоглощения в препаратах массовых форм беспозвоночных.

Животные, взятые в качестве объекта, предварительно метились C^{14} . Для этого они выдерживались в среде, содержащей помеченные C^{14} водоросли или автотрофные водородные бактерии. Помеченные животные отмывались от радиоактивной среды, фиксировались и помещались на кусочки предметных стекол в каплю 0.1%-го агара так, чтобы их тела распределялись равномерно по площади круга диаметром 2 см. Препараты высушивались, и их радиоактивность учитывалась в строго фиксированном положении под торцовым счетчиком с диаметром окна 25 мм на расстоянии 6 мм от него. Затем животные отделялись от стекла и помещались в пробирку для сжигания. Туда же вносился кусочек фильтровальной бумаги для увеличения количества носителя (CO_2), выделяющегося при сжигании. Пробирка присоединялась к прибору для мокрого сжигания органического вещества по методу, описанному нами ранее (Сорокин, 1959). Сжигание велось в присутствии сернистого серебра в качестве катализатора в течение 20 мин. Выделившаяся углекислота поглощалась

0.4 н. щелочью. Полнота поглощения CO_2 учитывалась присоединением дополнительного поглотителя с крепкой щелочью. По окончании сжигания и отгонки CO_2 щелочь из поглотителя смывалась в мерные колбы объемом 100 мл. Отсюда брались пробы, в которых карбонат осаждался в виде BaCO_3 для определения исходной активности CO_2 . Для этого из мерных колб отбиралось по 10 мл раствора и помещалось в пробирки с оттянутым носиком. В них добавлялось по 2 мл 10%-го раствора BaCl_2 , пробирки закрывались пробками и выдерживались 5 мин. при 70° . Затем пробирки охлаждались на воздухе в течение 10—15 мин. с тем, чтобы в них сформировался осадок BaCO_3 . Содержимое пробирок отфильтровывалось через взвешенный на аналитических весах мембранный фильтр № 4, укрепленный в плексиглазовой воронке с низкими краями и диаметром



Кривая самопоглощения излучения в осадках BaCO_3 .

фильтрующей поверхности 2 см. Остаток осадка в пробирке смывался 1—2 мл 0.05%-го раствора КОН. Фильтр с осадком BaCO_3 высушивался, взвешивался и просчитывался под торцовым счетчиком при тех же условиях счета, при которых определялась активность препаратов животных.

Вес осадков BaCO_3 на фильтрах колебался в пределах 2—5 мг/см². Истинная радиоактивность углерода в телах животных, высушенных на предметных стеклах (R), рассчитывалась исходя из активности осадков BaCO_3 , с поправкой на самопоглощение излучения в толще осадка. Для

нахождения величины поправочных коэффициентов на самопоглощение излучения в осадках BaCO_3 в зависимости от толщины слоя мы пользовались кривой, полученной нами в ходе специального исследования самопоглощения излучения осадков BaCO_3 , осажденных из раствора карбоната с определенной исходной активностью (см. рисунок). Эта кривая несколько отличается от кривой самопоглощения BaCO_3 , помещенной в книге С. Аронова (1958). Коэффициенты самопоглощения излучения рассчитывались как отношение истинной (R) и непосредственно определенной (r) активности углерода тел животных при стандартных условиях измерения обеих величин.

Результаты определений коэффициентов самопоглощений C^{14} в телах массовых видов водных беспозвоночных, обитающих в водохранилищах средней полосы, приводятся в таблице, в которой также указаны средние величины содержания углерода в одном экземпляре животного. Последние данные получены при мокром сжигании взрослых высушенных животных по методу, описанному в нашей предыдущей работе (Сорокин, 1959). Эти сведения необходимы для оценки усвояемости тех или иных кормовых объектов, полученной изотопным методом (Монаков и Сорокин, 1959а).

Результаты определений коэффициентов самопоглощения показывают, что последнее достигает существенных величин даже в телах мелких водных беспозвоночных, таких, как дафнии и диаптомусы. В телах же мотылей и олигохет интенсивность излучения снижается в несколько раз. Поэтому при определении активности C^{14} в телах беспозвоночных необходимо вводить поправки на самопоглощение.

Коэффициенты самопоглощения излучения C^{14} в препаратах
высушенных тел водных беспозвоночных

Вид животного	Содержание углерода в теле животного, в мг/экз.	Число жи- вотных на препарате	Общая актив- ность живот- ных на высу- шенном пре- парате, в имп./мин. (τ)	Истинная активность животных, в имп./мин. (R)	Коэффици- ент самопогло- щения	Средний коэффици- ент само- поглоще- ния
<i>Daphnia longispina</i>	0.0062	{ 52 72 40	{ 16500 22400 13650	{ 25400 32500 20600	{ 1.54 1.45 1.52	{ 1.51
<i>D. pulex</i>	0.016	{ 21 55 23	{ 3162 8126 3310	{ 5320 13810 5490	{ 1.68 1.65 1.65	{ 1.66
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	0.0026	{ 120 156 65	{ 8466 11020 4399	{ 10220 12700 5210	{ 1.21 1.15 1.18	{ 1.18
<i>Diaphthomus gracilis</i>	0.0069	{ 61 52 21	{ 4189 3630 1367	{ 8030 6810 2540	{ 1.92 1.87 1.85	{ 1.88
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	0.2—0.3	{ 12 14 6	{ 2690 3463 1236	{ 7200 9670 3290	{ 2.68 2.79 2.66	{ 2.71
<i>Tendipes plumosus</i>	1.35	{ 6 5 3	{ 5360 4650 2840	{ 23350 21500 12610	{ 4.35 4.62 4.45	{ 4.47

ЛИТЕРАТУРА

- Аронов С. 1958. Изотопы в биохимии. Изд. И. Л. Москва.
- Кузнецов С. И. 1955. Использование радиоактивной углекислоты для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. Сб. «Изотопы в микробиологии», Изд. АН СССР, М.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959а. Опыты изучения хищного питания циклопов с помощью изотопной методики. ДАН СССР, т. 125, № 1.
- Монаков А. В. и Ю. И. Сорокин. 1959б. К вопросу об усвоении циклопами протококковых водорослей. Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.
- Родина А. Г. и А. С. Трошин. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. ДАН СССР, т. 98, № 2.
- Сорокин Ю. И. 1957. Результаты и перспектива применения радиоактивного углерода для изучения круговорота органических веществ в водоемах. Тр. Всес. совещ. по применению изотопов. Изд. АН СССР, М.
- Сорокин Ю. И. 1959. Методика определения карбонатов, свободной углекислоты и органического углерода в грунтах. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР № 5.
- Сорокин Ю. И. и А. Н. Мешков. 1958. Применение радиоактивного углерода C^{14} для определения усвояемости протококковых водорослей мотылями. ДАН СССР, т. 118, № 1.
- Marshall S. M. a. A. P. Orr. 1957. Feeding and digesting in marine Copepodes. Conf. on radioisotopes. Paris.
- Nauwerck A. 1959. Zur Bestimmung der Filtrirrate limnischer Planktontiere. Arch. f. Hydrobiol. Suppl., Bd. XXV, H. 1.
- Stee mann Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon for measuring organic production in the sea. Journ. Cons. Expl. Mer, v. 18, № 117.

С. М. Ляхов

БЕНТОС ВОЛГИ У КУЙБЫШЕВА И ЕГО ДИНАМИКА

Исследования бентоса р. Волги у пос. им. Фрунзе (Поляна) близ Куйбышева проводились в ряду комплексных работ по изучению биологического стока Волги в ее ненарушенном гидротехническим строительством состоянии. Таким образом была зафиксирована исходная картина бентоса, подлежащая изменениям по мере превращения Волги в каскад водохранилищ, подпирающих друг друга. Куйбышевский участок Волги находится в нижнем бьефе плотины Волжской ГЭС им. Ленина и поэтому уже испытывает в настоящее время на себе влияние эксплуатационного режима ГЭС и водосливной плотины. Вместе с тем он окажется со временем в верховьях Саратовской ГЭС, эксплуатационный режим которой в еще большей степени повлияет на состояние бентоса этого участка.

Благодаря тесному содружеству с Приволжской гидрометеостанцией Куйбышевского управления гидрометслужбы, на базе которой проводились наши работы, динамика бентоса рассматривается на фоне изменений в гидрологическом режиме реки.

Помимо изучения бентоса, в программу работ было включено исследование бентостока реки. Результаты этих работ выделены в самостоятельную статью.

МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛЫ

В основу настоящей работы была положена створная методика исследования речного бентоса, предполагающая одновременное проведение на гидрометрическом створе дночерпательных и гидрометрических работ.

Приволжская гидрометеостанция Куйбышевского управления Гидрометслужбы, явившаяся базой для данных исследований, имеет два рабочих гидроствора: основной створ № 1, расположенный в створе водопоста, где ведутся гидрометрические работы в течение всей межени, и створ № 3, находящийся в 1.4 км выше основного, куда эти работы переносятся во время паводка. Поскольку оба створа имеют в общем сходный характер, данные по динамике бентоса, полученные на верхнем створе, без погрешности могут быть экстраполированы на основной створ.

На обоих створах разбито 12 скоростных вертикалей через каждые 100 м, закрепленных веерными створами при открытом русле и лунками во время ледостава. При постановке судна на вертикаль обычно имели место ошибки в ту или иную сторону. Однако фиксация положения судна от веерного створа с помощью теодолита позволяет точно определить фактическую точку наблюдения.

В качестве основного орудия для сбора материалов служил ковшовый дночерпатель Петерсена с площадью захвата $1/_{10}$ м², утяжеленный че-

тырьмя свинцовыми грузами. Общий вес прибора составлял около 32 кг. На каждой вертикали гидрометрического створа производилась одна выемка дночерпателя. В редких случаях употреблялась малая модель дночерпателя с площадью захвата $\frac{1}{33}$ м² (две выемки). Несмотря на сравнительно небольшой вес, в условиях зимних пониженных скоростей течения он работал вполне удовлетворительно. На каменистых россыпях, примыкающих к левому берегу, результаты получались недостаточно удовлетворительными. Обычно один или несколько камней застревали между щеками дночерпателя и большая часть захваченного грунта вымывалась из прибора, или же дночерпатель приносил отдельные куски «корофиевого» ила. Поэтому лишь некоторые пробы, собранные на каменистых грунтах, могут рассматриваться как количественные.

Грунт во всех случаях описывался визуально на месте. Кроме того, на рыхлых грунтах отбирались пробы для анализа на механический состав ситовым методом. При классификации песчано-гравелистых грунтов были приняты градации по ГОСТ 90004—38: мелкий песок — диаметр частиц 0.1—0.25 мм, средний — 0.25—0.5 мм, крупный и очень крупный — 0.5—2 мм, гравий — 2.20 мм; при оценке характера грунта в целом были приняты следующие характеристики: гравелистый песок — сумма всех частиц крупнее 2 мм — больше 10% по весу, крупный песок — сумма всех частиц крупнее 0.5 мм — больше 50% по весу, средний песок — сумма всех частиц крупнее 0.25 мм — больше 50% по весу (Близняк, 1952, стр. 361).

С сожалением приходится отметить, что гидрометеорологическая служба не имеет в настоящее время удовлетворительного стандартного прибора для исследования влекомых наносов. Между тем влечение наносов, их объем и характер являются весьма существенными экологическими факторами на песчаных грунтах речного русла.

Промывка проб производилась путем многократного отмучивания с процеживанием через сито из мельничного газа № 3 (23).

Для сбора качественных проб применялась ножевая драга с мешком из обыкновенной мешочной ткани.

Вся разборка материала производилась в лаборатории под штативной лупой. Для отделения животных от обрывков корофиевого ила применялась отмывка насыщенным раствором поваренной соли (Вовк, 1948), с последующим внимательным просмотром отмытого остатка грунта. При массовом развитии *Corophium curvispinum* подсчет его производился в навеске с последующим пересчетом на всю пробу. Подсчет мелких представителей псаммофитного биоценоза (*Procaprellus volki*, нематоды, гидры) производился в камере с дном, разделенным на 100 клеток, крест-накрест в 20 клетках, с последующим пересчетом на всю пробу. Взвешивание бентоса производилось на торсионных весах с точностью до 1 мг. Пропапусы и гидры были отобраны из нескольких проб в количестве 400 экз. и взвешены. Этот вес является расчетным во всех других случаях. При характеристике биомассы все весовые данные пересчитаны на 1 м².

С июля 1951 по июль 1954 г. на гидрометрических створах были проведены 32 серии дночерпательных сборов. Дночерпательные работы в большинстве случаев приурочивались к замеру расхода биологического стока. Наблюдения распределялись в течение года в общем равномерно, с несколько большей частотой летом и реже зимой.

Помимо створных работ, дважды, в 1952 и 1953 гг., обследовалось население береговых заструг («закосий») правого берега, а также производились драгировки в зоне каменистых грунтов.

Всего за время исследования взято и обработано 265 дночерпательных и 7 драгажных проб.

В обработке материала приняли участие О. В. Чекановская (олигохеты), Е. И. Лукин (пиявки), С. Г. Лепнева (ручейники). Пользуюсь возможностью принести перечисленным лицам благодарность.

ОБЩИЙ ХАРАКТЕР УЧАСТКА, ГИДРОЛОГИЧЕСКИЙ РЕЖИМ, ГРУНТЫ

Дачно-санаторный поселок им. Фрунзе (Поляна) расположен на левом берегу Волги в самой вершине Самарской луки, огибающей массив Жигулевских гор. По выходе из «Жигулевских ворот» Волга у пос. им. Фрунзе довольно круто сворачивает на юг, подмывая левый горный берег, сложенный известняковыми породами. Эта излучина и поворот русла определяют основные черты гидрологического облика данного участка реки.

Профили обоих створов — основного № 1 и паводочного № 3 — носят асимметричный характер. От левого горного берега дно опускается довольно круто и достигает максимальной глубины на 3—4-й вертикалях створа, т. е. в 350—450 м от левого берега. Здесь проходит стрежень реки. Далее с меньшей крутизной дно постепенно поднимается к правому берегу. Максимальная глубина на створе при наименьшей отметке уровня за время работ составила 9.7 м (22 XI 1951), при наивысшей — 20.7 м (9 V 1953).

Ширина реки в паводок достигает 1100—1200 м. Пойменная терраса заливается только при высоких паводках. В межень ширина реки уменьшается до 700 м.

Распределение скоростей течения на меженном створе соответствует его конфигурации. Основная масса воды проходит по корытообразному стрежню. Здесь на 3-й и 4-й вертикалях створа наблюдаются максимальные скорости течения. Даже при минимальном уровне воды в сентябре 1951 г. средняя скорость течения составляла 0.71—0.72 м/сек. Во время паводка скорости значительно возрастают, достигая при наибольшем за время исследования паводке 1953 г. 1.67—1.69 м/сек. Зимой при закрытом русле средние скорости на стрежне уменьшаются до 0.55—0.56 м/сек.

В левой части створа резкое падение скоростей происходит лишь у самого берега, между урезом и 1-й вертикалью. На 1-й вертикали в межень скорости течения составляют 0.50—0.60 м/сек. и только при минимальном уровне падают до 0.30—0.35 м/сек.

Падение скоростей по створу в его правой половине идет более плавно, однако на 5-й и 6-й вертикалях средняя скорость составляет 0.60—0.80 м/сек. и лишь в отдельных случаях при низких горизонтах — 0.45 м/сек. Далее к берегу скорости затухают, падая до нулевых на правобережных отмелях, где во время межени хорошо выражены береговые заструги.

Во время паводка скорости течения по всему профилю резко возрастают и нивелируются настолько, что разница на стрежневых и на всех прочих вертикалях оказывается весьма незначительной. Так, во время пика паводка 1953 г. средняя скорость на всех 12 вертикалях паводочного створа не была ниже 1.40 м/сек.

В гидрологическом режиме участка существенное значение имели осенние паводки, весьма значительные в 1952 и 1953 гг., когда уровень поднимался выше меженного на 3—4 м. Соответственно в это время возрастали и скорости течения, достигавшие на стрежне в среднем по вертикали 1.20—1.31 м/сек., а на остальных отрезках профиля — 0.80—0.90 м/сек.

Поворот русла Волги выше пос. им. Фрунзе оказывает решающее влияние и на распределение грунтов. Подмываемый Волгой высокий левый берег, сложенный известняковыми породами, непосредственно переходит в русло реки в каменистые грунты, залегающие вдоль берега в виде полосы шириной 250—300 м. Ближе к берегу (1-я вертикаль створа) грунты представляют собой каменистые россыпи, состоящие из камней размером до 30 см в поперечнике и гальки. Между камнями происходит отложение гравия и песка, обломков раковин моллюсков, а также ила. Последний более заметен около самого берега. Таким образом, каменистые грунты как биотоп несут достаточно пестрый характер, хотя всегда преобладающим элементом грунта являются камни.

Ближе к стрежню, между 2-й и 3-й вертикалями створа, грунт представляет собой более или менее ровную известняковую плиту. Дночерпатель здесь оказывался совершенно пустым или приносил ровно обрезанные куски «корофиевого» ила.

Начиная с 4-й вертикали створа по дну реки распространены рыхлые песчано-гравелистые грунты.

На общую картину расположения грунтов в русле реки оказывает влияние сбойный характер течения в этом участке. Паводочные стрежневые струи, ударяясь в левый горный берег, отклоняются по дну вправо и увлекают с собой песчаные частицы, которые отлагаются далее в зоне песков правой части русла. Тот же процесс имеет место и в межень.

На протяжении створа можно встретить самые различные модификации песчано-гравелистого грунта. Непосредственно к каменистому грунту, где скорости течения максимальные, примыкают наиболее крупнозернистые грунты, состоящие из гравия и крупного песка. При максимальных скоростях течения все более мелкие фракции вымываются отсюда. Далее, от стрежня к правому берегу, грунты состоят преимущественно из крупнопесчаных фракций, причем не всегда удается отметить правильную закономерность уменьшения фракций по мере уменьшения глубин и скоростей течения от стрежня к правому берегу. Во всяком случае примесь гравелистых частиц почти всегда составляет 5—10% по весу, а иногда и больше. Нередко среднеспесчаные фракции (0.25—0.5 мм) преобладают на большей скорости течения, и, наоборот, в более спокойных и мелких участках профиля преобладают крупнозернистые фракции (0.5—1.0 мм). Такая пестрота меженного состава песчаных грунтов во многом определяется их перестройкой во время паводка. После падения уровня на дне в какой-то степени стабилизируется то положение, которое сложилось на пике и спаде паводка. Однако русло реки на этом участке носит в общем достаточно устойчивый характер.

При летнем снижении скоростей течения в правой части русла происходит едва заметное заиление песчано-гравелистых грунтов за счет выпадения взвесей из толщи воды. Оно настолько незначительно, что не всегда улавливается при механическом анализе грунтов и обнаруживается лишь визуально по замутнению дночерпательной пробы в тазу во время промывки. Ширина полосы заиления возрастает в течение лета и достигает до 250—300 м по ширине реки, иногда спускаясь до глубины 7 м. То же наблюдается и во время зимней межени. Во время паводка заиление створа нацело смывается. Летнее заиление смывалось осенними паводками. Таким образом, непосредственная преемственность зимних и летних заилений нарушалась.

Из гидрохимических факторов среды существенным для динамики донного населения является растворенный кислород. По данным О. Н. Зи-

миной и других (1957), к концу зимы количество кислорода довольно значительно снижалось. Так, например, 4 IV 1952 оно составляло 4.6—5.1 мл/л (14.7—18.4% насыщения). Названные концентрации кислорода, по-видимому, не являются критическими для речного бентоса, потому что гибели или хотя бы заметного угнетения даже таких реофилов, как гаммариды, в это время замечено не было.

ДОННЫЕ БИОЦЕНОЗЫ

В русле исследуемого участка Волги обнаружены биоценозы трех типов: литореофильный, располагающийся на каменистых грунтах левой части русла, псаммореофильный, населяющий песчано-гравелистые грунты правой части русла, и своеобразная модификация пелореофильного биоценоза на илистых отложениях в правобережных песчаных застругах.

Литореофильный биоценоз на каменистых грунтах

Литореофильный биоценоз занимает полосу шириной приблизительно 250—300 м. Эта полоса у пос. им. Фрунзе тянется вдоль всего участка реки между обоими створами и, судя по характеру левого берега, продолжается вверх — до выхода Воложки Серной, а вниз — до южного края Парка культуры и отдыха им. Горького, т. е. имеет длину около 10 км. Литореофилы населяют грунт непосредственно от самого берега, во всяком случае — с меженных отметок уровня, где уже налицо типичные для них условия — каменистые россыпи, омываемые течением.

За время исследований здесь собраны 42 дночерпательные пробы, из которых 6 — количественные, и проведено 7 драгировок.

Исследователи речного бентоса (Ласточкин, 1936; Неизвестнова-Жадина и Ляхов, 1941) отмечали, что каменистые грунты являются биотопом сложным и многогранным, где микроусловия чрезвычайно разнообразны. Действительно, верхняя и боковая поверхности камней, щелевидные пространства под камнями и между ними, отложения песка и илистых частиц между камнями — все это микробиотопы, различные и по степени непосредственного воздействия течения на животных, и по характеру пищевого материала, и по количеству кислорода. Именно поэтому население каменистых биотопов Волги весьма разнообразно по своему составу.

Дночерпательная методика не может претендовать на раскрытие деталей микрораспределения бионтов. Поэтому о тонкой структуре биоценоза можно судить лишь на основании косвенных данных.

В табл. 1 приводятся данные о встречаемости и количестве важнейших компонентов литореофильного биоценоза, причем для сравнения дано раздельно население каменистых россыпей, распространенных ближе к берегу, и каменистой плиты, залегающей на стрекне реки.

К числу доминирующих форм литореофильного биоценоза в первую очередь должны быть отнесены *Corophium curvispinum*, встреченный во всех пробах, взятых в пределах распространения каменистых грунтов, и личинка *Hydropsyche ornatula*, отсутствовавшая лишь в одной пробе. Характерно чрезвычайное обилие корофиума. В одной из проб его оказалось более 350 тыс. экз. на 1 м², а его среднее обилие составляет около 195 тыс. экз./м². *Hydropsyche* в количественном отношении значительно уступает.

Таблица 1

Количественные показатели литореофильного биоценоза

Название форм	Встречаемость на камени- стых россы- пях, в % (32 пробы)	Встречаемость на камени- стой плите, в % (10 проб)	В целом на каменистых грунтах, в % (42 пробы)	Среднее оби- лие на 1 м² на камени- стых россы- пях, в экз. (6 проб)
<i>Hydra oligactis</i> Pall.	34.4	10.0	31.0	До 500
<i>Nematoda</i>	27.3	—	21.4	*
<i>Oligochaeta</i>	78.1	40.0	69.0	320
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	50.0	50.0	50.0	260
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall. . . .	24.2	30.0	26.2	55
<i>Pontogammarus obesus</i> G. O. S.	93.9	80.0	92.9	2517
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	85.6	60.0	81.0	302
<i>Corophium curvispinum</i> (G. O. S.)	100.0	100.0	100.0	133900
<i>Heptagenia</i> sp.	9.1	—	7.1	Единично.
<i>Hydropsyche ornatula</i> McL. . . .	100.0	90.0	97.6	1700
<i>Tanytarsus sexdentatus</i> Tschern. .	66.7	40.0	61.9	150
<i>Limnochironomus ex gr. nervo-</i> <i>sus</i> Staeg.	57.6	20.0	50.0	135
<i>Polypedilum ex gr. scalaenum</i> Schr.	18.2	—	14.3	Единично.
<i>Cricotopus latidentatus</i> Tschern.	43.4	40.0	42.9	127
<i>Eukiefferiella bicolor</i> Zett. . . .	15.2	—	11.9	*
<i>E. similis</i> Goetgh.	63.6	40.0	59.5	120
<i>Orthocladius ex gr. bathophilus</i> Kieff.	36.4	60.0	42.9	172
<i>Ablabesmyia ex gr. lentiginosa</i> Fries.	43.8	10.0	35.7	58

Примечание. Звездочка показывает, что данная форма в количественных пробах не встречена.

Обе эти формы безусловно являются обитателями наружных поверхностей камней. Первый строит илстые чехлики, образующие в совокупности «корофиевый» ил, сплошным ковром покрывающий камни; второй вооружен крючками на заднем конце тела.

К эпифауне камней относятся также гидры. Их общая встречаемость сравнительно невысока, так как развиваются они только летом. К типичным литореофилам должен быть отнесен также моллюск *Dreissena polymorpha*.

Из личинок тендипедид безусловным литореофилом является *Eukiefferiella similis*. В этом особенно убеждает проба от 4 X 1952, в которой оказался кусок металлического троса. На нем в массе были эти личинки. Адаптивным признаком у них является богатое вооружение всего тела длинными щетинками. Здесь же в огромных количествах оказалась олигохета *Nais bretscheri*. На других грунтах *Eukiefferiella* встречается изредка и единично.

Личинки *Orthocladius ex gr. bathophilus* (встречаемость 42.9%) и *Ablabesmyia ex gr. lentiginosa* (35.7%) также могут быть отнесены к истинно литореофильным формам, так как для других биотопов они не характерны и встречаются изредка и понемногу. Реже на камнях встречаются две формы рода *Tanytarsus*: *ex gr. graegarius* (7.1%) и *ex gr. lauterborni* (4.8%).

К литореофилам, играющим подчиненную роль, следует отнести поденку *Heptagenia* и пиявок *Herpobdella octoculata*, *H. testacea* и *Glossi-*

phonia complanata. Гаммариды представлены в литореофильном комплексе двумя видами — *Pontogammarus obesus* и *Dikerogammarus haemobaphes*, из которых первый преобладает. Они селятся в щелях между и под камнями, а также в углублениях на плоских камнях. По-видимому, *Pontogammarus obesus* — экологически достаточно поливалентная форма, так как, помимо каменистого грунта, он весьма обилен на заиленно-песчаных грунтах, а также нередок на чистых песчано-гравелистых грунтах. *Dikerogammarus haemobaphes* также встречается на этих биотопах, но реже и в меньшем количестве.

Кроме перечисленных выше, на каменистом грунте встречен ряд других личинок тендипедид: *Tanytarsus sexdentatus nervosus* (встречаемость 61.9%), *Limnochironomus ex gr. nervosus* (50.0%), *Cricotopus latidentatus* (42.9%), *Polypedilum ex gr. scalaenum* (14.3%) и *Eukiefferiella bicolor* (15.2%). Примерно с такой же частотой эти личинки встречаются на заиленном песке в правобережной части створа. Очевидно, они являются не столько лито-, сколько пелореофилами, населяющими песчано-иловатые ниши между камнями. На известняковой плите их значительно меньше. В отдельных пробах единичными экземплярами из тендипедид, кроме того, встречены *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Polypedilum sp.*, *P. breviantennatum*, *P. ex gr. pedestre* и *Pentapedilum exetum*.

Олигохеты сравнительно часты в литореофильном комплексе (общая встречаемость 78.1%). Фауна их также состоит из различных по своему экологическому габитусу форм. Типично литореофильные *Naididae* представлены видами *Nais barbata*, *N. behningi* и *N. bretscheri*. Из пелофилов и пелореофилов чаще других встречены *Limnodrilus sp. juv.*, *Tubifex tubifex*, *Peloscoclex ferox*, реже *Tubifex barbatus*, *Limnodrilus newaensis*, *Stylaria lacustris*. Все они, по-видимому, занимают те же песчано-илистые ниши между камнями. Неясной остается экология встреченных лишь на этом биотопе *Dero sp.* и *Edmondiella simplex*.

Нематоды совершенно отсутствуют на каменистой плите и встречены в 27.3% проб с каменистых россыпей.

Моллюск *Viviparus viviparus*, форма чрезвычайно эврибионтная, является постоянным компонентом литореофильного биоценоза. Он встречен в 50% проб со средним обилием в количественных пробах до 260 экз./м². Из *Sphaeriidae*, являющихся в общем пелореофилами, здесь встречаются единичными экземплярами *Sphaerium rivicola* и *S. solidum*, из которых первый чаще.

Таким образом, в литореофильном биоценозе исследуемого участка можно различать во всяком случае два яруса. Один из них, верхний, занимает наружные поверхности камней, омываемых течением. Его составляют: *Corophium curvispinum*, *Hydropsyche ornatula*, *Hydra oligactis*, *Dreissena polymorpha*, *Eukiefferiella similis*, *Orthocladus ex gr. bathophilus*, *Ablabesmyia ex gr. lentiginosa*, *Tanytarsus ex gr. gregarius*, *Tanytarsus ex gr. lauterborni*, *Heptagenia*, *Naididae*, *Hirudinea*. Их следует считать истинными литореофилами. Нижний ярус занимает щели между камнями, где возможны отложения рыхлых грунтов. Здесь обитают *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus obesus*, многие из перечисленных выше тендипедид, ряд тубифицид, нематоды, сферииды, а также *Viviparus*. Этих бионтов следует считать псевдолитореофилами.

Разумеется, между обоими ярусами существует тесная связь и взаимный обмен формами. На каменистых россыпях получают широкое развитие оба яруса, в то время как на известняковой плите преимущественно преобладают формы верхнего яруса.

Весовые данные по литореофильному биоценозу, охватывающие все сезоны года, представлены в табл. 2. Средняя валовая биомасса литореофильного комплекса превышает 400 г/м^2 , что безусловно является для пресных вод цифрой весьма высокой. В отдельных случаях валовая биомасса достигает 1 кг/м^2 .

Три четверти всей биомассы приходится на *Viviparus*, едва ли потребляемых вследствие их размеров волжскими рыбами. Не потребляются рыбами также пиявки. Без *Viviparus* и пиявок средняя биомасса составляет 107.67 г/м^2 , из которых более половины приходится на *Corophium*. Судя по вскрытиям желудков стерляди, он составляет основную массу ее рациона на данном участке реки.

Литореофильный биоценоз в Волге и ее крупных притоках описан рядом авторов. В наиболее чистом виде он выражен в Оке у Новинки (Неизвестнова-Жакина и Ляхов, 1941), хотя субстратом для него там являются не камни, а мергель, в виде ровной плиты или мергелистой «щебенки». При сравнении окского литореофильного биоценоза с таковым у пос. им. Фрунзе заметно меньшее количество в Оке каспийских выходцев — амфипод и дрейссены. Среднее обилие *Corophium* составляет в Оке около 35 тыс. экз./м²; встречаемость *Dikerogammarus haemobaphes* — 38.3%, при среднем обилии 107 экз./м²; *Pontogammarus obesus* отсутствует совершенно; дрейссена встречается изредка и единично. В этом, по-видимому, сказывается отдаленность устьевое участка Оки от Каспия — прародины амфипод и дрейссены. Именно поэтому каспийские выходцы совершенно отсутствовали в составе литореофильного биоценоза верхней Волги (Ласточкин, 1944). Зато *Hydropsyche* в Оке встречается обильнее (в среднем 2521 экз./м²), чем в районе Куйбышева. Любопытно сходство фауны тендипедид. В Оке у Новинки для мергелистого грунта характерны *Cricotopus*, *Limnochironomus* ex gr. *nervosus*, *Eukiefferiella* и *Ablabesmyia* ex gr. *lentigenosa*, которые встречаются также у Куйбышева или представлены здесь викарирующими формами. Не выражена в Волге у пос. им. Фрунзе зона губок, столь характерная для стрелковой полосы Оки у Новинки. Весьма вероятно, что губки вытесняются здесь обильно развивающимся *Corophium*, который населяет тот же субстрат.

В. И. Жакин (1948) указывает литореофильный биоценоз для ряда пунктов Волги между устьем Свияги и Жигулями. По основным компонентам состав биоценоза совпадает. Однако столь характерные для нашего

Таблица 2
Биомасса населения каменистых россыпей

Название форм	Средняя биомасса, в г/м ²	В %	В % без моллюсков и пиявок
<i>Oligochaeta</i>	0.43	0.1	0.4
<i>Hirudinea</i>	2.04	0.5	—
<i>Viviparus</i>	319.95	74.5	—
<i>Gammaridae</i>	19.65	4.6	18.3
<i>Hydropsyche</i>	68.11	15.9	63.3
<i>Tendipedidae</i>	18.67	4.3	17.3
Прочие	0.81	0.2	0.8
Общая биомасса . . .	429.66		

участка *Pontogammarus obesus* и *Dikerogammarus haemobaphes* отсутствовали там совершенно, а *Corophium* характерен для биоценоза только ниже Ундоровских Гор. Слабое развитие амфипод автор объясняет массовой гибелью их во время зимних заморов, катастрофически распространившихся по Волге зимой, предшествовавшей исследованию. Той же причиной следует объяснить отсутствие *Corophium* и в материалах В. В. Исосимова с соавторами (1945), производивших свои исследования в том же 1939 г.

В Волге у Дубовки (Дремкова, 1954) и в Каме у Оханска (Громов, 1953) литореофильный биоценоз сильно искажен песчано-илистыми отложениями — в первом случае и илистыми — во втором. В этих условиях некоторые из литореофилов, *Corophium* и *Hydropsyche*, продолжают сохранять свое доминирующее положение, хотя и развиваются в значительно меньшем количестве.

Интересно проследить за изменениями, которые произошли в литореофильном биоценозе нашего участка в результате заноса каменистых грунтов песком. Администрация санаториев и домов отдыха, расположенных в пос. им. Фрунзе, организовала на спаде паводка 1952 г. намыв искусственного пляжа вдоль левого берега реки в районе меженного створа. Полоса песка покрыла не только берег реки, но распространилась и несколько вглубь, захватив первую вертикаль створа. Через год, на подъеме паводка 1953 г., искусственный пляж оказался нацело смытым и на каменистых грунтах восстановился типичный литореофильный биоценоз. Состав и количество населения этого биотопа приводится в табл. 3, обобщающей данные 9 количественных и 2 качественных проб.

Таблица 3

Количественные показатели литореофильного биоценоза
в условиях заноса песком

Название форм	Естречаемость, в ‰	Среднее обилие на 1 м ²	Средняя биомасса на 1 м ²	
			в г/м ²	в ‰
<i>Oligochaeta</i>	81.8	260	0.30	4.6
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	36.4	12	—	—
<i>Pontogammarus obesus</i> G. O. S.	72.7	238	—	—
<i>P. sarsi</i> Sow.	45.5	56	1.13	17.4
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	45.5	25	—	—
<i>Corophium curvispinum</i> (G. O. S.)	90.9	3312	2.93	45.1
<i>Hydropsyche ornatula</i> McL. . . .	90.9	561	1.99	30.6
<i>Tanytarsus sexdentatus</i> Tschern.	54.5	580	—	—
<i>Limnochironomus</i> ex gr. <i>nervosus</i> Staeg.	36.4	65	—	—
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>breviantennatum</i> Tschern.	27.3	10	—	—
<i>P.</i> ex gr. <i>scalaenum</i> Schr.	36.4	30	0.13	2.0
<i>P. sp.</i>	27.3	27	—	—
<i>Tendipes</i> f. <i>l. reductus</i> Lipina . .	36.4	10	—	—
<i>Cricotopus latidentatus</i> Tschern.	54.5	104	—	—
<i>Eukiefferiella similis</i> Goetgh. . .	36.4	81	—	—
<i>Orthocladius</i> ex gr. <i>bathophilus</i> Kieff.	54.5	65	—	—
Всего биомассы без моллюсков и пиявок	—	—	6.50	—

Корофиум испытывает в условиях заноса песком резкое угнетение. Количество его в десятки раз меньше, чем обычно.

При той же встречаемости в три раза сокращается численность личинок *Hydropsyche*, лишившихся камней как субстрата для прикрепления. В десять раз сокращается обилие *Pontogammarus obesus*. Встречаемость *Dikerogammarus haemobaphes* уменьшается вдвое, а среднее обилие — в 10 раз. Вместе с тем характерно появление псаммореофила *Pontogammarus sarsi*, опережающего по численности *Dikerogammarus haemobaphes*. Почти совершенно исчезли пиявки, значительно сократилось количество вивипар.

Из личинок тендипедид резко возрастают по обилию *Tenytarsus sex-dentatus* — форма пело-(псаммо-)реофильная, а также *Limnochironomus* ex gr. *nervosus* и *Polypedilum* ex gr. *scalaenum*. В отдельных пробах единичными экземплярами обнаружены псаммореофилы *Cryptochironomus: demeijerei* и *macropodus* — и пелореофил *Tendipes* f. l. *reductus*.

Олигохеты на этом биотопе довольно обыкновенны. Встречены они в большинстве проб, но их обилие не превышает такового на каменистых россыпях.

Происходит резкое уменьшение количества биомассы. Биомасса корофиума уменьшается в среднем более чем в 20 раз, *Hydropsyche* — в 9 раз, гаммарид — в 16 раз.

Таким образом, занос песком приводит к катастрофическим изменениям в характере населения каменистых россыпей русла.

Псаммореофильный биоценоз на песчано-гравелистых грунтах

Как указывалось ранее, песчано-гравелистые грунты у пос. им. Фрунзе по механическому составу представляют собой достаточно пеструю картину. Между тем комплекс организмов, населяющих различные модификации песчаных грунтов, в общем сходен во всех случаях.

Псаммореофильный биоценоз испытывает резкие изменения во время паводка. Поэтому его состав и количественные показатели в межень и в паводок рассматриваются отдельно. За весь период исследования на чистых песчано-гравелистых грунтах было собрано 147 полноценных количественных проб, из них в межень — 84 и в паводок — 63. Количественные данные по руководящим формам представлены в табл. 4.

Гидры, развивающиеся чрезвычайно обильно при легком заилении песчаных грунтов, на чистых песках являются компонентом в известной мере случайным. Обычно они встречались единично, во всяком случае — не более десятка в пробе.

Нематоды встречены реже, чем гидры, но в значительно большем количестве. Так же, как и гидры, они весьма обыкновенны при меженных заилениях песчаных грунтов.

Олигохеты *Procladius volki* — наиболее характерный представитель псаммореофильного биоценоза. В отдельных пробах (4 VIII и 14 IX) численность его достигает 20 тыс. экз./м².

Limnodrilus newaensis долгое время считался типичным пелофилом. Однако В. И. Жадин (1948), применив для отбора проб на песчаных грунтах Волги штанговый пневматический дночерпатель, установил, что эта олигохета глубоко зарывается в песок и лишь при заилении, когда кислород в придонном слое расходуется на окисление ила, мигрирует в верхние слои грунта. Таким образом, *L. newaensis* является типичным псаммореофилом. В наших материалах, полученных ковшовым дночерпателем,

Таблица 4

Количественные показатели псаммореофильного биоценоза

Название форм	В межень		В паводок	
	встречаемость, в %	среднее обилие на 1 м ²	встречаемость, в %	среднее обилие на 1 м ²
<i>Hydra oligactis</i> Pall.	21.4	35	11.1	21
<i>Nematodes</i>	16.7	321	4.8	60
<i>Propappus volki</i> Mich.	100.0	5040	52.4	1266
<i>Limnodrilus newaensis</i> Mich. . .	11.9	55	6.4	18
<i>Pontogammarus sarsi</i> Sow. . . .	21.4	18	Единично, в 1 пробе.	22
<i>P. obesus</i> G. O. S.	40.5	193		
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	19.0	22	Единично, в 1 пробе.	28
<i>Corophium curvispinum</i> G. O. S.	44.0	162		
<i>Hydropsyche ornatula</i> McL. . .	27.4	29	Единично, в 1 пробе.	—
<i>Tanytarsus sexdentatus</i> Tschern.	19.0	147		
<i>Cryptochironomus demeijerei</i> Krus.	85.7	224	—	—
<i>C. macropodus</i> Ljachov.	14.3	19	7.9	18
<i>C. ra</i> Ulom.	9.5	14	—	—
<i>C. rolli</i> Kirp.	8.3	19	—	—
<i>C. zabolotzkii</i> Goethg.	4.8	30	—	—

он на чистых грунтах встречен нечасто — лишь в десятой части проб, при среднем обилии 55 экз./м².

Гаммариды на песчаных грунтах представлены тремя видами: *Pontogammarus sarsi*, *P. obesus*, *Dikerogammarus haemobaphes*, — причем общепризнанный псаммореофил *Pontogammarus sarsi* далеко не преобладает. Гораздо чаще встречается и более обилен *Pontogammarus obesus*, в то время как *Dikerogammarus* встречается приблизительно с той же частотой и обилием, что и *Pontogammarus sarsi*.

Из личинок тендипедид безусловно доминирующее положение занимает псаммореофильная форма *Cryptochironomus demeijerei*, обнаруженная в подавляющем большинстве проб со средним обилием более 200 экз./м². Эта форма отличается стройным вытянутым телом, сильно развитыми антеннами и столь же хорошо адаптирована к обитанию на крупнозернистых грунтах, как и *Cryptochironomus macropodus* (Ляхов, 1941). Эта последняя на нашем участке уступает количественно массовой *Cryptochironomus demeijerei*. Реже встречены остальные псаммореофилы — *Cryptochironomus rolli*, *C. zabolotzkii* и *C. ra*.

Кроме псаммореофилов, из рода *Cryptochironomus* сравнительно нередко встречается *Tanytarsus sexdentatus*.

В немногих пробах обнаружено еще несколько форм тендипедид. Характерные для других биотопов, здесь они встречаются обычно единичными экземплярами в виде своеобразного «прилова». Из литореофилов — это *Orthocladus* ex gr. *bathophilus* и *Eukiefferiella similis*, из пелореофилов и пелофилов — *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *C.* ex gr. *fuscinus*, *Endochironomus* ex gr. *tendens*, *Limnochironomus* ex gr. *nervosus*,

Polypedilum ex gr. *nubeculosum*, *Cricotopus* ex gr. *latidentatus*, *Eukiefferiella* *bicolor*.

«Приловом» на песчаных грунтах служат и ювенильные особи *Corophium* и *Hydropsyche*. Чаше они встречаются в зоне, непосредственно примыкающей к каменистым россыпям.

Из нимф поденок на песчано-гравелистых грунтах изредка встречаются *Amethropus catoni* — форма, явно приверженная к песчаным грунтам, ювенильные экземпляры *Polymitarcys virgo*, вынесенные с глинистых биотопов, и *Heptagenia* sp.

Из моллюсков на этом биотопе несколько раз найдена лишь дрейссена в виде молодых особей, прикрепленных биссусом к гравелистым частицам грунта. Из пиявок единично встречены *Piscicola geometra* и *Herpobdella* sp., из личинок двукрылых — *Culicoides*.

Во время паводка в псаммореофильном биоценозе стрелгия наступают резкие изменения, так как под действием резко увеличивающейся динамической силы потока песчано-гравелистые грунты размываются и переходят во влекомое состояние. Поэтому встречаемость и обилие всех компонентов биоценоза, как видно из табл. 4, уменьшаются во время паводка в несколько раз.

Данные по биомассе населения песчаных грунтов представлены в табл. 5.

Таблица 5

Средняя биомасса псаммореофильного биоценоза в межень

Название форм	1951—1952 гг.		1952—1953 гг.		1953—1954 гг.		За весь период исследований	
	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %
<i>Propappus volki</i>	0.23	13.1	0.17	20.7	0.29	65.9	0.23	25.0
<i>Limnodrilus newaensis</i>	0.21	11.9	0.08	9.4	0.05	11.4	0.10	10.9
<i>Gammaridae</i>	1.0	56.8	0.43	52.4	0.07	15.9	0.44	47.8
<i>Corophium</i>	0.10	5.7	0.05	6.1	0.01	2.3	0.05	5.4
<i>Hydropsyche</i>	0.09	5.1	0.01	1.2	—	—	0.03	3.3
<i>Tendipedidae</i>	0.06	3.4	0.06	7.3	0.02	4.5	0.04	4.3
Прочие	0.07	4.0	0.02	2.4	—	—	0.03	3.3
Всего	1.76		0.82		0.44		0.92	

Вследствие малых размеров большинства псаммореофилов их биомасса весьма незначительна. Половина ее приходится на гаммарид. Заметную роль играют олигохеты — *P. volki* и *L. newaensis*, когда последний находится в поверхностных слоях грунта. Доля остальных компонентов ничтожна.

Величина биомассы заметно меняется по годам, причем за три года исследований наблюдается последовательное значительное ее сокращение. По сравнению с первым годом исследования в 1952 г. она в среднем уменьшилась в два раза, в 1953 г. — в четыре раза.

Песчаные грунты вместе с псаммореофильным биоценозом широко распространены в Волге и ее крупных притоках. Поэтому описания псаммореофильного биоценоза даются рядом авторов.

Во всех случаях *Proarrapus volki* характеризуется как обязательный, постоянный и самый многочисленный компонент биоценоза. Не совсем ясной остается роль этой олигохеты в Каме. В. В. Громов в своей работе, посвященной донной фауне Камы (1953), к сожалению, не привел данных по видовому составу олигохет, населяющих чистые пески, хотя указывает, что *P. volki* встречен в Каме в количествах до 8000 экз./м².

Обычным, хотя и нечастым, обитателем чистых песков является *Limnodrilus newaensis*. Лишь на тех участках Волги, где чистые пески подвергаются значительному меженному заилению, как например в Волге у Дубовки (Дремкова, 1954), встречаемость его повышается до 50%.

Из гаммарид *Pontogammarus sarsi* как постоянный компонент биоценоза указывается всеми авторами, исследовавшими донное население Волги, Камы и Оки. Однако чем ближе к Каспию, тем фауна гаммарид на песчаных грунтах становится разнообразнее и обильнее. Так, в Волге у Дубовки П. П. Дремкова (1954) на различных песчаных участках обнаружила *Pontogammarus sarsi* в 62—73% проб, *P. obesus* — в 75—82%, *Dikergammarus haemobaphes* — в 57—79%. Таким образом, в нижних участках Волги песчаные грунты насыщены гаммаридами разнообразнее и обильнее, чем в верхних участках бассейна.

Теми же причинами следует объяснить достаточно высокую численность *Pontogammarus obesus*, и на нашем участке отесняющего на второй план типичного псаммореофила.

Повсеместно в Волге и ее притоках характерными на песчаных грунтах являются псаммореофильные личинки рода *Cryptochironomus*. Однако в различных участках преобладают различные виды. На крупных песках Ревяжского переката в Волге выше Горького (Ляхов, 1941) обнаружена личинка *C. macropodus*, впервые здесь описанная. На среднем и крупном песке в районе Казани (Курбангалиева, 1950) доминирует *C. rolli*; в Каме у Оханска (Громов, 1953) на среднем песке обнаружена *C. zabolotzkii*, на крупном песке — *C. demeijerei*; в Волге у Дубовки (Дремкова, 1954) на среднем и мелком песке, заиленном в межень — *C. zabolotzkii*.

Сопоставление всех этих данных позволяет выделить из псаммореофильных тендипедид две формы: *C. demeijerei* и *C. macropodus*, ярко адаптированные к обитанию на грубых и крупнозернистых песках, приуроченных к стрежневым участкам реки с быстрым течением. Обе они обладают стройным, вытянутым, весьма подвижным телом и хорошо развитым осязательным аппаратом. *C. rolli* и *C. zabolotzkii* приурочены к более мягким условиям — среднему и мелкому песку при более умеренном течении. Экологический габитус *C. ga*, формы сравнительно редкой, остается пока неясным.

Вместе с тем при анализе распределения тендипедид необходимо считаться с экологией их воздушных стадий. Весьма вероятно, что размещение некоторых личинок по водоемам определяется не только условиями водной среды, но и соответствием окружающей местности экологическим требованиям со стороны имаго. К сожалению, экология воздушных стадий тендипедид до настоящего времени остается почти совершенно неизученной.

Приблизительно с конца июля в первой части створа происходит выпадение на дно органических взвесей поверх песчано-гравелистых грунтов. Несмотря на эфемерность биотопа, на нем формируется своеобразное население, заметно отличающееся от населения чистых песчано-гравелистых грунтов.

В табл. 6 обобщаются данные 22 проб, собранных на заиленных грунтах. Большинство из них относится к летне-осеннему периоду, и лишь 3 взяты зимой.

Таблица 6

Количественные показатели псаммореофильного биоценоза в условиях меженного заиления

Название форм	Встречаемость, в %	Среднее обилие на 1 м ²
<i>Hydra oligactis</i> Pall.	86.4	2530
<i>Nematodes</i>	62.7	754
<i>Propappus volki</i>	95.5	3560
<i>Limnodrilus newaensis</i>	72.7	69
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	36.7	170
<i>Pontogammarus sarsi</i> Sow.	9.1	40
<i>P. obesus</i> G. O. S.	90.9	489
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	59.1	61
<i>Corophium curvispinum</i> (G. O. S.)	63.6	131
<i>Ordella</i> sp.	18.2	10
<i>Hydropsyche ornatula</i> McL.	31.8	57
<i>Tanytarsus sexdentatus</i> (Tschern.)	36.4	94
<i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> Kieff.	40.9	21
<i>C. demeijerei</i> Krus.	54.5	72
<i>C. ex gr. fuscimanus</i> Kieff.	22.7	36
<i>C. macropodus</i> Ljachov.	Единично в одной пробе.	—
<i>C. ra</i> Ulom.	13.6	10
<i>C. rollei</i> Kirp.	9.1	15
<i>Limnochironomus ex gr. nervosus</i> Staeg.	31.8	26
<i>Polypedilum ex gr. convictum</i> Walk.	9.1	25
<i>P. ex gr. nubeculosum</i> Mg.	13.6	13
<i>P. ex gr. scalaenum</i> Schr.	18.2	40
<i>P. sp.</i>	13.6	30
<i>Tendipes f. l. reductus</i> Lipina	9.1	10
<i>Cricotopus latidentatus</i> Tschern.	59.1	660
<i>Eukiefferiella bicolor</i> Zett.	22.7	42

Руководящий псаммореофил *Propappus volki* обнаружен почти во всех пробах, однако среднее обилие его в 1¹/₂ раза меньше, чем на чистых грунтах стрежня. Таким образом, он испытывает заметное угнетение при оседании илистых частиц. В гораздо большей степени заиление отражается на псаммореофильной личинке *Cryptochironomus demeijerei*, которая обнаружена лишь в половине проб со средним обилием в три раза меньшим, чем на чистых песках. Ведущее положение в этих условиях занимает *Limnodrilus newaensis*.

Вместе с тем при заилении песка появляется целый ряд пелореофилов из личинок тендипедид: *Tanytarsus sexdentatus*, *Cryptochironomus ex gr. defectus*, *Limnochironomus ex gr. nervosus*, *Polypedilum ex gr. convictum*, *P. ex gr. nubeculosum*, *P. ex gr. scalaenum*, *Tendipes f. l. reductus*, *Cricotopus latidentatus*, *Eukiefferiella bicolor*. Все они, за исключением *Cricotopus latidentatus*, встречаются нечасто и понемногу.

Чрезвычайно своеобразным и постоянным компонентом этого комплекса являются гидры, развивающиеся в огромном количестве. Субстратом для них могут служить крупнопесчаные и гравелистые частицы грунта.

Что касается прочих экологических условий, то они должны быть для гидр вполне благоприятны — речная вода достаточно аэрирована, а микробентос и придонный планктон представляют им обильную пищу. Заметим, что при содержании в аквариуме гидры охотно питались пропавшими.

Столь же обычным компонентом этого биоценоза являются нематоды, достигающие весьма значительной численности — в среднем 750 экз./м².

Из гаммарид в условиях заиления *Pontogammarus obesus* явно преобладает, что заставляет рассматривать его как форму пелореофильную и во всяком случае — эвритопную. *Dikerogammarus haemobaphes* количественно значительно уступает. Псаммореофильный *Pontogammarus sarsi* сходит почти на нет.

Довольно постоянным компонентом населения заиленных песков является олигохета *Stylaria lacustris*.

Из поделок на заиленных биотопах появляются нимфы *Ordella*.

Данные по биомассе населения заиленного песка показаны в табл. 7. Биомасса здесь выше, чем на чистом песке. Это увеличение обусловливается значительным развитием гаммарид, миграцией из глубинных слоев песка *Limnodrilus newaensis*, появлением *Stylaria lacustris* и пышным развитием гидр.

Таблица 7

Средняя биомасса псаммореофильного биоценоза в условиях заиления

Название форм	1951—1952 гг.		1952—1953 гг.		1953—1954 гг.		За весь период исследования	
	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %	в г/м ²	в %
<i>Hydra</i>	0.38	7.0	9.22	6.3	—	—	0.21	6.3
<i>Propappus volki</i>	0.16	3.0	0.15	4.6	0.32	31.4	0.19	5.7
<i>Oligochaeta</i>	0.91	16.9	0.67	20.7	0.09	8.8	0.60	18.0
<i>Gammaridae</i>	3.19	59.2	1.85	57.3	1.93	57.8	1.93	58.0
<i>Corophium</i>	0.09	1.7	0.04	1.2	—	—	0.05	1.5
<i>Tendipedidae</i>	0.03	0.6	0.19	5.9	0.02	2.0	0.10	3.0
Прочие	0.63	11.7	0.11	3.3	—	—	0.25	7.5
Всего	5.39		3.23		1.02		3.33	

Переходная зона

Итак, оба основные биотопа русла — каменистые россыпи и песчано-гравелистые грунты — чрезвычайно заселены специфическими биоценозами, сочлены которых высоко адаптированы к условиям существования. Значительный интерес представляет пограничная зона между этими биоценозами, где вследствие меняющихся в течение года скоростей течения происходит то намыв песчаных грунтов, то их размыв. Такая зона была обнаружена при исследованиях бентоса в нижнем участке Оки (Неизвестнова-Жакина и Ляхов, 1941).

На протяжении трех лет исследования переходная зона обнаружена всего 11 раз в 3-й и 4-й вертикалях меженного и 2-й и 3-й вертикалях паводочного створов. Грунт в таких случаях состоит из окатанной гальки,

гравия, отдельных голых камней, или же дночерпатель приходил без грунта, так как на дне залегает голая плита, с которой нацело смыт песок. В 6 случаях из 11 пробы совершенно не содержали фауны. В остальных встречены следующие формы: *Pontogammarus obesus* — трижды, до 16 экз. в пробе, *Corophium*, *Hydropsyche* — трижды, единично, *Cryptochironomus demeijeri* — дважды, до 28 экз. в пробе, *Propappus volki* — один раз, в количестве 12 экз., *Orthocladius* ex gr. *bathophilus* — единично в двух пробах, *Hydra*, *Viviparus*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Heptagenia*, *Eukiefferiella bicolor* — единично в одной пробе.

Приведенные данные свидетельствуют о крайней бедности фауны в переходной зоне.

Пелореофильный биоценоз на иловых отложениях береговых заструг

С установлением межи вдоль правого песчаного берега образуются характерные для больших рек дюнообразные заструги, или косы, располагающиеся под некоторым углом к линии берега, отклоняясь вниз под действием течения. В межкосьях происходит отложение илистых частиц, а образующийся наилок, толщина которого иногда может быть значительной, является местом обитания численно богатого населения.

Береговые заструги исследовались в июле 1952 г. и несколько подробнее — в августе 1953 г.

В 1953 г. поперек межкосья были сделаны два параллельных разреза, один ближе к вершине (пробы 2, 3, 4), другой — возле выхода межкосья в реку (пробы 5, 6, 7).

Как показывает табл. 8 фауна межкосий состоит преимущественно из личинок тендипедид, среди которых доминируют *Tendipes cingulatus* и *Procladius*. Помимо них, встречены *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*, *Polypedilum* ex gr. *nubeculosum* и ряд других. Весь этот комплекс носит пелореофильный и даже пелофильный характер.

Таблица 8

Население правобережных заструг, в экз./м²

Название форм	№ пробы					
	2	3	4	5	6	7
	глубина, в м					
	0.40	0.40	0.10	1.00	1.05	0.10
	наилок поверх песка	наилок поверх песка	тонкий наилок поверх песка	толстый слой ила поверх песка	наилок поверх песка	чистый песок
<i>Tendipes cingulatus</i> Mg. .	957	2409	792	6402	3465	561
<i>Procladius</i>	5082	2970	1089	5280	10032	231
<i>Polypedilum</i> ex gr. <i>nubeculosum</i> Mg.	528	66	—	99	660	—
<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>gregarius</i> Kieff.	33	561	—	1287	264	—
Другие <i>Tendipedidae</i> . . .	66	132	132	165	231	66
Прочие организмы	132	66	—	330	33	165
Всего	6798	6204	2013	13563	14685	1023
Биомасса на 1 м ² .	6.53	3.99	2.31	6.67	13.23	1.09

Личинки тендипедид появляются на этом биотопе за счет откладки яиц в прибрежной полосе взрослыми насекомыми в течение данного вегетационного сезона. В этом убеждает возрастной состав личинок, так как популяция в августе состоит из личинок младших возрастов, биомасса которых при столь значительном количестве особей сравнительно невелика.

В предыдущем, 1952 г. подобные сборы были произведены тремя неделями раньше. При том же видовом составе численность населения меньше: на чистом песке — 625 экз./м², на заиленном — 2000—2500 экз./м². Таким образом, в течение лета по мере развития кос идет постепенное нарастающее заселение межкосий насекомыми с воздуха.

Примесь первичноводной фауны в межкосьях весьма незначительна. Единичными экземплярами здесь найдены гидры, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Procladius volki*, *Pontogammarus sarsi* и *P. obesus*.

Количественные показатели фауны в межкосьях находятся в прямой корреляции с толщиной наилка. В наиболее глубокой и заиленной точке нижнего профиля (профиль 6) население почти в 15 раз обильнее, чем на чистом песке (профиль 7). Вместе с тем заметен нарастающий градиент по продольной оси межкосья по направлению от его вершины к открытому руслу.

Население береговых заструг ранее исследовалось на нижней Оке (Неизвестнова-Жакина и Ляхов, 1941) и в верхней Волге (Ласточкин, 1944).

Общая картина распределения макрофауны в межкосьях Оки сходна с таковой на нашем участке. Однако развивающиеся в Оке в массовом количестве *Tendipes f. l. reductus* и *Tanytarsus ex gr. mancus* заменяются в Волге викарирующими *Tendipes cingulatus* и *Tanytarsus ex gr. gregarius*; руководящее положение в Волге занимает *Procladius*, встречаемый в Оке только на предкосье; совершенно отсутствуют в Волге *Procladius bathyphila*, зато встречаются морфологические близкие друг к другу *Cryptochironomus ex gr. anomalus* и *C. ex gr. conjugens*. Причины этих отличий следует искать не столько в экологии личинок, сколько в экологии воздушной стадии. Что касается первичноводных животных, то в Волге численность их значительно меньше, чем в Оке. В этом отношении население наших заструг весьма резко отличается от такового верхней Волги, где олигохеты и нематоды (*Potamodrilus*, *Procladius* и *Dorylaimus*) занимают преобладающее положение, развиваясь в огромном количестве.

Столь резкое обеднение первичноводной фауны в наших застрадах может зависеть от меньшей связи их с руслом реки. Заструги здесь глубоко врезаются в берег и сообщаются с рекой сравнительно узкими проливами. Поэтому заселение их первичноводными животными за счет реки затруднено.

ДИНАМИКА НАСЕЛЕНИЯ НА ПЕСЧАНО-ГРАВЕЛИСТЫХ ГРУНТАХ

Систематические исследования бентоса на гидрометрических створах в течение трех лет позволяют подробно проследить его изменения в зависимости от условий среды (характер грунтов, скорость течения, температура воды) на рыхлых грунтах участка. О каменистых грунтах можно лишь сказать, что на литореофильный комплекс паводок не оказывает такого разрушающего воздействия, как на население рыхлых грунтов.

Стабильность литореофильного биоценоза характеризует табл. 9,

в которой приведены показатели шести количественных проб, взятых в зоне камней.

Из таблицы видно, что численность и биомасса в паводок выражаются в общем цифрами того же порядка, что в остальные сезоны года. Некоторое снижение показателей объясняется обычным в пресных водах умеренных широт снижением численности бентонтов к вскрытию водоема. В соответствии с этим наиболее высокие показатели дают осенние пробы.

Динамика гидрологических факторов и основных биотопов с их биоценозами на исследуемых створах представлена в виде хронограмм, в которых створы — меженный и паводочный — развернуты во времени. Хронограммы даются по отдельным годам исследований — с начала летней межени и до конца паводка следующего календарного года. Изменения численности важнейших компонентов псаммореофильного биоценоза показаны в табл. 10.

Псаммореофильный биоценоз с начала межени, т. е. к началу июля, обычно полностью сформирован. Примесь пелореофилов в это время незначительна. Далее при оптимальных летних температурах воды активно идет воспроизводство первичноводных гидробионтов. Численность *Procladius volki* нарастает и достигает максимума в августе—начале сентября. Нарастает также и численность гаммарид. Вылет имаго *Cryptochironomus demerejevi* происходит в августе, когда на русловых биотопах наблюдаются минимальные количества их личинок.

Комплекс форм, развивающийся на меженном заилении правобережья, носит в общем пелореофильный характер. Источником появления в бентосе гидр и нематод является толща водного потока, где в паводок и в период, непосредственно следующий за ним, количество их весьма значительно. *Stylaria lacustris* нередко встречается летом во влекомом состоянии. Находя благоприятные условия существования на заилении, она оседает. Что же касается личинок тендипедид, то, по-видимому, основным источником их появления служит откладка яиц взрослыми насекомыми на поверхность реки в прибрежье и снос пелофилов течением.

Осенние паводки разрушают заиление, а вместе с ним и пелореофильный комплекс, как это имело место на Тетюшском плесе Волги (Аристовская, 1945). Если псаммореофилы, хорошо адаптированные к обитанию на песках, при наличии течения сохраняются, то пелофильные формы вымываются и переносятся на нижележащие участки реки. Гидры отмирают осенью естественным путем. Таким образом, при значительных осенних паводках к началу ледостава по всему створу распространяется чистый песок с псаммореофильным биоценозом.

После ледостава вновь начинается выпадение взвесей в виде наилка поверх песка. Однако в связи с ослаблением жизнедеятельности планктона и общим понижением мутности воды степень заиления в зимний период значительно более слабая, чем летом. В условиях закрытого русла един-

Таблица 9

Численность и биомасса бентоса на 1 м² в зоне камней (без моллюсков)

Дата сбора материала	Вертикаль	Численность, в тыс.	Биомасса, в г
14 VIII 1951	1-я	36.6	34.6
14 IX 1951	1-я	316.6	361.1
4 X 1952	1-я	18.0	18.6
4 X 1952	2-я	353.7	273.5
29 IV 1953	1-я	49.9	85.3
9 V 1953	1-я	21.4	59.2
В среднем .		132.7	138.7
В среднем в паводочных пробах . . .		35.6	72.2

Таблица 10

Среднее количество на 1 м² массовых форм песчаных грунтов по сериям наблюдений

№ серии наблюдений («расходов»)	Дата	Температура воды, в °	Количество проб	Proprappus volki Mich.	Cryptochi- ronomus demeijerei Krus.	Gammaridae
1951 г.						
1/36	4 VII	20.9	4	4040	150	1028
2/40	14 VIII	22.1	5	5570	115	166
3/43	14 IX	14.0	5	11650	277	566
4/45	4 X	7.8	4	6610	482	758
1952 г.						
7/2	17 I	0.0	5	2900	235	124
8/10	2 IV	0.0	3	1780	593	—
10/17	21 V	10.4	8	520	49	—
11/27	27 VI	22.0	9	800	70	—
12/32	9 VII	21.8	7	930	185	10
126/36	4 VIII	22.4	5	3250	16	74
12в/38	23 VIII	19.1	6	3830	618	240
13/39	5 IX	14.9	5	4850	395	402
14/42	4 X	10.3	5	4480	72	308
16/48	22 XII	0.0	5	6110	195	8
1953 г.						
18/9	27 III	0.0	5	2480	732	8
19/15	29 IV	7.2	8	12	24	2
20/17	9 V	10.6	7	7	39	2
21/27	5 VI	16.7	9	30	188	—
21а/31	12 VI	20.2	9	660	360	Единично.
21б/34	24 VI	21.5	7	1870	219	»
22/36	4 VII	19.8	4	8260	134	»
23/40	4 VIII	24.8	5	15250	10	»
23а/42	25 VIII	21.0	5	8750	103	46
24/44	21 IX	11.4	6	3910	18	85
25/48	16 X	6.2	8	900	10	Единично.
27/53	21 XII	0.0	4	8350	—	»
1954 г.						
28/9	26 III	0.0	5	2490	262	»
29б/15	8 V	9.7	5	4	32	—
30а/18	22 V	13.4	4	2	2	Единично.
31/27	17 VI	20.4	2	4300	37	—

ственным источником появления здесь пелофилов является снос их течением с вышележащих заиленных участков реки. Поэтому пелофилы представлены зимой значительно слабее, чем летом.

Как указывалось ранее, псаммореофильный биоценоз во время паводка испытывает значительную перестройку, выражающуюся в резком его обеднении. Численность *Proarrapus volki*, как видно из табл. 10, в отдель-

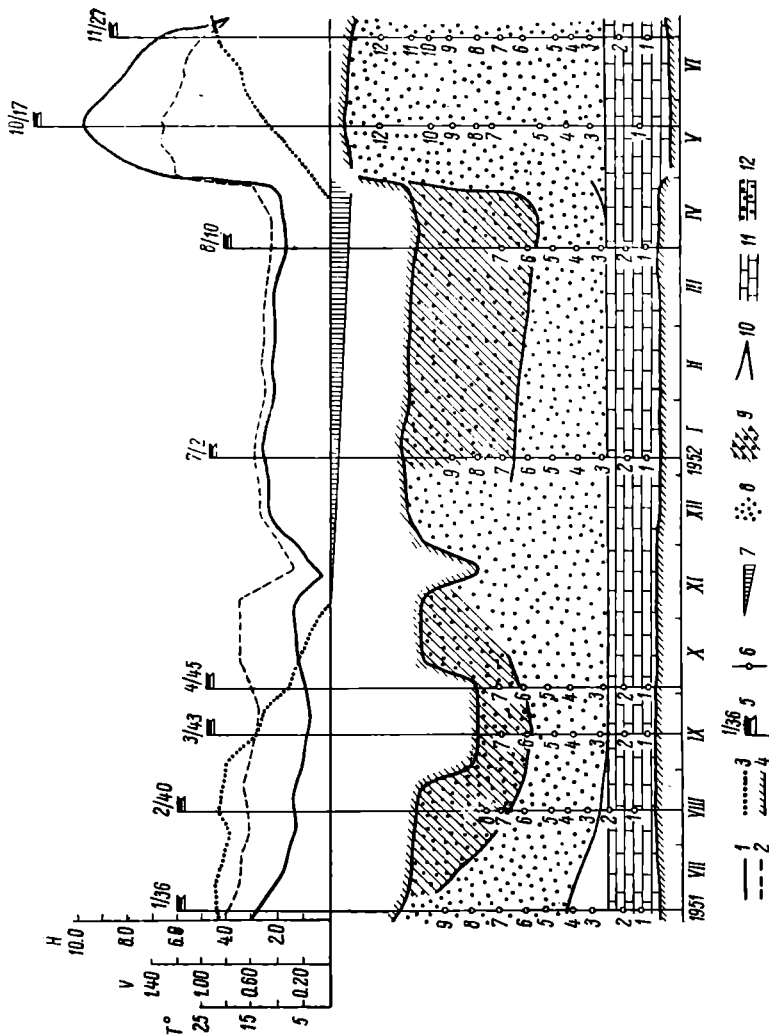


Рис. 1. Биогидрологическая хронограмма гидростворов за первый год исследования; меженный период — на створе № 1, паводочный — на створе № 3.

1 — уровень воды (H) в м; 2 — средняя скорость течения по створу (V) в м/сек.; 3 — температура воды (T°); 4 — береговой урез; 5 — серия наблюдений («расходы»); 6 — вертикали; 7 — ледовый покров; 8 — чистые песчано-гравелистые грунты с псаммореофильным биоценозом; 9 — заиленные на песчано-гравелистых грунтах; 10 — переходная зона; 11 — каменистые грунты с литореофильным биоценозом; 12 — искусственно намытый песок поверх каменистого грунта.

ные годы падает почти до нуля, количество личинок *Cryptochironomus deimeijerei* и других псаммореофилов также очень резко снижается. Что касается временных обитателей песка из лито- и пелореофилов, то они исчезают из бентоса совершенно. Если исчезновение последних обусловливается вымыванием их из грунта и переходом во взвешенное и влекомое состояние, то судьба псаммореофилов требует специального обсуждения.

В отдельной работе, посвященной сносу донных организмов, будет показано, что *Proarrapus volki* отсутствует во время паводка в толще воды

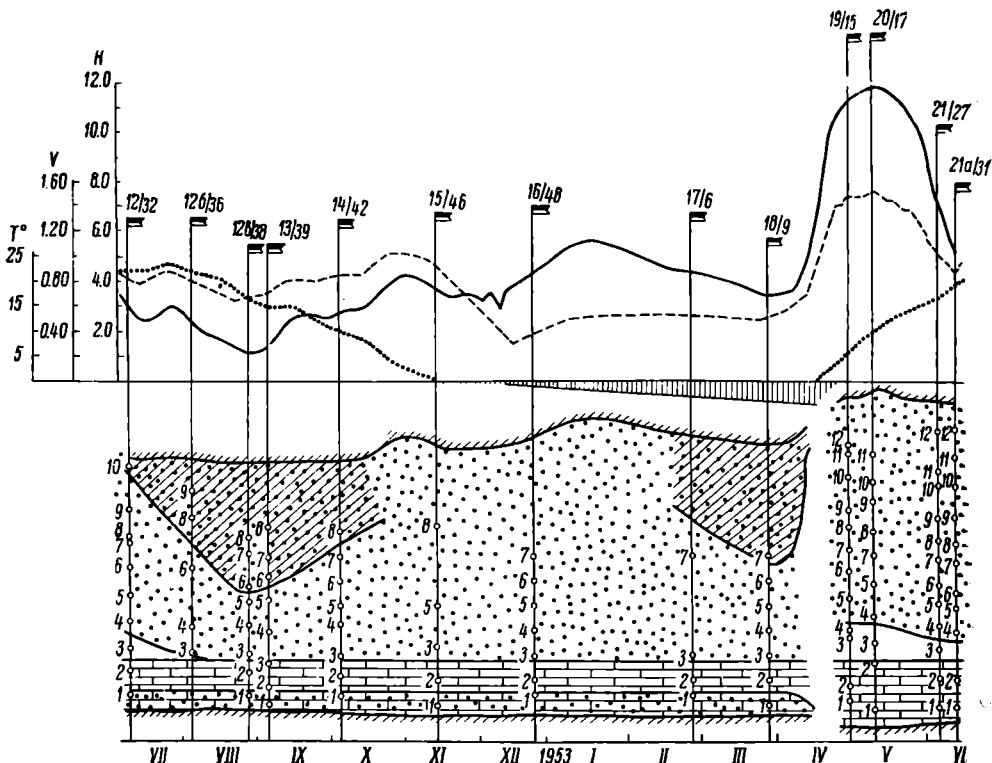


Рис. 2. Биогидрологическая хронограмма гидростворов за второй год исследования.
Обозначения те же, что на рис. 1.

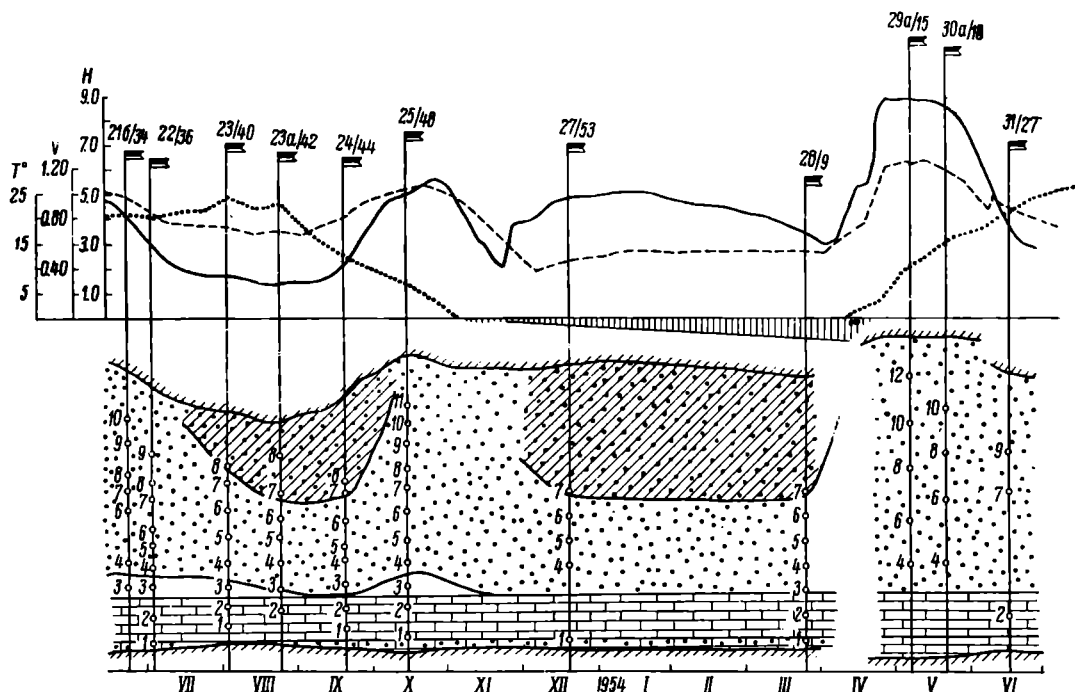


Рис. 3. Биогидрологическая хронограмма гидростворов за третий год исследования.
Обозначения те же, что на рис. 1.

и в очень малой степени сносится вместе с влекомым песком. Отсюда естественно предположить, что с началом паводка вместе с увеличением массы влекомых наносов большая часть популяции *P. volki* покидает поверхностные слои песка и уходит вглубь. Поскольку дночерпатель Петерсена захватывает лишь поверхностные слои грунта, пропалпус в это время в дночерпательных пробах отсутствует. С окончанием паводка псаммореофилы вновь выходят в поверхностные слои грунта. Характерно с этой точки зрения протекает количественный рост популяции пропалпуса на спаде паводка 1953 г. Так, 5 VI среднее количество его составляло 30 экз./м², 24 VI — 1870 экз./м², а 4 VII — уже 8260 экз./м². Во время паводка 1954 г. наблюдалось аналогичное явление: 22 V пропалпус в поверхностных слоях грунта практически отсутствовал, а 17 VI его среднее обилие составляло уже 43 000 экз./м². Биология размножения *P. volki* остается до настоящего времени неизученной. Однако с уверенностью можно считать, что темпы размножения этой олигохеты не столь высоки, чтобы за промежуток времени менее месяца количественное нарастание популяции шло в сто- или даже тысячекратной прогрессии.

В этом отношении еще более убедительными являются данные по динамике популяции пропалпуса во время осеннего паводка и ледостава 1953 г., когда при температуре воды, приближающейся к 0°, размножение червей вообще исключается. Если в межень этого года среднее обилие червей в разные месяцы составляло 8—15 тыс. экз./м², то в начале осеннего паводка оно сокращается до 3900 экз./м², а незадолго до пика осеннего паводка падает до 900 экз./м². Позднее численность популяции восстанавливалась, и зимой (12 XII) среднее обилие червей составляло 8350 экз./м².

Аналогичная картина наблюдается в динамике популяции личинок *Cryptochironomus demeijerei*. Во время паводка количество их уменьшается в десятки раз. Во влекомом и взвешенном состоянии личинки во время паводка также встречаются сравнительно редко. Вместе с тем в течение июля, задолго до окукливания и вылета, популяция личинок количественно восстанавливается. То же имело место и во время осеннего паводка (табл. 10).

Таким образом, к адаптивным признакам псаммореофилов *Proparvus volki* и *Cryptochironomus demeijerei* (а также, может быть, и других псаммореофильных личинок этого рода) следует добавить их способность во время интенсивного движения влекомых наносов перемещаться в более глубокие слои грунта, не захваченные влекущей силой песка.

Зимой численность личинки *Cryptochironomus demeijerei* на стрекневых вертикалях створа иногда резко возрастает, значительно перекрывая таковую в остальные сезоны года. Причиной этого, по-видимому, является перемещение подрастающих личинок из прибрежья на середину реки, как это было установлено в районе г. Горького А. Ф. Гунько (1955).

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1945. Динамика бентоса Тетюшского плёса р. Волги и ее связь с гидрологическим режимом. Тр. Общ. естествоисп. при Каз. гос. ун-в., т. VII, в. 1—2.
- Близняк Е. В. 1952. Водные исследования. Изд. Мпн. речн. фл. СССР, М.
- Вовк Ф. И. 1948. Отборка проб зообентоса соляным раствором. Сб. «Задачи научно-исследовательских организаций в IV пятилетке в области развития рыбного хозяйства Сибири», Новосибирск.
- Громов В. В. 1953. Донная фауна р. Камы, ее годовая динамика и изменение под влиянием загрязнения. Автореф. дисс. Пермь.

- Г у н ь к о А. Ф. 1955. Донная фауна р. Волги на участке строительства Горьковской ГЭС. Автореферат дисс., М.
- Д р е м к о в а П. П. 1954. Донная фауна р. Волги в районе строительства Сталинградской ГЭС и роль в ней бокоплавов. Автореферат дисс. М.
- Ж а д и н В. И. 1948. Донная фауна Волги от Свиаги до Жигулей и ее возможные изменения. Тр. ЗИН АН СССР, т. VIII, в. 3.
- З и м и н а О. Н., Нат. Н. Колосова, Н. Н. Колосова, Е. Г. Стяжкина. 1957. Зимний гидрохимический режим Волги в районе г. Куйбышева. Тр. Куйбышевск. мед. инст., т. VII.
- И з о с и м о в В. В., Н. Г. Е к а т е р и н с к а я и О. А. Т и х о м и р о в а. 1945. О населении каменистых грунтов дна Волги у г. Казани. Тр. Общ. естествоисп. при Каз. гос. унив., т. VII, в. 1—2.
- К у р б а н г а л и е в а Х. М. 1950. К вопросу о распределении кормовых ресурсов Волги в районе Казани. Уч. зап. Каз. гос. унив., т. 110, кн. 4.
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1936. Гидробиологические исследования рр. Волги и Мологи. Тр. Ивановск. с.-х. инст., т. 2.
- Л а с т о ч к и н Д. А. 1944. Кормовые ресурсы верхней Волги. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 2.
- Л я х о в С. М. 1941. К изучению адаптаций реофильных Chironomidae. ДАН СССР, т. XXXII, в. 8.
- Н е и з в е с т н о в а - Ж а д и н а Е. С. и С. М. Л я х о в. 1941. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов. Тр. ЗИН АН СССР, т. VII, в. 1.
-

А. И. Шилова

О СЕЗОННОМ ИЗМЕНЕНИИ ПОПУЛЯЦИИ *TENDIPES PLUMOSUS* L. И *T. TENTANS* F. В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Главным в сезонной динамике гетеротопных организмов, к которым относятся тендипедиды, является вопрос о сроках их вылета и числе генераций. С одной стороны, вылеты мотыля в зависимости от их характера и сроков вызывают «провалы» биомассы личинок, ухудшающие кормовую базу бентосоядных рыб. С другой стороны, неоднократные в течение года вылеты того или иного вида приводят к тому, что годовая продукция подобных видов становится несравненно больше их биомассы в любой данный момент.

В Рыбинском водохранилище на долю двух видов мотыля *Tendipes plumosus* и *T. tentans* приходится до 60—70% биомассы всех тендипедид. В бентосе других пресных водоемов самых разнообразных географических зон эти виды также играют весьма важную роль. Поэтому вопрос о сроках их вылета и числе генераций представляет большой интерес, так как сезонные изменения их количества определяют в основном и колебания количества бентоса в целом.

Несмотря на большое число работ, посвященных этим видам, по вопросу о числе генераций до сих пор не сложилось единого мнения. Поскольку продолжительность жизни особей одного и того же вида увеличивается по мере продвижения из умеренных широт в более высокие (Кузнецов, 1958), естественно предположить, что число поколений зависит от температурного режима водоема (Грандильевская-Дексбах, 1935; Боруцкий, 1939). Подтверждение этому мы находим также в работах А. С. Константинова (1953, 1958), экспериментально доказавшего, что с повышением температуры до известного предела темп развития личинок тендипедид ускоряется. По данным Типемана (Thienemann, 1922), Лундбека (Lundbek, 1926) и Потонье (Potonie, 1931) в северо-германских озерах *T. plumosus* имеет одну генерацию в год. То же самое указывает М. Л. Грандильевская-Дексбах (1935) для озер средних широт. В хорошо прогреваемых прудах тот же автор предполагает у части популяции *T. plumosus* наличие двух генераций, хотя по Вундшу (Wundsch, 1919) *T. plumosus* и в прудах имеет одну генерацию в год. С. М. Герд (по Стрельцову, 1958) высказывает предположение, что форма *semireductus* в карельских озерах имеет один вылет. Е. А. Яблонская (1947) для подмосковных озер и Леллак (Lellak, 1953) для стоячих вод Полабья устанавливают две генерации. В водоемах Куйбышевской области, по данным С. М. Ляхова (1954), личинки формы *semireductus* имеют 2—3 генерации. По мнению Е. В. Бо-

руцкого (1939), в исследованном им подмосковном оз. Белом *T. plumosus* на глубине 2 м имеет две генерации, на глубине 4 м — одну, а в промежуточной зоне часть особей имеет одну, а часть — две генерации. Аналогичное явление установил И. В. Шаронов (1951) в оз. Севан. По И. К. Вонокову (1950), в западных подstepных ильменах дельты Волги *Tendipes* (f. *l. plumosus* и *semireductus*) вылетает четыре раза.

T. tentans, по Садлеру (Sadler, 1935), в районе Итаки штата Нью-Йорк (США), и по И. В. Шаронову (1951), в оз. Севан, дает две генерации в год. Однако, по данным О. С. Зверевой (1939), преобладающее большинство особей этого вида в Ярославской области имеет одну генерацию в год и лишь очень незначительная часть — две.

Литературные данные свидетельствуют о том, что каждый вид мотыля в различных водоемах имеет свое число генераций и сроки вылета. Это и заставило нас не переносить в условия Рыбинского водохранилища данные по динамике популяций мотыля, полученные в других водоемах, а выяснить этот вопрос особо.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучая сезонную динамику популяций мотыля, мы проводили наблюдения как над личинками, так и над имаго. Комары собирались нами с весны до осени в 1954—1958 гг. в прибрежной зоне Волжского плеса энтомологическим сачком. В связи с большими размерами исследуемого водоема для сбора куколок и вылупляющихся комаров мы не могли использовать ловушки Л. Л. Россолимо, удачно примененные в небольших озерах М. Л. Грандильевской-Дексбах (1935) и Е. В. Боруцким (1939) и ловушки Е. В. Боруцкого (1955), используемые на Учинском водохранилище (Соколова, 1959).

Не могли мы также покрыть водоем густой сетью станций, так как для изучения сезонной динамики гетеротопов-тендипедид необходим частый сбор материала (не реже одного раза в 10 дней, лучше один раз в 7 дней). Для того чтобы не пропустить при разборе бентосных проб молодых личинок, развитие которых обычно кратковременно, бентос разбирался в живом виде. Учитывая последнее и большие размеры водохранилища, целесообразнее было сконцентрировать свое внимание на 2—4 станциях с наиболее характерными грунтами и различными глубинами. Полученные для этих станций результаты можно было распространить на все водохранилище. Мы остановили свой выбор на Волжском плесе. Следует заметить, что это наиболее теплый район Рыбинского водохранилища (Курдина, 1958). Личинок собирали в 1957 г. на станциях 1 и 2, в 1958 г. — на станциях 1, 2, 3 и 4. В качестве орудий лова применялся дночерпатель системы Экмана-Берджа, с площадью захвата $1/25 \text{ м}^2$ и $1/40 \text{ м}^2$. В период отрождения молоди (вылета имаго) пробы промывались через сито с шелковым газом № 32, а в остальное время применялся газ № 15. В период вегетации (май—август) пробы собирались один раз в 7—10 дней, в остальное время — обычно раз в месяц.

Для выяснения числа генераций мы учитывали сезонные изменения численности и биомассы личинок на единицу площади, т. е. применяли метод, которым пользуется большинство исследователей. Однако главное внимание уделялось анализу возрастного состава популяции. Возрастные стадии определялись по ширине головной капсулы личинок (Sadler, 1935; Константинов, 1950, 1951; Луканин, 1957; Шилова, 1958), а не по линейным размерам тела (Шаронов, 1951; Грезе, 1953; Колосова и Ля-

хов, 1957) или среднему весу (Боруцкий, 1939). Для выяснения вопроса о числе генераций и сроках лёта метод учета сезонного изменения численности различных возрастных стадий оказался, как будет показано ниже, более простым и объективным.

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Подробная экологическая характеристика исследованного нами района приводится в работах Ф. Д. Мордухай-Болтовского, Э. Д. Мордухай-Болтовской и Г. Я. Яновской (1958) и Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1959). Она основана на многолетних наблюдениях. Здесь же мы приводим краткие сведения об условиях обитания на обследованных нами станциях.

Станция 1 (станция 4 по Мордухай-Болтовскому, 1958) была расположена на бывшем русле Волги, напротив с. Коприно, на глубине от 14 до 15.5 м,¹ на илистом мелком песке желто-серого цвета; станция 2 — в защищенном прибрежье, на глубине от 25 см до 2 м, на иле коричнево-серого цвета; станция 3 — в защищенном прибрежье, на глубине от 0 см до 1.15 м, на супесчаной серой почве; станция 4 — в открытой прибрежной зоне, на глубине от 70 см до 2 м, на супесчаной почве серого цвета. На всех прибрежных станциях высшая водная растительность отсутствовала.

Зимой 1957 г. на станции 2 имел место непродолжительный замор, о котором можно было судить по запаху сероводорода и большому количеству скапливающихся в проруби жуков—плавунцов. Однако гибели личинок не наблюдалось, так как вскоре на этой станции исчезла вода и промерз грунт. Летом в связи с частыми штормами даже в защищенном прибрежье наблюдалось полное перемешивание воды, что обеспечивало благоприятный газовый режим в зонах, лишенных большого скопления высшей водной растительности. На глубоководной станции 1 гидрохимической лабораторией Института биологии водохранилищ проводились регулярные исследования содержания кислорода в придонном слое воды. По этим данным у дна всегда было 8—10 мг кислорода на литр воды, что свидетельствует о благоприятном газовом режиме и на самой глубоководной станции. Наибольшее количество органического вещества, определенного по потере веса при прокаливании в процентах от сухого веса,² наблюдалось на станции 2—27.8%, затем на станции 3—12%, меньше всего на станции 4—3% и несколько выше на станции 1—5%. На послед-

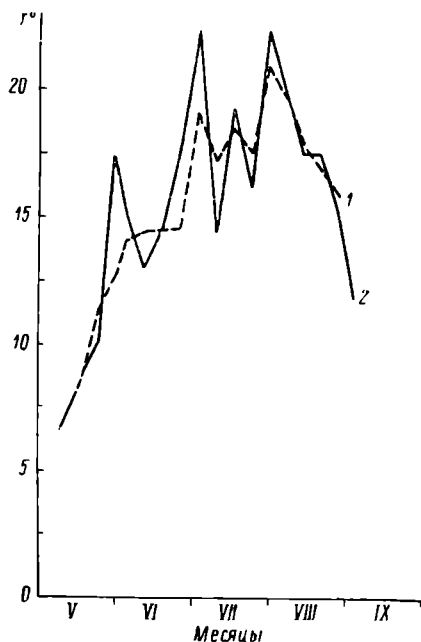


Рис. 1. Кривая температуры воды у дна в 1958 г. на станции 1 — бывшее русло Волги (1) и на станциях 2, 3, 4 — в прибрежье (2). Средние данные.

¹ Глубина в течение года изменяется в связи с колебанием уровня водохранилища.

² Пользуемся случаем поблагодарить В. П. Курдина, сделавшего анализ грунтов.

ней станции по наблюдениям в конце мая и численность бактерий была в 4 раза больше, чем на станции 4 и даже на станции 2. Сезонные изменения температуры воды у дна на всех станциях в 1958 г. приводятся на рис. 1, из которого видно, что температура воды на станции 1 ниже на 3—4°, чем на станциях 2, 3, 4. На станции 1 не наблюдается таких резких скачков температуры как на прибрежных станциях. На последних редкие колебания температуры обусловлены быстрым прогреванием воды днем и охлаждением ночью. Если учесть, что мы собирали личинок до 11 часов дня, когда температура воды в прибрежье еще не успела достигнуть суточного максимума, то можно предположить, что к вечеру температура воды в прибрежье значительно выше той, которая приводится. А так как на глубоководной станции 1 суточные колебания температуры воды незначительные, то истинная разница температуры воды в прибрежье и на глубоководной станции, особенно в весенний период, должна быть выше 3—4°. По данным Т. Н. Курдиной (1958), в апреле разница между температурой воды в прибрежье и на глубоководной станции у с. Коприно в 1953 г. доходила до 18°.

Видовой состав мотыля на различных станциях был различным: станция 1, 1957, 1958 гг. — *Tendipes plumosus*; станция 2, 1957 г. — *T. tentans*, *T. plumosus*, 1958 г. — *T. plumosus*; станция 3, 1958 г. — *T. tentans*; станция 4, 1958 г. — *T. plumosus*.

ЛЁТ ИМАГО

Многолетние наблюдения над вылетом взрослых комаров показали, что в Рыбинском водохранилище *T. tentans* — вид прибрежья — начинает вылет несколько раньше, чем *T. plumosus*. Начало его вылета обусловлено температурой воды, оно наблюдается при температуре 14—15°, которая в различные годы наступает в разное время. Так, в 1955 г. комары *T. tentans* впервые появились 27 V, в 1957 г. — 13 V, в 1958 г. — 23 V. Вылет этого вида чрезвычайно растянут и продолжается до конца августа. Первый вылет *T. plumosus*, обитающего в открытых частях водохранилища и в прибрежье, происходит несколько позже, в самом конце мая—первой декаде июня, при температуре воды 14—15° и продолжается 2—4 недели. В конце июля—начале августа наблюдается второй, менее обильный, но все же значительный вылет этого вида. Единичные экземпляры могут встречаться и в промежутке между основными вылетами. Следует отметить, что всегда первый, весенний вылет более обильен, чем второй, летний.

ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА ЛИЧИНОК

Наблюдения над вылетом имаго дают нам общее представление о вылете того или иного вида. Сборы личинок позволяют выяснить характер вылета в различных условиях: в открытой части и в прибрежье. Кроме того, наблюдения над популяциями личинок, обитающими в разнообразных условиях, помогают установить роль отдельных факторов среды, влияющих на динамику популяции. Сезонные изменения численности и биомассы мотылей регулируются целым рядом разнохарактерных факторов: придонной температурой и вылетом имаго, характером грунта и условиями питания, выеданием личинок рыбами и хищными беспозвоночными. Причем наблюдается сезонная периодичность влияния этих факторов.

Результаты обработки сборов личинок сведены нами в графики (рис. 2—11), показывающие сезонные изменения численности, биомассы и возрастного состава личинок и куколок.

TENDIPES TENTANS F.

Судить о числе генераций *T. tentans*, обитающего только в прибрежье, по изменению численности, биомассы и возрастного состава личинок очень трудно в связи с чрезвычайной растянутостью вылета и разновозрастным составом популяции в течение всего года (рис. 2, 3, 4 и 5). Так, в 1957 г. (рис. 4) на станции 2 зимой популяция *T. tentans* состояла из личинок II, III и IV возрастов. В середине мая появились первые куколки. Во второй половине мая в пробах встречались личинки III и IV возрастов и куколки; в июне и первой половине июля встречались только личинки IV возраста. Со второй половины июля и в начале августа опять появились личинки II и III возрастов. В 1958 г. (рис. 5) на станции 3 в марте в грунте встречались личинки III и IV возрастов, в конце мая появились куколки, численность личинок IV возраста к июлю постепенно уменьшилась и, наконец, в июле личинки вообще не встречались в грунте и появились только в середине августа.

В лаборатории при температуре воды 18—20° и обилии пищи лишь незначительная часть личинок, отродившаяся в конце мая 1958 г., окуклилась в середине августа. Большинство личинок осталось зимовать. О. С. Зверева в 1939 г. установила, что в пруду парка, находящегося на территории Института биологии водохранилищ, большинство особей этого вида дают одну генерацию в год и лишь незначительная часть имеет две генерации. Наши материалы — данные о растянутом вылете, разновозрастном составе популяции в течение года и результаты наблюдения в лаборатории — приводят также к заключению, что в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища этот вид имеет один вылет, хотя часть популяций может вылетать дважды. Наши результаты согласуются с данными О. С. Зверевой (1939) и противоречат данным Садлера (Sadler, 1935) и И. В. Шаронова (1951). Возможно, что в районе Итаки (42° с. ш.) этот вид и дает два вылета. Но сомнительно, чтобы это же было и в оз. Севан, поскольку *T. tentans* в этом озере обитает на глубине 20—30 м, где температура воды летом не превышает 16°, тогда как в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища она выше — 24—25°.

TENDIPES PLUMOSUS L.

Как видно из рис. 6, численность личинок *T. plumosus* на станции 1 сильно колеблется в течение года. Максимальное значение численности и биомассы наблюдалось в августе—октябре в 1957 г. и в конце июля—октябре в 1958 г., минимальное — в начале лета. Неправильные и резкие колебания численности, наблюдающиеся с мая до октября, по-видимому, объясняются несовершенством количественного учета бентоса дночерпателем при неравномерности распределения бентоса даже в пределах одного биотопа, что довольно подробно разбирается в работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского и Т. Л. Поддубной (1958) и указывалось нами (Шилова, 1958).

Однако наряду с колебанием численности заметны явная тенденция к снижению ее в мае—июне 1957 г., низкие показатели ее в эти же месяцы в 1958 г. и увеличение в июле—августе. При этом за июньским увеличением численности личинок (в среднем 20—30 экз./м² в 1957 г. и 90 экз./м²

в 1958 г.), которому сопутствует относительно высокая биомасса (в среднем $1.5-2 \text{ г/м}^2$ в 1957 г. и 4 г/м^2 в 1958 г.), следует увеличение численности личинок (в 10—16 раз) в начале июля и резкое снижение биомассы (почти до 0 в 1957 г., до 0.7 г/м^2 в 1958 г.). Эти данные свидетельствуют о том, что популяция на станции 1 дает один вылет, происходивший перед подъемом численности личинок и падением их биомассы.

Такое заключение о количестве вылетов у популяции *T. plumosus* на станции 1 наиболее убедительно подтверждается данными анализа ее

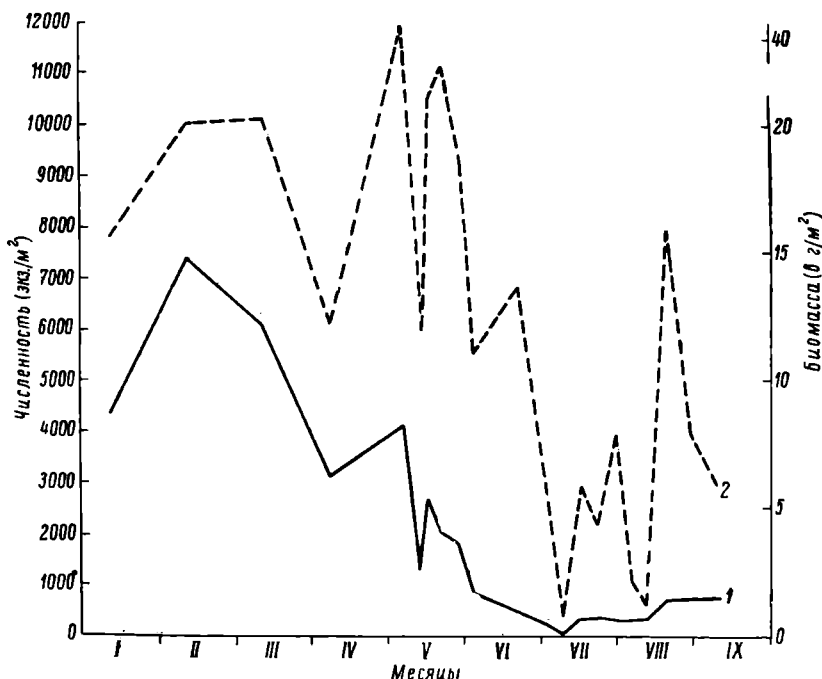


Рис. 2. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *T. tentans* на станции 2 в 1957 г.

возрастного состава (рис. 7). По нашим сборам, популяция *T. plumosus* состояла из личинок II, III и IV возрастов и куколок. Личинки I возраста нами не учитывались. Состав популяции изменялся в течение года. Зимой, после вскрытия водоема и до конца июня встречались только личинки IV возраста.¹ В 1957 г. в первой половине июля они почти полностью исчезли, хотя в это же время в 1958 г. еще встречались единично созревшие личинки IV возраста. Незначительное количество личинок IV возраста нового поколения (длина тела 8—10 мм, это только что перелинявшие личинки, о чем свидетельствует неокрашенные лабиум и мандибулы) появилось во второй половине июля. Затем их численность возрастала и достигала максимума в августе. Снижению численности личинок IV возраста или их полному исчезновению из грунта предшествовало появление и рост численности куколок. Непосредственно вслед за возрастанием численности куколок появились личинки II возраста. К началу августа

¹ Только в 1958 г. в феврале и марте было найдено несколько экземпляров личинок III возраста.

они исчезли и больше не встречались, очевидно, переходя в следующий III возраст. В дальнейшем наблюдались рост численности личинок IV и падение численности личинок III возраста.

Динамика численности и биомассы *T. plumosus* в прибрежье (рис. 8, 9) в общем сходна с таковой на станции 1. Однако повышение численности при относительно низкой биомассе наблюдается значительно раньше, во второй декаде июня — станция 4 (рис. 8) — или на стыке июня и июля — станция 2 (рис. 9), что свидетельствует о более раннем вылете *T. plumosus* в прибрежье, обусловленном более ранним прогреванием этой зоны (Курдина, 1958). Если судить по изменению численности и биомассы личинок *T. plumosus* на единицу площади, то можно было бы заключить, что и в прибрежье этот вид имеет одну генерацию в год, только вылет комаров и вселение новой генерации в прибрежье происходит несколько раньше, чем в открытой части плёса.

Анализ возрастного состава популяции (рис. 10, 11) подтверждает более ранний вылет этого вида (куколки появились уже во второй половине мая, а личинки IV возраста уже во второй половине июня почти исчезли из грунта). Кроме того, он свидетельствует о наличии второго

вылета в конце июля и первой половине августа на станции 4 и несколько более растянутом втором вылете на станции 2. Особенно ясно это выражено на станции 4 (рис. 10): два максимума куколок — соответственно два максимума личинок II и III возрастов. Следует отметить, что второй раз вылетает лишь часть популяции (и не все личинки IV возраста исчезают из грунта, основная часть популяции в это время состоит из молодых личинок IV возраста), поэтому и не наблюдается второго так называемого «провала» биомассы. Другая часть популяции личинок остается зимовать и заканчивает свое развитие в конце мая — начале июня следующего года.

При сравнении прибрежных станций с открытой частью плёса оказывается, что на русле *T. plumosus* дает одну генерацию в год и вылет его начинается несколько позже, чем в прибрежье. В прибрежной зоне этот вид дает один полный и один неполный вылет. Это мы склонны объяснить прежде всего более ранним прогреванием и относительно более высокой температурой воды в прибрежье, способствующей более раннему вылету мотыля в мае — июне и обеспечившей также второй вылет в июле — августе.

Сравнение сезонной динамики популяции мотыля за два года наблюдений показывает, что в 1957 г. численность и биомасса личинок, особенно новой популяции, появившейся в июле, несравненно меньше, чем в 1958 г. Это, по-видимому, можно объяснить прежде всего условиями размножения.

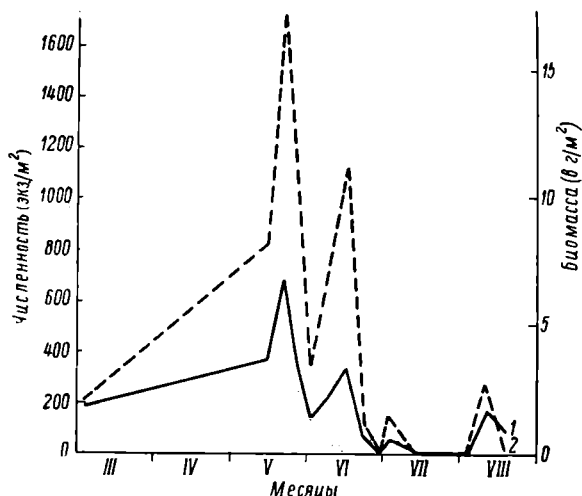


Рис. 3. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *T. tentans* на станции 3 в 1958 г.

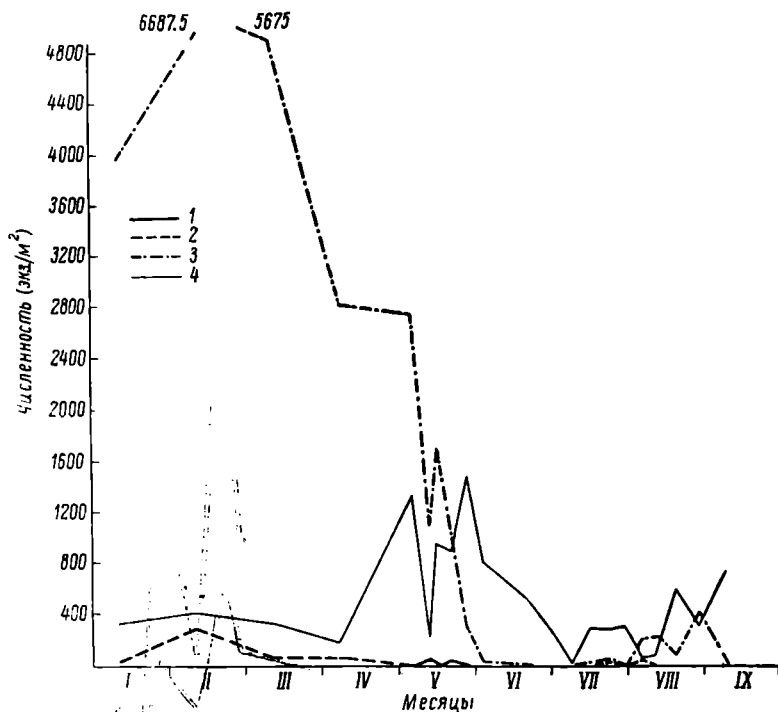


Рис. 4. Сезонная динамика численности куколок (I) и возрастных стадий личинок *T. tentans* на станции 2 в 1957 г.

2 — II возраст; 3 — III возраст; 4 — IV возраст.

В 1957 г. во второй половине июня, в период откладки яиц и выплода ларв (личинок I возраста), наблюдалась необычайно низкая температура

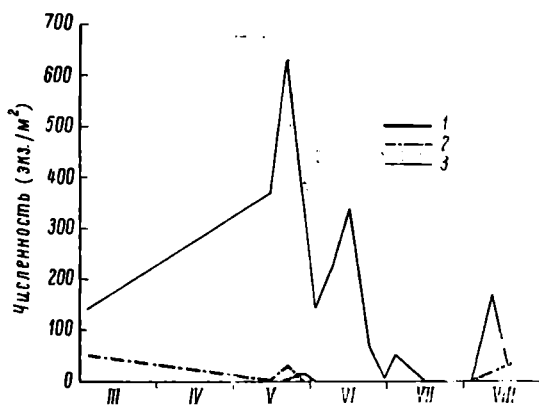


Рис. 5. Сезонная динамика численности куколок (I) и возрастных стадий личинок *T. tentans* на станции 3 в 1958 г.

2 — III возраст; 3 — IV возраст.

воды ($12-15^{\circ}$) и чрезвычайно низкая температура воздуха $10-12^{\circ}$, а в первых числах июля — даже $+7^{\circ}$. Это губительно действовало на комаров, препятствовало роению и спариванию, тормозило эмбриональное развитие и выклев ларв, а также, вероятно, вызвало гибель последних. В 1958 г. в период вылета наблюдалась более высокая температура воды ($18-20^{\circ}$) и воздуха ($18-20^{\circ}$), обеспечившая нормальные условия размножения, хотя из-за поздней весны вылет комаров был очень растянутым. Кроме того, вероятно,

судя по числу роившихся комаров, в 1958 г. численность производителей была выше, чем в 1957 г. Мы полагаем, что благоприятные температурные условия в период раз-

множения и большее количество производителей и способствовали более высокой численности новой популяции личинок в 1958 г.

Общий характер динамики популяции *T. plumosus* сходен в различные годы: максимум численности в июле—августе, падение к концу осени; зимой она держится приблизительно на одном уровне, весной и в начале лета (май—июнь) наблюдается заметное снижение. Один значитель-

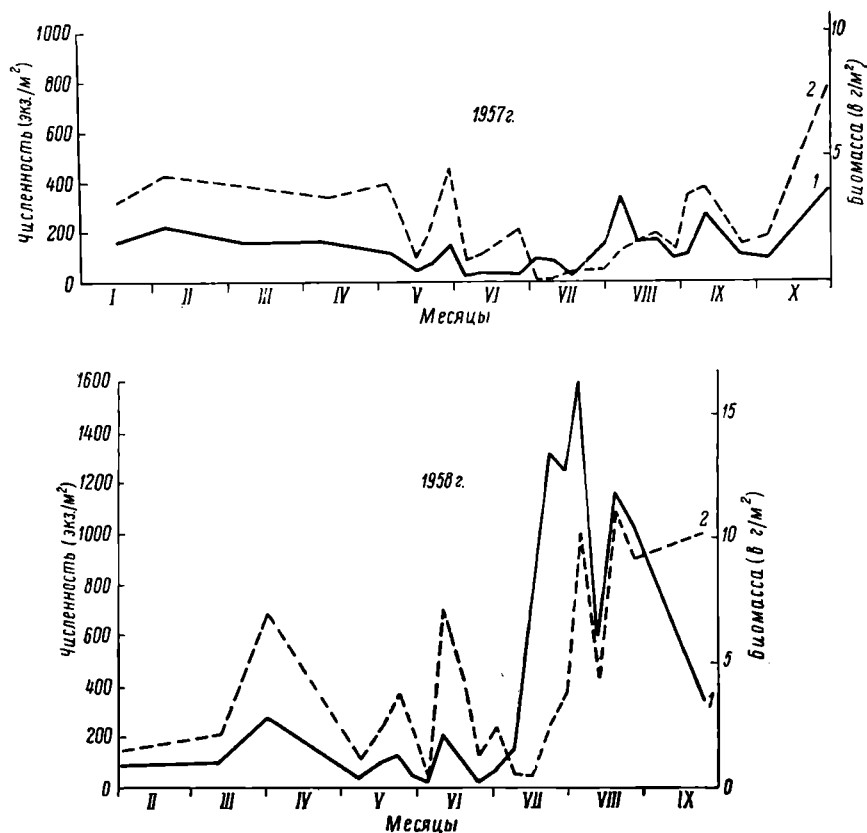


Рис. 6. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *T. plumosus* на станции 1 в 1957—1958 гг.

ный подъем численности личинок в течение года отмечался и другими авторами. Л. Цветков (1957) в Белославском озере установил один подъем численности в августе—сентябре, дальнейшее постепенное снижение зимой и заметное — в апреле—июне. Зимнее снижение численности, когда биомасса на известное время сохраняется почти без изменения, Цветков объясняет процессом самоизреживания. На главную роль смертности в снижении численности личинок *T. plumosus* в зимний период указывает Каяк (Каяк, 1958а, 1958b), установивший для пойменного озера р. Вислы максимум численности личинок на стыке июня—июля и падение к осени.

Анализ различных факторов динамики численности личинок *T. plumosus* в Рыбинском водохранилище показал, что кислородный режим (поскольку он был благоприятным), содержание органического вещества и

численность бактерий не оказывают существенного влияния на скорость развития популяций и изменение численности. Снижение численности или даже полное исчезновение личинок из грунта связано с вылетом,

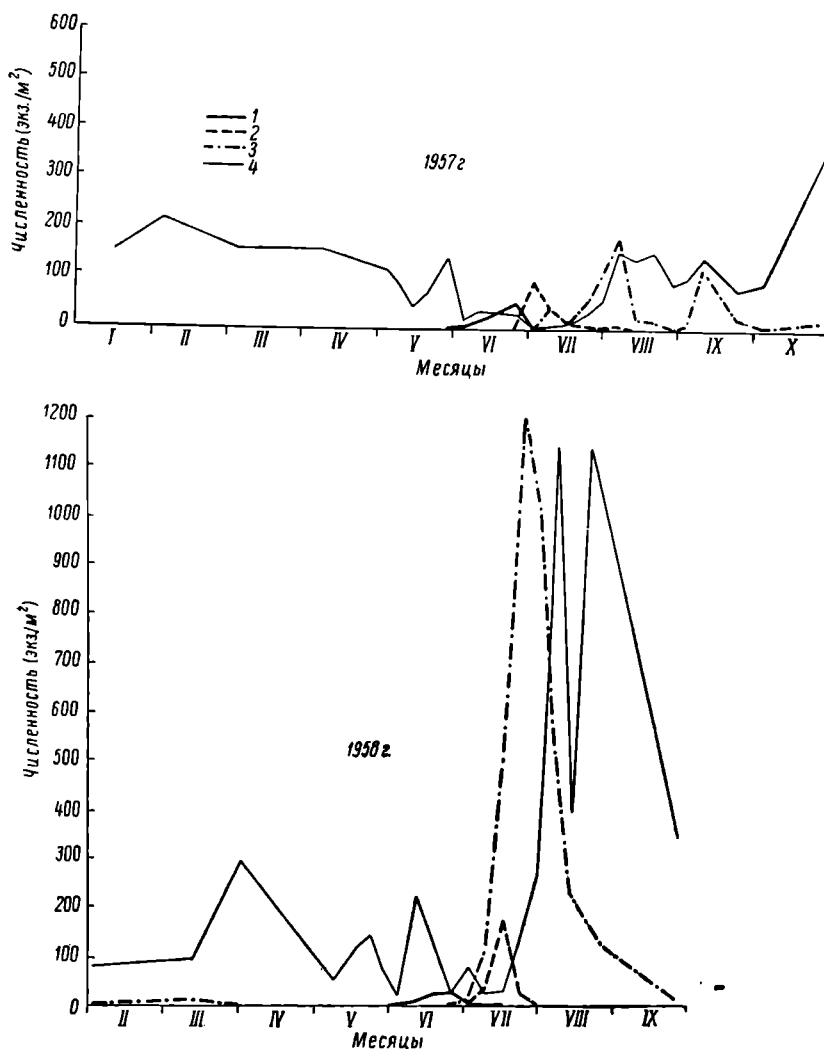


Рис. 7. Сезонная динамика численности куколок (1) и возрастных стадий личинок *T. plumosus* на станции 1 в 1957—1958 гг.

2 — II возраст; 3 — III возраст; 4 — IV возраст.

а дальнейший резкий подъем с вселением новой генерации. Условия размножения и численность производителей также оказывают, по нашим наблюдениям, прямое влияние на численность личинок новой, вселяющейся в водоем популяции. В определенные периоды имеет место выедание личинок рыбами и хищными беспозвоночными. По данным Т. С. Житневой (1958), лещ в Волжском плёсе начинает интенсивно питаться мотылем только в августе—сентябре, т. е. в период его наибольшей числен-

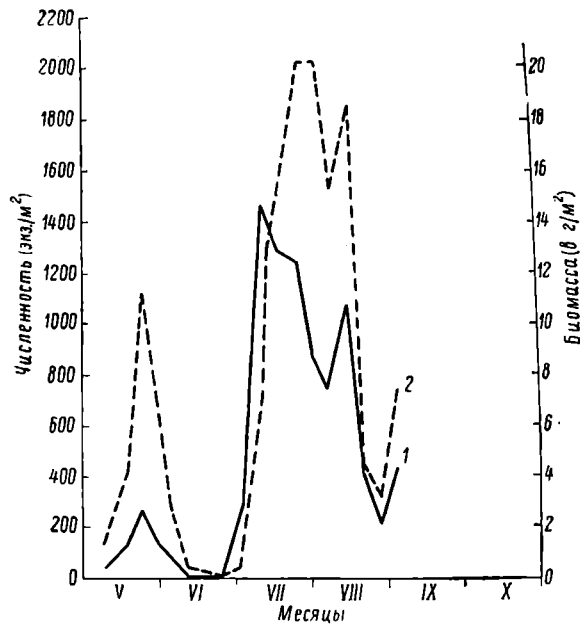


Рис. 8. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *T. plumosus* на станции 4 в 1958 г.

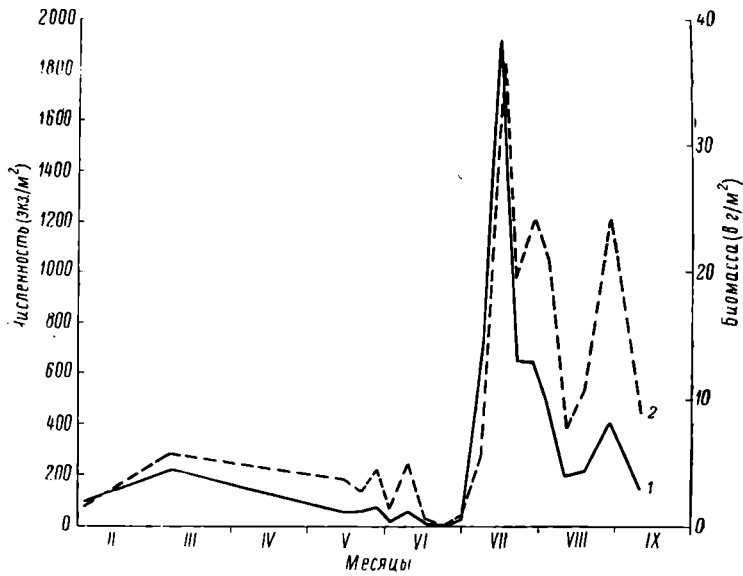


Рис. 9. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок *T. plumosus* на станции 2 в 1958 г.

ности и биомассы. По данным В. П. Луферова (1958), в пище самого многочисленного среди беспозвоночных хищника *Procladius* преобладают мелкие мотыли, до 7 мм. Это личинки I, II и III возрастов, которых в большом количестве уничтожает *Procladius* в период их массового появления в водоеме — в июле—августе. По расчетам этого автора, *Procladius* уничтожает мотыля значительно больше, чем лещ. Численность личинок *Procladius*, по нашим подсчетам, достигла в это время 254 экз./м². Таким образом, осеннее снижение численности личинок, вероятно, является результатом выедания их рыбами и особенно хищными тендипедами.

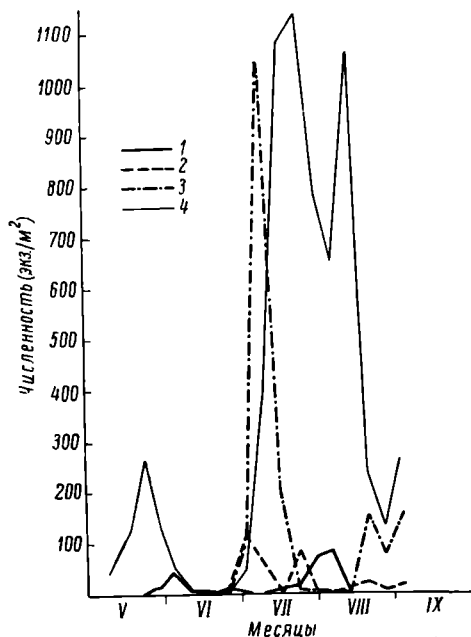


Рис. 10. Сезонная динамика численности куколок (1) и возрастных стадий личинок *T. plumosus* станции 4 в 1958 г. 2 — II возраст; 3 — III возраст; 4 — IV возраст.

для завершения цикла развития *T. f. l. semireductus* требуется два года (Грезе, 1953). Наши данные, свидетельствующие о низком темпе проду-

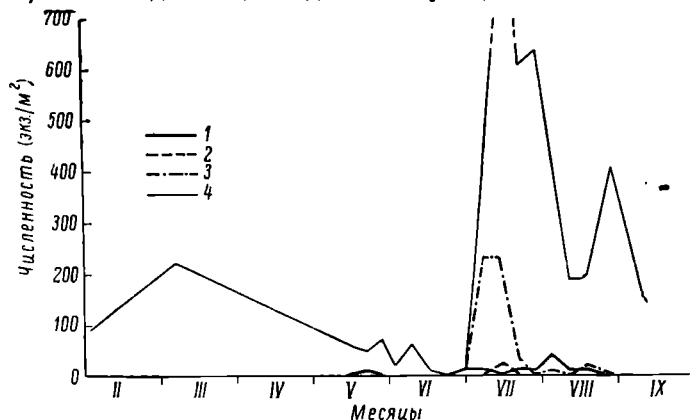


Рис. 11. Сезонная динамика численности куколок (1) и возрастных стадий личинок *T. plumosus* на станции 2 в 1958 г. 2 — II возраст; 3 — III возраст; 4 — IV возраст.

цирования биомассы мотыля, подтверждают утверждение Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1958) о низкой продуктивности бентоса Рыбинского водохранилища.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. *T. tentans* имеет одну генерацию в год. Вылет комаров начинается с середины мая и продолжается до конца августа. В связи с растянутостью вылета «провал» биомассы не резкий. Возможно, часть популяции может вылетать дважды.

2. *T. plumosus* в открытом плёсе имеет одну генерацию в год. Вылет комаров начинается в первой декаде июня. В первой половине июля имеет место «провал» биомассы вследствие полного вылета перезимовавших личинок и вселения в водоем молоди нового поколения с ничтожно малым весом. К середине августа происходит восстановление биомассы.

3. В прибрежье, на глубине до 2 м, *T. plumosus* имеет один полный и один неполный вылет. Первый вылет начинается в конце мая и тянется до конца июня. Второй, неполный, начинается в конце июля и продолжается до середины августа. В июне констатируется «провал» биомассы, которая восстанавливается в июле. В связи с неполнотой второго вылета второго «провала» биомассы не наблюдается.

4. Для выяснения числа генераций массовых видов тендипедид необходимо производить анализ возрастного состава популяции, причем возрасты личинок следует различать не по линейным размерам личинок или их среднему весу, а по ширине головной капсулы.

5. Численность *T. plumosus* и ее колебания регулируются вылетом комаров, численностью производителей, условиями размножения, температурой воды, выеданием рыбами и хищными тендипедами.

6. Большая часть популяций *T. tentans* и *T. plumosus* дает одну генерацию в год, что свидетельствует о медленном темпе продуцирования биомассы мотыля в Рыбинском водохранилище.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о р у д к и й Е. В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* профундали Белого озера. Тр. Лимнол. ст. в Косине, т. XXII.
- Б о р у д к и й Е. В. 1955. Новая ловушка для количественного учета хирономид. Тр. Всес. гидробиол. общ., VI.
- В о н о к о в И. К. 1950. О количестве генераций у *Chironomus* в западных подступных ильменах дельты Волги. Тр. Касп. басс. фил. ВНИРО, т. XI.
- Г р а н д и л е в с к а я - Д е к с б а х М. Л. 1935. Материалы к биологии *Chironomidae* различных водоемов. К вопросу о колебаниях количества и биомассы личинок. Тр. Лимнол. ст. в Косине, т. XIX.
- Г р е з е И. И. 1953. Личинки тендипедид Таймырского озера. Тр. Иркутск. гос. ун-в., т. VII, в. 1—2.
- Ж и т е н е в а Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- К о л о с о в а Н. Н. и С. М. Л я х о в. 1957. Личинка *Einfeldia* из гр. *Carbo-naria* Mf. f. l. *reducta* Tschern. и ее биология. Зоол. журн., т. XXXVI, № 7.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. эксп. 1945—1949 гг.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1951. О количественном учете хирономид в пище рыб. 1. Методика определения возраста личинок. Тр. Сарат. отд. ВНИРО, т. 1.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1953. О разведении личинок хирономид для целей рыбоводства. Тр. Сарат. отд. ВНИРО, т. 2.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1958. Влияние температуры на скорость роста и развития личинок тендипедид. ДАН СССР, т. 120, № 6.
- К у з н е ц о в В. В. 1958. О некоторых особенностях биологической продуктивности беспозвоночных с длительным жизненным циклом в северных морях. Журн. общ. биол., т. XIX, в. 6.
- Ж у р д и н а Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.

- Луканин В. С. 1957. Продукция хирономид прибрежной зоны скалистого побережья Азовского моря. Сб. раб. студ. науч. общества Мосрыбвуз.
- Луфферов В. П. 1958. Биология хищных тендипедид Рыбинского водохранилища. Автореферат дисс., М.
- Ляхов С. М. 1954. О числе генераций у *Tendipes* (Diptera, Tendipedidae) в колхозных прудах Куйбышевской обл. ДАН, т. XCV, № 5.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1959. Экологическая характеристика разреза Борок—Коприно. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская и Г. Я. Яновская 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Мордухай-Болтовская Ф. Д. и Т. Л. Поддубная. 1958. О зимних исследованиях бентоса в Волжском предустьевом районе Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- Соколова Н. Ю. 1959. О фауне тендипедид Учинского водохранилища и ее сезонной динамике. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Стрельцов В. Е. 1958. Личинки *Chironomus semireductus* в оз. Сямозере. Уч. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, в. 143.
- Цветков Л. 1957. Зообентос Белославского озера. Изв. Болгарск. акад. наук.
- Шаронов И. В. 1951. Личинки тендипедид озера Севан. Тр. Севанск. гидро-биол. ст., в. XII, изд. АН АрмССР.
- Шилова А. И. 1958. О сроках вылета и количестве генерации *Tendipes plumosus* в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Яблонская Е. А. 1947. Определение продукции личинок *Chironomus plumosus*. Автореферат дисс. Мосрыбвуз.
- Kajak Z. 1958a. On the Numerical Dinamics of *Tendipes plumosus* L. a *Pelopia Kraatzi* Kieff. in a River Vestula. Bull. Acad. polon., sci. Cl. III, vol. VI, 9.
- Kajak Z. 1958b. Proba interpretacji dynamiki liczebnosci fauny bentonieznej w wybranym s'rodowisku lachy wislanej «Konfederatka». Ecol. Polska, A., v. VI, № 7.
- Lellak I. 1953. Chironomidae a ostatni zvirna dna nekterych stojatych vod ve srednim Polabi. Rozprawy Ceskoslovenske Akademie, V ed.
- Lundbek J. 1926. Bodentierwelt norddeutscher Seen. Arch. f. Hydrob., № 7.
- Potonie H. 1931. Untersuchungen über die Entwicklung und den Jahreszyklus von *Chironomus plumosus* L. Ztsch. f. Fisch., Bd. XXIX, № 3.
- Sadler W. 1935. Biologie of the midge *Chironomus tentans* and methodes for its propagation. Mem. Corn. Univ. Agr. Exp., № 173.
- Thienemann A. 1922. Die beiden *Chironomus*-Arten der Tiefenfauna der nord-deutschen Seen. Arch. f. Hydrob., № 13.
- Wundsch H. 1919. Studien über die Entwicklung der Ufer- und Bodenfauna. Ztschr. f. Fisch., Bd. IV.

А. И. Шилова

К МЕТАМОРФОЗУ *CRYPTOCHIRONOMUS* *BURGANADZAEAE* TSHERN.

В стоячих водоемах и водохранилищах Средней Азии (Степанова и Ледяева, 1950; Шилова, 1953; Синягина, 1958; Ледяева, 1959; Ожегова, 1959) и Кавказа (Касымов, 1959) широко распространен *Cryptochironomus burganadzaeae* Tshern. Этот вид кратко описан по личинке из оз. Караязы (Кавказ) в определительной таблице А. А. Черновского (1949). Другие фазы развития оставались неизвестными. Воспитывая личинок из стоячих водоемов нижнего течения Аму-Дарьи, мы получили все три фазы развития. Кроме того, в том же районе были собраны личинки, куколки и комары этого вида и проведены биологические наблюдения над ним.

Здесь дается более полное описание личинки и впервые описываются куколка и имаго. Приводятся также некоторые сведения по биологии *C. burganadzaeae*.

Л и ч и н к а. Длина 8—9 мм. Голова расширенная в основании и суженная кпереди. Базальная четверть головы (рис. 1) втянута в первый грудной сегмент. С каждой стороны головы по паре глазков неодинаковой величины. Расстояние между глазками не превышает ширины каждого из них. Верх головной капсулы желтый. Затылочный склерит черный, низ головы от затылочного склерита до переднего края нижней губы и концевая часть премандибулы коричневые (рис. 2). Усик 4-члениковый (рис. 3). Границы между 2-м и 3-м члениками ясны не на всем протяжении. Вершинный членик очень маленький, заостренный. Щетинка усика не достигает последнего членика. Кольцевой орган расположен чуть выше середины 1-го членика. Вооружение верхней губы типично для рода *Cryptochironomus*. Дорсальный ряд состоит из пары чувствительных штифтиков и пары простых палочковидных щетинок. Чувствительный штифтик (рис. 4) 3-члениковый. Добавочный штифтик ясно отделен. В среднем и вентральном рядах по паре длинных щетинок. Щетинки в вентральном ряду несколько короче, чем в срединном. Премандибула (рис. 5) с 5—6 вершинными зубцами. Верхняя челюсть (рис. 6) в виде длинной, узкой, светлой треугольной пластинки с тремя зарубками по внутреннему краю. В основной трети с парой длинных щетинок, которые обычно плотно прилегают друг к другу и создают впечатление одной, очень широкой щетинки.¹ Внутренний край вершины нижней челюсти с несколькими еле заметными зубчиками. Щупик нижней челюсти немного короче усика, с многочисленными штифтиками. Срединный зубец нижней губы почти равен общей ширине боковых зубцов каждой стороны (рис. 7). Последних

¹ Порознь обе щетинки становятся хорошо видны после кипячения в едкой щелочи.

по 7 с каждой стороны. Задние подталкиватели анальные папиллы короткие.

Личинки *C. burganadzeae* хорошо отличаются от других видов рода строением нижней губы, верхних челюстей, усиков и окраской головной капсулы.

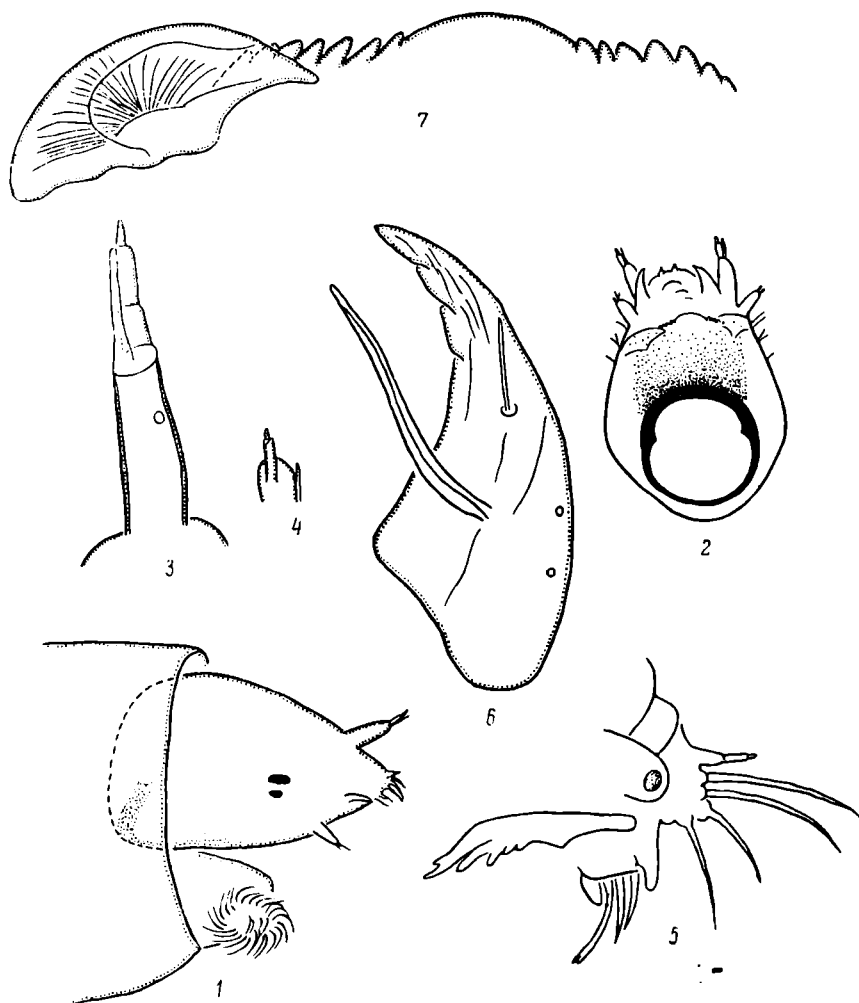


Рис. 1—7

Рис. 1. Передний конец личинки. Рис. 2. Голова личинки снизу. Рис. 3. Усик личинки. Рис. 4. Чувствительный и добавочный штифтики верхней губы личинки. Рис. 5. Верхняя губа и премандибула сбоку. Рис. 6. Верхняя челюсть личинки. Рис. 7. Нижняя губа личинки.

Куколка. Желтая. Длина 4.5 мм. Экзuvий бледно-желтый с беловатыми интерсегментальными участками. Оральные рожки (1.4 мм по дорсальной стороне, 0.9 мм по вентральной) бледно-желтые, чуть изогнутые, с апикальной щетинкой (рис. 8). Спинная поверхность груди густо-зернистая. Орган дыхания (рис. 9) — негустой пучок тонких, нежных нитей, объеди-

ненных в основании пучка в 2—3 общих ствола. У основания крыловых чехлов и пучков органа дыхания по одному коричневатому выпячиванию. Задний край 2-го брюшного тергита (рис. 10) с каждой стороны усажен мелкими коричневатыми крючками, расположенными в один ряд. Расстояние между крючками правой и левой стороны в 1.5 раза превышает ширину каждого ряда. Близ заднего края тергитов 2—6-го по ряду желтых шипов. На 2-м тергите этот ряд расположен между рядами коричневатых крючков. На 3-м он слегка изогнут посредине. На 6-м тергите кпереди от основного ряда расположены неполные 2—3 ряда очень мелких шипиков. Тергиты без заметной шагреневки. На всех тергитах близ заднего края по паре более или менее сближенных щетинок. На тергитах 3—6-м, кроме того, перед серединой по паре более широко расставленных

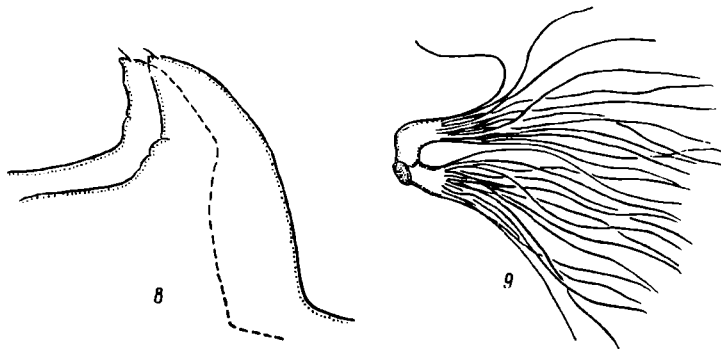


Рис. 8—9

Рис. 8. Оральные рожки куколки. Рис. 9. Орган дыхания куколки.

щетинок. Шипы задних углов 8-го брюшного сегмента редуцированы. Число шланговидных щетинок 5—8-го сегментов 4, 4, 4, 4. В задних углах 4-го стернита «завихрение» (рис. 11) из мелких шипиков, сзади него небольшая крепкая щетинка. На 3—7-м стернитах (рис. 12) по 4 щетинки по заднему краю, на 8-м стерните только 2 щетинки. Кроме того, на 5—8-м стернитах ближе к середине по паре щетинок. Анальный плавник со спинной стороны без выроста, с брюшной — с парой генитальных чехлов. Для куколки этого вида характерно отсутствие заметной шагреневки, слабое развитие органа дыхания, наличие ряда шипов по заднему краю 2—6-го тергитов и широкого перерыва в ряду крючков заднего края 2-го тергита, отсутствие выроста на спинной стороне анального плавника.

И м а г о. Самец. Конечный членик усика в 3.2 раза длиннее всех остальных вместе взятых. Переднеспинка желтовато-зеленая. Грудь снизу и среднеспинка светло-коричневые с покровом из серебристых чешуек. Полосы среднеспинки светло-коричневые, срединная полоса чуть темнее боковых. Щиток беловато-зеленый, заднеспинка темно-коричневая. Ноги беловато-желтые, 5-й членик лапок темный. 2-й, 3-й и 4-й членики передней лапки и вершинная часть 1-го покрыты длинными светлыми волосками. 1-й членик передней лапки в 1.5 раза длиннее передней голени. Гребешки средней и задней голени (рис. 13) низкие, неразделенные. Крыловая чешуйка с краевыми волосками. Развилка *Си* под *r—m*. Жужжальца беловато-зеленые. Брюшко грязно-зеленое. 7-й и 8-й брюшные сегменты, а иногда и 6-й

затемненные. Гипопигий (рис. 14) беловато-желтый. Базальный и вершинный членики валъв не отделены друг от друга. Вершинный членик чуть длиннее базального. Его внутренний край сплошь покрыт густыми, короткими, мягкими волосками и редкими, тонкими твердыми щетинками, которые в 2—2.5 раза длиннее волосков. Внутренний край базального членика покрыт короткими, мягкими волосками, особенно густыми в конеч-

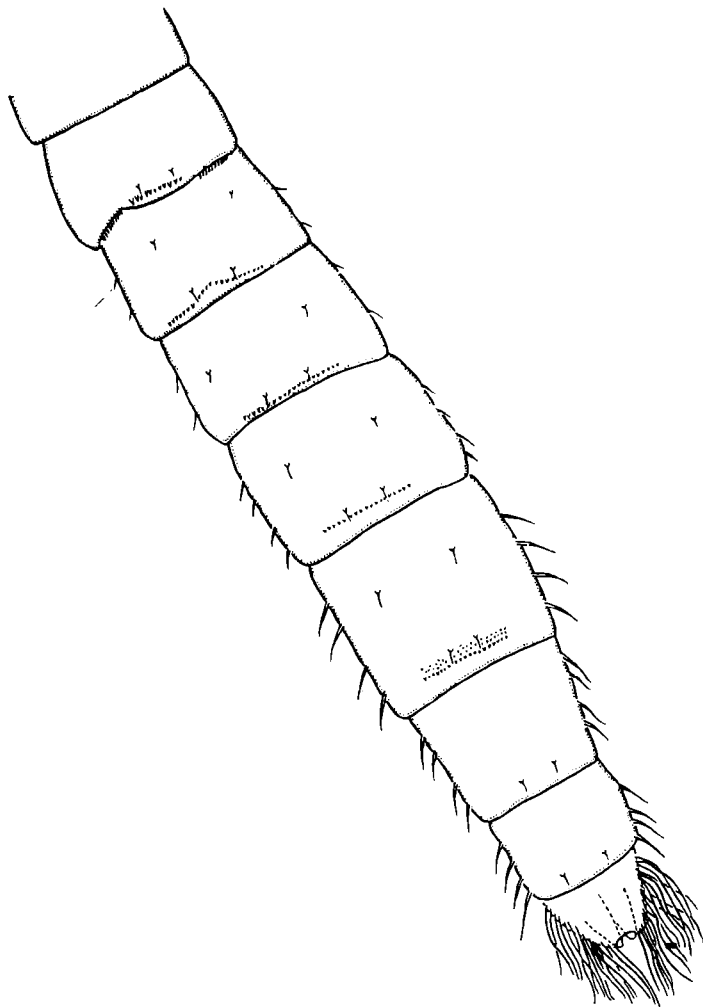


Рис. 10. Вооружение брюшных тергитов куколки.

ной части членика, где имеется небольшой выступ с 3—4 щетинками. Острие дорсальной пластинки состоит из двух частей: базальной и вершинной. Базальная часть чуть темнее вершинной и по краю покрыта щетинками. Вершинная часть дорсального острия ланцетовидная, голая. Окраска самки такая же, как и самца. Длина 4.5—6 мм.

М а т е р и а л. Нижнее течение Аму-Дарьи. Личинки: май, июнь, июль 1951 г., оз. Андрей-Куль, май, Яркенд-Дарья. Куколки: май, там же. Имаго: май, оз. Андрей-Куль и оз. Саткерим-Шисель, 8 самцов и одна

самка. Материалы хранятся в Зоологическом институте АН СССР в Ленинграде и в Институте биологии водохранилищ АН СССР.

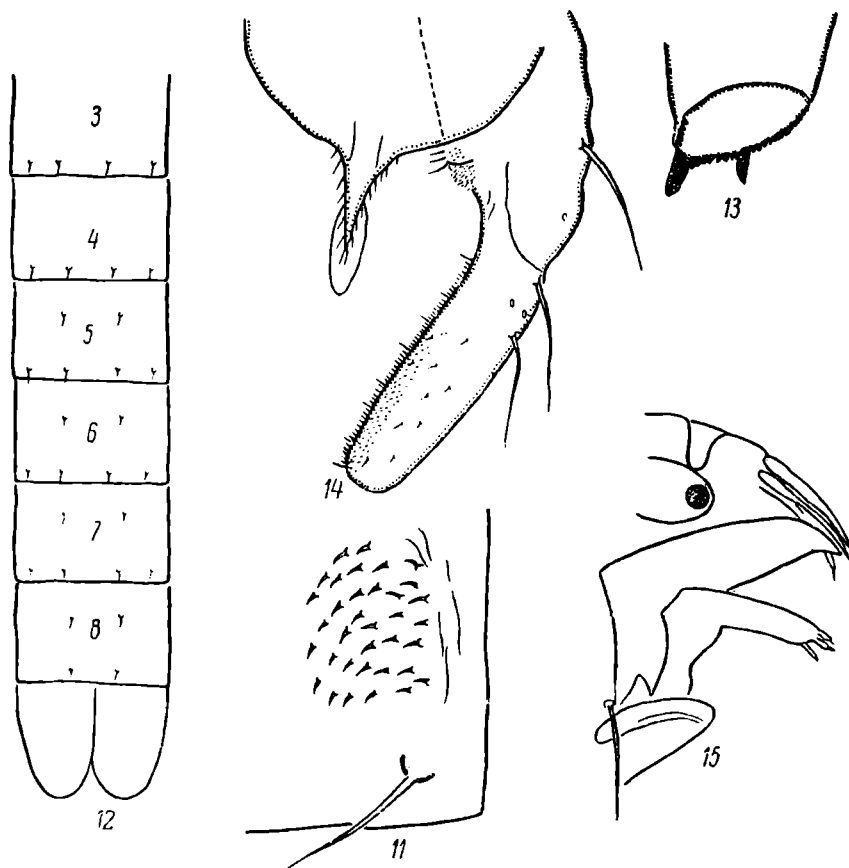


Рис. 11—15

Рис. 11. «Завихрение» шпиков в задних углах 4-го стернита. Рис. 12. Схема расположения щетинок на брюшных стернитах куколки. Рис. 13. Гребешки средней голени. Рис. 14. Гипопигий. Рис. 15. Верхняя челюсть и максилярный щупик (сбоку).

УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ И ОБРАЗ ЖИЗНИ

Вид стоячих вод. Личинки живут в глинистом липком иле, часто с большой примесью остатков высшей водной растительности, на небольших глубинах, где вода хорошо прогревается. Их численность в некоторых водоемах бывает значительна. Так, в оз. Андрей-Куль более 50% личинок тендипедид приходилось на долю этого вида, 856 экз./м², в оз. Саткерим-Шиель 100 экз./м², в Яркенд-Дарье 73 экз./м².¹

C. burganadzeae в отличие от многих других видов *Cryptochironomus* не хищник. Судя по содержимому кишечника, личинки питаются водорослями и органическими частицами ила. Большая плотность личинок на 1 м² также свидетельствует о том, что они не могут вести хищного об-

¹ Средние данные за лето.

раза жизни. Гигантские щетинки верхней губы (рис. 5), необычайно длинные верхние челюсти, направленные вперед и вниз (рис. 15), по-видимому, предназначены для разгребания грунта. Нижняя губа с широким срединным зубцом функционирует как лопата, подбирающая пищу.

Киндя (Cindea, 1954) приводит подробное описание личинки *C. burgapadzeae* по сборам из дельты Дуная. Однако ее описание и рисунки позволяют думать, что автор имел в руках какой-то другой вид рода *Cryptochironomus*, возможно новый. Личинки из дельты Дуная отличаются от кавказских и амударьинских целым рядом очень важных признаков. Это ясно видно из сравнительной таблицы.

Сравнительные данные основных диагностических признаков личинки по разным авторам

А. А. Черновский, Кавказ	А. И. Шилова, Аму-Дарья	Киндя (Cindea), Дунай
Нижняя губа, пластинки, низ головы от переднего края до затылочного отверстия коричневые.	Нижняя губа, пластинки, низ головы от переднего края до затылочного отверстия коричневые.	Затылочный склерит светлый.
Срединный зубец нижней губы шире общей ширины боковых зубцов одной стороны. ¹	Срединный зубец нижней губы почти равен общей ширине боковых зубцов одной стороны.	Срединный зубец нижней губы значительно уже общей ширины боковых зубцов одной стороны.
На внутренней стороне мандибулы ближе к основанию одна длинная плоская щетинка.	На внутренней стороне мандибулы, ближе к основанию, пара длинных, простых, не зазубренных по краю щетинок, обычно плотно прилегающих друг к другу и создающих впечатление одной длинной плоской щетинки.	Плоская щетинка мандибулы разделена на 3 ветви: две на конце зазубрены по краю, а нижняя ветвь расщеплена на 3 нитеобразные части.
Усик из 4 члеников.	Усик из 4 члеников.	Усик из 5 члеников.

¹ По рисунку равен.

Все три фазы развития вида хорошо укладываются в подрод *Harnischia*. Личинки и куколки близки к таковым группы *fuscimanus*. Виды группы *fuscimanus* Гётгебуром (Goetghebuer, 1937) объединяются в группу *Harnischia* подрода *Cryptochironomus*, которую Ленц (Lenz, 1941) справедливо считает подродом.

ЛИТЕРАТУРА

- К а с ы м о в А. С. 1959. Бентофауна Мингечаурского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Л е д я е в а А. И. 1959. Личинки тендипедид водохранилищ Узбекистана. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- О ж е г о в а В. Е. 1959. Материалы к гидробиологической характеристике Фархадского водохранилища на Сыр-Дарье. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- С и в я г и н а Т. М. 1958. Донная фауна Ташкепринского водохранилища. Тр. Мургабск. гидробиол. ст., в. 4, Ашхабад.

- Степанова Н. А. и А. И. Ледяева. 1950. Материалы по гидробиологии водоемов дельты Аму-Дарьи. Материалы по производительным силам Узбекистана, в. 1. Изд. АН УзССР, Ташкент, Кара-Калпакская АССР.
- Черновский А. А. 1949. Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae (Chironomidae). Определители по фауне СССР. Изд. Зоол. инст. АН СССР.
- Шилова А. И. 1953. Видовой состав и биология Tendipedidae (Chironomidae) нижнего течения Аму-Дарьи. Автореферат дисс. МГУ.
- Cîndea V. 1954. O larvă novă de Tendipedid Orthocladius l. barbata Cîndea și două Tendipedidae noi pentru fauna Republicii Populare Romîne. Bul. Stiin. secțiunea de științe biologice, agronomice, geologice și geografice Acad. Repub. Rom., т. VI, № 1.
- Goe t g h e b u e r M. 1937. Tendipedidae (Chironomidae), Subfam. Tendipedinae (Chironominae). In: E. Lindner. Die Fliegen der palaearktischen Region. Stuttgart, 107.
- Lenz F. 1941. Die Metamorphose der Chironomidengattung Cryptochironomus. Zool. Anz., Bd. 133, H. 1, 2, Stuttgart.
-

С. Н. Заречная

КЛАДКИ ЯИЦ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РУЧЕЙНИКОВ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Биология размножения Trichoptera изучена весьма неполно. В частности, мало сведений имеется о их кладках. Первые сообщения, касающиеся кладок яиц и эмбрионального развития ручейников, содержатся в работах Цаддаха (Zaddach, 1854), Коленати (Kolenati, 1848—1859) и Мак-Лаклена (McLachlan, 1874—1880). В начале девятисотых годов появляются статьи, содержащие описания новых типов кладок. Из них следует отметить работы Ульмера (Ulmer, 1903) и Тинемана (Thienemann, 1904). В 1906 г. выходит большое исследование Сильтала (Siltala), который на основании обобщения литературного материала и собственных наблюдений дает более или менее подробное описание всех известных к этому времени кладок ручейников. Работа Сильтала до сего времени является самой полной сводкой по этому вопросу. Везенберг-Лунд (Wesenberg-Lund, 1910, 1911, 1913) описал кладки *Glyptotendipes punctatolineatus* Retz. и *Phryganea grandis* L. За последние четыре десятилетия знания по биологии размножения ручейников пополнились очень незначительно (Moretti, 1934; Denning, 1937, и др.).

Кладки ручейников в большинстве случаев бывает довольно трудно обнаружить в природе. Выведение личинок из собранных кладок и воспитание их в аквариуме также сопряжено со значительными трудностями вследствие их резкой оксифильности и чувствительности к температурному режиму. Поэтому всякие новые данные о кладках и о самом раннем периоде жизни личинок ручейников представляют интерес.

Мы проводили свои наблюдения в 1955—1957 гг. на Рыбинском и Ивановском водохранилищах. Кроме сбора кладок в природе, мы по возможности старались получать их в лаборатории. Ручейники в неволе спариваются и откладывают яйца чрезвычайно редко. Поэтому мы выбирали среди собранных самок особей с уже созревшими яйцами. Такие встречаются сравнительно часто. Их легко отличить по вздувшемуся брюшку, сквозь тонкие хитиновые покровы которого просвечивают зеленоватые яйца. Однако надо заметить, что из десяти таких самок обычно лишь одна-две откладывали яйца, остальные погибали. В ряде случаев (*Phryganea grandis*, *Agrypnia obsoleta*) самки даже опускались под воду, но вскоре, израсходовав весь запас воздуха, погибали, так и не отложив яиц. Если получить кладку в лаборатории не удавалось и мы не наблюдали откладки яиц в природе, то видовая принадлежность кладки определялась по отродившимся личинкам, но это возможно только в том случае, если удастся довести личинок до III—IV возраста, так как точно определять молодых личинок невозможно.

Нами получены кладки семи видов ручейников. Кладка *Oecetis laeustris* до сих пор не была известна и описывается нами впервые. Кладки *Limnophilus fuscinervis*, *Trienodes bicolor*, *Mystacides longicornis*, *Oecetis furva* и *Phryganea grandis* описаны весьма неполно, поэтому мы даем более подробное их описание. Нахождение комковатых кладок *Agrypnia obsoleta* также представляет интерес, так как неправильная форма кладок для этого вида ранее указывалась (Коленати, Сильтала) только как исключение. Непродолжительный планктонный образ жизни молодых личинок некоторых видов ручейников отмечается нами впервые.

PHRYGAEA GRANDIS L. (рис. 1)

Крупные кольцевидные кладки *Ph. grandis* привлекали внимание многих исследователей. Уже в 1854 г. Цаддах приводит данные о развитии яиц этого вида. Он впервые описал снабженный острием выступ, находящийся на клипеусе эмбриона (Eizahn) и наблюдал линьку яйцевого зуба перед выходом личинки из яйца. Сильтала, Везенберг-Лунд и другие авторы проследили процесс яйцекладки, особенности эмбрионального развития и поведение молодых личинок.

Сроки появления кладок *Ph. grandis* на Рыбинском водохранилище — с последней декады июня по конец августа. В кладках, собранных в последних числах августа, отчетливо видны развившиеся эмбрионы. Яйцевые массы были найдены на погруженных в воду стволах и корягах, на сравнительно небольших глубинах, от 30 до 80 см. Одна кладка получена в лаборатории. 24 июня 1957 г. на свет ртутно-кварцевой лампы была поймана пара *Ph. grandis* in copula. Спарившиеся особи были отсажены в большой кристаллизатор с водой и плавающими стеблями рдеста. К трем часам дня 25 июня самка стала вести себя беспокойно, бегать по стенкам сосуда и по поверхностной пленке воды. Перед тем, как отложить яйца, самка три раза погружалась в воду и, проплыв небольшое расстояние, снова всплывала на поверхность. Продолжительность такого погружения невелика и составляет 5—10 сек. Тело и крылья самки в этот момент серебрятся от покрывающих их пузырьков воздуха. Погрузившись в четвертый раз, самка нашла, наконец, место, удобное для яйцекладки и, обхватив лапками стебель *Potamogeton*, замерла. Через 2—3 минуты она несколько изменила положение и отложила яйца. В данном случае кладка была прикреплена в 10 см от поверхности, так как глубина погружения самки ограничивалась глубиной сосуда. Яйцевой круг после откладки был сравнительно мал и достигал лишь 20 мм, при ширине тяжа 4—5 мм. Однако студенистое вещество быстро разбухло в воде, и уже на следующие сутки размеры кладки увеличились вдвое. Яйца светло-зеленые, расположенные в поперечных кругах по 12—15 яиц в одном круге. Размеры яиц: 0.50—0.55 мм ширины и 0.65—0.70 мм длины. Число яиц в кладках *Ph. grandis* колеблется от 700 до 800.

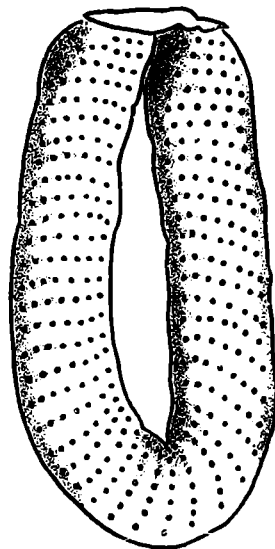


Рис. 1. Кладка *Phryganea grandis* L.

AGRYPNIA OBSOLETA HAG. (рис. 2—3)

Крупные, неправильной формы кладки *A. obsoleta*, прикрепленные на нижней стороне листьев кувшинки, кубышки или стрелолиста, часто встречались на Иваньковском водохранилище во второй половине августа 1957 г.

Для рода *Agrypnia*, как и для всего семейства *Phryganeidae*, типичны кладки яиц в форме кольца, однако у кладок видов этого рода наблюдается тенденция к зарастанию центрального отверстия, в результате чего кладка из кольцевидной превращается в дисковидную или шарообразную. Для *A. pagetana* и *A. obsoleta* наряду с кольцевидными кладками отмечены (Коленати, Сильтала) кладки шарообразной или комковатой формы. Шарообразные кладки яиц указаны Сильтала и для *A. picta*. Между двумя крайними типами кладок существуют переходные формы. Сильтала (Siltala, 1906) приводит наблюдение над кладкой *A. picta*. Маленькое центральное отверстие этой кладки позднее исчезло благодаря склеиванию разбухшего в воде студенистого вещества, и кладка из кольцевидной превратилась в шарообразную. На месте центрального отверстия осталась только неглубокая бороздка. Таким образом, наличие у *A. obsoleta* комковатых кладок подтверждает правильность перенесения А. В. Мартыновым (1935) этого вида из рода *Prophryganea* в род *Agrypnia*.

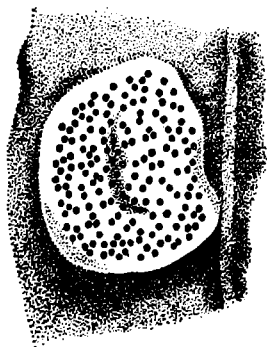


Рис. 2. Кладка *Agrypnia obsoleta* Hag.

Все встреченные в Иваньковском водохранилище кладки *A. obsoleta* имели комковатую форму. Кладки этого вида в форме кольца собраны не были. Комковатые кладки были получены и в лаборатории. Самки с созревшими яйцами были помещены в кристаллизатор с водой и плавающими листьями кувшинки и прикрыты колпаком из редкого газа. Через 8—10 часов на нижней поверхности листа были отложены две кладки. Они имели неправильную форму с явственной медиальной бороздой. По-видимому, слияние дуг кольца произошло уже в генитальной сумке, так как самка отложила единую массу яиц без центрального отверстия, но наличие медиальной борозды указывает на его первоначальное существование. Студенистое вещество было прозрачно, бесцветно и быстро разбухло в воде, в результате чего размеры кладки сильно увеличивались и достигали 20—25 мм длины, 12—15 мм ширины и 6—7 мм высоты. По мере разбухания студенистого вещества медиальная борозда становилась менее заметной.

Количество яиц в кладках *A. obsoleta* колеблется от 400 до 500. Яйца зеленые, овальной формы, от 0.57 до 0.62 мм длины и от 0.40 до 0.52 мм ширины. Расположение яиц в кладке кажется на первый взгляд беспорядочным, но при более детальном рассмотрении можно обнаружить, что в слое, обращенном к листу, яйца лежат в правильных, расположенных поперек длинной оси кладки рядах. Через 10—12 дней началось отрождение личинок. Прозрачное студенистое вещество кладки и тонкая прозрачная яйцевая обо-

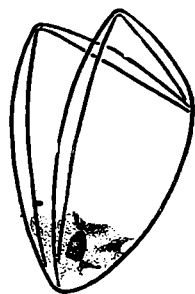


Рис. 3. Пустая яйцевая оболочка *Agrypnia obsoleta* с яйцевым зубом.

лочка дают возможность хорошо рассмотреть под биноклем все детали созревшего эмбриона. На головной капсуле четко выделяются три темных пятна: это глаза личинки и расположенный между ними яйцевой зуб. Последний представляет собою овальную пластинку, в центре которой находится небольшой выступ. Яйцевой зуб сбрасывается перед выходом личинки из яйца и отчетливо виден в пустой оболочке (рис. 3). Линьку личинки перед выходом ее из яйца мы не наблюдали. Экзувии не были обнаружены ни в пустой яйцевой оболочке, ни в студенистом веществе кладки. Молодая личинка совершенно бесцветна, покровы ее прозрачны, и сквозь них отчетливо видны в кишечнике остатки эмбрионального желтка. По выходе из яйца личинка первое время лежит неподвижно, как бы взвешенная в студенистом веществе, заметны только слабые дыхательные движения брюшка. Студенистое вещество к этому времени становится менее вязким, что облегчает продвижение личинок в кладке и их выход в водную среду. Отродившиеся личинки находятся в кладке около трех дней. За этот период окрашиваются хитиновые покровы, в кишечнике полностью исчезают остатки эмбрионального желтка и личинка становится более подвижной.

Процесс отрождения личинок сильно растянут и может продолжаться, по нашим наблюдениям, 5—7 дней, затягиваясь в некоторых случаях до 10 дней. Личинка, вышедшая в водную среду, активно плавает при помощи ног и энергичных движений брюшка. Способность плавать сохраняется у молодой личинки недолго. В течение первых суток она строит легкий предварительный домик, который не обременяет молодую личинку. Но как только в качестве строительного материала начинают употребляться кусочки живых растительных тканей и домик становится более громоздким, способность к плаванию сильно ограничивается, и уже через 3—5 дней личинка окончательно теряет ее.

TRIAENODES BICOLOR CURT.

Кладки этого вида легко обнаружить на нижней стороне плавающих листьев водяной гречихи или стрелолиста, нередко по 2—3 и более на одном листе.

Способы откладки яиц в семействе Leptoceridae очень разнообразны. Кладки их могут быть отложены на нижней стороне плавающих листьев высшей водной растительности, могут быть брошены в воду с воздуха, так как яйцевой комок формируется уже в генитальной сумке и самка выдавливает готовую кладку во время полета. Некоторые виды погружаются для откладки яиц в воду и прикрепляют яйцевой комок к различным подводным предметам обычно на большой глубине, те же виды, самки которых лишены способности плавать, прикрепляют кладки к растениям или другим предметам, частично выступающим из воды и таким образом дающим самкам возможность спуститься по ним под воду. Яйца таких видов откладываются обычно неглубоко: в 15—20 см от поверхности.

Для *T. bicolor* характерна плоская, дисковидная форма кладки. Диаметр диска колеблется от 5 до 7 мм. Яйца расположены по спирали и плотно прилегают друг к другу. Число витков в спирали обычно 7—9. Кладки относительно бедны студенистым веществом. Этот признак и расположение яиц в один слой сближают кладки *T. bicolor* с кладками, характерными для Hydroptilidae, Hydropsychidae и Polycentropidae, т. е. для более примитивного подотряда Annulipalpia. Наружный слой студенистого вещества уплотнен и образует оболочку, прикрывающую

кладку сверху наподобие крышки. Сторона диска, обращенная к листу, такой оболочки не имеет. Сильтала (Siltala, 1906) указывает, что окраска ее коричневая и что она может быть сравнительно легко отделена от основной массы студенистого вещества. Однако все собранные нами кладки *T. bicolor* имели совершенно прозрачную оболочку, сквозь которую просвечивали зеленоватые яйца. Она становилась мутной и темнела только в том случае, если кладка оказывалась вне воды.

Лёт имаго начинается на Рыбинском водохранилище в последней декаде июня. Первые кладки были найдены в середине июля и встречались в большом количестве по конец августа. Число яиц в кладках достигает 250—300. Яйца коротко эллиптические, 0.28—0.30 мм длины и 0.26—0.28 мм ширины.

MYSTACIDES LONGICORNIS L. (рис. 4)

В течение июля—августа 1955—1956 гг. нередко встречались кладки другого представителя семейства Leptoceridae—*M. longicornis*. Кладки этого вида лежат свободно на грунте или скоплениях нитчатки и погруженной растительности, обычно среди зарослей затинного побережья, но могут быть встречены и на открытых местах. Кладки, отложенные на открытых участках литорали, подвергаются сильному воздействию прибойной волны, что неблагоприятно для отрождающихся личинок.

Кладки *M. longicornis* круглые или слегка комковатые, диаметром от 6 до 9 мм. Оболочки, имеющейся в кладке *Trienodes bicolor*, у *M. longicornis* нет, но поверхностный слой студенистого вещества уплотнен, что ясно заметно при попытке отпрепарировать тяж с яйцами. Количество яиц в кладке невелико: 250—300. Яйца зеленого цвета, эллиптической формы, 0.26—0.27 мм длины и 0.21—0.22 мм ширины. Яйцевой тяж расположен в толще кладки по спирали, но спираль эта насчитывает только 2—2.5 витка, так как тяж с яйцами образует в вертикальной плоскости сильно извивающиеся петли. Выход личинок из кладки в водную среду происходит на третьи сутки после их отрождения из яиц.

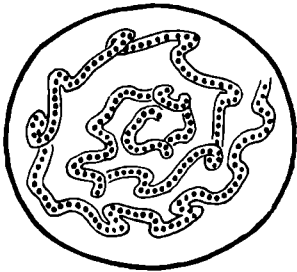
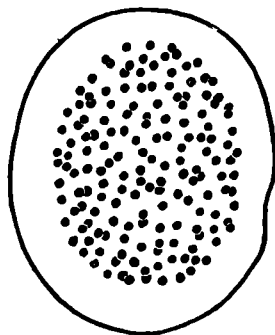


Рис. 4. Кладка *Mystacides longicornis* L.

Однако новорожденные личинки не переходят на субстрат, а поднимаются к поверхности воды. Личинки при этом настолько малы и легки, что всплывают совершенно пассивно, не прилагая и в дальнейшем никаких усилий для того, чтобы остаться в этом состоянии. Длительное пассивное парение личинок в толще воды оказывается возможным благодаря очень длинным щетинкам, увеличивающим парусность тела, так как у личинок I—II возрастов длина щетинок ног и 10-го сегмента брюшка относительно больше, чем у взрослых.

У личинок *M. longicornis* планктонная стадия длится в среднем одни сутки. По истечении этого времени личинки опускаются на дно и приступают к питанию и постройке домика. Подобное явление наблюдалось нами у личинок разных видов, в том числе у *Trienodes bicolor*, у представителей рода *Oecetis* (*O. lacustris* и *O. furva*), у *Limnophilus fuscinervis*. Личинки *Hydropsyche ornatula* I возраста были найдены на Сталинградском водохранилище в пробе планктона, взятой с поверхности. Это указывает на то, что личинки *H. ornatula* также проходят планктонную стадию.

Значение планктонной стадии заключается, вероятно, в рассеивании вышедших из кладки личинок на более значительном пространстве. Этим предотвращается чрезмерная их концентрация на небольшой площади. Той же цели, по-видимому, служит и разновременность отрождения личинок из кладки. Таким образом, вышедшие из кладки личинки ручейников, как и личинки тендипедид (Мордухай-Болтовской и Шилова, 1955), в течение некоторого периода времени ведут планктонный образ жизни. Однако у ручейников планктонная стадия длится непродолжительное время и поэтому не может играть существенной роли в их расселении по водоему. Повторного перехода к планктонному образу жизни, каковой наблюдается у личинок тендипедид в случае, если опустившаяся на дно личинка окажется в условиях, неблагоприятных для ее развития (Калугина, 1959), у личинок ручейников мы не наблюдали. Отсутствие возможности повторного перехода к планктонному образу жизни у личинок ручейников компенсируется большей подвижностью их личинок.



ОЕCETIS FURVA RAMB. (рис. 5)

В середине июля 1956 г. в зарослях манника и водяной гречиши нередко встречались кладки *O. furva*. Моретти (Moretti, 1934) указывает, что кладки этого вида округлы и могут быть отложены на дно или на погруженные в воду растения. Мы находили круглые или слегка овальные кладки этого вида обычно прикрепленными к побегам манника, на глубине 15—25 см. Шаровидные кладки достигают 5—7 мм

Рис. 5. Кладка *Oecetis furva* Ramb.

в диаметре. Соотношение размеров овальных кладок 8 : 6, 5. Яйца светло-зеленые, широко эллиптической формы, 0.27—0.30 мм длины и 0.25—0.28 мм ширины и расположены в кладке так, что периферический слой яиц группируется в центральной его части. Такая кладка насчитывает лишь 130—150 яиц.

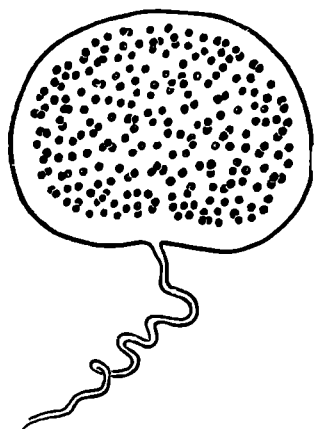


Рис. 6. Кладка *Oecetis lacustris* Pict.

ОЕCETIS LACUSTRIS PICT. (рис. 6)

Кладки этого вида встречались вместе с кладками *O. furva* в зарослях того же типа. Имаго *O. lacustris* на Рыбинском водохранилище начинают летать в последней декаде июня. Первые кладки появились в начале июля и встречались в небольшом количестве до конца месяца. Кладки *O. lacustris* круглой формы и прикрепляются к стеблям манника или гречиши с помощью студенистого шнура, который имеет вид растянутой пружины. Такой шнур достигает длины 6—10 мм. В месте прикрепления его на шаровид-

ной поверхности кладки образуется небольшое воронкообразное углубление. Кладка богата прозрачным студенистым веществом, а зеленые яйца сливаются с окраской водной растительности, что затрудняет поиски кладок в природе.

Диаметр кладки 8—8.5 мм. Яйца овальной формы, 0.28—0.30 мм длины и 0.26—0.28 мм ширины. Расположение яиц в кладке беспорядочное. Число яиц сравнительно велико и может достигать 400—450 шт. Отрождение личинок происходит дружно, в течение двух суток. Приблизительно такой же срок молодые личинки находятся в студенистом веществе кладки, прежде чем выйти в водную среду. Только что отродившиеся личинки лежат почти неподвижно. По истечении суток они становятся более активными, проползают между еще не развившимися яйцами в периферический слой студенистого вещества и вскоре выходят из кладки в воду. Молодые личинки строят себе в течение первых суток легкий домик из частиц детрита. Они хорошо плавают в толще воды при помощи ног, вооруженных очень длинными волосками.

LIMNOPHILUS FUSCINERVIS ZETT

По Вейрландеру (Weurlander, цит. по Siltala, 1906), кладки этого вида шарообразные, величиной с горошину и были найдены им вне воды, но вблизи берега, среди травы сырого луга. Мы имели только одну кладку *L. fuscinervis*, найденную 30 августа 1957 г. на Шошинском плёсе Иваньковского водохранилища у самого уреза воды на скоплении нитчатки. Кладка круглой формы, 9 мм в диаметре. Студенистое вещество слегка буроватое. Яйца желтовато-бурые, слегка эллиптические, 0.38—0.45 мм длины и 0.28—0.31 мм ширины. 10 сентября началось отрождение личинок. Этот процесс продолжался четверо суток. Яйцевого зуба у личинок *L. fuscinervis* мы не обнаружили. Не наблюдалась также и линька личинки перед выходом ее из яйца. По-видимому, при отрождении личинок линька или совсем не происходит, или она не сопровождается сбрасыванием шкурки, так как экзувии не были найдены ни в пустых яйцевых оболочках, ни в студенистом веществе кладки. Вышедшая из яйца личинка абсолютно прозрачна и бесцветна, выделяются только красноватые глаза и кишечник, заполненный эмбриональным желтком. У личинки суточного возраста уже намечается пигментация головной капсулы, ног и тергитов груди. Такие личинки ползают в толще кладки, студенистое вещество которой сильно разжижается. Чем старше личинки, тем они активнее и тем энергичнее дыхательные движения брюшка. Выход личинок из кладки в водную среду происходит на третьи сутки после отрождения.

ЛИТЕРАТУРА

- Калугина Н. С. 1959. К биологии некоторых хирономид Учинского водохранилища (род *Endochironomus* K., род *Glyptotendipes* K. и др.). Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Лепева С. Г. 1940. Ручейники. Жизнь пресных вод, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мартынов А. В. 1935. Ручейники (Trichoptera) Амурского края. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. II, в. 2—3.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. И. Шилова 1955. О временно-планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes* (Diptera, Tendipedidae). ДАН СССР, т. 105, № 1.
- Denning D. G. 1937. The biology of some Minnesota Trichoptera. Trans Amer. Ent. Soc. Philadelphia, v. 63.
- Kolenati Fr. 1848—1859. Genera et species Trichopterorum. P. I, Pragae; P. II, Mosquae.
- McLachlan R. 1874—1880. A monographic revision and synopsis of the Trichoptera of the European fauna. London. P. I—IX.
- Moretti G. P. 1934. Tricotteri della risaia. Atti. Soc. ital. Sci. nat., Milan, v. 73.

- Siltala A. J. 1906. Über den Laich der Trichopteren. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, № 28.
- Thienemann A. 1904. Zur Trichopteren-Fauna von Tirol. Allg. Ztschr. Ent., V. 9.
- Ulmer G. 1903. Über die Metamorphose der Trichopteren. Abhandl. aus d. Gebieten d. Naturwiss. Bd. XVIII, Hamburg.
- Ulmer G. 1909. Trichoptera. In: Süßwasserfauna Deutschlands. Jena.
- Wesenberg-Lund C. 1910. Über die Biologie von *Glyptotendipes punctatolineatus* Retz. nebst Bemerkungen über das freilebende Puppen-stadium der Wasserinsekten. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrograph., Bd. III.
- Wesenberg-Lund C. 1911. Über die Biologie der *Phryganea grandis* L. und die Mechanik ihres Gehäusebaues. Intern. Revue d. ges. Hydrob. u. Hydrograph., Bd. IV.
- Wesenberg-Lund C. 1913. Fortpflanzungsverhältnisse Paarung und Eiablage der Süßwasserinsekten. Fortschr. Naturwiss. Forschungen, Bd. 8.
- Zadach G. 1854. Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. I. Die Entwicklung des Phryganiden-Eies. Berlin.
-

И. К. Болдина

ПИТАНИЕ ГУСТЕРЫ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Густера является одной из малоценных, но массовых рыб волжских водохранилищ. В траловых и неводных уловах она составляет в Угличском и Ивановском водохранилищах 11.4%, в Рыбинском 7.2%, Горьковском 8.5%, Куйбышевском 11.6% общего количества рыб. При изучении питания густеры мы ставили своей целью выяснить его общий характер, возрастные и сезонные особенности, изменения в составе потребляемой пищи после образования водохранилищ, а также решить вопрос о пищевой конкуренции густеры и леща. Для Рыбинского водохранилища этот вопрос имеет существенный интерес в связи с неблагоприятными условиями питания леща (Житенева, 1958) и замедленным темпом его роста (Остроумов, 1955).

Данные о питании густеры в других водоемах приводятся различными авторами: Н. А. Навозовым (1912) — р. Урал, П. Ф. Домрачевым и И. Ф. Правдиным (1926) — оз. Ильмень и Псковско-Чудской водоем, О. Л. Богуном (1948) — Средний Днепр, Г. В. Аристовской (1954) — Средняя Волга. Анализируя материалы по питанию, некоторые авторы приходят к выводу о наличии пищевой конкуренции между густерой и лещом.

В настоящей работе освещены вопросы питания густеры в Угличском, Ивановском, Рыбинском, Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Большая часть материалов собрана на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Количество материала из Угличского, Ивановского и Рыбинского водохранилищ невелико и рассматривается более в качестве сравнительного.

В разделе работы, посвященном пищевым взаимоотношениям густеры и леща в Рыбинском водохранилище, использованы материалы З. Н. Чирковой, которой автор выражает свою глубокую благодарность.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Материал по питанию густеры собирался из траловых и неводных уловов в русловых и прибрежных участках водохранилищ. Всего исследовано содержимое 829 кишечников, в том числе в Угличском водохранилище (1957 г.) — 53, Ивановском (1957 г.) — 28, Рыбинском (1956 г.) — 92, Горьковском (1956—1957 и 1958 г.) — 458 и Куйбышевском (1956—1957 гг.) — 198 кишечников.

Лабораторная обработка материала производилась по методике, общепринятой для бентосоядных рыб. Пищевой комок, извлеченный из кишечника, подсушивался на фильтровальной бумаге, взвешивался на торсионных или аналитических весах, а затем просматривался под микроскопами

«МБС-2» и «МБИ-1». Большая часть проб просмотрена полностью. В случае сильного наполнения кишечника бралась его некоторая объемная или весовая часть, после просмотра которой количество учтенных заглоченных организмов пересчитывалось на весь пищевой комок. Подсчет заглоченных личинок тендипедид производился по головным капсулам, подсчет веслоногих рачков — по фуркам, ветвистоусых — по количеству постабдоменов. Восстановление веса беспозвоночных проводилось по таблицам Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955) и А. С. Константинова (1950). Вследствие плохой сохранности олигохет определялась только частота их встречаемости. Моллюски при заглатывании их густерой сильно дробятся глоточными зубами, вследствие чего удавалось определить только их фактический вес. Однако наиболее часто встречающийся в кишечниках *Viviparus* мог быть более точно учтен по хорошо сохранявшимся в кишечнике роговым крышечкам. Нами составлена таблица зависимости между весом *Viviparus* и диаметром крышечки (табл. 1).

Таблица 1

Зависимость между весом *Viviparus* и диаметром крышечки

Вес моллюска, в мг	Диаметр крышечки, в мм											
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
	50	120	220	350	560	820	930	1500	2100	2800	4100	5500

Различий в питании между самцами и самками не обнаружено, поэтому все данные по питанию рыб разных полов объединены.

ИВАНЬКОВСКОЕ И УГЛИЧСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Материалы по питанию густеры в этих водохранилищах незначительны. Но все же мы считаем возможным привести их для сравнения с данными по другим водохранилищам.

В Иваньковском водохранилище сбор материала производился в Шошинском плёсе (у с. Шоши) и в предплотинном участке. Эти районы выделяются наибольшим богатством бентоса (Фенюк, 1958).

В начале сентября 1957 г. в Шошинском плёсе молодь густеры размером 32—50 мм питалась типичными для осеннего периода зарослевыми ветвистоусыми: алоной, эврицерком, босминой (табл. 2).

Таблица 2

Состав пищи густеры в Шошинском плёсе Иваньковского водохранилища в сентябре 1957 г. (% от веса пищи)

Размер рыбы, в мм	Alona	Euryce- cus	Bosmina	Другие Cladocera	Copepoda	Личинки Tendipes	Другие Tendipe- didae	Trichop- tera	Mollusca	Детрит и расти- тельные остатки	n
32—50	87.6	6.5	3.5	—	—	—	2.4	—	—	—	6
51—150	—	—	—	4.3	—	91.6	1.4	—	2.5	0.2	5
151—200	—	—	—	—	17.3	25.4	5.8	28.3	6.7	16.5	10

У рыб размером более 50 мм потребление кладоцер резко упало, и питание происходило за счет мотыля, ручейников и копепод (*Acanthocyclops viridis*).

В предплотинном участке Иваньковского плёса питание густеры было иным (табл. 3).

Таблица 3

Состав пищи густеры в предплотинном участке в июле 1957 г.
(% от веса пищи)

Размер рыбы, в мм	Cladocera	Личинки Tendipes	Sphaerium	Valvata	Viviparus	Детрит и расти- тельные остатки	n
150—200	0.9	1.3	42.0	15.3	40.1	0.4	5

Здесь на русловых участках плёса кишечники густеры были наполнены моллюсками — *Viviparus*, *Sphaerium*, *Valvata*, которые составляли в сумме 97.4% общего веса пищи.

Питание мелкой и средней густеры в Угличском и Иваньковском водохранилищах в общих чертах сходно. Основной пищей как в июле, так и в октябре был мотыль. Роль ветвистоусых и моллюсков была невелика (табл. 4).

Таблица 4

Состав пищи густеры в Угличском водохранилище в 1957 г.
(% от веса пищи)

Время лова	Размер рыбы, в мм	Clado- cera	Куколки Tendipe- didae	Личинки Tendipes	Другие Tendipe- didae	Mollusca	Детрит и расти- тельные остатки	n
Июль	50—100	4.9	15.2	70.3	—	6.0	3.6	17
	101—150	—	18.5	42.0	6.0	33.5	—	7
	150—200	0.1	10.7	29.0	1.0	59.2	—	10
Октябрь	100—150	0.05	—	76.3	0.15	23.5	—	4
	151—200	1.3	12.3	30.9	4.6	50.9	—	8

С увеличением возраста густеры роль тендипедид в их питании снижается, а количество моллюсков в кишечниках возрастает. Так, у рыб размером от 150 до 200 мм моллюски (*Viviparus*, *Dreissena*) составляют уже половину веса пищевого комка.

РЫБИНСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Характер питания взрослой густеры связан с распределением кормовых объектов в водохранилище и различен в отдельных его плёсах (табл. 5).

В устьевых участках, впадающих в водохранилище рек, где сохраняется речной режим и преобладает мотылёвый биоценоз с моллюсками (*Viviparus*), густера проявляет себя как типичный моллюскоед. Такой характер носит питание густеры в верхних участках Шекснинского, Южношекснинского и Волжского плёсов и в устье р. Сити. Здесь моллюски составляют до 90% веса пищевого комка. Во всех плёсах значение тендипедид невелико в течение всего вегетационного периода.

Таблица 5

Состав пищи густеры в Рыбинском водохранилище летом 1956 г.
(% от веса пищи)

Район водохранилища	Размер рыбы, в мм	Cladocera, Copepoda	Tendipedidae	Mollusca	Детрит и растительные остатки	Прочие	n
Волжский плёс . . .	120—200	7.2	—	89.5	—	3.3	11
Южно-Шекснинский плёс	120—200	—	—	96.3	—	3.7	21
Устье р. Шексны . .	120—200	1.0	—	96.7	—	2.3	17
Устье р. Сити . . .	120—200	—	—	88.9	—	11.1	18
Район Центрального мыса	120—200	9.6	8.3	—	82.1	—	19

Центральная часть водохранилища отличается чрезвычайной бедностью донного населения. В кишечниках густеры из этого района моллюски и тендипедиды отсутствовали, питание происходило за счет различных растительных остатков и зоопланктона.

ГОРЬКОВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

По гидрологическому режиму и составу донной фауны Горьковское водохранилище разделяется на три участка: верхний — от Щербаковской ГЭС до г. Костромы, где сохраняется речной режим и речные биоценозы; средний — от Костромы до Юрьевца и нижний — от Юрьевца до Горьковской ГЭС, где течение замедлено, происходит заиление ложа и исчезновение реофильных форм. Различие условий обитания в этих участках отражается на питании средних и старших возрастных групп густеры, которое поэтому рассматривается по участкам водохранилища. Питание молоди — сеголеток и годовиков, обитающих в прибрежной зоне, сходно и рассматривается в целом по всему водохранилищу (табл. 6, 7).

Таблица 6

Состав пищи сеголеток густеры в Горьковском водохранилище в 1956 г.
(% от веса пищи)

Размер, в мм	Trichocerca	Copepoda (nauplii)	Copepoda	Chydorus	Bosmina	Cladocera	Eurycerus	Tendipes	Coryno-neura	Tendipes	Cricotopus	Endochironomus	Cyano-phyceae	n
6—7	27.5	30.5	—	—	42.0	—	—	—	—	—	—	—	—	10
8—9	4.7	12.3	—	—	79.5	3.5	—	—	—	—	—	—	—	10
10—11	—	—	—	19.3	72.5	7.2	—	—	—	—	—	—	—	10
20—30	—	—	5.1	—	2.8	5.6	10.0	32.3	11.6	17.6	4.6	0.5	9.9	48

Пробы по питанию сеголеток густеры собирались на протяжении июня 1956 г. в устьях рек Немды, Унжи, Желваты и Ячменки. Здесь, в мелководной прибрежной зоне, среди залитой наземной растительности, сеголетки размером 6—7 мм интенсивно питались молодой босмин, веслоногих рачков и коловратками (табл. 8). По мере роста сеголетки перестают

Таблица 7

Состав пищи годовиков густеры в Горьковском водохранилище в 1956 г.
(% от веса пищи)

Размер, в мм	Район водохрани- лища	Eurycer- cus	Bythotre- phes	Tendipes	Corino- neura	Insecta	Mollusca	Детрит и расти- тельные остатки	Прочие	n
40—50	Прибрежье. Русло.	53.0 7.6	— 29.5	6.5 —	20.4 —	15.3 —	— 9.6	— 29.6	4.8 3.7	12 10

заглатывать коловраток, переходят на питание более крупными формами планктона и при длине 10—11 мм их пища целиком состоит из молодых ветвистоусых.

Таблица 8

Состав пищи густеры в Горьковском водохранилище летом 1956—1957 гг.
(% от веса пищи)

Время лова	Размер рыбы, в мм	Eurycer- cus	Прочие Cladocera	Copepoda	Insecta	Tendipe- didae	Sphaeri- idae	Vivipa- rus	Расте- тельные остатки	Прочие	n
1956 г.	50—120	33.2	17.8	—	43.6	—	—	—	5.4	—	17
	121—200	28.9	—	—	9.9	—	—	52.0	0.8	8.4	14
	201—350	11.8	—	—	0.2	—	—	84.1	—	3.9	15
1957 г.	50—120	—	—	15.0	8.4	7.0	59.2	—	10.4	—	18
	121—200	—	—	—	—	—	44.1	48.1	7.4	0.4	12
	201—350	—	—	—	—	—	45.9	41.9	11.4	0.8	9

В начале июля сеголетки длиной 14—16 мм впервые начинают заглатывать личинок мелких тендипедид — *Coruponeura*, *Cricotopus*, но только по достижении мальками длины 20—30 мм донные организмы становятся существенным компонентом их питания. Основную пищу сеголеток составляли куколки, личинки тендипедид и ветвистоусые рачки. Из тендипедид мальки поедали мелкого мотыля (младшие возрастные группы), *Endochironomus* весом до 1.2 мг и *Cricotopus*.

Состав пищи годовиков размером 40—50 мм и сеголеток, кормившихся в прибрежье, был сходен (табл. 6, 7). Для годовиков становится более доступной крупная зарослевая придонная форма — *Eurycercus lamellatus*, количество этого рачка в пище годовиков в пять с лишним раз больше, чем в пище сеголеток.

По данным Л. К. Ильиной (1960), 1956 г. характеризовался исключительно хорошими приростами густеры всех возрастных групп, начиная с годовиков; прирост же сеголеток оказался значительно ниже, чем до зарегулирования. Возможно, плохой рост сеголеток в 1956 г. был обусловлен своеобразным составом планктона в мелководной зоне прибрежья. Крупный *Eurycercus* был малодоступен для сеголеток, а мелкие хидориды (*Alona*, *Chydorus*) обнаружены в кишечниках в незначительном количестве. По-видимому, эти формы и не были многочисленны в планктоне. Массовое появление куколок мелких тендипедид (*Coruponeura*) в планктоне в первой декаде июля было кратковременным. Таким образом, сего-

летки не были в достаточном количестве обеспечены доступной пищей.

Отошедшие в русловые участки годовики длиной 40—50 мм питались крупными кладоцерами — *Bythotrephes*, *Euryscercus*, кроме того, в их кишечниках обнаружено большое количество детрита, который заглатывался попутно при поедании олигохет. Некоторое значение в питании таких годовиков приобрели мелкие моллюски — *Sphaeriidae*. Следует отметить, что это самый молодой возраст густеры, в котором она впервые начинает потреблять моллюсков.

Большое значение *Euryscercus* в питании густеры всех возрастных групп в 1956 г. не было случайным. В июле—августе в нижней части водохранилища на вновь залитых участках было отмечено массовое размножение этого рачка. Им кормились все рыбы, державшиеся в прибрежье: лещ, плотва, язь, густера, уклей. Большое количество *Euryscercus* выносилось и в открытые районы водохранилища. Так, кишечники стерляди, выловленной в июле, были сплошь наполнены этим рачком.

Летом следующего 1957 г. состав пищи густеры был совершенно иным: основным кормовым объектом оказались *Sphaeriidae* (табл. 8).

Euryscercus в кишечниках не был обнаружен. Можно предполагать, что на второй год существования водохранилища разложение залитой наземной растительности создало неблагоприятные условия для фитофильных форм. В 1958 г. в летнем питании густеры наблюдались большие различия по районам водохранилища (табл. 9).

Таблица 9

Состав пищи густеры в Горьковском водохранилище летом 1958 г. (% от веса пищи)

Участок водохранилища	Размер рыбы, в мм	Cladocera	Copepoda	Tendipedidae	Hydropsyche ornatula	Прочие Insecta	Viviparus	Sphaeriidae	Dreissena	Прочие Mollusca	Детрит и растительные остатки	n
Верхний	50—120	0.1	—	—	48.1	20.3	—	10.7	—	—	20.8	10
	121—200	—	—	0.9	24.1	6.8	—	62.0	4.3	—	1.9	22
Средний	50—120	7.9	12.2	0.4	—	—	—	79.5	—	—	—	9
	121—200	4.5	—	0.2	—	3.6	3.8	87.9	—	—	—	41
	201—350	—	—	—	—	0.5	52.4	25.1	5.7	8.4	7.9	22
Нижний	50—120	90.4	—	—	—	—	—	9.6	—	—	—	5
	121—200	3.7	—	13.6	—	31.4	0.8	0.9	43.0	—	7.6	28
	201—350	3.6	—	—	—	5.6	21.1	36.9	19.8	13.0	—	17

В верхнем участке, где сохранились речные биоценозы, густера в большом количестве поедала личинок *Hydropsyche ornatula*. Напротив, в кишечниках рыб из среднего и нижнего участков не обнаружено ни одного экземпляра этого ручейника. *H. ornatula* — типичный реофильный вид. До зарегулирования этот вид играл существенную роль в питании основных волжских бентофагов — леща, стерляди, густеры (Гуныко, 1955). Выпадение *Hydropsyche* из состава пищи густеры, выловленной ниже Костромы, связано, по-видимому, с исчезновением этого ручейника вследствие уменьшения проточности.

Рыбы средних и старших возрастных групп (120—350 мм) в течение всего летнего периода 1956, 1957 и 1958 гг. держались в русловых участ-

ках и кормились моллюсками — *Viviparus*, *Sphaeriidae*, *Dreissena* (табл. 8, 9).

Следует отметить, что наиболее крупные особи густеры, от 300 до 350 мм, заглатывают вивипар весом до 5000 мг и диаметром крышечки 13—14 мм; рыбы длиной тела от 150 до 300 мм питаются вивипарой среднего размера — весом до 600 мг.

За годы существования Горьковского водохранилища в питании густеры средних и старших размерно-возрастных групп произошли некоторые изменения. Так, в 1957—1958 гг. наблюдалось уменьшение потребления вивипар по всему водохранилищу. Они стали постепенно вытесняться сферидами, количество которых везде резко возросло. В нижнем районе водохранилища большое кормовое значение приобрела *Dreissena polymorpha*. Здесь на затопленных деревьях и кустарниках появились ее мощные колонии. Изменение видового состава потребляемых густерой организмов является, несомненно, следствием коренных изменений, происходящих в бентосе реки после ее зарегулирования и превращения в водохранилище.

КУЙБЫШЕВСКОЕ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

О питании сеголеток густеры мы судим только по материалам из района с. Криуши (средняя часть водохранилища).

Таблица 10

Состав пищи сеголеток густеры в Куйбышевском водохранилище в июне 1956 г. (% встречаемости)

Размер, в мм	<i>Fillinia</i>	<i>Keratella</i>	<i>Navicula</i>	<i>Melosira</i>	<i>Pinnularia</i>	<i>Eudorina</i>	<i>Pandorina</i>	Copepoda (nauplii)	n
6—7	66	34	66	—	34	66	66	—	8
8—9	83	34	100	17.6	—	34	100	17.6	6

Основной пищей сеголеток размером 6—7 мм были диатомовые и зеленые водоросли (табл. 10). Подростки сеголетки начинали заглатывать рачков — молодь конепод.

Осенью в этом же районе питание сеголеток носило уже смешанный характер, и пища их состояла из зарослевых ветвистоусых и тендипедид (табл. 11).

Таблица 11

Состав пищи сеголеток густеры в Куйбышевском водохранилище осенью 1956 г. (% от веса пищи)

Размер, в мм	<i>Bosmina</i>	<i>Euryceus</i>	Прочие Cladocera	<i>Cricotopus</i>	Растительные остатки	n
28—60	3.8	49.6	9.6	24.1	12.9	33

Из кладоцер в кишечниках обнаружена обычная для осеннего периода группа хидорид, в частности *Euryceus*, из тендипедид — мелкая форма *Cricotopus*. В это время интенсивность питания сеголеток резко снизилась: 50% вскрытых кишечников оказались пустыми.

Материал по питанию молоди густеры размером 30—70 мм собирался у с. Мордова на залитых лугах и пашнях, биотопах, благоприятных для массового размножения фитофильных форм в первый год после затопления. Это отразилось на составе потребляемой рыбами пищи. В летнее время питание молоди было особенно разнообразно: в кишечниках обнаружено 22 вида кормовых организмов.

Большую часть пищевого комка составляли кладоцеры (*Bosmina*), меньшую — личинки и куколки тендипедид (табл. 12).

Таблица 12

Состав пищи густеры в Куйбышевском водохранилище летом 1956 и 1957 гг.
(% от веса пищи)

Размер, в мм	Время лова	<i>Alona</i>	<i>Bosmina</i>	<i>Daphnia</i>	<i>Tendipedidae</i> (куколки)	<i>Cricotopus</i> (куколки)	<i>Tendipes</i> (личинки)	<i>Cricotopus</i> (личинки)	<i>Gluptotendipes</i> (личинки)	<i>Endochironomus</i> (личинки)	Прочие <i>Tendipedidae</i>	Раститель- ные остатки	n
30—70	Июль 1956 г.	2.0	55.9	0.2	6.0	10.3	3.7	11.0	—	—	3.7	7.2	13
	Май 1957 г.	—	—	—	—	—	1.3	1.0	20.5	50.6	23.6	3.0	42

Весной следующего 1957 г. в этом же районе основной пищей молоди были тендипедиды. Отсутствие зарослевых ветвистоусых и куколок тендипедид в желудках объясняется тем, что их в это время (май) не было в планктоне.

Летом 1956 г. питание младших и средних возрастных групп густеры на вновь залитых прибрежных участках по всему водохранилищу было чрезвычайно сходно (табл. 13).

Таблица 13

Состав пищи густеры в Куйбышевском водохранилище летом 1956 г.
(% от веса пищи)

Район водо- хранилища	Размер ры- бы, в мм	<i>Cladocera</i>	<i>Copepoda</i>	<i>Tendipedidae</i> (куколки)	<i>Tendipes</i> (личинки)	<i>Trichoptera</i>	<i>Ephemero- ptera</i>	Прочие <i>Insecta</i>	<i>Gammaridae</i>	<i>Viviparus</i>	Прочие <i>Mollusca</i>	Детрит и раститель- ные остатки	n
При- бре- жье	70—120	—	—	56.1	16.1	—	—	1.4	—	—	21.8	4.6	41
	120—200	0.8	—	40.6	24.8	1.0	—	—	—	—	7.4	26.4	16
Русло	70—120	4.1	2.9	—	0.8	—	53.0	0.3	38.8	—	0.1	—	14
	121—200	—	—	—	—	12.6	35.2	—	52.0	0.2	—	—	8
	201—300	—	—	—	—	—	0.2	—	0.9	97.2	—	1.7	25

Основной пищей рыб служили личинки и куколки тендипедид, биомасса которых была очень высока на свежезатопленных площадях в первые годы существования водохранилища.

Благоприятные условия питания летом 1956 г. обеспечили хороший рост рыб. Особенно хороший прирост, в два с лишним раза более высо-

Таблица 14
Соотношение густеры и леща в уловах в Горьковском водохранилище (в % от общего количества рыб)

Трал (русло)	Лещ	32	50	28	18	0	73	50	73	56	84	8	21	2	2	60	96	6	32	50	34	3	60	4	55	14.6	0	92
	Густера	16	8	28	36	66	20	0	20	31	12	0	0	64	70	34	2	64	12	2	0	33	9	34	11	70	79	0
Невода (прибрежье)	Лещ	51	73	0	34	60	79	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
	Густера	0	0	18	0	9	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	

кий, чем наблюдавшийся до зарегулирования, имели 2—7-годовики (Поддубный, 1959), обитавшие в прибрежье среднего и нижнего участков водохранилища. Приросты густеры старших возрастных групп увеличились незначительно, так как крупная густера продолжала держаться на русловых участках водохранилища, где условия питания в 1956—1957 гг. мало отличались от речных. Состав пищи крупной густеры в русловых участках Куйбышевского водохранилища был очень характерен и сходен с Горьковским. На местах, где сохранилась достаточная проточность (Волжский плёс), основной пищей крупной густеры были ручейники (*Hydropsyche ornatula*, *Neureclipsis bimaculata*), моллюски (*Viviparus*), гаммариды (*Dikerogammarus*) (табл. 13). Однако последние обнаружены в кишечниках рыб как из русла, так и из залитой поймы. С образованием водохранилища гаммариды, обитавшие ранее в стречневых участках реки, распространились более широко. В тех участках водохранилища, где густера в большом количестве поедает гаммарид, моллюски в кишечниках не обнаружены. Возможно, что густера предпочитает гаммарид моллюскам.

Наиболее крупные особи густеры держатся группами на стречневых участках и питаются исключительно крупными вивипарами.

ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ГУСТЕРЫ И ЛЕЩА В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

О пищевых взаимоотношениях густеры и леща мы судим по наличию совместных площадей нагула и степени пищевого сродства.

Обычно сеголетки и годовики густеры и леща, нагуливаясь в прибрежье, держатся совместно; места обитания более старших возрастных групп не всегда совпадают (табл. 14).

Таким образом, средние и старшие возрастные группы густеры и леща как в прибрежье, так и в русловых участках в большинстве случаев держатся раздельно. Это само собой исключает острую пищевую конкуренцию между ними.

В прибрежье Рыбинского водохранилища в июле—августе сеголетки обоих видов в большом количестве поедают хидорид, появившихся в это время на мелководном прибрежье. У годовиков леща и густеры, как и у сеголеток общими кормовыми объектами были в весенний период гарпактикоиды, в летний — мотыль, а с августа — алона (табл. 15).

Следует отметить, что потребление молодью рыб хидорид, по всей вероятности, не создает напряженных пищевых взаимоотношений между отдельными видами, так как появление хидорид в прибреж-

ных зарослях является массовым и обеспечивает молодь достаточным количеством корма. В русловых участках водохранилища, там, где лещ и густера держатся совместно, пищевая конкуренция между ними становится достаточно острой, особенно в отношении тендипедид, моллюсков, зоопланктона (табл. 16).

Таблица 15

Пищевое сходство густеры и леща в Рыбинском водохранилище в 1954 г.
(% от веса пищи) по месяцам

Пищевые организмы	Прибрежье							Русло		
	сеголетки		годовики					годовики		
	VII	VIII	V	VI	VII	VIII	IX	VII	VIII	IX
Bosmina	4.2	2.8	—	0.5	—	—	—	—	1.7	20.0
Daphnia	—	—	—	—	0.3	—	—	4.5	0.3	1.0
Leptodora	—	—	—	—	—	—	—	6.4	—	—
Bythotrephes	—	—	—	—	—	—	—	7.3	—	—
Alona	—	—	—	—	13.0	0.1	47.0	2.1	1.0	3.5
Chydorus	—	10.8	—	0.2	—	0.1	—	0.5	0.3	—
Harpacticoida	—	—	62.0	—	—	—	—	—	—	—
Прочие Copepoda	—	—	—	0.7	—	—	—	—	—	0.6
Tendipes	—	4.2	—	34.2	20.3	—	—	3.5	—	—
Psectrocladius	—	—	—	—	6.3	—	—	—	—	—
Прочие Tendipedidae	—	—	—	—	—	—	—	—	2.3	—

Таблица 16

Пищевое сходство густеры и леща в Рыбинском водохранилище
(% встречаемости) по месяцам

Пищевые организмы	Район водохранилища и месяцы										
	Волжский плёс				Шекснинский плёс				Моложский плёс		
	V	VII	VIII-IX	X	V	VII	VIII-IX	X	VI	VII	VIII-IX
Моллюски . .	15.2	7.2	15.4	14.2	40.0	14.3	23.0	23.1	—	6.0	3.5
Тендипеди- ды	21.2	13.0	15.0	27.0	—	15.0	7.7	24.0	25.5	6.0	3.5
Куколки тен- дипедид	—	3.6	—	—	—	5.7	—	—	3.8	—	—
Ручейники . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Олигохеты . .	15.2	—	5.0	9.0	—	—	—	—	—	—	—
Зооплан- ктон	—	3.5	3.8	14.2	—	—	—	—	35.1	31.2	2.1

Высокими в течение всего нагульного периода остаются индексы пищевого сходства у густеры и леща по моллюскам и тендипедидам. Густера имеет наибольшее пищевое сходство с лещом главным образом за счет личинок *Tendipes*, в меньшей степени — *Procladius*. Из моллюсков в пище густеры доминируют крупные формы — *Viviparus*, *Dreissena*, у леща же

мелкие — сферииды. Вивипара в кишечниках леща совсем не обнаружена. Таким образом, густера и лещ питаются разными видами моллюсков.

В Угличском и Ивановском водохранилищах основная масса густеры и леща питается личинками *Tendipes* (табл. 17).

Но пищевые взаимоотношения густеры и леща вследствие богатства донной фауны этих водохранилищ менее напряжены, чем в Рыбинском, где биомасса бентоса в 3—4 раза ниже (Фенюк, 1958).

Таблица 17

Пищевое сходство густеры и леща в Угличском и Ивановском водохранилищах в июле 1957 г. (% от веса пищи)

Пищевые организмы	Водохранилище	
	Ивань-ковское	Углич-ское
Chydoridae	0.9	—
Tendipes	23.0	42.0
Прочие Tendipedidae	—	6.0
Sphaeriidae	14.1	8.2

В верхнем участке Горьковского водохранилища лещ в основном питается олигохетами и зоопланктоном, меньше моллюсками *Sphaerium* и *Pisidium* (Житенева, 1958), а густера — ручейниками (*Hydropsyche ornatula*) и крупными моллюсками — *Viviparus*. В среднем и нижнем участках в пище леща преобладают тендипеды, олигохеты и зоопланктон, а у густеры пищевой комок состоит из моллюсков (*Viviparus*, *Dreissena*, меньше *Sphaeriidae*) и зоопланктона.

Кроме того, как показали наблюдения лета 1958 г., отдельные группировки густеры и леща придерживались различных участков. Крупная густера кормилась на стрелевых участках русла реки, тогда как лещ держался на заиленной пойме, где поедая тендипедид, олигохет и мелких моллюсков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Питание густеры в Волжских водохранилищах характеризуется большим разнообразием. В кишечниках рыб обнаружено 88 видов пищевых объектов. Отмечены случаи поедания водорослей, высшей водной растительности, молоди и икры рыб.

Состав пищи меняется по мере роста рыбы. У сеголеток размером 6—7 мм с переходом на активное питание в июне в пище преобладают животные организмы (коловратки, мелкие босмины, науплии); растительная пища (синезеленые, диатомовые) имеет второстепенное значение.

Переход на смешанное питание происходит в первой декаде июля, при длине сеголеток 13—16 мм; основу пищи составляют зарослевые кладоцеры и тендипеды.

Питание годовиков и подросших сеголеток, обитающих в прибрежье, сходно. В русловой же части годовики потребляют крупных планктических кладоцер и начинают поедать моллюсков.

Питание рыб размером от 50—200 мм смешанное. Отмечены изменения состава пищи в зависимости от кормовой базы, места, времени пагула и гидрологического режима водохранилища. Это особенно отражается на питании рыб, держащихся в осушной зоне. В русловых участках питание густеры также носит смешанный характер, но видовой состав кормовых организмов иной.

Рыбы размером выше 200 мм, нагуливающиеся в открытой части водохранилищ, питаются преимущественно моллюсками.

Пищевые взаимоотношения густеры и леща в Угличском, Ивановском и Горьковском водохранилищах не являются напряженными. Это

определяется несовпадением их мест нагула, незначительным пищевым сходством и богатством донной фауны этих водохранилищ. В Рыбинском водохранилище пищевые взаимоотношения густеры и леща могут быть напряженными в случае совпадения мест нагула.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 2, Казань.
- Аристовская Г. В. 1954. Питание рыб — бентофагов Средней Волги и их пищевые взаимоотношения. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 7, Казань.
- Богун О. Л. 1948. Питание леща в среднем течении Днепра. Тр. Инст. гидробиол. АН УССР, № 22, Киев.
- Гунько А. Ф. 1955. О бентосе Средней Волги до зарегулирования ее стока. Автореферат дисс. Яросл. пед. инст.
- Домрачев П. Ф. 1929. Питание и темп роста леща в Псковском и Чудском озерах. Изв. отд. прикл. ихтиол., т. IX, № 3.
- Домрачев П. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы оз. Ильменя и р. Волхова и их хозяйственное значение. Материалы по исследованию р. Волхова и его бассейна, ч. II, в. 10.
- Житенева Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Ильина Л. К. 1960. Рост и возраст леща, густеры, плотвы, белоглазки Горьковского водохранилища. Наст. сборник.
- Константинов А. С. 1950. Хирономиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. экспед. 1945—1949 гг.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- Навозов Н. А. 1912. Материал к ихтиофауне бассейна р. Урал. Вестн. рыбопром., в. 8—10.
- Остроумов А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- Поддубный А. Г. 1959. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Фенюк В. Ф. 1958. Донная фауна Угличского и Иваньковского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Штейнфельд А. Л. 1949. Густера Ср. Волги и ее значение в рыбном хозяйстве. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 5, Казань.
-

Т. С. Житенева

ПИТАНИЕ ЛЕЩА В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

В верхнем, среднем и нижнем участках Горьковского водохранилища лещ образует локальные стада, различающиеся темпом роста (Ильина, 1960). Для выяснения причин этих различий нами было исследовано питание молоди и взрослых рыб в 1957 и 1958 гг. Материал собирался из траловых уловов, производившихся в открытых частях водохранилища. Всего просмотрено содержимое 424 кишечника рыб в возрасте от одного года до 14 лет.

Кроме того, в те же годы исследовалось питание молоди, обитающей в прибрежной зоне. Просмотрены 174 кишечника молоди из неводных уловов. Содержимое кишечника обрабатывалось по количественной методике, применявшейся нами ранее (Житенева, 1958).

Поскольку характер питания леща в 1957 и 1958 гг. на верхнем, среднем и нижнем участках водохранилища был различным, мы рассматриваем материалы по этим годам отдельно.

В 1957 г. уловы леща на верхнем участке (от Рыбинска до Костромы) были низкими и материала по питанию собрано не было.

На среднем участке (от Костромы до Юрьевца) в середине мая 1957 г. основную пищу леща составляли олигохеты и моллюски (*Sphaerium* и *Pisidium*). Общий индекс наполнения кишечника был невысоким — 25.4 ‰ (табл. 1). В августе состав пищи и степень накормленности рыб

Таблица 1

Состав пищи леща в открытой части среднего участка Горьковского водохранилища (1957 г.)

Время сбора материала	Длина рыб, в мм	Состав пищи	Частный индекс, в ‰ 0,000	Общий индекс, в ‰ 0,00
12—13 мая.	200—470	Олигохеты, моллюски.	—	25.4
6—9 августа	70—100	Олигохеты.	14.0	29.0
		Procladius.	9.0	
		Polypedilum.		
		Зоопланктон.		
	250—400	Tendipes.	191.0	191.0
23—26 октября.	70—470	Конец питания.	0	0

разных размеров были различны. Пища крупных рыб состояла из мотыля. Индекс наполнения кишечника достигал $191^0/_{000}$. Такой высокий показатель накормленности никогда не наблюдался у леща из верхневолжских водохранилищ. У молодого леща в пище не было обнаружено мотыля, но были встречены *Procladius*, *Polypedilum* и олигохеты. Общая степень накормленности была значительно ниже — $29^0/_{000}$. Различие в составе пищи молоди и рыб старших возрастов объясняется удаленностью мест сбора материала по тем и другим. Молодь леща была поймана ближе к верхнему участку водохранилища, где сохранились речные условия и в бентосе преобладали олигохеты. Рыбы старших возрастов были добыты в средней части участка, где кормовые условия с образованием водохранилища резко изменились и ведущей формой бентоса стал мотыль (Мордухай-Болтовской, 1960).

На нижнем участке (от Юрьевца до Городца) в августе характер откорма леща был иной, чем на среднем. Мотыль встречался в пище крупного леща, но в сравнительно небольшом количестве. Частный индекс по *Tendipes* равнялся $40.7^0/_{000}$, т. е. был почти в пять раз меньше, чем в этот же период на среднем участке, что вполне согласуется с данными по бентосу (Мордухай-Болтовской, 1960). Существенное значение в питании взрослых рыб имел зоопланктон, составлявший $1/3$ от веса пищевого комка. Для молоди он являлся основной пищей, тогда как тендипедиды в ее питании играли второстепенную роль (табл. 2). В общем

Таблица 2

Состав пищи леща в открытой части нижнего участка Горьковского водохранилища (1957 г.)

Время сбора материала	Длина рыбы, в мм	Состав пищи	Частный индекс, в $^0/_{000}$	Общий индекс, в $^0/_{000}$
10—18 августа	60—170	<i>Tendipes</i> .	12.0	91.0
		<i>Procladius</i> .		
		<i>Polypedilum</i> .		
		<i>Daphnia</i> .	53.0	
		<i>Cyclops</i> .	24.3	
		Остальной зоопланктон.	1.7	
	290—430	<i>Tendipes</i> .	40.7	62.7
		<i>Daphnia</i> .	21.2	
		Остальной зоопланктон.	0.8	
26—29 октября.	60—430	Конец питания.	0	0

индекс наполнения кишечника всех возрастных групп леща в этом участке был достаточно высоким — $153.7^0/_{000}$, однако преобладание в пище зоопланктона уменьшило ее ценность, что и отразилось на росте леща, который здесь был более низким, чем на среднем участке (Ильина, 1960), где основную пищу составлял мотыль.

В 1958 г. произошли резкие изменения в характере откорма леща на среднем и нижнем участках водохранилища. В августе из пищи леща на среднем участке совершенно исчез мотыль. Основное значение в питании

приобрели олигохеты и моллюски (*Sphaerium* и *Pisidium*). Степень накормленности снизилась до 41‰ (табл. 3). Отсутствие *Tendipes* в пище

Таблица 3

Состав пищи леща в открытой части среднего участка Горьковского водохранилища (1958 г.)

Время сбора материала	Длина рыбы, в мм	Состав пищи	Общий индекс, в ‰
1—9 августа.	100—420	Олигохеты. Моллюски.	41.0
25—28 сентября.	100—450	Олигохеты. Моллюски. Зоопланктон.	15.0

леща предположительно можно было бы объяснить его вылетом в этот период. Однако сроки сбора материала в августе 1957 и 1958 гг. совпадают. Не наблюдалось разницы и в температуре воды: она колебалась в пределах 20—22°. Поэтому отсутствие мотыля в пище леща объясняется только общим резким снижением его биомассы в водохранилище, которое последовало за «мотылевой вспышкой», наблюдавшейся в водоеме в 1956 и 1957 гг. Выпадение из пищи мотыля и снижение общей степени накормленности отразилось на росте леща. В 1958 г. рост его на этом участке был ниже, чем в 1957 г.

На нижнем участке в 1958 г. зоопланктон почти исчез из пищи леща. Появились, хотя и в небольшом количестве, олигохеты. Значение тендипид по сравнению с 1957 г. несколько возросло. Однако общая степень накормленности также упала до 48.5‰ (табл. 4). Отсутствие зоопланктона, который играл существенную роль в питании леща на этом участке в 1957 г., а также снижение накормленности вызвали ухудшение роста леща в 1958 г. и на этом участке.

Таблица 4

Состав пищи леща в открытой части нижнего участка Горьковского водохранилища (1958 г.)

Время сбора материала	Длина рыбы, в мм	Состав пищи	Частный индекс, в ‰	Общий индекс, в ‰
10—17 августа.	10—450	Олигохеты. <i>Tendipes</i> . <i>Procladius</i> . Зоопланктон.	13 22 8 5.5	48.5
28—30 сентября.	60—450	Конец питания.	0	0

Факт питания крупного леща зоопланктоном отмечают В. Я. Панкратова (1948), О. Л. Качалова и другие (1955) для латвийских озер и А. С. Малиновская (1956) для Джезказганского водохранилища. Мы согласны с утверждением А. С. Малиновской, что зоопланктоном лещ питается при недостатке основного корма. Несомненно, он не является типичной пищей

крупного леща, но при высокой биомассе в водоеме может служить хорошим заменяющим кормом, что следует из изложенных данных.

Отметим, что в 1958 г. из-за холодной осени наблюдалось необычно раннее окончание питания леща. На среднем участке в конце сентября индексы наполнения кишечника резко снизились. На нижнем участке к 1 октября лещ полностью прекратил откорм. Температура воды в этот период колебалась в пределах 8—9°. В 1957 г. окончание питания леща на всех участках водохранилища произошло только в конце октября, при температуре воды 4.5—5°. Казалось бы, раннее прекращение питания леща в 1958 г., помимо плохих кормовых условий в летние месяцы, должно было в свою очередь отрицательно сказаться на его росте. Однако, по данным А. А. Остроумова (1955), в Рыбинском водохранилище весовой рост леща прекращается в сентябре, в то время как конец питания наступает только в октябре. То же явление отмечает Н. И. Чугунова (1951) для воблы Северного Каспия: весовой рост ее заканчивается в сентябре, хотя она еще в этот период активно питается. По-видимому, продолжительность осеннего откорма рыбы влияет только на ее жирность и не отражается на росте. Следовательно, основным фактором снижения темпа роста леща в 1958 г. было ухудшение условий его нагула в летний период, остальные факторы (даже такой, казалось бы, важный, как продолжительность осеннего откорма) играли подчиненную роль.

Судить об условиях питания молоди леща (от 1 до 4 лет) в прибрежной зоне Горьковского водохранилища мы смогли только на основании состава ее пищи и величины индексов наполнения кишечника, сравнивая их с данными по питанию молоди из открытых частей водоема, поскольку анализ темпа роста молоди в прибрежье не производился.

В мае 1957 г. в прибрежье среднего и нижнего участков основную пищу молоди (от 70 до 200 мм) составлял мотыль. Частный индекс по *Tendipes* на среднем участке равнялся 73.5⁰/₀₀₀, на нижнем — 64⁰/₀₀₀. Другие тендипедиды — *Tanytarsus*, *Cryptochironomus*, *Endochironomus*, *Polypedilum*, *Cricotopus*, *Psectrocladius*, *Ablabesmia* и *Procladius*, — хотя и часто встречались в кишечниках молоди, но весовое значение их было невелико — 2—4⁰/₀₀₀. Зоопланктона в пище леща было мало (табл. 5). В этот период в открытых районах среднего участка водохранилища условия питания молоди были значительно хуже, так как пища ее состояла из олигохет и моллюсков при низких индексах наполнения кишечника (табл. 1).

В августе условия питания в прибрежье по-прежнему были лучше, чем в открытых частях водоема. Основную пищу молоди (70—160 мм) среднего и нижнего участков составлял мотыль, в то время как в открытой части молодь питалась зоопланктоном (нижний участок).

В августе 1958 г. на среднем участке водохранилища условия откорма молоди резко ухудшились. Мотыль почти исчез из пищи, несколько возросла роль других тендипедид. Однако общая степень накормленности снизилась до 27⁰/₀₀₀; она была значительно ниже, чем у молоди, питающейся на русле (табл. 3).

На нижнем участке характер питания молоди почти не изменился. Несколько снизилось значение мотыля. Однако в пище появились олигохеты. Общая степень накормленности осталась высокой — 80⁰/₀₀₀. В открытых районах этого участка степень накормленности молоди была почти в два раза ниже, чем в прибрежье при почти сходном составе пищи (табл. 4).

Небольшой материал 1958 г. позволяет судить о пище молоди леща в прибрежье верхнего участка водохранилища, сохранившего речной ре-

Таблица 5

Состав пищи молоди леща в прибрежье Горьковского водохранилища
(в августе 1957 и 1958 гг.)

Пищевые организмы	Верхний участок		Средний участок				Нижний участок			
	август 1958 г.		август 1957 г.		август 1958 г.		август 1957 г.		август 1958 г.	
	частный индекс, в ‰	частота встречаемости, в %	частный индекс, в ‰	частота встречаемости, в %	частный индекс, в ‰	частота встречаемости, в %	частный индекс, в ‰	частота встречаемости, в %	частный индекс, в ‰	частота встречаемости, в %
Tendipes	—	—	60.0	27.0	5.2	18.0	77.0	47.0	45.0	41.0
Polypedium	—	—	+	39.0	+	16.0	6.2	37.0	+	30.0
Tanytarsus	—	—	+	25.0	+	60.0	+	29.0	11.0	61.0
Остальные тендипедиты	—	—	4.3	72.0	11.6	280.0	4.4	94.0	0.9	230.0
Alopa	—	—	5.3	92.0	4.0	50.0	+	40.0	+	35.0
Ascoropus	—	—	11.0	52.0	—	—	+	38.0	—	—
Eugercus	—	—	+	30.0	—	—	4.6	31.0	—	—
Остальной зоопланктон	—	—	3.8	163.0	0.9	30.0	5.8	250.0	0.8	50.0
Олигохеты	12	100	1.5	7.2	5.3	9.1	—	—	13.0	8.3
Общий индекс, в ‰	12	—	86.0	—	27.0	—	98.0	—	80.0	—
Количество кишечника	6	—	26	—	22	—	32	—	24	—
из них пустых, в %	0	—	0	—	0	—	0	—	16.6	—

Примечание. Знак минус означает, что данный организм не встречен в пище; знак плюс — что встречен, но в малом количестве, вошел в «остальной зоопланктон», «остальные тендипедиты».

жим. В августе лещ питался здесь только олигохетами, степень его накормленности была очень низкая — 12‰.

Таким образом, в 1957 г. условия питания леща в прибрежных и открытых частях среднего и нижнего участков Горьковского водохранилища были вполне благоприятными. Мотыль был основным кормовым объектом всех возрастных групп леща. Индексы наполнения его кишечника были высокими. Исключение составляла открытая зона нижнего участка водохранилища, где взрослый лещ питался зоопланктоном, хотя степень его накормленности также была высокой. В 1958 г. произошло резкое ухудшение условий питания леща на среднем и нижнем участках водоема вследствие почти полного исчезновения из пищи мотыля и замены его олигохетами и моллюсками при одновременном снижении степени накормленности. Мотыль сохранился в довольно большом количестве только в пище леща из прибрежной зоны нижнего участка водохранилища. Крайне неблагоприятные условия откорма сложились на верхнем участке водоема — в 1957 и 1958 гг. в прибрежной и открытой его зонах молодь и взрослый лещ питались только олигохетами и моллюсками. Индексы наполнения их кишечника были очень низкими.

Особенности питания леща были основной причиной различий в его темпе роста в разные годы и на различных участках водохранилища.

ЛИТЕРАТУРА

- Ж и т е н е в а Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- И л ь и н а Л. К. 1960. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища. Наст. сборник.
- К а ч а л о в а О. Л., Н. А. Слока и Н. А. Остроумов. 1955. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых рыб в озерах Латвийской ССР. Тр. Инст. биологии АН ЛатвССР, Рыбн. хоз. внутр. водоемов, сб. 1.
- М а л и н о в с к а я А. С. 1956. Материалы по питанию рыб Джезказганского водохранилища. Сб. работ по ихтиол. и гидробиол., в. 1, Алма-Ата, Изд. АН КазССР.
- (М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д.) Morduchai-Boltovskoi Ph. D. 1960. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Stauseen der Wolga. Verhandl. Intern. Vereinig. Limnologie, Bd. XIV.
- О с т р о у м о в А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок» АН СССР, в. 2.
- П а н к р а т о в а В. Я. 1948. Материалы по питанию волжских рыб. Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 8, в. 3, Л.
- Ч у г у н о в а Н. И. 1951. Рост и созревание воблы Северного Каспия в зависимости от условий откорма. Тр. ВНИРО, т. XVIII, в. 21.
-

Д. А. П а н о в

О ПИТАНИИ ЛИЧИНОК ЛЕЩА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

(СООБЩЕНИЕ I. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ)

Большинство работ по изучению влияния условий среды на формирование стад и численность рыб Рыбинского водохранилища относится к взрослым рыбам и подросткам. Менее изучены в этом отношении периоды размножения, эмбрионального развития и особенно недостаточно — личиночный период.

Изучение личиночного периода жизни некоторых промысловых рыб водохранилища было начато в 1959 г. Основное внимание было уделено питанию и обеспеченности личинок пищей. Ранее проведенные исследования показали, что молодь леща и судака слабо обеспечена кормами (Романова, 1958; Житенева, 1959). Отсутствие в водохранилище крупных придонных ракообразных приводит к замедлению темпа роста молоди судака в определенный период (Вовк и Моисеев, 1958) и затрудняет переход отставшей в росте молоди на питание рыбой. Острый недостаток пищи испытывает и молодь леща, вследствие чего она имеет низкий темп роста и поздно переходит на донное питание. Результаты этих исследований и данные по биомассе планктона в прибрежье водохранилища (Мордухай-Болтовской и др., 1958) позволяют предположить, что личинки рыб также недостаточно обеспечены пищей, что, как известно, может привести не только к замедлению роста и развития, но и к гибели личинок.

Здесь мы сообщаем о результатах опытов по выяснению роли концентрации планктона в питании личинок леща.¹

Было поставлено 2 опыта с личинками леща на этапах C_1 (начало) и D_2 (по Васнецову, 1948). Выбор этих двух этапов определился следующими соображениями. На этапе C_1 прекращается желточное питание и личинки переходят исключительно на внешнее питание. Таким образом, они полностью зависят от тех условий, которые складываются в водоеме. Личинки обладают слабыми способностями к поиску пищи (далеко от мест выклева не уходят) и в силу своих малых размеров могут питаться только мелкими формами планктона. Личинки же этапа D_2 крупнее и подвижнее; они могут активно отыскивать места скопления планктона. Следовательно, требования к концентрациям кормовых организмов у личинок на этапах C_1 и D_2 должны быть различны.

¹ Считаю долгом выразить глубокую благодарность Ф. Д. Мордухай-Болтовскому за ценные указания при проведении настоящего исследования и Э. Д. Мордухай-Болтовской за помощь в освоении методики обработки личинок на питание.

ОПЫТ С ЛИЧИНКАМИ НА
ЭТАПЕ С₁

Таблица 1

При проведении опыта мы воспользовались методикой, предложенной Б. С. Грезе (1939) и усовершенствованной в дальнейшем Д. Н. Логвинович (1955а).

В 9 аквариумов с предварительно профильтрованной водой было внесено различное количество планктона, собранного в водохранилище и сконцентрированного в небольшом объеме воды. Дозировка планктона производилась мерным стаканчиком, причем $1/20$ часть планктона оставлялась для последующего расчета концентраций. Объем воды в каждом из аквариумов составлял 5 л.

В подготовленные таким образом сосуды было посажено по 10 личинок, предварительно выдержанных без пищи до освобождения кишечника. Личинки были получены из искусственно оплодотворенной икры; средняя длина их равнялась 7 мм, вес — 1.5 мг. Температура воды в аквариумах во время опыта была 17°, содержание кислорода — 8.1 см³/л. Опыт проводился в первой половине дня (с 10 до 12 часов).

По истечении 2 часов личинки были выловлены из аквариумов и зафиксированы. Содержимое их кишечника просмотрено под микроскопом.

Данные по концентрации планктона в аквариумах приведены в табл. 1.

При анализе данных табл. 1 можно отметить некоторую неоднородность соотношения различных групп планктонных организмов в аквариумах. Это является следствием недостаточной разработанности способа дозировки планктона по объему. При наличии различных размер-

Численность (в экземплярах) и биомасса (в мг) планктона в 1 л воды аквариумов

№ аквариума	Коловратки		Cladocera						Copepoda				Общее					
	Euchlanis		Conochilus и прочие		Bosmina		Daphniidae		Chydoridae		Polyphemus		взрослые		молодь		числен-ность	биомасса
	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса	числен-ность	биомасса				
1	335	0.67	7741	15.8	45	0.07	118	0.8	54	0.5	5958	363	72	2.9	9	0.2	14332	383.94
2	98	0.2	918	2.5	36	0.05	12	0.08	18	0.16	2172	133.5	30	1.2	—	—	3284	137.69
3	82	0.18	732	3.7	24	0.04	24	0.17	6	0.05	1848	112.7	12	0.5	—	—	2728	117.34
4	54	0.11	897	2.5	18	0.03	9	0.06	6	0.05	518	30.6	9	0.4	3	0.06	1514	33.81
5	10.4	0.02	128	0.38	4.6	0.007	—	—	—	—	202	12.3	1.6	0.06	—	—	346.6	12.767
6	7.2	0.014	18.2	0.03	3.6	0.005	1.8	0.013	—	—	11	0.7	—	—	3.6	0.07	45.4	0.832
7	4.6	0.003	38.0	0.06	—	—	—	—	—	—	8	0.5	—	—	—	—	47.6	0.563
8	1.2	0.002	4.6	0.007	1.6	0.002	1.4	0.01	—	—	11	0.7	—	—	—	—	19.8	0.721
9	1.0	0.002	3	0.005	0.4	0.001	1	0.007	—	—	1	0.06	—	—	—	—	6.4	0.075

Переход личинок леща (и других рыб) на несвойственные им объекты питания при недостатке пищи отмечен также П. В. Михеевым и Е. В. Мейснер (1956) при выращивании молоди в заливах Пяловского водохранилища.

Таким образом, по мере снижения концентрации планктона увеличивалось содержание в пище личинок более крупной добычи, причем средние индексы наполнения кишечника оставались до определенного предела одинаковыми (аквариумы 1—5). Отсюда ясно, насколько неправильным было бы суждение об обеспеченности пищей лишь по средним индексам. Необходимо сочетать их с другими показателями: с количеством встреченных в кишечниках организмов и числом непитавшихся личинок. Если в аквариуме 1 индивидуальные колебания потребления пищи были сравнительно небольшими (от 5 до 10 организмов), то в аквариуме 2 они достигали уже больших размеров (от 1 до 10 организмов). В аквариумах же 4 и 5 часть личинок вообще не питалась, в то время как другая часть потребила избыточное количество пищи. Такая неравномерность индивидуального потребления пищи личинками свидетельствует о неблагоприятии условий питания и, очевидно, приводит в водоеме к дифференциации в росте и развитии личинок.

При дальнейшем снижении концентрации планктона (аквариумы 6—9) потребления пищи личинками почти не наблюдалось. Следовательно, такие концентрации уже выходят за пределы доступности для личинок на этапе C_1 .

Д. Н. Логвинович (1955а) считает, что плотность планктона (имеется в виду только кормовой планктон) около 1000 организмов в 1 л воды обеспечивает нормальное питание личинок леща этапов В, С. При такой концентрации разовая порция личинок (за 1.5—2 часа питания) составляла более 30 организмов на 1 личинку. В нашем опыте максимальная концентрация кормовых организмов составляла лишь около 500 экз./л, а разовая порция личинок — 7—8 организмов. Таким образом, плотность кормовых организмов в 500 экз./л можно принять лишь за среднюю, обеспечивающую более или менее удовлетворительное питание личинок на этапе C_1 .

ОПЫТ С ЛИЧИНКАМИ НА ЭТАПЕ D_2

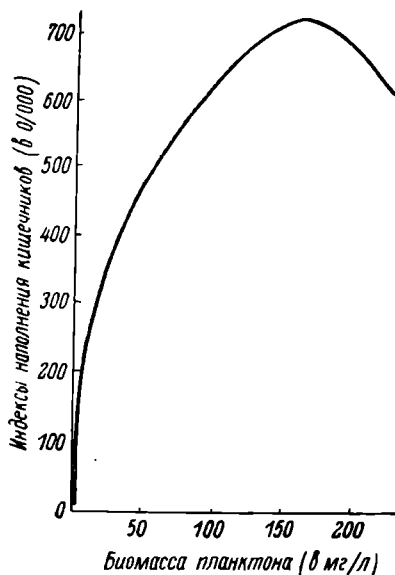
По методике этот опыт был идентичен первому. Разница заключалась в том, что во втором опыте было использовано лишь 8 аквариумов; объем воды в каждом из них составлял 10 л. Подопытные личинки в количестве 80 экз. были взяты из водохранилища, средняя длина их равнялась 12 мм, вес — 15 мг.

В планктоне большинства аквариумов преобладающим по количеству и особенно по биомассе был *Polyphemus*. Сравнительно многочисленнее были остальные *Cladocera*, а также *Copepoda*. Коловратки составляли небольшой процент от общего количества организмов (табл. 3).

Питание личинок на этапе D_2 отличалось большой широтой пищевого спектра. Личинки потребляли почти все формы планктона, как крупные, так и мелкие (табл. 4).

Значительно возросла степень использования планктона (по сравнению с первым опытом), увеличилось относительное и абсолютное количество потребляемой пищи, особенно в аквариумах с низкими концентрациями планктона. На этапе D_2 личинки менее требовательны к концентрации корма, чем на более ранних этапах. Так, на этапе C_1 личинки

практически прекращали питание при плотности кормовых организмов ниже 10 экз./л, а на этапе D_2 они продолжали питаться, правда очень слабо, при концентрации 5—6 экз./л. При этом следует учесть, что объекты питания личинок этапа C_1 составляли лишь $1/20$ — $1/30$ часть от общего числа планктонных организмов, в то время как для личинок этапа D_2 почти весь планктон был кормовым.



Зависимость между потреблением пищи и ее концентрациями для личинок леща на этапе D_2 .

За среднюю биомассу планктона, обеспечивающую удовлетворительные условия питания личинок этапа D_2 , условно можно принять 30—40 мг/л (или около 1000 организмов в 1 л воды).

Результаты описанных опытов дают некоторое представление о пищевых потребностях личинок леща на разных этапах развития, о пищевой избирательности, а также о концентрациях кормового планктона, обеспечивающих нормальное питание личинок.

Таблица 3

Численность (в экземплярах) и биомасса (в мг) планктона в 1 л воды аквариумов

№ аквариума	Polyphemus		Daphnidae		Bosmina		Chydoridae		Copepoda		Коловратки		Общее	
	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса
1	3080	188	1785	13.6	70	0.1	910	22.3	420	6.8	35	0.09	6300	230.89
2	2310	140.9	1218	10.8	84	0.13	280	11.8	140	2.3	24	0.20	4056	166.14
3	580	35.4	369	2.9	—	—	42	2.07	27	0.5	21	0.02	1039	40.89
4	221	13.5	137.4	1.0	22	0.03	40.4	1.58	21	0.24	15	0.012	456.8	16.362
5	40	2.5	30	0.2	32	0.05	19.1	0.8	3.2	0.04	11.1	0.003	135.4	3.593
6	2	0.2	4	0.02	—	—	12.2	0.5	2	0.04	8.6	0.002	28.8	0.762
7	—	—	3.4	0.03	—	—	1.0	0.03	—	—	7.0	0.001	11.4	0.061
8	—	—	1.6	0.01	—	—	0.7	0.02	—	—	3.2	0.002	5.5	0.032

Таблица 4

Потребление пищи личинками леща на этапе D₂ (среднее на 1 личинку)

№ аквариума	Cladocera								Copepoda		Коло- вратки		Tendi- pedidae		Общее		Количество пустых кишечников, в %
	Poly- phemus		Daphni- idae		Bosmina		Chydori- idae										
	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰	количество экземпляров	в ‰			
1	16	572	3.3	10.1	0.3	0.4	2.8	16.1	1	7.7	1	1.3	—	—	24.4	608.5	0
2	24.7	703.2	1.5	2.9	—	—	0.3	1.5	2.2	15.3	0.7	0.3	0.2	2.7	30	725.9	0
3	9.6	394.2	4.3	10.8	—	—	2	16.6	4	33.3	—	—	—	—	19.8	454.8	0
4	10	250	8.8	12.5	0.4	0.3	6.2	20.1	2.0	9.5	1	0.2	—	—	28.4	292.6	0
5	0.5	27.5	23	58.0	2	2.2	6.0	41.6	1.5	5.7	1	0.7	2	30.5	36.0	166.2	0
6	0.3	3.1	2	5.5	—	—	7.5	28.6	0.7	8.2	—	—	—	—	11.5	45.4	0
7	0.2	2.0	0.5	0.65	—	—	0.8	3.75	—	—	1.8	0.6	—	—	3.3	7.0	10
8	—	—	—	—	—	—	0.8	4.4	—	—	1.2	1.2	—	—	2.0	5.6	0

ЛИТЕРАТУРА

- Васнецов В. В. 1948. Морфологические особенности, определяющие питание леща, воблы и сазана всех этапов развития, Изд. АН СССР, М.
- Вовк Ф. И. и М. И. Моисеев. 1958. Темп роста сеголетков леща и судака в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Грезе Б. С. 1939. Экспериментальные исследования над потреблением планктона окунем-сеголетком. Изв. ВНИОРХ, т. XXI.
- Житенева Т. С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Логвинович Д. Н. 1955а. Влияние солености и плотности кормовых объектов на питание и рост личинок и мальков донского леща *Abramis brama* (L.) и судака *Lucioperca lucioperca* (L.). Тр. ВНИРО, т. XXI, в. 2.
- Логвинович Д. Н. 1955б. Материалы по биологии личинок и мальков донских судака и леща и годовиков перкарины. Тр. АзЧерНИРО, в. 16.
- Михеев П. В. и Е. В. Мейснер. 1956. Выращивание молоди ценных рыб в приспособленном для рыбоводства заливе водохранилища. Тр. ВНИПРХ, т. VIII.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д., Э. Д. Мордухай-Болтовская, Г. Я. Яновская. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Романова Г. П. 1958. Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.

З. С. Подаруева

О ПИТАНИИ ЕРША В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ И В БЕЛОМ ОЗЕРЕ

В Рыбинском, Угличском, Ивановском водохранилищах и в Белом озере ерш является обычным видом. Эта малоценная рыба, ведущая донный образ жизни, может конкурировать с другими бентосоядными рыбами, ценными в промысловом отношении, в частности с лещом. Поэтому изучение питания ерша представляет практический интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Лов ерша производился неводами, тралами, мутниками и ставными сетями — в прибрежье и в открытых частях водоемов. Исследовано питание 708 экземпляров (табл. 1) длиной 1.9—15.2 см, в возрасте от 0+ до 6+, а в основном — от 0+ до 3+.

Таблица 1

Характеристика обработанного материала

Название водоема	Дата сбора материала	Число рыб длиной				Всего	Из них с пустыми желудками
		2 см	6 см	10 см	16 см		
Рыбинское водохранилище	X 1952	16	4	—	—	20	1
	I—XI 1953	110	56	3	—	169	11
	II—X 1954	121	97	1	—	219	8
	IV 1955	—	11	—	—	11	2
Иваньковское водохранилище	VII 1956	—	29	2	—	31	—
Угличское водохранилище	VII 1956	—	24	18	—	42	7
Оз. Белое	V—X 1955	73	80	48	—	201	7
	III 1956	—	—	15	—	15	3
Всего		320	301	87	—	708	39

Содержимое желудка ерша, подсушенное на фильтровальной бумаге, взвешивалось на аналитических весах, после чего определялись виды пищевых организмов, их количество, размеры и восстанавливался вес по таблицам А. С. Константинова (1950) и Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1954). Вес тендипедид восстанавливался по головным капсулам или ниж-

ним губам, веслоногих — по фуркальным ветвям, ветвистоусых — по постабдоменам. Вес олигохет восстановить не удалось, поэтому в таблицах приведен лишь вес их остатков.

ОБЩИЙ ХАРАКТЕР ПИТАНИЯ.

В желудках ершей нами было обнаружено более 100 форм организмов, обитающих в различных экологических условиях: донные, фитофильные и пелагические беспозвоночные,¹ а также рыба и ее икра. Тем не менее основным объектом питания ерша являются донные организмы, а именно личинки и куколки тендипедид, что наблюдается как во всех исследованных нами, так и в других водоемах (Кучин, 1900; Арнольд, 1900, 1902, 1920; Лавров, 1909; Домрачев и Правдин, 1926; Аристовская, 1935; Сабанеев и др., 1935; Романова, 1948, 1953; Спановская, 1948; Ключарева, 1951; Шмидтов и Варфоломеев, 1952; Гладких, 1954; Качалова и др., 1955; Малиновская, 1956).

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИТАНИЯ

Уже с первых месяцев жизни ерш питается в основном личинками тендипедид (табл. 2). Однако в питании молодого ерша, длиной до 5—6 см,

Таблица 2

Состав пищи ерша в зависимости от его размера (в % от веса всей пищи)

Группы пищевых организмов	Длина рыбы, в см			
	2	6	10	16
Cladocera	9.0	1.0	0.05	
Copepoda	6.3	0.7	0.03	
Ostracoda	1.1	0.5	0.12	
Tendipedidae larvae et pupae	76.6	81.9	66.6	
Прочие беспозвоночные	6.6	15.9	2.6	
Рыбы	0.4 *	—	30.6	
Число исследованных особей	320	301	87	
Вес пищи у 1 экз. (в среднем), в мг	29	88	153	
Средний индекс наполнения, в ‰	150	88	52	

Примечание. Звездочкой отмечена икра рыб.

довольно значительную роль играет зоопланктон (Cladocera и Copepoda). В дальнейшем по мере роста рыбы значение зоопланктона резко уменьшается, а роль личинок и куколок тендипедид возрастает. Кроме этой пищи, в желудках ершей встречаются более крупные организмы — личинки ручейников и поденок, водяные ослики; потребление их повышается по мере роста ерша. Лишь у самых крупных ершей, длиной более 10 см, роль этих

¹ Из донных беспозвоночных обычны: *Alona affinis*, *Camptocercus rectirostris*, *Eurycercus lamellatus*, *Leydigia leydigii*, *Acanthocyclops viridis*, *Asellus aquaticus*, личинки *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, *Tendipes* f. *l. plumosus*, *T. f. l. plumosus-reductus*, *T. f. l. reductus*, моллюски *Pisidium casertanum* и олигохеты; из фитофильных — *Sida crystallina*, *Limnochironomus* gr. *tritonus*, *Psectrocladius* gr. *psilopterus*; из пелагических — *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni longispina*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Cyclops strenuus*.

беспозвоночных вновь уменьшается. При таких размерах ерши начинают питаться рыбой, а именно мальками корюшки и ряпушки (отмечено в Белом озере, где собрана большая часть ершей указанной длины).

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПИТАНИЯ

Сезонную изменчивость питания ерша удалось проследить лишь в Рыбинском водохранилище (1953 и 1954 гг.) и в Белом озере (1955 г.).

В Рыбинском водохранилище в октябре 1952 г. и в январе 1953 г. ерш питался почти исключительно личинками тендипедид (*Tendipes*, *Procladius*, *Polypedilum*, *Psectrocladius*, *Tanytarsus* и др.). С февраля их значение в питании резко упало и возросла роль олигохет, моллюсков, растительного детрита и ракообразных (рис. 1, А). В мае основную пищу ерша составляли *Asellus aquaticus*, личинки поденок и ручейников. Личинки тендипедид составили всего 13% от веса всей пищи (преобладали *Glyptotendipes* gr. *griepkoveni* и *Cryptochironomus* gr. *defectus*), что, по-видимому, было связано с их вылетом, происходившим в прибрежной зоне в середине мая (Мордухай-Болтовской и др., 1958).

В июне резко возросло потребление ершом *Cladocera* (62%), из них прежде всего пелагических *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni longispina*, в меньшей степени — *B. c. coregoni*, а также прибрежно-зарослевых *Eurycercus lamellatus* и *Chydorus sphaericus*. Кроме того, повысилось значение личинок тендипедид, главным образом *Tendipes* sp. и *Cryptochironomus* gr. *defectus*, а также их куколок и имаго. Потребление последних в этом месяце было наибольшим (8.7%) по сравнению с другими месяцами. Соропода поедались в незначительном количестве (*Acanthocyclops viridis*, *Cyclops strenuus* и *Mesocyclops leuckarti*).

В июле появляются новые генерации личинок тендипедид, и последние (*Tendipes*, *Cryptochironomus*, *Procladius* и др.) вновь начинают играть основную роль в питании ерша, составляя 93% от веса всей пищи. Встречаются в пище куколки и имаго тендипедид (5.7%), а также различные ракообразные (1%). В дальнейшем вплоть до ноября характер питания ершей изменяется мало: постоянно сохраняется резкое преобладание личинок тендипедид (*Tendipes*, *Procladius*, *Glyptotendipes*). Следует лишь отметить, что в августе снова несколько увеличивается потребление ракообразных (9.2%), что, по-видимому, связано, со вторым максимумом в развитии их в водохранилище (Мануйлова, 1954; Мордухай-Болтовской и др., 1958; Монаков, 1958). Из *Cladocera* преобладали планктонные *Daphnia*, *Bosmina*, *Leptodora*, *Bythotrephes* и различные хидориды; из *Seropoda* — *Acanthocyclops viridis*, *Paracyclops limbriatus*, *Mesocyclops leuckarti* и др. В октябре (за сентябрь данных нет) ерш потреблял в значительном количестве личинок поденок и ручейников. В ноябре, кроме 3 видов личинок тендипедид, найдены 2 вида циклопов, олигохеты, единично моллюски и детрит.

В 1954 г. сезонные изменения питания ерша были в общем близки к описанным (рис. 1, Б). Основной пищей ерша и в этом году были личинки тендипедид, причем на протяжении всего года, за исключением мая. В 1954 г. массовый вылет тендипедид, особенно *Glyptotendipes* и *Tendipes*, в прибрежной зоне происходил в конце мая—начале июня (Мордухай-Болтовской и др., 1958; Шилова, 1958а, 1958б). В конце мая процент личинок тендипедид от веса всей пищи ерша снизился до 32.5. В июне, с появлением новых генераций тендипедид, как обычно, питание их личинками усилилось. В конце июля—начале августа произошел второй, не

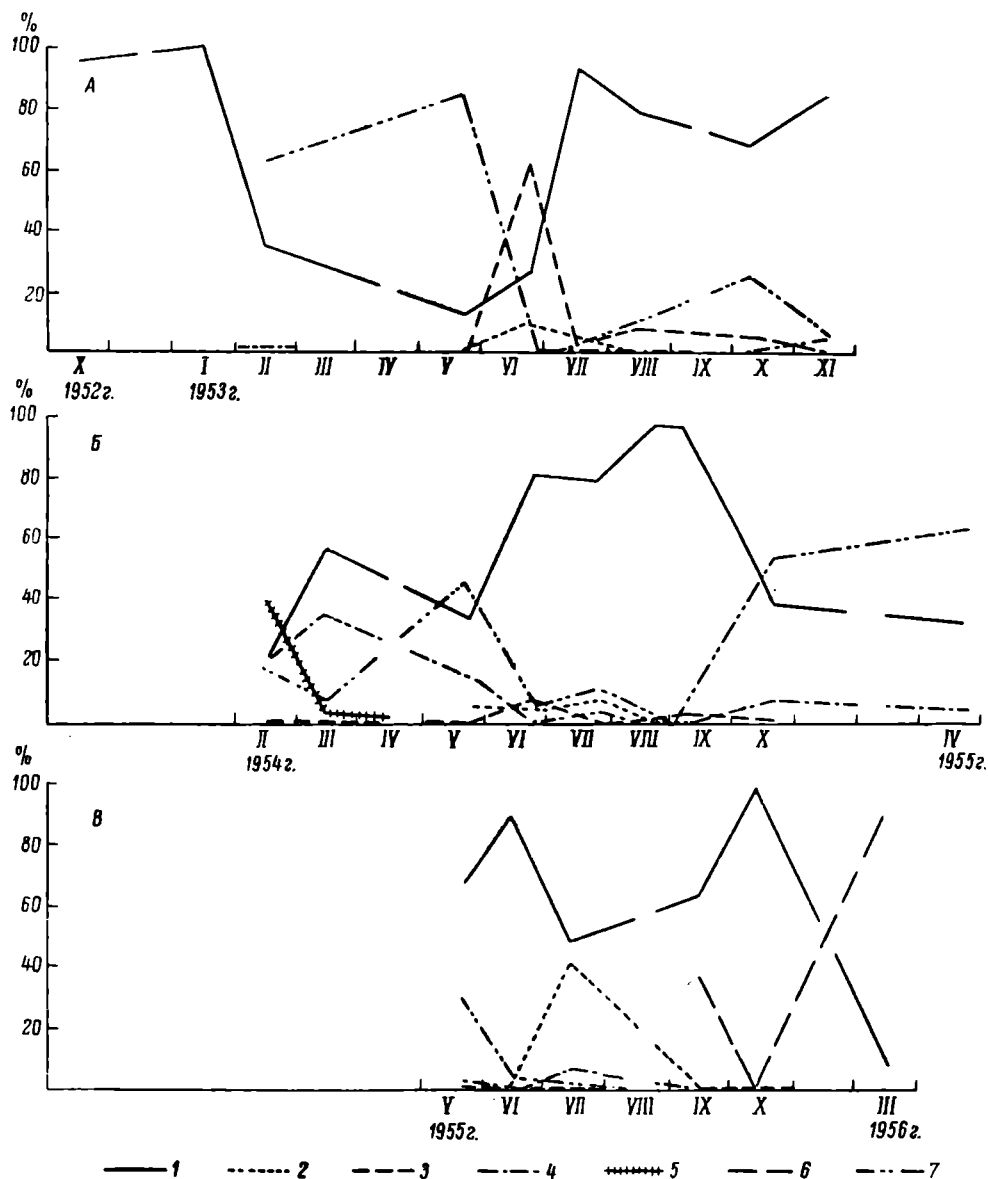


Рис. 1. Сезонные изменения в составе пищевых организмов у ерша.

А — Рыбинское водохранилище, 1953 г.; Б — Рыбинское водохранилище, 1954 г.; В — Белое озеро, 1955 г. 1 — личинки тендипедид; 2 — куколки и имаго тендипедид; 3 — Cladocera; 4 — Соперода; 5 — Ostracoda; 6 — рыба; 7 — прочие организмы. По оси ординат — вес данной группы пищевых организмов в процентах к общему весу пищи; по оси абсцисс — месяцы.

столь обильный, вылет мотылей, мало отразившийся на интенсивности питания ерша их личинками. Куколки и имаго тендипедид встречались в желудках ершей в соответствии со сроками вылета — чаще всего в мае и в июле. Тем не менее и в это время их роль была невелика (6.4%). Из личинок тендипедид в 1954 г.

преобладали *Tendipes* sp. и *Glyptotendipes* gr. *gripenovii*; в меньшей степени *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Polypedilum* gr. *nubeculosum*, *Endochironomus* gr. *tendens* и др.

В потреблении *Cladocera* наблюдались 2 максимума, соответствующие максимумам их численности в водохранилище: больший в июне и меньший — в конце августа — начале сентября. В июне преобладали в пище ерша пелагические *Bosmina coregoni longispina*, *Daphnia longispina* и *Leptodora kindtii*, в августе — сентябре, кроме них, *Sida crystallina*, *Alona affinis*, *Eurycercus lamellatus* и *Bythotrephes longimanus* (последний больше в сентябре). Соперода летом потреблялись ершом очень мало, в феврале — мае и октябре — заметно больше (от 7.3% в октябре до 34.4% в марте). В течение всего года преобладали *Acanthocyclops viridis*, *Cyclops strenuus*, *Paracyclops limbriatus*; в меньшей степени — *Mesocyclops leuckarti*, *Eucyclops serrulatus* и др. Зимой отмечены только эти пять видов. Во всех случаях почти без исключения низшие рачки заметно интенсивнее потреблялись младшими возрастными группами, прежде всего сеголетками и годовиками (рис. 2, А, В), *Ostracoda* интенсивно поедались в феврале (39.3%). Личинки ручейников и поденок, а также водяные ослики в октябре использовались значительно больше, чем летом: вместе с олигохетами они составили 53% от веса всей пищи. Олигохеты сохраняли существенную роль в питании ерша в течение всего зимне-весеннего периода (5.4—35.8%).

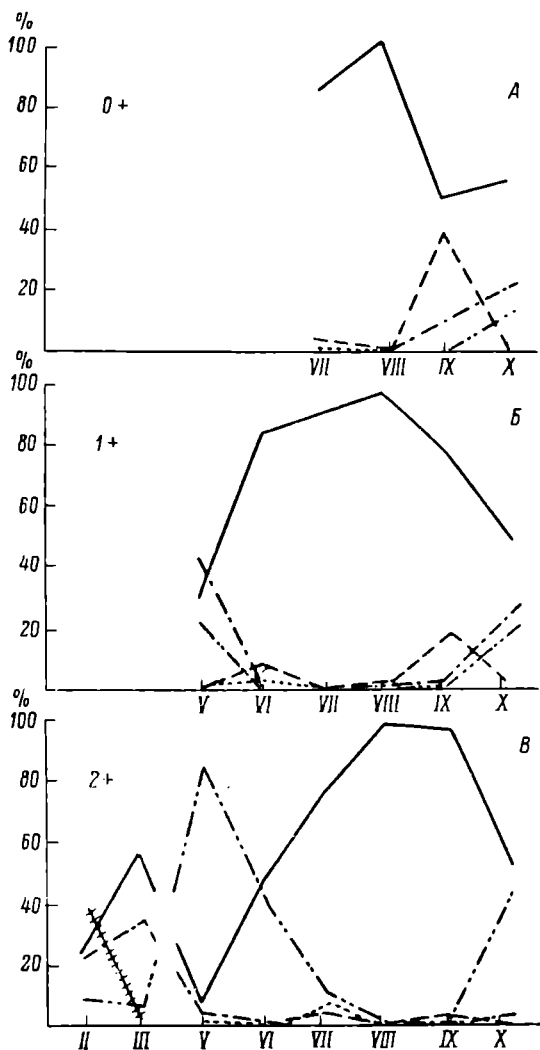


Рис. 2. Сезонные изменения в составе пищевых организмов у ерша в Рыбинском водохранилище, 1954 г.

А — ерши в возрасте 0+, Б — 1+, В — 2+. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

В апреле 1955 г. пища ерша состояла из личинок тендипедид (32.2%), копепод (5.4%), олигохет, водяных осликов и остатков растений (62.4%).

В Белом озере наблюдения велись в мае—октябре 1955 г. и в марте 1956 г. У всех исследованных возрастных групп (от 1+ до 4+) основной пищей всегда оказывались личинки тендипедид (рис. 1, В; рис. 3, 1—4), из которых преобладали *Tendipes plumosus* и *Procladius*, в меньшей степени — *Cryptochironomus* gr. *delectus* и *C. gr. luscimanus*. *Stempelina* gr. *bausei*, не встреченная у ершей из других водоемов, отмечена лишь в июне, июле и в сентябре (в очень малых количествах). В отличие от других водоемов в желудках белоозерского ерша не найдено личинок *Glyptotendipes*, *Endochironomus*, а также *Asellus aquaticus*.¹ Куколки тендипедид (*Procladius*, *Tendipes*, *Cryptochironomus*) и имаго (*Tendipes*) в желудках ершей появились в июне; в июле их количество значительно возросло. Очевидно, вылет тендипедид происходил здесь в 1955 г. в июне и в первой половине июля.

Потребление *Cladocera* во все месяцы было значительно меньшим, чем в Рыбинском водохранилище; у пятишестилетних ершей *Cladocera* совсем не встречались. Младшие возрастные группы потребляли из *Cladocera* в основном *Bosmina coregoni coregoni*, *Alona* sp., *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *Leptodora kindtii* и *Sida crystallina* (сентябрь). *Copepoda*, в основном *Acanthocyclops viridis*, *Paracyclops limbiatus*, *Diaptomus* sp., *Mesocyclops leuckarti*, в желудках ершей встречались в мае, июле и очень редко — в другие месяцы. *Ostracoda* встречались у годовиков, чаще всего с мая по сентябрь (до 6.2% от веса всей пищи).

Личинки ручейников и моллюски (*Pisidium casertanum*) интенсивно

¹ Выпадение этих организмов из спектра питания ерша объясняется отсутствием их в фауне озера (Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959).

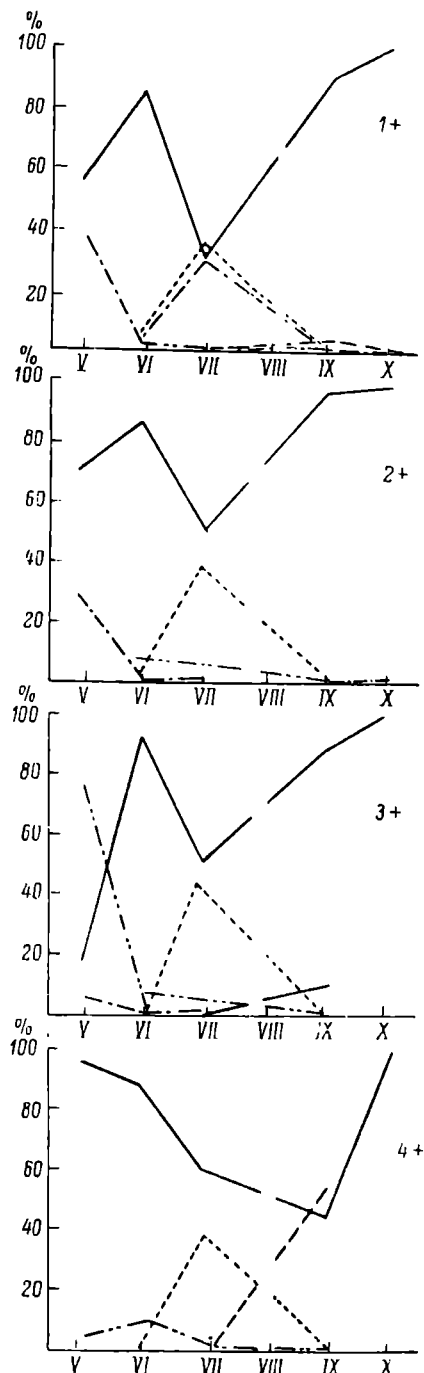


Рис. 3. Сезонные изменения в составе пищевых организмов у ерша в Белом озере.

1 — ерши в возрасте 1+, 2 — 2+, 3 — 3+, 4 — 4+. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

потреблялись в мае, после чего их роль резко снизилась. Олигохеты более всего использовались в июне (встречались у 42 % особей), после чего вплоть до октября встречаемость их снижалась (до 18 %); в мае не отмечены. Рыбой питались трех-пятилетние ерши.

Сезонная изменчивость в индексах наполнения кишечника сложна, у разных возрастных групп различна (рис. 4) и должна быть прослежена.

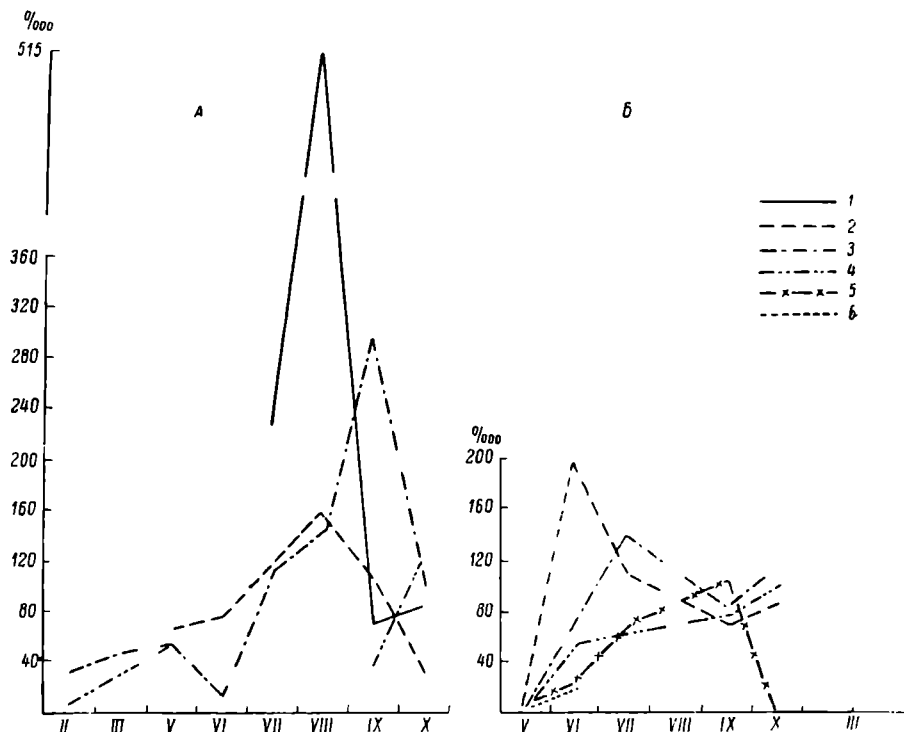


Рис. 4. Сезонные изменения в индексах наполнения желудков ершей.

А — Рыбинское водохранилище, 1954 г.; Б — Белое озеро, 1955 г. 1 — ерши в возрасте 0+, 2 — 1+, 3 — 2+, 4 — 3+, 5 — 4+, 6 — 5+. По оси ординат — вес содержимого желудка (восстановленный) в процентилях от веса рыбы; по оси абсцисс — месяцы.

на большем материале. В общем по мере роста рыб наблюдается тенденция к снижению индексов наполнения и к сдвигу наибольших индексов наполнения на более поздние сроки. При этом следует заметить, что для достаточно точного учета сезонной динамики питания необходимы данные по скорости переваривания пищи в зависимости от сезона и возраста. Нам представляется, что сопоставление данных по скорости переваривания пищи, которых мы, к сожалению, не имели, с индексами наполнения кишечника и составом пищи в них еще больше подчеркнуло бы основную роль личинок тендипедид в питании ерша длиной 2 см и более во всех исследованных нами водоемах. Ерш не прекращает питания в течение всего года, но индексы наполнения кишечника, надо полагать, и скорость переваривания пищи летом заметно возрастают. В это время почти без исключений в питании ершей всех возрастов преобладают личинки тендипедид. Лишь у младших возрастных групп довольно заметную роль играют планктонные ракообразные, по-видимому, составляющие основ-

ное питание ершей длиной менее 2 см. Остальные группы организмов — водяные ослики, личинки поденок и ручейников, олигохеты и другие, используемые по большей части осенью, зимой и весной, играют по существу лишь роль дополнительного или случайного питания.

СРАВНЕНИЕ ПИТАНИЯ ЕРШЕЙ ИЗ РАЗНЫХ ВОДОЕМОВ

Как уже видно из изложенного, характер питания ерша в Рыбинском водохранилище и в Белом озере в общем сходен: в обоих водоемах основными пищевыми объектами являются личинки и куколки тендипедид. То же самое можно сказать про Ивановское и Угличское водохранилища (табл. 3). Следует, однако, оговориться, что материал в последних двух водохранилищах собирался лишь в июле, а поэтому в табл. 3 по Рыбинскому

Таблица 3

Состав пищи ерша в июле (в % от веса всей пищи)

Группы пищевых организмов	Водохранилище				Озеро Белое
	Рыбинское		Ивань-ковское	Углич-ское	
	1953 г.	1954 г.	1956 г.	1956 г.	1955 г.
Остатки растений	—	—	0.2	1.3	—
Oligochaeta	—	9.3	0.1	4.9	—
Cladocera	0.9	0.8	0.1	1.7	0.1
Ostracoda	0.1	0.1	0.3	0.1	1.8
Copepoda	0.1	3.7	0.1	0.1	6.6
Isopoda	—	0.5	—	12.5	—
Ephemerae larvae	—	—	0.1	9.7	—
Trichoptera larvae	—	—	7.1	2.9	2.6
Tendipedidae larvae	93.2	78.9	80.0	37.0	48.6
Tendipedidae pupae et imago	5.7	6.4	7.1	20.5	40.2
Mollusca	—	0.2	3.4	0.4	0.1
Прочие беспозвоночные	+	0.1	1.5	8.9	+

Примечание. Знак минус означает отсутствие соответствующих организмов, знак плюс — присутствие в столь малом количестве, что оно не могло быть учтено.

водохранилищу и Белому озеру также использованы лишь июльские сборы. В это время в Ивановском и Рыбинском водохранилищах основная роль в питании ерша принадлежала личинкам тендипедид, а в Угличском водохранилище и в Белом озере — также и куколкам готовящихся к вылету генераций *Procladius* sp. (Белое озеро), *Tendipes* sp. и некоторых других тендипедид. В Ивановском водохранилище личинки *Tendipes* sp. составляли в питании ерша всего около 5% от веса всех тендипедид; основная роль принадлежала личинкам *Glyptotendipes*. Последние в Рыбинском водохранилище составляли всего лишь от 2 до 14% от веса всей пищи, а в Белом озере ершом совсем не потреблялись; в обоих этих водоемах и в Угличском водохранилище поедались в основном личинки *Tendipes* sp. (до 94%) (табл. 4).

Из второстепенных объектов питания в июле *Oligochaeta* не потреблялись белоозерским ершом, почти не использовались иваньковским, но играли довольно заметную роль в питании угличского и рыбинского (у последнего только в 1954 г., но не в 1953 г.). Сходную роль в питании белоозерского и рыбинского (1954 г.) ершей играли *Copepoda*, встречав-

Таблица 4

Состав личинок тендипедид в пище ерша (в % от веса всех тендипедид)

Личинки тендипедид	Водохранилище				Озеро Белое
	Рыбинское		Ивань-новское	Угличское	
	1953 г.	1954 г.	1956 г.	1956 г.	
<i>Tendipes</i> sp.	94.0	83.2	4.8	88.4	92.1
<i>Glyptotendipes</i>	2.3	13.8	75.3	5.7	—
<i>Procladius</i>	0.6	0.2	0.6	1.3	4.3
<i>Cryptochironomus</i>	0.8	1.1	16.0	3.8	2.5
Другие <i>Tendipedidae</i>	2.3	1.7	3.3	0.8	1.1

нившиеся очень редко в желудках ершей из других водоемов. *Asellus aquaticus* в значительном количестве поедался лишь угличским ершом.

СРАВНЕНИЕ ПИТАНИЯ ЕРША И ЛЕЩА

Для выяснения степени конкуренции между лещом и ершом сопоставлен характер их питания в Рыбинском водохранилище в течение нагульного сезона с мая по октябрь 1954 г. (питание леща приведено по Т. С. Житеневой, 1958, 1959). Оказалось, что спектры питания леща и ерша сильно совпадают. Оба вида рыб потребляют *Tendipedidae*, *Oligochaeta*, *Cladocera*, *Copepoda*, *Ostracoda*, *Trichoptera* и др. Основной пищей леща, как и ерша, являются личинки и куколки тендипедид, но, кроме того, и *Oligochaeta*, довольно слабо потребляемые ершом.

Индекс пищевого сходства ерша и леща по роду *Tendipes* определен нами по методу А. А. Шорыгина (1946, 1952). Степень сходства, выраженная в процентах, пропорциональных частным индексам, значительна во все месяцы откорма и у рыб всех возрастов. Абсолютная величина коэффициента пищевого сходства невелика в мае—июле и возрастает к августу—сентябрю (рис. 5). Последнее объясняется тем, что биомасса тендипедид, в основном у рода *Tendipes*, к этому времени увеличивается, в силу чего возрастает и потребление их обоими видами рыб. В 1953 г. подобное явление наблюдалось несколько ранее, в июле.

В мае—июле 1954 г. лещ питался в основном олигохетами и детритом. Вычислить объем его конкуренции с ершом по олигохетам не представилось возможным ввиду их плохой сохранности, поэтому сравнивается лишь частота встречаемости (рис. 6). По частоте встречаемости олигохет ерш и лещ наиболее близки в июле—сентябре 1954 г.

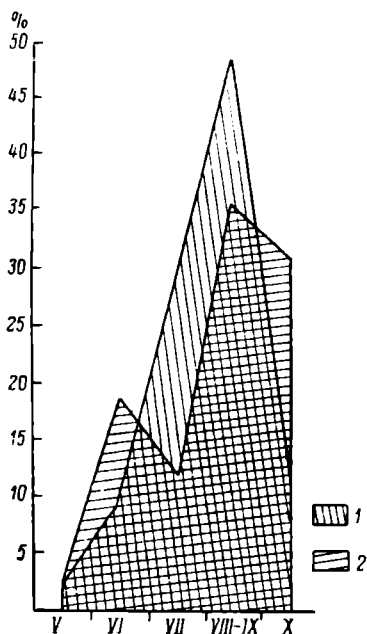


Рис. 5. Степень сходства в питании ерша и леща по роду *Tendipes* в Рыбинском водохранилище, 1954 г.

1 — ерш; 2 — лещ. По оси ординат — проценты, пропорциональные частным индексам; по оси абсцисс — месяцы.

Биомасса личинок тендипедид и олигохет в Рыбинском водохранилище низка. Тем не менее и у леща, и у ерша в период нагула эти организмы являются либо основным, либо довольно заметным дополнительным объектом питания. Все это свидетельствует о напряженной конкуренции из-за пищи между указанными видами.

В Угличском водохранилище материал по питанию ерша и леща собирался не систематически, сравнимыми оказались лишь данные, полученные 15 VII 1956 с участков «Харлово» (мальковый невод) и «Носово» (трал). В обоих случаях пища ерша оказалась более разнообразной, чем у леща (сведения о питании леща в Угличском и Ивановском водохранилищах получены у Т.С.Житеневой). В желудках ерша и кишечника леща наблюдались здесь *Tendipes* sp., *Procladius*, *Tanytarsus* gr. *manicus*, личинки поденок (Харлово), олигохеты и моллюски (Носово). На участке Харлово между лещом и ершом отмечена конкуренция по роду *Tendipes* и в незначительной степени по *Procladius*, *Tanytarsus* gr. *manicus* и по личинкам поденок (рис. 7, А). На участке Носово (рис. 7, А) ерш конкурировал с лещом по родам *Tendipes*, *Procladius*, по моллюскам; степень пищевого сходства была невелика. Встречаемость олигохет и у ерша, и у леща была высокой (рис. 7, Б).

В Ивановском водохранилище степень пищевого сходства между лещом и ершом по роду *Tendipes* и моллюскам достигает всего лишь 1,7%, а по остальным группам пищевых организмов — лишь десятых долей процента (рис. 8, А). Возможно, конкуренция между ершом и лещом возрастает от Ивановского водохранилища к Угличскому и далее к Рыбинскому.

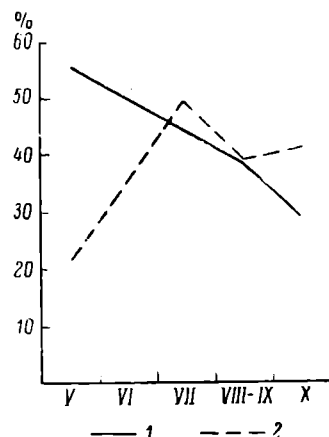


Рис. 6. Встречаемость олигохет в пище ершей и лещей в Рыбинском водохранилище, 1954 г.

1 — ерш; 2 — лещ. По оси ординат — процент рыб, в желудках которых были найдены олигохеты, к общему числу рыб данного вида; по оси абсцисс — месяцы.

ОСНОВНЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Основной пищей ерша Рыбинского, Угличского, Ивановского водохранилищ и Белого озера начиная с первого года жизни (при длине тела более 2 см) являются личинки тендипедид. Роль других объектов питания — ветвистоусых, веслоногих, ракушковых рачков, имаго тендипедид, личинок поденок и ручейников, водяных осликов, олигохет, моллюсков, водяных клещей, макрофитов, водорослей, рыб и их икры — второстепенная или ничтожная. Из этих объектов низшие ракообразные чаще используются младшими возрастными группами, а рыбы — старшими.

2. В период нагула (июнь—октябрь) роль личинок тендипедид как основного объекта питания выступает отчетливее, чем в остальное время года, когда второстепенные объекты питания потребляются чаще. Из последних в основном летом поедаются только *Cladocera* (главным образом молодью ерша) и рыба (старшими возрастными группами).

3. Питание ерша в перечисленных водохранилищах и в Белом озере сходно, однако отмечены и различия — в соотношении отдельных родов

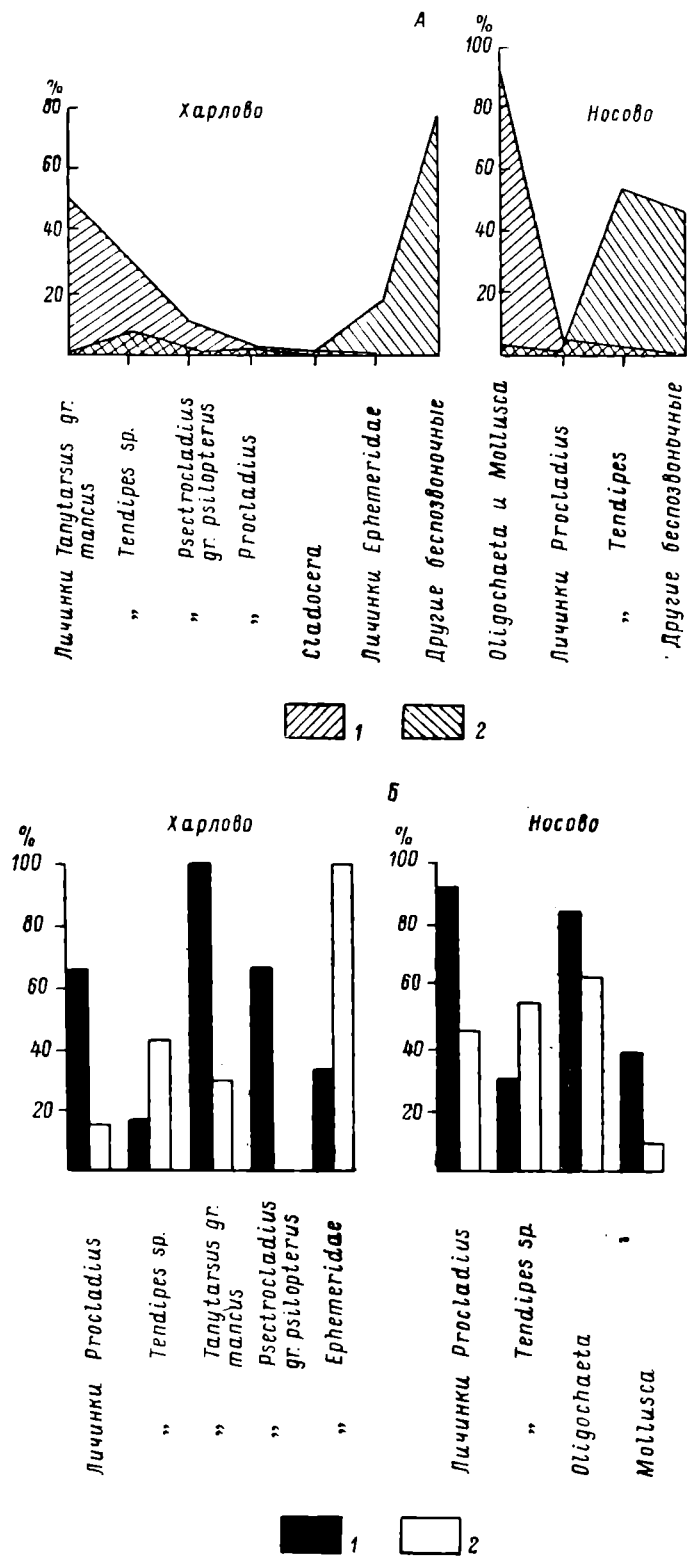


Рис. 7. Сходство в питании ершей и лещей в Угличском водохранилище, 1956 г.

А — степень сходства; Б — встречаемость. 1 — лещ; 2 — ерш.

тендипедид и во второстепенных объектах питания: в частности, питание рыбой наблюдалось лишь в Белом озере.

4. В Рыбинском водохранилище ерш по характеру питания близок к лещу; конкуренция из-за пищи между этими видами, возможно, снижается в Угличском водохранилище и еще заметнее — в Ивановском.

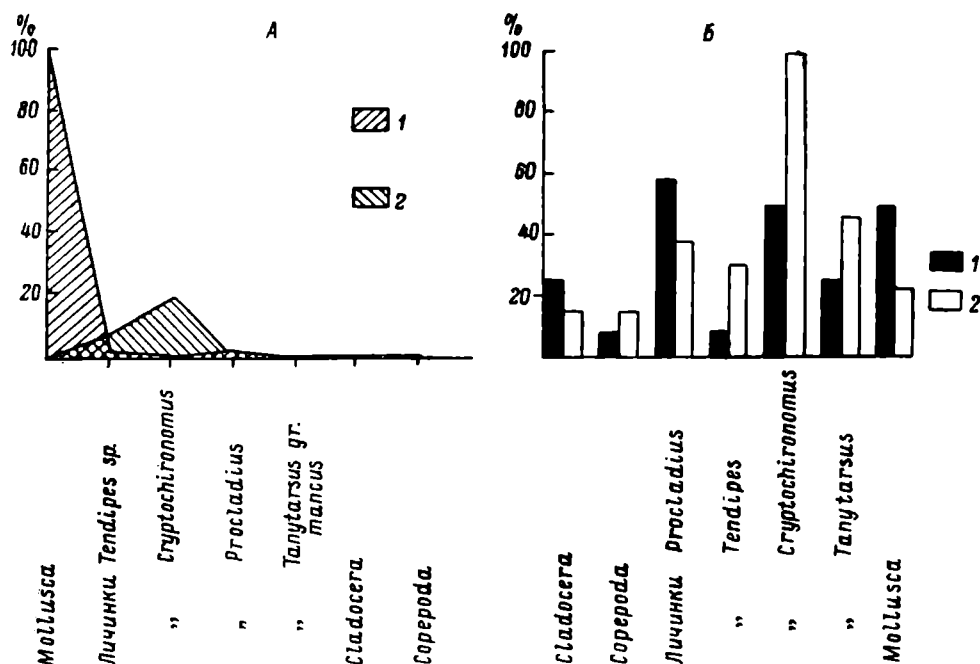


Рис. 8. Сходство в питании ершей и лещей в Ивановском водохранилище, 1956 г.

А — степень сходства; Б — встречаемость. 1 — лещ; 2 — ерш.

ЛИТЕРАТУРА

- Аристовская Г. В. 1935. К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 2, Казань.
- Арнольд И. Н. 1900. О летнем и зимнем составе планктона некоторых водоемов Валдайской возвышенности в связи с вопросом о питании рыб. Вестн. рыбопром., т. XV, № 5.
- Арнольд И. Н. 1902. Наблюдения над питанием рыб в некоторых водоемах Валдайской возвышенности. Вестн. рыбопром., т. XVII, № 1.
- Арнольд И. Н. 1920. Ерш. Естеств. производит. силы России, т. VI, в. 3.
- Гладких А. П. 1954. Материалы по питанию молоди рыб в Цимлянском водохранилище. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Домрачев П. Ф. и И. Ф. Правдин. 1926. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова и их хозяйственное значение. Матер. по исслед. р. Волхова и его бассейна, в. X.
- Житенева Т. С. 1958. О питании леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Житенева Т. С. 1959. Питание молоди леща в Рыбинском водохранилище. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Заплаткина И. И. 1958. Питание молоди ерша Волжского отрога Рыбинского водохранилища. Сб. студ. научн. работ Ярославск. гос. пед. инст., в. 1.
- Качалова О. Л., Н. А. Слюка, И. А. Остроумов. 1955. Питание и пищевые взаимоотношения некоторых рыб в озерах Латвийской ССР. Тр. Инст. биологии АН ЛатвССР, Рыбн. хоз. внутр. водоемов ЛатвССР, сб. 1.

- К л ю ч а р е в а О. А. 1951. Питание бентосоядных рыб Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. Инст. биол. водохр. АН СССР.
- К о н с т а н т и н о в А. С. 1950. Хириноиды бассейна р. Амур и их роль в питании амурских рыб. Тр. Амурск. ихтиол. эксп., в. 1.
- Л а в р о в С. Д. 1909. К вопросу о питании волжских рыб. Тр. Общ. естествоисп. Каз. унив., т. X., в. 2.
- М а л и н о в с к а я А. С. 1956. Материалы по питанию рыб Джезказганского водохранилища. Сб. раб. по ихтиол. и гидробиол., АН КазССР, в. 1.
- М е н ю к Н. С. 1955. Питание малоценных и сорных видов рыб нижнего Днепра. Тр. Н.-иссл. инст. пруд., озерно-речн. рыбн. хоз., № 10.
- М о н а к о в А. В. 1958. Зоопланктон волжского устьевго участка. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. Тр. Пробл. тематич. совещ. ЗИН АН СССР, в. II.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и В. И. М и т р о п о л ь с к и й. 1959. Бентос Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д., Э. Д. М о р д у х а й - Б о л т о в с к а я и Г. Я. Я н о в с к а я. 1958. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Р о м а н о в а Г. П. 1948. Питание рыб в нижнем Енисее. Тр. Сиб. отд. ВНИОРХ, в. 2, т. VII.
- С а б а н е е в Л., П. Н о с а л ь и А. Л я щ е н к о. 1935. Материалы по вопросу о питании молоди рыб в пойменных водоемах долины р. Днепра. Тр. Гидробиол. отд. АН УССР, в. 8—9.
- С а л ь д а у М. П. 1949. Питание рыб Обь-Иртышского бассейна. Изв. ВНИОРХ, т. XXVIII.
- С п а н о в с к а я В. Д. 1948. Питание рыб Учинского водохранилища. Зоол. журн., т. XXVII, в. 1.
- Ф е н ю к В. Ф. 1959. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Ш и л о в а А. И. 1958а. Материалы по биологии мотыля (*Tendipes Mg.*) Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Ш и л о в а А. И. 1958б. О сроках вылета и количестве генераций *Tendipes plumosus* L. в Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- Ш м и д т о в А. И. и В. В. В а р ф о л о м е е в. 1952. Значение ерша в рыбном хозяйстве и его морфологические особенности в нижней Каме и Средней Волге. Уч. зап. Каз. унив., т. 112, в. 7.
- Ш о р ы г и н А. А. 1946. Количественный способ учета пищевой конкуренции рыб. Зоол. журн., т. XXV, в. 1.
- Ш о р ы г и н А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. Пищепромиздат, М.

Л. К. И л ь и н а

ОБ ЭФФЕКТИВНОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ РЫБ И РАСПРЕДЕЛЕНИИ МОЛОДИ В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Условия размножения рыб и обитания молоди на первом году жизни играют важнейшую роль в формировании ихтиофауны новых водохранилищ. Основными факторами формирования нерестилищ на водохранилищах являются режим их уровня и характер берегов. Эти условия имеют свою специфику для каждого водоема. В Рыбинском водохранилище обширные площади заняты мелководьями с многочисленными заливами и островами, затопленными лесами и кустарником. При летней сработке уровня воды эти мелководья частично обнажаются и покрываются растительностью, которая на следующий год вновь заливается и служит хорошим субстратом для нереста фитофильных рыб. В маловодные годы, когда вода не доходит до зоны растительности, площади нерестилищ сокращаются, условия нагула молоди ухудшаются. Такие годы дают неурожайные поколения для большинства видов рыб, но они чередуются с урожайными и средними годами, что для рыб с длительным жизненным циклом позволяет сохранять необходимую численность. Это дает возможность отказаться от строительства нерестово-выростного хозяйства на Рыбинском водохранилище и для сохранения запасов ценных промысловых видов ограничиться охраной и мелиорацией естественных нерестилищ.

Совершенно другая обстановка сложилась в Горьковском водохранилище. Заполнение его началось с осени 1955 г., и весной в 1956 г. была затоплена почти вся речная пойма. Обилие наземной растительности, оказавшейся под водой на значительных площадях мелководий, создало исключительно благоприятные условия для размножения фитофильных рыб. Этот год дал очень урожайные поколения у большинства видов рыб, особенно леща, судака, окуня, плотвы и густеры (см. таблицу). Горьковское водохранилище в данном случае не представляет исключения: во многих других водохранилищах первый год заполнения дал вспышку численности фитофильных рыб (Себенцов и др., 1940; Кожевников, 1957; Поддубный, 1959). Молодь первого водохранилищного поколения продолжала ловиться в Горьковском водохранилище и в последующие годы в виде годовиков, двухлеток и трехлеток, которые, особенно у леща, составляли основную массу наших опытных уловов.

Условия размножения в отдельных участках водохранилища для разных видов рыб были различны. Наибольшее количество молоди леща и окуня было обнаружено в нижнем и среднем участках водохранилища и несколько меньшее — в верховьях, где слабо сказался подиор воды. Судак, наоборот, в нижнем участке ловился в меньшем количестве, чем в среднем и верхнем. Молодь леща, густеры, плотвы, язя, щуки, ельца

Количество молоди (сеголеток) в опытных уловах в Горьковском водохранилище (в экз.)

Время и место лова	Окуня	Судак	Лещ	Плотва	Густера	Язь	Елец	Чехонь	Щука	Снеток	Уклея	Ряпушка	Белоглазка	Налим	Линь	Ерш	Жерех	Пронаведе- но ловов	
																		Малько- вым тралом	Малько- вым не- водом
1955 г.	10334	126	9	1145	—	26	—	250	30	433	1	297	1	—	—	—	—	40	16
1956 г., устья Унжи и Немды	624	2	266	3339	984	460	1239	—	80	—	10	—	—	6	32	2	69	—	16
1956 г., остальное водо- хранилище	4333	674	1095	673	305	100	56	234	95	108	173	—	13	2	1	11	46	54	17
1957 г.	1234	72	57	349	10	139	35	1	8	335	1172	17	—	2	—	—	7	40	19
1958 г.	292	26	2	4	—	—	—	—	2	192	—	—	—	—	—	—	—	31	37
1959 г.	19	62	22	15	4	—	—	12	—	14	—	—	—	—	—	—	—	29	18

держалась в основном в прибрежье и ловилась мальковыми неводами. Молодь судака и чехони составляла главным образом уловы мальковых тралов, т. е. держалась вдали от берегов над руслом Волги и в широкой части водохранилища. Молодь окуня в узких, речного характера, верхнем и среднем участках водохранилища была распределена равномерно и ловилась одинаково неводами и травами. В низовьях она отошла от берегов и в неводах почти отсутствовала, а встречалась только в травах.

Сопершенноисключительные условия для нереста рыб и нагула молоди создались перед устьями рек Немды и Унжи на разливе против Юрьевца. Здесь среди многочисленных островов и заливов образовался естественный питомник для молоди. Уловы сеголеток многих видов: плотвы, густеры, язя, ельца, линя, жереха — здесь оказались значительно богаче, чем в других частях водохранилища, поэтому в приведенной таблице этот район выделен отдельно.

В 1956 г. очень резко проявились различия в условиях нагула молоди в верхнем и нижнем участках водохранилища. Это хорошо видно на примере молоди судака и чехони, которая в реке росла везде одинаково (рис. 1), а в первый год заполнения водохранилища образовала две размерные группы, причем в верхней части водохранилища размеры молоди этих видов оказались в два раза меньшими, чем в нижней (озерной) и в средней частях. Между средним и нижним участками в 1956 г. различий в росте молоди почти не было (рис. 2 и 3). Наблюдалась также разница по участкам в размерах рыб и прибрежья (плотвы, леща), но значительно меньшая. Молодь многих видов (судака, чехони, окуня) резко различалась и по внешнему виду: в нижнем и среднем участках это были упитанные рыбы, в верхних — крайне истощенные, мелкие и часто сильно зараженные паразитами. Так, молодь окуня, выловленная в русле Волги (в от-

дельных пунктах) в количестве 259 экземпляров, была на 100% заражена *Tricaperphorus nodulosus*. Печень мальков была настолько сильно поражена, что это бесспорно должно было привести их к гибели. Кроме того, нельзя умолчать о сильном загрязнении верхнего участка нефтью, мазутом и другими промышленными стоками, что несомненно отражается на состоянии молоди.

В 1956 г. проектная отметка уровня не была достигнута, и весной 1957 г. он был поднят еще на 2 м. В результате этого вода затопила всю пойму и подошла к коренному берегу. Опять было залито некоторое количество наземной растительности, что дало субстрат для нереста. В то же время исчезли острова и мелкие заливчики, прикрывавшие мелководья от волны, что ухудшило условия размножения. 1957 г. дал значительно

менее урожайное поколение леща, судака, густеры и даже окуня, что резко отразилось в наших уловах. Не говоря уже о сеголетках, которые обычно труднее поддаются учету, рыбы этого поколения встречались в уловах последующих лет также в меньшем количестве. Если в 1956 г. молодь

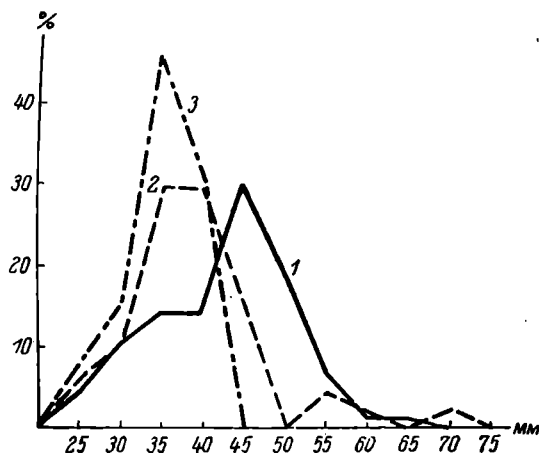


Рис. 1. Соотношение размеров молоди судака в августе 1955 г. в Горьковском водохранилище.

1 — верхний участок; 2 — средний участок; 3 — нижний участок.

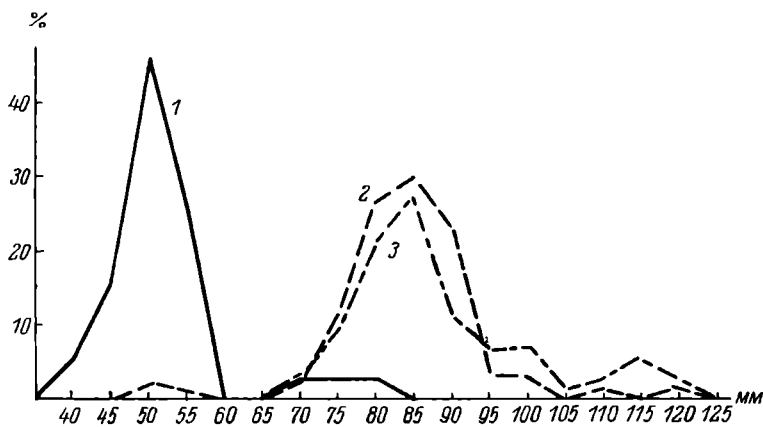


Рис. 2. Соотношение размеров молоди судака в сентябре 1956 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

ловилась повсеместно, то в 1957 г. ее скопления были приурочены в основном к устьям рек.

Первые два года не были типичны для будущего водохранилища, поскольку еще не установился уровенный режим. 1958 и 1959 годы дают

возможность уже более правильно оценить условия размножения рыб в этом водохранилище. В отличие от Рыбинского в Горьковском водохранилище почти совершенно отсутствует прибрежная мелководная полоса. Затоплена вся пойма Волги до коренного берега, а он во многих местах обрывистый или уходит в воду под большим уклоном, так что в прибрежье негде развиться растительности. Только по руслам затопленных рек встречаются небольшие мелководные участки, на которых при благоприятных условиях могла бы появиться необходимая растительность.

Важнейшим фактором, определяющим условия размножения рыб в водохранилищах, является режим уровня. Очень важно, чтобы еще в середине лета вода ушла с тех площадей, которые на следующий год будут нерестилищами. Лучший субстрат для откладки икры фитофильных рыб в водохранилищах средней полосы — прошлогодняя осока. Она быстро развивается на мелководье в прибрежье при летнем снижении уровня, и, чем больше обсыхающая площадь, тем шире полоса осок.

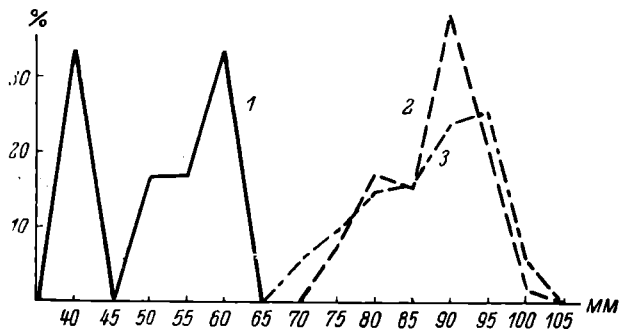


Рис. 3. Соотношение размеров молоди чехони в сентябре 1956 г.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Характерной чертой Горьковского водохранилища является полное отсутствие летней сработки воды (рис. 4). Годовые колебания уровня сравнительно небольшие (2—2.5 м) и приходятся на зимний период. Самый низкий уровень наблюдается в конце марта—начале апреля, в весенний паводок его вновь поднимают до проектной отметки. В течение всего лета, осени и начала зимы (до 1 января) вода стоит на одном горизонте. Происходящие в это время небольшие колебания уровня (до 0.5 м) очень кратковременны, за спадом опять следует подъем, и прибрежная наземная растительность образоваться не успевает. Водная же растительность, если ей и удастся занять значительные площади, развивается поздно (к середине лета), и весенненерестующие фитофильные рыбы, а к ним относятся основные наши промысловые виды, не могут использовать ее в качестве субстрата для икры. Прошлогодние же остатки этой растительности до весны почти не сохраняются.

Зимняя сработка воды после образования ледяного покрова еще более ухудшает условия на нерестилищах. При спаде воды лед ложится на грунт и примерзает к нему. Весной при быстром подъеме воды лед или остается на дне, медленно тает, охлаждает воду и закрывает субстрат на нерестилищах, или всплывает вместе с примерзшим к нему верхним слоем грунта и растительностью, тем самым оголяя нерестилища и лишая их субстрата.

Влияние плохих условий размножения рыб в Горьковском водохрани-

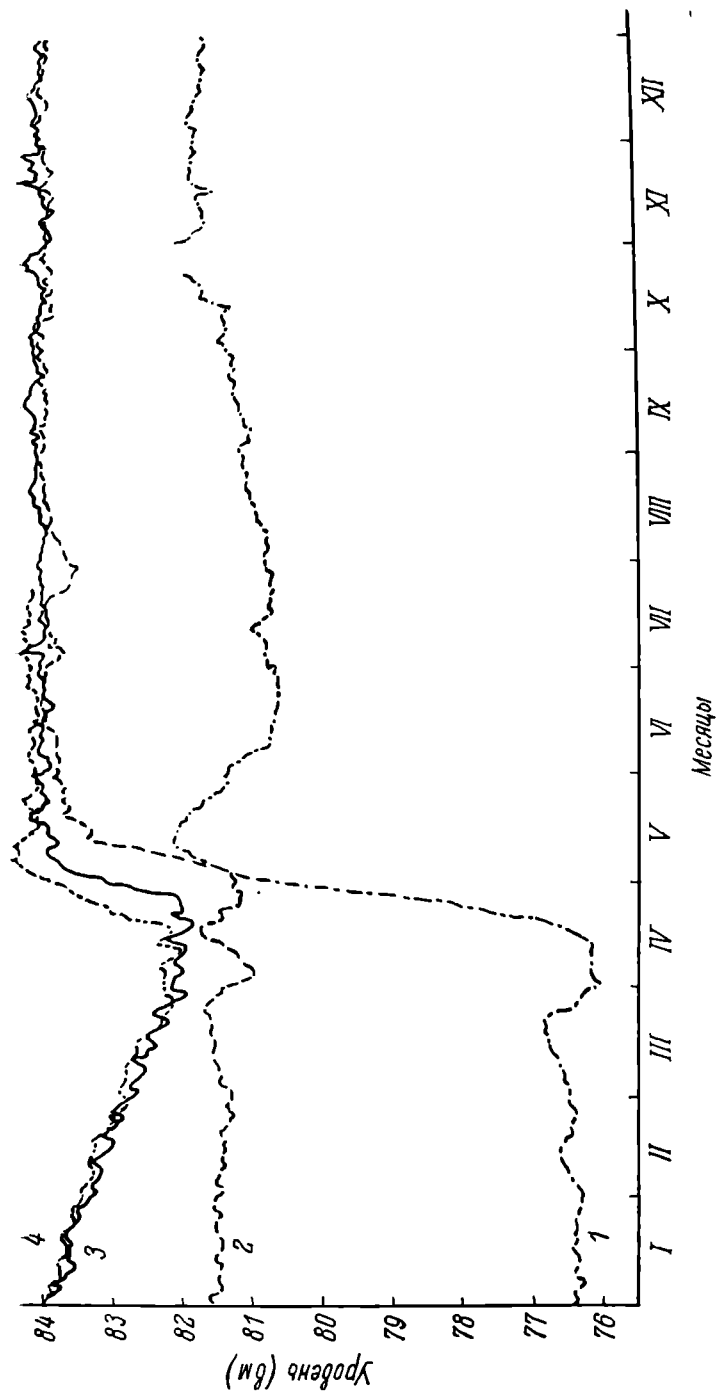


Рис. 4. Уровень Горьковского водохранилища.
1 — 1956 г.; 2 — 1957 г.; 3 — 1958 г.; 4 — 1959 г.

лище проявилось очень быстро. В 1958 и 1959 гг. сеголеток фитофильных рыб в водохранилище почти не было встречено. В 1959 г. сеголетки леща были пойманы только в р. Желвате (16 экз.) и р. Мере (4 экз.). Молодь леща поколения 1958 г. была поймана в 1959 г. в двух местах. В верхней части водохранилища в р. Промойна поймали 256 двухлетков (1+) леща. Река эта очень короткая, всего 3 км. Она соединяет водохранилище с озером. Нерест мог происходить в озере, и молодь могла быть поймана при скате из него. В этом же неводе оказалось 15 сеголеток плотвы. Второй улов молоди леща такого же возраста (836 экз.) приходится на средний участок в районе с. Наволоки. По левому берегу Волги здесь имеется несколько небольших речек, которые, возможно, и послужили местом размножения леща. По всему остальному водохранилищу молодь леща поколений этих лет встречена единично. И не только леща, но даже таких неприхотливых видов, как плотва и окунь. Размножаться им, видимо, нигде. Если в Рыбинском водохранилище на разных глубинах имеется много затопленных лесов и хвороста, который в самые маловодные годы заменяет отсутствующую травяную растительность в качестве субстрата для откладки икры, то в Горьковском затопленные древесные остатки имеются главным образом в озерной части на открытых для волны местах и на значительных глубинах. Такие участки вряд ли будут использоваться рыбами для размножения и, конечно, не заменят прибрежных мелководных нерестилищ.

С подъемом воды потерял свое нерестовое значение и предустьевой район Унжи и Немды. Здесь были затоплены острова и образовался широкий водный простор между высокими коренными берегами. Не стало закрытых от волны участков, а следовательно, и нерестилищ. Значительно выше по этим рекам, там, где начинает выклиниваться подпор, имеются хорошие пойменные участки, но они удалены от водохранилища, а по рекам идет сплав леса.

В несколько лучшем положении по сравнению с другими видами находится судак, который меньше зависит от наземной растительности и может откладывать икру на размытые корни растений. Такие остатки дольше сохраняются под водой. Молодь судака, хотя и в значительно меньшем количестве, чем в 1956 г., ловилась во все годы, но опять главным образом в среднем и верхнем участках водохранилища. Взрослых производителей судака в водохранилище крайне мало, и для достижения промысловой численности этому виду понадобится длительное время.

Проведенные наблюдения приводят к выводу, что создавшиеся в Горьковском водохранилище условия размножения чрезвычайно неблагоприятны для всех видов рыб. Главные причины этого — отсутствие прибрежной мелководной полосы и летнего сброса воды. На недостаток нерестилищ в Горьковском водохранилище указывает также Г. П. Кожевников (1960).

Условия размножения фитофильных рыб в водохранилище хуже, чем были в речной период. Тогда происходили весенние паводки, во время которых заливалась пойма с прошлогодней наземной растительностью, потом вода уходила, и эти участки вновь зарастали. Сейчас пойма находится под водой все лето и только размывается волной.

Реофильные виды также не могут размножаться в водохранилище в связи с заилеплением грунтов. Молоди стерляди и белоглазки, появившейся после образования водохранилища, нами не найдено.

Таким образом, перед рыбным хозяйством Горьковского водохранилища встает проблема обеспечения воспроизводства стада промысловых рыб. При существующем режиме водохранилища естественных нерестилищ

почти не будет. В костромском расширении смогут размножаться только рыбы из ближайших верхних участков, так как в больших водоемах рыбы образуют локальные стада, весь жизненный цикл которых (размножение, нагул, зимовка) проходит в определенном районе. Эти стада не совершают далеких перемещений. На численность рыб основных участков водохранилища, среднего и нижнего, костромское расширение не сможет оказать влияния. Небольшие нерестилища будут существовать в поймах рек, впадающих в водохранилище, в тех участках, где подпор воды сказывается слабо и сохраняются нормальные паводки. Но по всем рекам левобережья идет молевой сплав леса до самого устья, что значительно снижает их нерестовое значение. К тому же площади таких нерестилищ незначительны в сравнении с размерами водохранилища и они не обеспечат достаточного пополнения стада рыб.

Рекомендовать регулирование уровня режима Горьковского водохранилища, что мы предлагаем для Рыбинского, вряд ли имеет смысл, так как годовые колебания его уровня небольшие (2—2.5 м) и его придется полностью срабатывать летом, что затруднит судоходство. К тому же при сравнительно крутых берегах небольшая сработка не даст нужного эффекта.

Следовательно, единственная возможность поддержания численности ценных видов — создание нерестово-выростных хозяйств и выпуск в водоем подростовой молоди. Придется строить несколько хозяйств (не меньше трех), чтобы обеспечить молодь все участки водохранилища, или при наличии одного мощного хозяйства молодь выпускать не в одном месте, а по всему водоему.

ЛИТЕРАТУРА

- К о ж е в н и к о в Г. П. 1957. О ходе формирования ихтиофауны Горьковского водохранилища в первый год его существования. Журн. «Рыбное хозяйство», № 7.
- К о ж е в н и к о в Г. П. 1960. О возможных уловах рыбы в Горьковском водохранилище. Научно-техн. бюлл. ГосНИОРХ, № 10.
- П о д д у б н ы й А. Г. 1959. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- С е б е н ц о в Б. М., Д. И. Б и с к и Е. В. М е й с н е р. 1940. Режимы рыбы Ивановского водохранилища в первые два года его существования. Тр. Воронежск. отд. Всерос. н.-иссл. инст. пруд. рыбн. хоз., т. 3, в. 2.

Л. К. Ильяш

РОСТ И ВОЗРАСТ ЛЕЩА, ГУСТЕРЫ, ПЛОТВЫ И БЕЛОГЛАЗКИ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Горьковское водохранилище — молодой водоем, формирование ихтиофауны в нем только начинается. Первые три года его существования оказались очень несходными между собой по гидрологическому режиму и условиям кормности, что сказалось на росте рыб. Неоднороден и сам водоем, отдельные его районы по экологическим условиям очень различны, и их приходится рассматривать отдельно. Водохранилище может быть разделено на три участка: верхний (от Рыбинска до Костромы), средний (от Костромы до Юрьевца) и нижний (от Юрьевца до Городца).

Основу рыбного населения Горьковского водохранилища составляют бентофаги, на них же в дальнейшем будет базироваться и промысел, поэтому прежде всего интересно знать их судьбу в водохранилище. По численности над другими видами бентофагов преобладает лещ. Краткая характеристика его роста и состава стада в 1956 и в 1957 гг. нами уже была дана ранее (Захарова-Ильина, 1959), здесь мы дополняем данные о росте леща в 1958 г. и сравниваем их с данными по росту других видов рыб.

Возрастной состав леща в траловых уловах 1958 г. мало отличался от наблюдавшегося в два предыдущих года. Более резко проявилось преобладание поколения 1956 г. не только в нижнем и среднем участках водоема, но и в верхнем, а рыбы старших возрастов встречены в незначительном количестве.

Рост леща в верхнем участке водохранилища в первые два года его заполнения мало изменился. В нижнем участке в 1956 г. наблюдалось резкое улучшение роста леща по сравнению с рекой. Приросты длины тела всех возрастных групп, включая сеголеток, возросли в полтора-два раза (табл. 1). Это связано с массовым развитием на вновь залитых участках суши мотыля, достигшего местами огромной численности и биомассы (Мордухай-Болтовской, 1960).

Но уже в 1957 г. рост леща замедлился. Это объясняется уменьшением количества тендипедид в бентосе. Олигохеты и моллюски, численность которых начинает возрастать, не смогли их заменить. При снижении роли тендипедид в питании леща большое значение в пище всех возрастных групп в этом году имел планктон (Житенева, 1960).

В среднем участке в 1956 г. при неполном заполнении водохранилища еще сохранилось много речных черт. Биомасса бентоса возрасла меньше, чем в нижней части, и повышение прироста леща не было столь значительным. В 1957 г. при дальнейшем подъеме уровня воды течение почти исчезло, были залиты дополнительные участки суши и биомасса мотылей

Таблица 1

Средняя длина тела леща по данным обратного расчисления (в мм)

Место и время лова	Возраст													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Верхний участок														
Р. Волга до 1956 г.	49	93	134	164	194	222	248	272	294	314	328	341	352	361
Водохранилище, 1956 г.	59	109	140	185	205	236	—	295	305	333	348	354	367	376
Водохранилище, 1957 г.	51	107	131	177	217	237	259	—	322	329	349	358	364	402
Водохранилище, 1958 г.	—	110	139	182	210	234	290	—	—	331	356	—	360	381
Средний участок														
Р. Волга до 1956 г.	58	94	138	179	215	242	272	296	315	336	354	371	385	399
Водохранилище, 1956 г.	62	96	155	203	237	275	285	314	347	354	371	386	401	403
Водохранилище, 1957 г.	54	114	158	234	256	285	314	329	349	379	401	395	411	427
Водохранилище, 1958 г.	—	82	147	193	262	295	311	303	385	402	428	440	447	455
Нижний участок														
Р. Волга до 1956 г.	49	95	139	184	225	260	297	323	351	360	—	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	65	108	160	209	239	275	302	343	356	398	397	—	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	111	161	203	271	298	323	365	376	393	432	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	133	206	225	—	320	328	—	—	—	—	—	—

Средние годовые приросты длины тела леща (в мм)

Место и время лова	Годы роста													
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й	13-й	14-й
Верхний участок														
Р. Волга до 1956 г.	49	41	41	32	31	29	26	26	23	24	22	17	15	19
Водохранилище, 1956 г.	59	68	43	36	38	29	—	25	27	21	12	19	16	13
Водохранилище, 1957 г.	51	48	59	37	38	21	24	—	27	23	14	13	13	11
Водохранилище, 1958 г.	—	59	32	32	29	24	21	—	—	9	5	13	12	7
Средний участок														
Р. Волга до 1956 г.	51	43	44	43	37	30	30	25	21	24	21	20	19	13
Водохранилище, 1956 г.	62	51	53	45	48	38	38	38	36	26	21	22	21	18
Водохранилище, 1957 г.	54	52	62	62	58	55	51	49	38	36	26	27	23	12
Водохранилище, 1958 г.	—	27	34	38	34	43	44	32	29	13	19	17	13	18
Нижний участок														
Р. Волга до 1956 г.	49	45	42	43	36	33	34	25	18	17	—	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	65	69	73	80	80	64	55	49	53	35	37	—	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	46	53	43	62	59	45	—	37	37	34	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	32	38	37	—	40	33	—	—	—	—	—	—

Примечание. Разница в размере приростов, приведенных в настоящей таблице и в предыдущей статье (Захарова-Ильина, 1959), объясняется большим объемом использованного здесь материала; на общей закономерности роста эти различия не отразились.

здесь, видимо, оставалась высокой. В пище леща тендипедиды встречались в массе при небольшой примеси олигохет (Житенева, 1960). Это отразилось и на приростах длины тела леща, продолжавших возрастать.

В 1958 г. резкое ухудшение роста леща наблюдалось по всему водохранилищу. Это не так наглядно видно при сравнении величин общей длины тела, которые могут быть завышены за счет роста рыбы в предыдущие годы, как из приростов, снизившихся в 1958 г. на всех трех участках водохранилища даже по сравнению со средними приростами в доводохранилищный период (табл. 2). Такой характер роста леща хорошо отражает состояние кормовой базы. В 1958 г. наблюдалось значительное понижение общей биомассы бентоса, особенно в нижнем участке, главным образом за счет падения численности мотыля и других тендипедид (Мордухай-Болтовской, 1959).

Их роль в составе пищи леща очень сильно снизилась, и они встречались только в нижнем участке наряду с олигохетами. В среднем и верхнем участках водохранилища в 1958 г. лещ: питался преимущественно олигохетами, которые зарываются в грунт глубже и являются менее доступной пищей, и моллюсками.

ГУСТЕРА

В Горьковском водохранилище по численности в опытных уловах густера занимает второе место после леща. Распределена она по водохранилищу так же неравномерно, как и лещ: в верхнем участке уловы самые низкие, в среднем ее численность наиболее высока.

Возрастной состав густеры также различается по участкам водохранилища, но иначе, чем у леща (табл. 3).

Таблица 3

Возрастной состав густеры в траловых уловах (в %)

Участок водохрани- лища	Поколение															Число эк- земпляров	
	1956 г.	1955 г.	1954 г.	1953 г.	1952 г.	1951 г.	1950 г.	1949 г.	1948 г.	1947 г.	1946 г.	1945 г.	1944 г.	1943 г.	1942 г.		1941 г.
Верхний	—	5.2	25.6	30.1	17.3	18.1	2.2	1.5	—	—	—	—	—	—	—	—	133
Средний	—	3.6	12.7	18.8	18.2	18.8	2.4	5.5	2.4	4.25	6.1	3.05	0.6	—	2.4	1.2	165
Нижний	12.1	6.1	9.8	25.8	14.8	8.3	4.5	4.9	4.5	3.0	4.2	1.2	—	0.8	—	—	264

Необходимо учесть, что в таблице приведен материал из траловых уловов и в ней не представлены самые младшие возрастные группы. Молодь густеры держится главным образом у берегов и ловится только неводами. Так, даже очень урожайное поколение 1956 г. здесь не нашло отражения. В то же время неводные уловы не дают возможности охарактеризовать отдельные участки, так как более взрослые особи в них встречаются редко. На основании имеющегося материала видно, что возрастной состав густеры в среднем и нижнем участках сходен и представлен большим количеством возрастных групп, из которых наиболее многочисленны поколения 1954, 1953, 1952 и 1951 гг., т. е. четырех-семилетние особи. Численность старших поколений постепенно убывает, и только поколение 1946 г., который был урожайным для большинства видов во всех водоемах бассейна Волги, опять несколько выделяется по численности. Такой состав при-

нято считать нормальным для промыслового стада. На этих участках густера достигает возраста 16—17 лет, а одна пойманная самка имела возраст 22+.

В верхнем участке относительная численность поколений была такая же, как и в других районах, только особи старше 9 лет встречались единично. Максимальный возраст пойманной здесь густеры 12+. Возрастной состав горьковской густеры совершенно такой же, как в Куйбышевском водохранилище (Поддубный, 1959), урожайные поколения полностью сопадают. Следовательно, до зарегулирования стока условия обитания густеры были одинаковы по всей Волге.

В отличие от леща густера созревает очень рано. Уже в трехлетнем возрасте (2+) две трети самцов половозрелы (табл. 4). Самки начинают созревать с четырехлетнего возраста. Массовое созревание самок происходит в возрасте 5—6 лет, самцов — 3—4 лет, несколько позднее, чем указывает А. Л. Штейнфельд (1949) для Средней Волги, но раньше рыбинской густеры (Беккер, 1958). Неполовозрелые самцы старше 6, а самки старше 8 лет не встречены.

Т а б л и ц а 4

Возраст полового созревания густеры

Пол	Зрелость	Возраст										
		2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Самцы {	Незрелые	9	10	5	3	—	—	—	—	—	—	—
	Зрелые . .	18	14	15	13	8	7	7	3	2	6	—
Самки {	Незрелые	19	33	22	14	5	2	—	—	—	—	—
	Зрелые . .	—	9	16	27	26	21	9	6	4	4	4

В линейном росте густеры разных участков Волги до ее зарегулирования больших различий не наблюдалось. Сходны были как расчисленные длины, так и приросты (табл. 5 и 6). В 1956 г. рост густеры значительно улучшился во всех участках, не исключая и верхнего. Однако в верховьях густера росла много хуже, чем в среднем и тем более нижнем участках. В отличие от леща и плотвы, у которых в первый год существования водохранилища улучшился рост всех возрастных групп, у густеры размер сеголеток в 1956 г. не изменился против прежнего. Видимо, питание сеголеток густеры и леща различно, и первые оказались хуже обеспечены пищей, хотя оба вида держатся в одних местах.

В 1957 и 1958 гг. в верхнем участке рост густеры продолжал несколько улучшаться, в то же время в среднем и нижнем он ухудшился. Хотя общая длина тела густеры и в эти годы была несколько большей, чем в 1956 г. (табл. 5), но различие, как и у леща, обусловлено приростом этих рыб в 1956 г. Это видно при сравнении средних приростов разных поколений, которые уменьшились очень сильно, особенно в нижнем участке (табл. 6). Приросты 1958 г. почти равны средним приростам до 1956 г. у самых младших возрастных групп (двух-трехлеток), ухудшение роста заметно и по уменьшению длины.

Снижение роста явилось следствием ухудшения кормовой базы. В верхнем участке водохранилища сохранился реофильный ручейник

Таблица 5

Средняя длина тела густеры по данным обратного расчисления (в мм)

Место и время лова	Возраст														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Верхний участок															
Р. Волга до 1956 г.	38	58	75	95	111	127	146	150	172	—	—	—	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	—	68	81	105	119	136	149	160	171	—	—	—	—	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	—	93	102	129	138	158	178	199	—	—	—	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	—	109	—	159	163	169	170	—	—	—	—	—	—
Средний участок															
Р. Волга до 1956 г.	37	57	75	94	113	129	146	162	178	192	207	220	232	239	251
Водохранилище, 1956 г.	37	72	107	118	131	153	167	195	203	211	219	227	237	243	245
Водохранилище, 1957 г.	—	67	100	134	146	161	187	195	203	212	215	229	238	250	253
Водохранилище, 1958 г.	—	—	84	115	157	171	178	195	—	—	209	222	242	—	—
Нижний участок															
Р. Волга до 1956 г.	37	59	77	96	114	134	153	166	185	197	213	225	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	37	72	107	128	136	152	170	188	192	217	222	231	245	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	69	95	128	152	162	159	183	205	216	223	—	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	99	105	—	169	—	168	—	—	—	—	—	—	—

Средние годовые приросты длины тела густеры (в мм)

Место и время лова	Годы роста														
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	11-й	12-й	13-й	14-й	15-й
Верхний участок															
Р. Волга до 1956 г.	38	20	17	21	18	18	19	18	14	—	—	2	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	—	24	20	20	16	17	21	10	18	—	—	—	—	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	—	22	21	23	19	18	9	6	—	—	—	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	—	22	—	23	16	15	20	—	—	—	—	—	—
Средний участок															
Р. Волга до 1956 г.	37	20	19	20	19	18	18	18	18	17	17	15	12	9	8
Водохранилище, 1956 г.	37	31	37	29	27	24	22	31	18	14	12	10	13	7	12
Водохранилище, 1957 г.	—	29	28	29	24	24	28	20	24	15	16	11	11	15	10
Водохранилище, 1958 г.	—	—	20	26	30	16	17	19	—	15	15	13	9	—	—
Нижний участок															
Р. Волга до 1956 г.	37	22	19	20	19	22	20	15	19	18	18	12	—	—	—
Водохранилище, 1956 г.	37	30	41	40	35	32	34	22	26	19	20	16	—	—	—
Водохранилище, 1957 г.	—	32	23	26	30	23	17	24	18	14	13	—	—	—	—
Водохранилище, 1958 г.	—	—	24	21	—	13	—	12	—	—	—	—	—	—	—

Hydropsyche ornatura, бывший все эти годы основным объектом питания густеры (Болдина, 1960). Отсутствием изменений в характере питания можно, видимо, объяснить относительно равномерный рост рыбы. В среднем и нижнем участках водохранилища в 1956 г. главную роль в питании густеры всех возрастов играл *Eugasteriscus lamellatus*, который при дополнении моллюсками и другими донными организмами вызвал резкое повышение прироста рыбы по сравнению с ее ростом в предыдущие годы. В 1957 и 1958 гг. этот рачок в питании густеры почти не встречен. *Hydropsyche ornatura* с замедлением течения на этих участках тоже исчезла уже в 1956 г. Основу пищи густеры составляли моллюски. Это, вероятно, и вызвало резкое снижение прироста длины тела густеры в среднем и нижнем участках уже в 1957 г.

Наряду с этим в 1957 г., видимо, имело место временное ухудшение условий питания в середине лета, что вызвало образование дополнительного кольца на чешуе. Кольцо это видно не у всех рыб данной возрастной группы, и иногда оно заметно неодинаково на всех чешуях одной и той же рыбы: на одних оно настолько четко, что его можно принять за годовое, на других его нет совсем, и между этими крайними выражениями имеются все переходы. Дополнительное кольцо особенно резко выражено у поколений 1956 г., которое в 1957 г. было в возрасте 1+, но оно заметно и у отдельных экземпляров более старших возрастных групп. В июле и августе 1957 г. и особенно 1958 г. наблюдалось, по данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1959), временное сильное понижение биомассы бентоса, сменившееся позднее, к осени, повышением; возможно, это и вызвало образование дополнительного кольца на чешуе рыб.

Сравнить наблюдаемые данные и весовой рост густеры по годам мы не имеем возможности, так как время сбора материала в разные годы не совпадает. Можно сравнить только данные за последний год речного периода Волги 1955 г. и за третий год существования водохранилища — 1958 г. В обоих случаях материал собран в августе. Из табл. 7 следует, что наблю-

Таблица 7

Отмеченная длина тела густеры Горьковского водохранилища (в мм)

Место и время лова	Возраст									Число экземпляров
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	
Р. Волга, август 1955 г.	91	108	125	136	143	174	183	219	227	230
Средний участок, август 1958 г. .	86	114	125	154	187	215	206	233	227	166
Нижний участок, август 1958 г. .	87	113	142	163	170	167	192	214	—	161

денные длины тела густеры одних и тех же возрастов в водохранилищный период больше, чем в речной, но эта разница создавалась, видимо, также за счет прироста 1956 г. У двух-трехлеток, которые в 1956 г. были сеголетками и годовиками и условия питания которых в этот год не улучшились, разница в размерах с рыбами речного периода очень незначительная. Совершенно такая же закономерность наблюдается и при сравнении весового роста густеры в 1956 и 1958 гг. (табл. 8).

С другими водохранилищами более удобно сравнивать нижний, озерный, участок. Линейный рост горьковской густеры как до 1956 г., так и

Таблица 8

Весовой рост густеры (в г)

Место и время лова	Возраст									Число экземпляров
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	
Р. Волга, август 1955 г.	18	31	48	62	108	154	161	235	274	230
Средний участок, август 1958 г. .	15	30	56	105	191	242	244	279	329	162
Нижний участок, август 1958 г. .	17	42	85	118	137	134	196	280	261	161
Нижний участок, сентябрь 1956 г.	40	65	64	124	143	198	196	233	334	113

в первый год заполнения был ниже, чем в Куйбышевском водохранилище (Поддубный, 1959). Данные по весовому росту А. Г. Поддубный приводит на основании летнего материала 1956 г., у нас же за 1956 г. имеется только осенний материал, а летний за 1958 г. Все же небезынтересно их сравнить. Получается, что до 7 лет вес соответствующих возрастных групп горьковской густеры выше, чем куйбышевской, а с семилетнего возраста она значительно отстает в весе от последней. При этом горьковская густера продолжает расти сравнительно равномерно, а у куйбышевской с 7-го года жизни наблюдается резкое увеличение весового роста. Такая же картина наблюдается при сравнении весового роста горьковской густеры в 1955 г. с данными А. Л. Штейнфельд (1949) за 1947 г. Таким образом, и до зарегулирования Волги на этих ее участках имело место такое же соотношение. Вес и наблюдаемая длина рыбинской густеры (Беккер, 1958) много меньше, чем у рыб тех же возрастов не только в нижнем, но и в среднем участке Горьковского водохранилища, и даже несколько ниже, чем была в Волге между Костромой и Городцом в 1955 г.

ПЛОТВА

Плотва — обитатель побережья. В траловых уловах в Горьковском водохранилище она почти не встречалась. Использованный нами материал добыт главным образом неводами и частично сетями. По всему водохранилищу плотва наряду с окунем составляла основной улов неводов. В верхнем участке ее добыто меньше ввиду отсутствия подходящих мест лова,

Таблица 9

Возрастной состав плотвы Горьковского водохранилища в неводных уловах (в %)

Время лова	Поклоение												Число экземпляров
	1957 г.	1956 г.	1955 г.	1954 г.	1953 г.	1952 г.	1951 г.	1950 г.	1949 г.	1948 г.	1947 г.	1946 г.	
Май 1957 г.	1.3	15.8	3.3	21.5	25.5	18.5	6.6	3.3	1.3	1.3	1.3	0.3	303
Октябрь 1957 г.	4.2	44.7	33.4	10.2	5.3	1.6	0.6	—	—	—	—	—	318
Октябрь 1958 г.	6.2	70.0	19.8	1.1	2.4	0.5	—	—	—	—	—	—	369

кроме того, в речном участке с незатопленной поймой и численность ее меньше, чем в озерном. В возрастном составе стада плотвы различий по районам не наблюдается, поэтому мы приводим его по водохранилищу в целом (табл. 9).

Имеется разница в составе осенних и весенних уловов. В октябре 1957 и 1958 гг. преобладало поколение 1956 г., составившее больше половины всего улова, старшие возрастные группы были малочисленны. Наибольший возраст пойманных рыб — 7+. В майских уловах 1957 г. преобладали поколения 1954 и 1953 гг., т. е. четырех-пятилетки. За ними по численности шли поколения 1952 и 1956 гг. В отличие от осенних уловов здесь встречались особи до 12-ти лет. Это, по-видимому, связано с концентрацией производителей в период нереста.

Половое созревание плотвы в Горьковском водохранилище начинается рано. Уже в возрасте 1+ созревает 11% самок и 16% самцов. Неполовозрелые самки встречались до 7, самцы до 4 лет. Такое раннее созревание плотвы наблюдается в Куйбышевском водохранилище (Поддубный, 1959), в то время как в Волге в этом же районе плотва созревала на год-два позднее (Лукин и др., 1950; Шмидтов, 1952).

О росте плотвы можно сказать почти то же самое, что о двух предыдущих видах. В верхнем участке плотва растет хуже, чем в остальном водохранилище, и больших различий в ее росте по годам не наблюдается (табл. 10).

В среднем участке в 1956 г. приросты длины тела у всех возрастных групп плотвы возросли вдвое, а в нижнем еще больше. Но уже в 1957 г. у плотвы, как и у густеры, рост ухудшился не только в нижнем участке, как у леща, но и в среднем. В 1958 г. ухудшение роста плотвы продолжалось по всему водохранилищу, приросты длины приблизились к средним приростам в доводохранилищный период. Рост замедлился настолько значительно, что большой прирост 1956 г. не мог его замаскировать: снижение темпа роста заметно при сравнении не только приростов отдельных поколений, но и абсолютных длин.

В 1957 г. у плотвы младших возрастов (1+), как и у густеры, появилось заметное дополнительное кольцо. Оно имеется у меньшего количества особей и выражено слабее, чем у густеры. Сходство в росте плотвы и густеры, возможно, объясняется некоторым сходством их питания: у обоих видов большую роль в пище играют моллюски.

Попутно нужно отметить очень сильное заражение плотвы лигулой, достигшее особенно больших размеров в 1957 г. в нижнем и среднем участках водохранилища и могущее отразиться на росте. Во многих случаях, как например в заливе ниже Сокольского и в р. Ячменке, зараженными оказывались все пойманные рыбы. Лигулез наблюдался и у других видов: язя, густеры, леща, но в меньшем количестве случаев.

БЕЛОГЛАЗКА

Для белоглазки создание водохранилища не улучшило условий обитания. Этот реофильный вид уже сейчас в озерной части встречается единично. В верхнем и среднем участках белоглазки ловится еще довольно много, однако в уловах преобладают шести-семилетние особи (табл. 11). Молодь поколения 1956 и 1957 гг. не только в траловых уловах, но и в мальковых неводах встречена единично.

Резкая разница в реакции на создание водохранилища со стороны реофильного и фитофильного видов хорошо видна при сравнении возрастного

Таблица 10

Рост плотвы Горьковского водохранилища по данным обратного расчисления (в мм)

Место и время лова	Расчисленные длины								Расчисленные приросты							
	возраст								годы роста							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
Верхний участок																
Р. Волга до 1956 г. . . .	41	62	84	103	119	130	138	—	41	21	25	21	19	13	14	—
Водохранилище, 1956 г. . .	51	77	103	112	121	138	143	165	51	36	25	17	13	18	7	—
Водохранилище, 1957 г. . .	43	84	107	122	137	151	168	—	43	33	26	19	25	20	16	—
Водохранилище, 1958 г. . .	—	69	102	120	121	145	163	—	—	26	20	11	11	9	—	—
Средний участок																
Р. Волга до 1956 г. . . .	44	69	89	111	133	150	165	179	44	24	22	22	23	18	15	17 15
Водохранилище, 1956 г. . .	52	87	121	129	150	164	178	192	52	45	47	37	31	28	28	19 17
Водохранилище, 1957 г. . .	54	86	116	152	165	169	191	—	54	34	29	31	36	19	27	—
Водохранилище, 1958 г. . .	—	78	107	127	—	168	—	—	—	24	21	11	—	3	—	—
Нижний участок																
Р. Волга до 1956 г. . . .	42	69	90	109	127	145	155	161	42	26	19	20	18	17	17	14
Водохранилище, 1956 г. . .	55	86	129	151	161	175	185	200	55	43	53	57	48	41	30	29
Водохранилище, 1957 г. . .	49	89	109	152	176	163	225	—	49	34	23	23	26	25	22	—
Водохранилище, 1958 г. . .	—	86	107	119	143	182	—	230	—	37	24	23	22	7	—	5

Таблица 11

Возрастной состав белоглазки из траловых уловов (в ‰)

Участок водохрани- лища	Поколение															Число анализов
	1956 г.	1955 г.	1954 г.	1953 г.	1952 г.	1951 г.	1950 г.	1949 г.	1948 г.	1947 г.	1946 г.	1945 г.	1944 г.	1943 г.	1942 г.	
Верхний	—	—	0.9	5.5	17.3	28.2	16.4	12.7	10.0	3.6	3.6	0.9	0.9	—	—	110
Средний	0.6	1.8	9.5	11.3	30.0	24.2	5.3	8.3	3.0	1.2	3.6	—	0.6	—	0.6	168

состава стада белоглазки, где выпали младшие возрастные группы, и леща, у которого поколение первого года заполнения водохранилища преобладает над всеми предыдущими. В ближайшие годы белоглазка в озерной части исчезнет совсем и может сохраниться только в речках и верхней части водохранилища. То же наблюдается и в Рыбинском водохранилище, где она оттеснена в район Шексны.

Рост белоглазки с образованием водохранилища не изменился. Нет разницы в ее росте и между отдельными участками (табл. 12).

Таблица 12.

Средняя длина тела белоглазки по данным обратного расчисления (в мм)

Место и время лова	Возраст									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Верхний участок										
Р. Волга до										
1956 г.	58	100	131	154	176	192	211	227	241	245
Водохранилище, 1956 г.	—	—	136	157	182	197	208	221	236	252
Водохранилище, 1957 г.	—	—	—	167	178	202	214	226	231	245
Водохранилище, 1958 г.	—	—	—	—	185	194	213	222	244	245
Средний участок										
Р. Волга до										
1956 г.	55	95	127	149	186	193	216	224	237	243
Водохранилище, 1956 г.	55	94	127	157	170	182	186	236	229	271
Водохранилище, 1957 г.	—	104	126	151	183	194	203	213	247	239
Водохранилище, 1958 г.	—	—	138	147	182	201	219	220	227	261

Горьковская белоглазка растет несколько лучше (табл. 13), чем в Шексне (Пермитин, 1958), но хуже, чем в Куйбышевском водохранилище, где ее темп роста в первый год заполнения немного повысился (Поддубный, 1959).

Массовое половое созревание самцов и самок белоглазки происходит в возрасте 6—7 лет. Самцы начинают созревать на 5-м году жизни, на год раньше самок.

В заключение следует еще раз отметить, что Горьковское водохранилище нельзя считать сформировавшимся водоемом. Первый год его существования был исключительно благоприятным для основных бентофагов — леща и густеры, что связано с сильным ростом биомассы бентоса и, в частности, мотыля. В 1957 г. и особенно в 1958 г. биомасса бентоса (главным образом мотыль) резко снизилась (Мордухай-Болтовской, 1959), что сразу сказалось на темпе роста рыб. Рост рыб оказался очень чувствительным показателем условий питания, и на нем отразились даже изменения кормо-

Таблица 13

Средние годовые приросты длины тела белоглазки (в мм)

Место и время лова	Годы роста									
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й
Верхний участок										
Р. Волга до 1956 г.	59	41	30	22	22	18	23	14	16	7
Водохранилище, 1956 г.	—	—	28	27	27	20	18	14	11	7
Водохранилище, 1957 г.	—	—	—	31	21	20	17	18	10	9
Водохранилище, 1958 г.	—	—	—	—	18	16	11	12	13	9
Средний участок										
Р. Волга до 1956 г.	56	37	29	23	21	21	20	13	12	9
Водохранилище, 1956 г.	55	41	37	27	23	19	6	13	6	12
Водохранилище, 1957 г.	—	49	32	24	14	24	11	27	11	10
Водохранилище, 1958 г.	—	—	34	18	20	20	20	22	13	19

вой базы на разных участках, связанные с постепенным, в течение двух лет, заполнением водохранилища.

Необходимо также учитывать, особенно при решении рыбохозяйственных вопросов, неоднородность водохранилища. В отдельных его участках существуют локальные стада рыб (что видно из различий в темпе роста и возрастном составе стада), и это вызывает необходимость индивидуального подхода при промысловой эксплуатации каждого из них.

Основной вид водохранилища — лещ в среднем и нижнем участках через 5—6 лет, когда подрастет исключительно урожайное поколение 1956 г., достигнет промысловой численности. Значительную роль в дальнейшем в составе ихтиофауны водохранилища будет также играть густера. Численность плотвы в нижнем и среднем участках также должна в ближайшие годы возрасти, хотя на нее будет влиять пресс хищников (щуки) и эпизоотии лигулеза.

В верхнем участке никаких улучшений в составе стада промысловых рыб и в темпе их роста ожидать не приходится.

ЛИТЕРАТУРА

- Беккер В. Э. 1958. О возрастном составе и росте густеры Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
 Болдина И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Наст. сборник.
 Житенева Т. С. 1960. О питании леща в Горьковском водохранилище. Наст. сборник.
 Захарова-Ильина Л. К. 1959. Возрастной состав стада и рост леща Горьковского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 3.

- Лукин А. В., К. И. Васянин, Ю. К. Попов. 1950. Малоценные и сорные рыбы Татареспублики, их значение в промысле и пути хозяйственного использования. Изв. Каз. фил. АН СССР, сер. биол. и сельскохозяйств. наук, в. 2.
- (Мордухай-Болтовской Ф. Д.). Ph. D. Morduchai-Boltovskoi. 1960. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Stauseen der Wolga. Verhandl. Intern. Vereinig. Limnologie, Bd. XIV.
- Пермитин И. Е. 1958. О возрасте и росте белоглазки из р. Шексны. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Поддубный А. Г. 1959. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Шмидтов А. И. 1952. Роль плотвы (*Rutilus rutilus* L.) в рыбном хозяйстве ТАССР и ее биологические особенности в Нижней Каме и Средней Волге. Уч. зап. Каз. гос. унив., т. 112, кн. 7.
- Штейфельд А. Л. 1949. Густера средней Волги и ее значение в рыбном промысле. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 5.
-

А. Г. Поддубный

О ЛОКАЛЬНЫХ СТАДАХ ЛЕЩА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Изучение распределения леща в Рыбинском водохранилище показало, что этот вид рыбы широко распространен в водоеме, но места его устойчивых скоплений ежегодно приурочены к определенным участкам (рис. 1).

Мечение рыб, проводившееся на протяжении ряда лет, позволило сделать вывод, что эти скопления леща являются локальными стадами, имеют свои места нереста, нагула и зимовки и не смешиваются друг с другом (Поддубный, 1959б). За время наблюдений (1955—1959 гг.) не было случаев проникновения меченых рыб из своего ареала в район, занятый соседней группировкой. Это дает основание предполагать, что локальные стада леща в Рыбинском водохранилище являются пожизненными образованиями.

Результаты мечения нашли подтверждение при изучении паразитофауны рыб. По данным Н. А. Изюмовой (1959), личиночные формы некоторых паразитов, способные находиться в рыбах несколько лет, обнаружены лишь в определенных участках водоема. Так, личинки и половозрелые формы *Viscerphalus polymorphus* встречаются у леща в Шекснинском плёсе и отсутствуют в других районах. Поскольку условия существования паразитов в отдельных районах одинаково благоприятны, то стерильность рыб объясняется только отсутствием контакта между местным лещом и зараженными особями из соседнего участка.

В настоящей статье приводятся данные предварительного анализа некоторых экологических и биологических показателей для четырех стад леща в Рыбинском водохранилище — волжского, моложского, северо- и южношекснинского. Первые два стада занимают одноименные плёсы и прилегающие к ним районы Центральной части водохранилища с условной внешней границей (рис. 2): Рожновский мыс—Наволоок—Гридино для волжского стада и Центральный мыс—Гридино для моложского. Северошекснинское стадо леща обитает в Шекснинском плёсе, а южношекснинское — в восточном секторе Центрального плёса с границей ареала Рожновский мыс—Наволоок—Центральный мыс—Шекснинский плёс.

Величина ареалов, занимаемых стадами, различна. Волжское стадо леща обитает на акватории 370 км² (при отметке уровня водохранилища 101), моложское, северо- и южношекснинское стада занимают участки водоема соответственно в 915, 605 и 1050 км².

Отдельные плёсы Рыбинского водохранилища различаются по морфометрии, гидрологическим и гидрохимическим показателям.

Волжский плёс имеет протяженность с юга на север около 60 км. По конфигурации береговой линии и строению берегов его верхняя часть

напоминает реку. В низовьях он расширяется за счет обширной левобережной поймы, а также Югского и Переборского заливов, широким фронтом водообмена соприкасаясь с Центральным плёсом водохранилища. Основная масса воды поступает сюда из расположенных выше Иваньковского

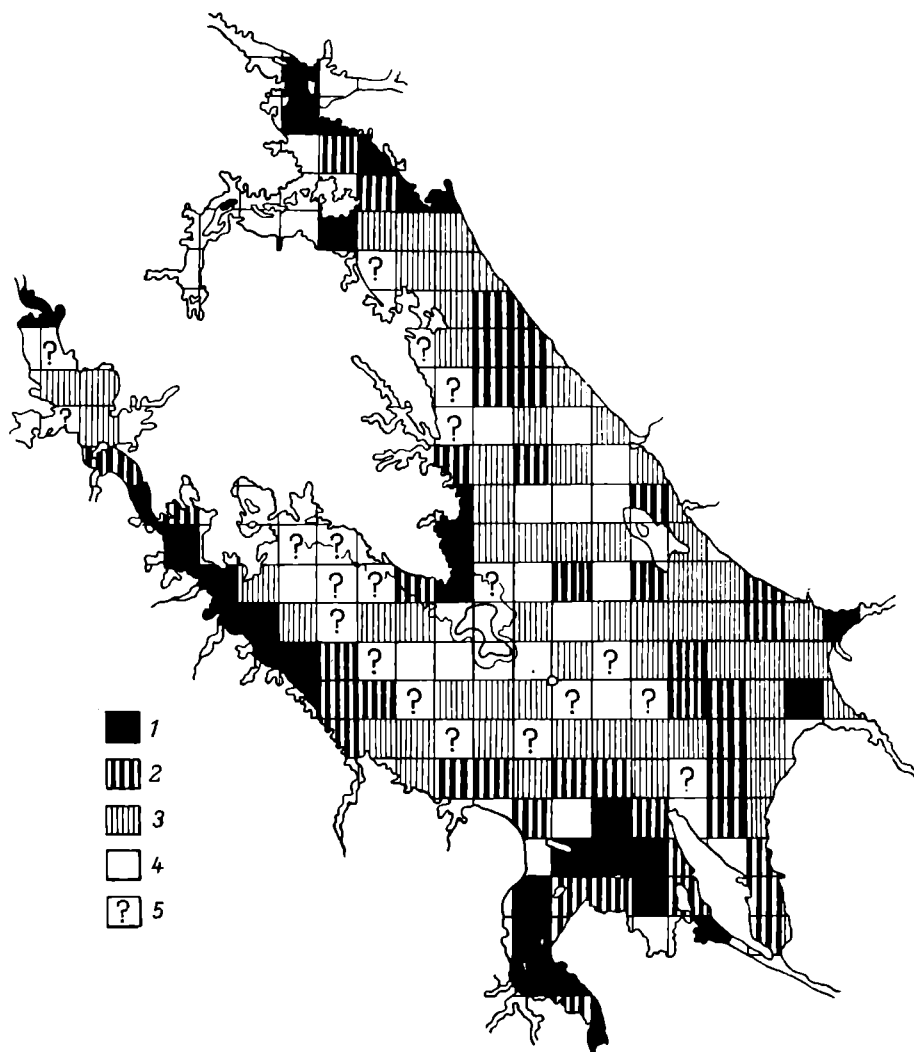


Рис. 1. Распределение леща в Рыбинском водохранилище в 1953—1959 гг.

1 — улов более 10 экз. на сеть и более 20 экз. на трал; 2 — улов от 5 до 10 экз. на сеть и от 10 до 20 экз. на трал; 3 — улов до 5 экз. на сеть и до 10 экз. на трал; 4 — нет улова; 5 — нет данных.

и Угличского водохранилищ. Эта вода отличается от речной меньшей цветностью, окисляемостью, меньшим содержанием биогенных элементов (Киреева, 1955) и большей прозрачностью (Фортунов, 1959). Кислородный режим здесь остается благоприятным на большей части акватории. Заморные явления зимой, как правило, не наблюдаются. Однако летом в период интенсивного цветения воды отмечены случаи кратковременного

дефицита кислорода и связанной с этим гибели рыбы в небольших по площади узких заливах правого берега.

В Волжском плёсе наблюдается постоянное стоковое течение. Его скорость зависит от режима работы Угличской ГЭС, а в летнее время, особенно в нижней части плёса, — еще и от направления ветровых течений (Кренке, 1958). В результате сильного перемешивания и охлаждения в по-

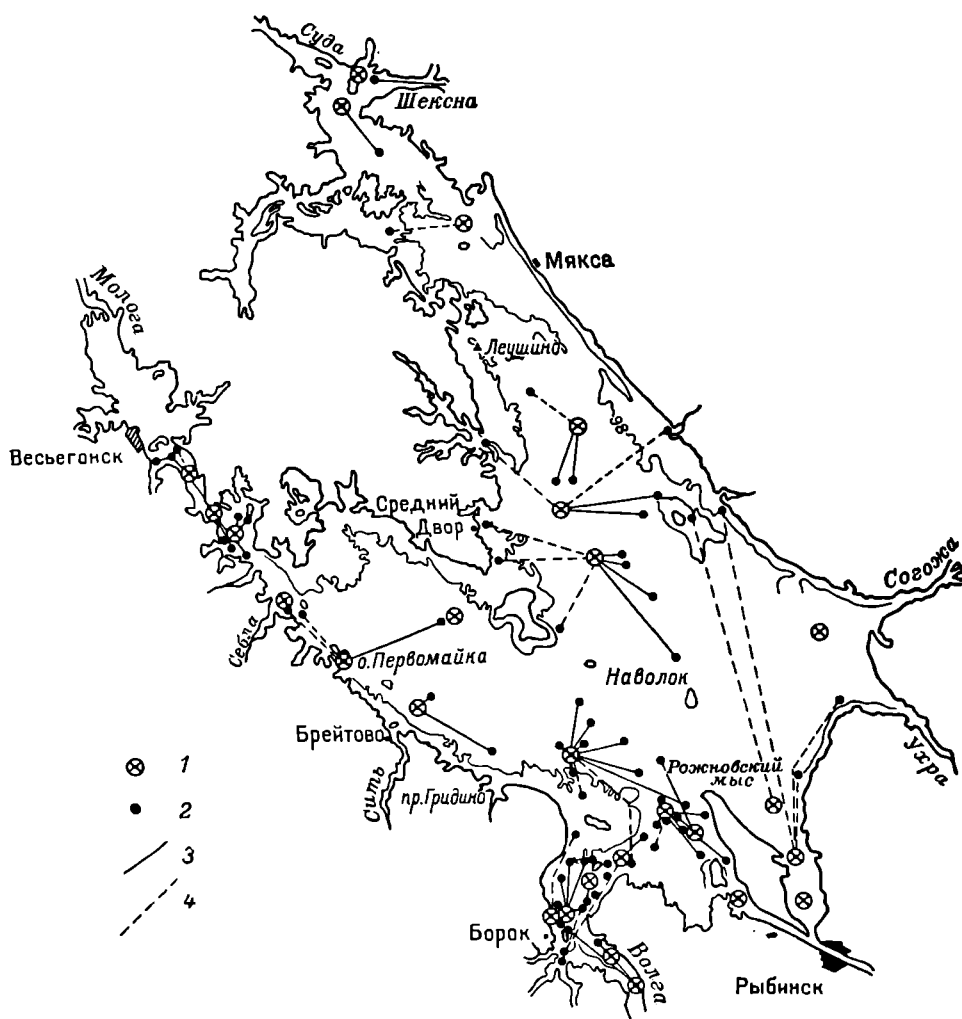


Рис. 2. Перемещение леща в Рыбинском водохранилище по данным мечения.

1 — места мечения; 2 — места вторичной поимки; 3 — путь рыбы летом и зимой; 4 — путь рыбы весной.

лынях вода зимой по всей вертикали имеет нулевую температуру, а осенью дольше сохраняет тепло (Курдина, 1958).

Основные мелководья, покрытые растительностью и используемые для нереста и нагула рыб, расположены в средней и нижней частях плёса, составляя около 50% их площади. При небольшой ширине плёса и наличии системы прирусловых островов мелководья в значительной степени защи-

щены от ветровых волнений. Участки с глубиной больше 15 м расположены в Волжском плёсе вдоль русел затопленных рек. Максимальная глубина 22 м отмечена на русле Волги в Переборском заливе.

27% площади дна занимают продуктивные илы (табл. 1) с наиболее высокой для Рыбинского водохранилища биомассой бентоса — 7.8 г/м² (Мордухай-Болтовской, 1958).

Таблица 1

Площади основных типов грунтов Рыбинского водохранилища (в % от площади нагульных ареалов локальных стад леща) *

Район водохранилища	Песок	Серый ил	Пере-ходный ил	Торфя-нистый ил	Почвы
Волжский	25	18	9	4	44
Моложский	22	18	3	2	55
Северохексинский	20	9	4	14	53
Южнохексинский	15	1	2	25	57

* Соотношения грунтов различного типа вычислены по нашей просьбе В. П. Курдиным.

Средняя биомасса бентоса в районе обитания волжского стада леща на всех биотопах, исключая прибрежную зону, в августе 1958 г., составила 6 г/м², т. е. оказалась выше, чем в других плёсах водохранилища (табл. 2).

Таблица 2

Средняя биомасса бентоса (в г/м²) в мае 1958 г. (по данным бентосной съемки Института биологии водохранилищ АН СССР)

Район водохранилища	Биомасса	Район водохранилища	Биомасса
Волжский плёс:		Шексинский плёс	
в целом	6.006	в целом	2.474
нижняя часть	10.700	нижняя часть	1.985
Моложский плёс:		Восточный сектор Цен-	
в целом	4.010	трального плёса	
весьегогонское расшире-		в целом	1.220
ние	8.740	предплотинный уча-	
		сток	5.250

Основная масса волжского леща нагуливается на затопленных руслах и в прибрежье. Менее кормные участки поймы используются молодыми рыбами (Поддубный, 1959а). Зимует волжский лещ на незаиленных участках в низовьях плёса и прилегающем к нему районе центральной части водохранилища, не совершая значительных миграций.

Благоприятные условия обитания и в первую очередь больше чем в других районах количество пищи позволяют местному стаду на меньшей акватории поддерживать сравнительно высокую численность. Промысел оказывает заметное воздействие на численность стада. Уловы леща за

Таблица 3

Использование промыслом отдельных стад леща в Рыбинском водохранилище

Год	Волжский плёс (акв. 370 км ²)				Моложский плёс (акв. 915 км ²)				Шекснинский плёс (акв. 605 км ²)				Ю-в сектор Центрального плёса (акв. 1050 км ²)			
	улов, в ц.	рыбопро- дукция, в кг/га.	сетей на 1 км ²	улов на сеть, в ц.	улов, в ц.	рыбопро- дукция, в кг/га.	сетей на 1 км ²	улов на сеть, в ц.	улов, в ц.	рыбопро- дукция, в кг/га.	сетей на 1 км ²	улов на сеть, в ц.	улов, в ц.	рыбопро- дукция, в кг/га.	сетей на 1 км ²	улов на сеть, в ц.
1952	4352	12.5	4.9	2.5	1634	1.8	0.8	2.3	1865	3.1	0.7	4.5	256	0.2	0.6	0.4
1953	5032	13.5	5.0	2.7	2443	3.8	1.1	2.3	2662	4.4	1.3	3.3	1406	1.3	1.3	1.1
1954	4206	11.4	6.5	1.7	3450	3.8	2.0	1.9	3216	5.3	3.4	1.6	1866	1.8	1.8	1.0
1955	4000	10.8	7.4	1.5	4512	4.9	2.2	2.3	3736	6.2	4.0	1.5	2302	2.2	2.5	0.9
1956	2998	8.1	6.8	1.2	6169	6.7	2.8	2.4	4750	7.8	5.2	1.5	1928	1.8	3.0	0.6
1957	2395	8.1	7.1	1.1	5947	6.5	4.3	1.5	2045	4.9	—	—	2435	2.3	2.5	0.9
1958	3052	8.2	6.7	1.2	7092	7.8	4.8	1.6	3702	6.2	5.5	1.1	3280	3.1	3.0	1.1
1959	2634	7.3	8.1	0.9	6399	7.0	5.4	1.3	3044	5.1	5.5	0.9	4419	3.9	3.7	1.1

последние 4 года значительно снизились, несмотря на продолжающееся увеличение количества выставляемых сетей (табл. 3).

Моложский плёс глубоко вдаётся в материк к северо-западу от устья р. Себлы. В верхней части плёса у г. Вёсьегонска он образует расширение. Средняя часть плёса представляет собой узкий пролив, соединяющий выпележащее расширение с Центральным плёсом водохранилища. Это препятствует проникновению в Моложский плёс вод из открытых участков. Сток в плёс составляет, по данным М. А. Фортунатова (1959), 21—22% от общего поступления воды в водохранилище. Основная масса ее приносится р. Мологой с притоками. Вода Мологи обладает удовлетворительными для рыб качествами, а притоки Чагодоша, Кобожы и некоторые другие, берущие начало в торфяных массивах, несут сильно окрашенные, бедные кислородом воды. Это определяет гидрохимический режим всего плёса. Вода в Моложском плёсе имеет цветность, достигающую местами 200°, и прозрачность не более 1.5 м (Фортунатов, 1959), богата гуминовыми соединениями и солями железа (Киреева, 1955). Кислородный режим плёса неблагоприятен. В ряде мест, значительных по площади, дефицит кислорода имеет место летом (Аничкова, 1958). Зимой заморные воды появляются сначала в верховьях, а затем распространяются на нижележащие участки, вызывая перемещения массы зимующей рыбы и выход ее из Моложского плёса. Рыба, оставшаяся в плёсе, образует скопления в устьях незаморных рек правого берега и легко доступна для вылова. В отдельные зимы обедненные кислородом воды проникают далеко вглубь водохранилища, вызывая дальнейшее смещение рыбы. Максимальные

уловы в феврале—марте наблюдаются на границе распространения этих вод.

Постоянное стоковое течение в Моложском плёсе улавливается приборами зимой и во время весеннего паводка. Стогно-нагонные явления летом выражены менее четко в силу специфики строения плёса.

Около 30% площади дна обнажается при зимней сработке уровня. Основная масса пригодных для нереста фитофилов прибрежных мелководий расположена в верхней и нижней частях плёса (Захарова, 1958).

Серые и переходные илы занимают 21% общей площади дна и располагаются на руслах рек и в затопленных водоемах поймы. Средняя биомасса бентоса на открытых участках Моложского плёса несколько ниже, чем в Волжском плёсе. Наиболее кормным районом является Весьегонское расширение (табл. 2).

Места нереста, зимовки и нагула у моложского стада разобщены, и лещ совершает значительные перемещения. Условия обитания его в целом менее благоприятны, а уловы леща на единицу площади здесь ниже (табл. 3).

Промысел леща в Моложском плёсе больше, чем в других участках, базируется на массовых перемещениях его в осенне-зимний и весенний периоды. Численность стада леща здесь, по-видимому, меньше, чем в Волжском плёсе, так как, несмотря на больший ареал и менее высокую интенсивность промысла, влияние последнего на стадо уже хорошо заметно. Дальнейшее увеличение интенсивности промысла, с упором на вылов идущих нереститься производителей (весной берется не менее $\frac{1}{3}$ годового улова), может привести к резкому сокращению численности стада.

Шекснинский плёс по своему строению и режиму сильно отличается от Моложского и Волжского. По схеме М. А. Фортунатова (1958), в основу которой положен принцип однородности водных масс, южная граница плёса проходит от затопленного с. Леушино на с. Мяксу. В этом районе он соприкасается с глубоко вдающейся на север губой Центрального плёса. Степень водообмена между плёсами минимальна зимой, когда в результате обнажения Леушинских мелей сообщение с Центральным плёсом осуществляется только посредством узкого пролива вдоль бывшего русла Шексны. При нормальном подпорном горизонте фронт водообмена увеличивается до 9 км.

Приток воды в плёс составляет 22—23% общего стока в водохранилище. Постоянное течение хорошо выражено зимой. Летом в плёсе преобладают ветровые течения. По степени окрашенности воды Шекснинский плёс занимает второе место после Моложского. Прозрачность в нем ниже, чем в других участках водоема (меньше 1 м). Кислородный режим плёса в целом остается благоприятным (Аничкова, 1958), но на некоторых его участках может проявляться зимний дефицит кислорода (Овчинников, 1950), вызывая местные перемещения рыб.

При зимней сработке уровня обнажается около 40% площади дна плёса. Глубины порядка 15—20 м имеются только на затопленном русле Шексны. Площади продуктивных илов, обильно заселяемых кормовыми для рыб беспозвоночными, здесь значительно меньше (табл. 1). 73% дна Шекснинского плёса и примыкающей к нему губы Центрального плёса занимают почвы и пески с биомассой бентоса меньше 1 г/м^2 и 14% — торфянистые илы со средней биомассой донных организмов не больше 2.5 г/м^2 (Поддубная, 1958). В целом для открытых участков Шекснинского плёса биомасса бентоса в мае 1958 г. составила 2.5 г/м^2 .

Обширные нерестилища леща расположены вдоль западного побережья в мелководных заливах, сильно засоренных остатками бывших здесь до затопления лесных массивов и кустарников. Самым крупным из них является Коротовский залив, защищенный системой островов от сильного волнения во время ветра. Нагуливается шекснинский лещ в прибрежной зоне затопленных лесов и на русловых участках рек. Места зимовки расположены в средней и нижней частях плёса.

Условия обитания бентофагов здесь хуже, чем в Волжском плёсе, в силу меньшей кормности дна и зимних заморов в отдельных участках. Воздействие на численность шекснинского стада леща, постоянно возрастающего по интенсивности промысла, сказалось уже в 1954 г. (табл. 3). К настоящему времени средний улов на сеть резко снизился и общий вылов леща держится примерно на одном уровне только за счет увеличения количества выставляемых сетей и внедрения Череповецким рыбзаводом комбинированного тралово-сетного лова, не практикуемого в других районах водохранилища.

Режим Центрального плёса водохранилища более сложен, и для отчетливой характеристики его особенностей нет достаточных данных. Средняя глубина плёса близка к глубине всего водохранилища. Максимальная глубина, 30.4 м, обнаружена на русле Шексны. Летом Центральный плёс и особенно его восточная часть подвержены воздействию волнения, возникающего в результате обычных на Рыбинском водохранилище сильных ветров. Воды в центральной части окрашены значительно слабее, чем в речных плёсах (типичная цветность 40—70°). Прозрачность летом сильно колеблется, резко понижаясь после штормов до 55—70 см. Зимой она выше в застойных и ниже в проточных участках, но всегда не менее 1 м (Фортунов, 1959). Южношекснинское стадо леща обитает в восточной части Центрального плёса и в приплотинном районе, воды которых специфичны по своему минеральному составу и электропроводности (Казаровец, 1960). Кислородный режим здесь всегда благоприятен. Зимой наиболее высокая концентрация кислорода наблюдается в центре плёса. Течение прослеживается вдоль русла Шексны зимой, достигая перед плотиной скорости 0.3 м/сек. (Кренке, 1958). Сюда в это время вторгаются переливающиеся через мелководья Рожновского мыса волжские воды, усиливая скорость потока.

Продуктивные илы занимают 3% площади дна южношекснинского района, торфянистые — 25%. Средняя биомасса бентоса в мае 1958 г. составила на торфянистых илах 1.12 г/м², на серых илах предплотинного участка — 5.2 г/м².

Устойчивые летние скопления местного леща приурочены к предплотинному району (южношекснинская горловина), руслу Шексны и зонам всплывших торфяников. Предплотинный район привлекает в период нагула много рыбы, и часть ее, подошедшая близко в турбины гидростанции, подхватывается течением и выносится в нижний бьеф (Володин, 1958). Южношекснинский лещ менее обеспечен нерестилищами. Прибрежная мелководная зона узка и не защищена от волнобоя. Нерест леща происходит внутри торфяных массивов Центрального мыса, Бабинских островов и на мелких нерестилищах в устьях рек. Местный лещ совершает значительные перемещения перед нерестом и во время нагула. Зимует он, не образуя больших скоплений, на незаиленных участках поймы с глубиной до 8—10 м. Численность стада в настоящее время еще высока, так как освоение его промыслом началось только в последние годы. Ин-

тенсивность вылова меньше чем в других районах, и промысел резкого воздействия на состояние запасов пока не оказывает.

Сравнение влияния интенсивности промысла на разные стада леща в Рыбинском водохранилище позволяет обнаружить специфичность его воздействия на каждое из них (табл. 3), подтверждая тем самым локализацию стад на определенных участках водоема. Еще более наглядно это проявляется при сравнении количества производителей, среднего размера и среднего возраста уловов леща в разных районах.

В табл. 4 приведены данные осенних траловых уловов, ибо в это время года на руслах концентрируются все возрастные группы леща, исключая лишь одно-двухлеток, обитающих на пойме, и уловы наиболее полно отражают действительную возрастную структуру стада (Поддубный, 1959). Можно видеть, что за 1956—1958 гг. произошло омоложение всех стад леща в Рыбинском водохранилище. Промысел в эти годы практически базировался на одном поколении 1946 г., исключительно высокоурожайном (Остроумов, 1958а). Следующие за ним поколения вплоть до 1953 г. были средними по численности или неурожайными. Судьба рыб поколения 1946 г. в разных стадах оказалась разной. Быстрей всего они были выловлены в волжском и шекснинском стадах. В 1959 г. вступило в промысел довольно мощное поколение 1953 г., обеспечив некоторый рост количества производителей. Специфика воздействия интенсивности промысла на весь этот процесс проявляется в полной мере.

Отмеченные выше особенности районов обитания каждого стада рыббинского леща, выражающиеся прежде всего в большем или меньшем (со сравнительно небольшой амплитудой колебаний) количестве пищи, в несколько худших или лучших условиях нагула, размножения и зимовки, могут наряду с промыслом как-то ограничивать численность местных популяций, влияя на выживаемость отдельных поколений. Вместе с тем специфичность условий в этих районах не столь велика, чтобы повлечь за собой резкое адаптивное изменение в биологических и морфологических показателях рыб, составляющих отдельные стада. Существует известное экологическое сходство их ареалов, связанное с положением в одной климатической зоне в пределах сравнительно небольшого по площади водоема, подверженностью однотипным колебаниям уровня в результате работы ГЭС, однообразием и количественной бедностью дон-

Таблица 4

Состав траловых уловов леща

Стадо	1956 г.			1957 г.			1958 г.			1959 г.		
	% производителей	средний размер улова	средний возраст улова	% производителей	средний размер улова	средний возраст улова	% производителей	средний размер улова	средний возраст улова	% производителей	средний размер улова	средний возраст улова
Волжское	65.5	280	9	12.2	243	5	10.8	202	5	20.0	295	7
Моложское	42.6	245	7	41.4	299	7	30.3	221	6	31.4	226	5
Северо-шекснинское	53.6	300	9	36.3	283	7	24.0	260	7	29.0	280	7
Южно-шекснинское	—	—	—	89.2	340	11	81.3	312	10	76.6	345	10

ного населения, биомасса которого даже на продуктивных илах оказывается значительно ниже, чем в озерах соответствующей широты (Мордухай-Болтовской, 1955).

Обитая в условиях низкой пищевой обеспеченности, лещ в разных районах Рыбинского водохранилища имеет сходный темп линейного роста (табл. 5). У волжского леща размеры тела несколько выше на первом году жизни, однако с возрастом разница сглаживается.

Таблица 5

Темп роста леща в локальных стадах Рыбинского водохранилища
(длина тела, в мм)

Стадо	Возраст														Число звешен- ных рыб
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Волжское . .	56	96	136	167	212	234	255	281	297	332	354	359	362	368	899
Моложское . .	50	89	130	151	189	222	247	277	305	327	345	358	371	384	289
Северошекс- нинское . .	44	82	115	157	188	220	251	279	302	322	338	356	371	377	279
Южношекс- нинское . .	47	88	123	155	182	210	242	268	294	326	(388)	356	(339)	378	241

Упитанность леща по Фултону, вычисленная нами за ряд лет, по районам различается очень слабо. С 1954 по 1959 г. осенью перед ледоставом коэффициенты упитанности для всех стад оказались в пределах 1.95—2.27 как у молодых, так и старшевозрастных рыб. Весной после нереста упитанность минимальна, но снижение ее за зиму незначительно (разница 0.03—0.32). Молодые рыбы в большинстве случаев весной упитаны несколько хуже. Вместе с тем, в отдельные годы, отличающиеся по условиям нагула намечается некоторая тенденция к увеличению упитанности у волжского и моложского леща, проявляющаяся у рыб всех размерных групп (табл. 6).

Наступление половой зрелости у леща в разных стадах происходит в массе при средней длине тела 325 мм в возрасте 10 полных лет. Минимальный возраст впервые нерестующей самки 7 лет (Остроумов, 1955), однако в последние годы намечается его уменьшение у волжского, шексинского и моложского леща, стада которых подвергаются интенсивному вылову.

Таблица 6

Упитанность леща, по Фултону

Время лова	Стадо и длина рыбы, в мм							
	Волжское		Моложское		Северошекс- нинское		Южношекс- нинское	
	100— 250	300— 450	100— 250	300— 450	100— 250	300— 450	100— 250	300— 450
Октябрь, 1954 г.	2.12	2.17	2.08	2.10	—	—	—	—
Май, 1955 г.	1.95	2.01	1.93	1.99	2.00	2.02	1.95	1.92
Октябрь, 1955 г.	2.27	2.09	2.18	2.10	2.09	2.20	1.95	2.03
Май, 1956 г.	2.02	2.02	1.86	1.94	1.95	1.99	1.80	1.99
Октябрь, 1957 г.	2.13	2.22	2.25	2.17	2.10	2.07	2.17	2.14
Май, 1958 г.	2.08	2.08	2.17	2.14	2.08	2.08	2.00	2.07
Октябрь, 1958 г.	2.26	2.24	2.21	2.24	2.14	2.17	2.19	2.11

Подробнее об этом важном факте будет сообщено особо. Соотношение полов в нерестовой популяции во всех стадах леща примерно одинаково и близко к 1 : 1.

Резких различий в экстерьерных показателях не обнаружено. Данные морфологического анализа счетных и пластических признаков леща, выполненного по схеме И. Ф. Правдина (1939) для карповых рыб, будут обсуждены в специальной статье. Отсутствие резких отклонений в основных биологических показателях, нельзя относить, на наш взгляд, за счет сравнительной молодости Рыбинского водохранилища, существующего всего 19 лет. Появление таких различий, видимо, не связано с возрастом водоема. Подтверждением этому может служить обнаружение локальных стад леща в Горьковском, Куйбышевском и Камском водохранилищах, возникших на базе популяций, обитавших на данном участке реки до залития. Основным признаком, позволившим обнаружить локализацию рыбы на отдельных участках водохранилищ, здесь явились различия в темпе роста (табл. 7).

Таблица 7

Длина тела леща, в мм. (Осень 1956—1957 гг.)

Место лова	Возраст					Число экзем- пляров	Автор
	1+	2+	3+	4+	5+		
Горьковское водохранилище:							
верхний участок	89	119	174	230	239	49	По матери- алам Л. К. Ильи- ной.
средний »	114	159	225	257	282	165	
нижний , »	107	162	209	273	297	324	
Куйбышевское водохрани- лище:							
Волжский плёс	107	125	186	225	258	128	Наши данные.
Камский плёс	—	164	251	282	300	150	
предплотинный р-н	161	186	246	294	312	140	
Черемшанский плёс	182	212	282	—	—	96	
Камское водохранилище:							
северная часть	111	(125)	225	251	266	62	
южная часть	81	121	164	228	—	23	

До зарегулирования темп роста леща на соответствующих участках Волги и Камы различался мало (Лукин, 1939; Лукин и Разинов, 1958; Поддубный, 1958; Остроумов, 1958). Изменения в росте явились следствием резких и неравномерных изменений условий нагула леща. Северная часть Камского, нижние и средние участки Горьковского и Куйбышевского водохранилищ оказались значительно более кормными. По данным Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1960), на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах в первый год заполнения только биомасса мотыля достигала местами огромной величины — 50—85 г/м², т. е. оказалась в десятки раз выше, чем в Рыбинском и других верхневолжских водохранилищах. В это же время плёсы, сохранившие речной режим и русловый характер, сохранили и свойственную реке бедность донного населения.

Таким образом, возникновение, характер и степень различий биологических и морфологических показателей у рыб, образующих локальные

стада, определяются тем, сколь сильно отличаются условия обитания на занятых ими участках водоема.

Обитание стадами, видимо, свойственно большинству видов рыб. Местоположение стада в водоеме и величина занятого им ареала зависят от многих факторов, еще недостаточно изученных, но определяются в первую очередь наличием на конкретном участке водоема комплекса основных условий, необходимых для нормального воспроизводства вида.

ЛИТЕРАТУРА

- А н и ч к о в а Н. И. 1958. Некоторые черты гидрохимического режима северной части Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинского гос. заповедн., в. 5.
- В о л о д и н В. М. 1958. О выносе рыб через плотину Рыбинской ГЭС. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 2.
- З а х а р о в а Л. К., 1958. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- И з ю м о в а Н. А. 1959. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- К а з а р о в е ц Н. М. 1960. Применение кондуктометрического метода к изучению водных масс Рыбинского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 7.
- К и р е в а А. С. 1955. Некоторые данные о гидрохимии Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- К р е н к е А. Н. 1958. Материалы по течениям Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- К у р д и н а Т. Н. 1958. Температура воды в Рыбинском водохранилище и ее динамика. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Л у к и н А. В. 1939. Рост леща Средней Волги. Тр. общ. естествоисп. при Каз. гос. унив., т. 56, в. 1—2.
- Л у к и н А. В. и И. П. Р а з и н о в. 1958. Рост леща в Волге и Каме в первые годы существования Куйбышевского водохранилища. Тр. Тат. отд. ВНИОРХ, в. 8.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1955. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. 1958. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- (М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д.) Moduchai-Boltovskoi. Ph. D. 1960. Die Entwicklung der Bodenfauna in den Stauseen der Wolga. Verhandl. Intern. Vereinig. Limnologie, Bd. XIV.
- О в ч и н н и к о в И. Ф. 1950. Краткий очерк Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 1.
- О с т р о у м о в А. А. 1955. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 2.
- О с т р о у м о в А. А. 1958а. Характеристика поколений леща и судака Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- О с т р о у м о в А. А. 1958б. Лещ Камского водохранилища. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 1.
- П о д д у б н а я Т. Д. 1958. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953—1955 гг. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- П о д д у б н ы й А. Г. 1958. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период его существования. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- П о д д у б н ы й А. Г. 1959а. Особенности распределения рыбинского леща в вагульный период. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 5.
- П о д д у б н ы й А. Г. 1959б. Первые результаты меченых рыб на Рыбинском водохранилище. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- П р а в д и н И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1958. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как признаки его районирования и бонитировки. Докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохоз. освоения водохр., Л.
- Ф о р т у н а т о в М. А. 1959. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).

В. М. Володин

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ НАЛИМА

Налим широко распространен в пресных водах Европы и Азии. Благодаря высокой численности в Рыбинском водохранилище этот вид играет заметную роль в местном промысле (Сергеев, 1959). Четко выраженные колебания численности рыбинского стада налима вызвали необходимость изучения биологии этого вида, в частности раннего периода его жизни. Из литературы, касающейся биологии налима, нам известна всего одна работа — Н. В. Европейцевой (1946), описывающей личиночный период развития, эмбриональное же развитие налима фактически не изучено.

В 1956, 1958 и 1959 гг. нами проводились наблюдения за развитием оплодотворенной икры налима. Данная статья является результатом этих трехгодичных наблюдений.

Производители с текучими половыми продуктами добывались в феврале из промыслового вентеря в Волжском плесе Рыбинского водохранилища у с. Коприно. Оплодотворение производилось «мокрым» способом. Отмытая и обесклеенная икра развивалась при температуре $0.5-0.6^{\circ}$. Перед выклевом икра была помещена в аквариум с температурой 5° . По ходу развития периодически делались зарисовки отдельных стадий развития при помощи рисовального аппарата.

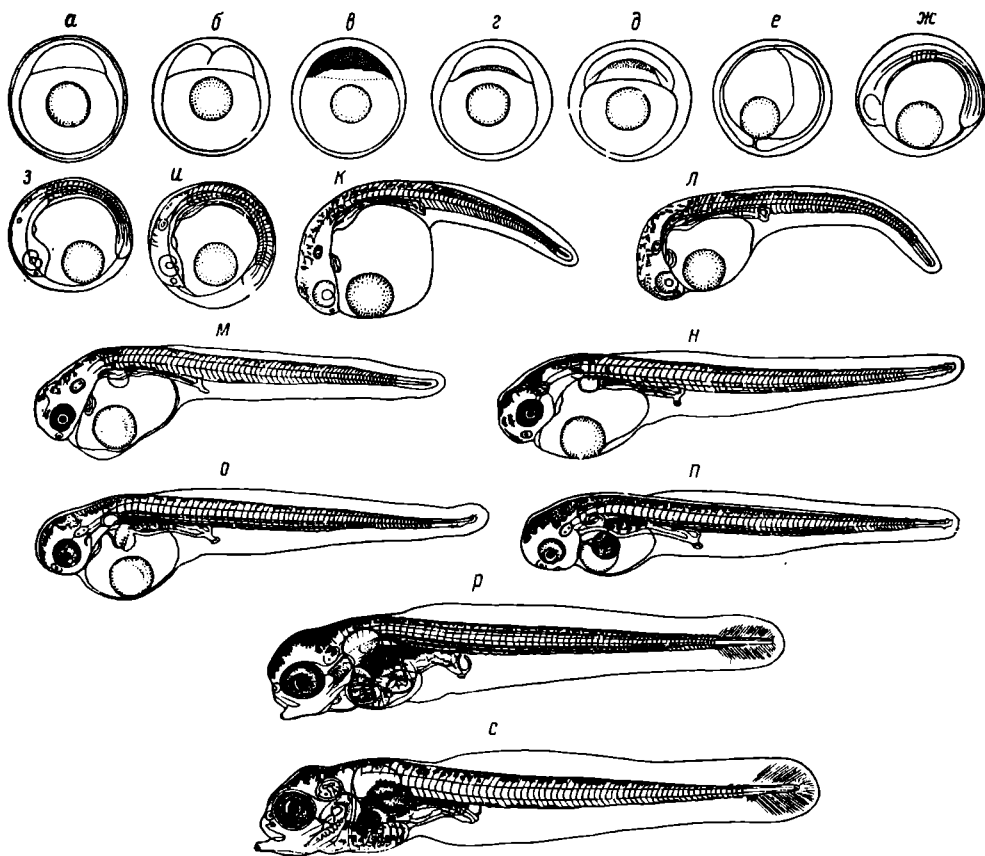
Икра налима мелкая, диаметр набухшей икринки $1.0-1.3$ мм, диаметр яйца без оболочки $0.84-0.86$ мм. Оболочка прозрачная, слабо клейкая. Клейкость пропадает после $10-15$ -минутной отмывки, однако связь между склеившимися икринками может сохраняться в течение всего инкубационного периода. Несмотря на небольшую величину перивителлинового пространства, наличие крупной жировой капли диаметром 0.4 мм сообщает икринке определенный запас плавучести ($+0.12$). В стоячей воде икринка падает на дно, в текучей она может плыть. Наблюдения показали, что при скорости потока 4 см/сек. икринки сносятся на песчаном грунте со скоростью 0.2 см/сек., причем отдельные икринки задерживаются в неровностях грунта, а при скорости потока 8 см/сек. сносятся вся икра.

Сперма налима в воде довольно быстро теряет способность к оплодотворению. При температуре около нуля спермии прекращают движение через $3-5$ мин., при температуре $1-2^{\circ}$ — через $7-10$ мин.

Неоплодотворенная икра налима способна к партеногенетическому развитию (Крыжановский, 1953; Володин, 1959), причем в некоторых случаях из неоплодотворенной икры развиваются совершенно нормальные личинки.

Тотчас после оплодотворения выделяется секрет вакуолей кортикального слоя и начинается набухание икры. Одновременно с набуханием происходит стягивание плазмы к анимальному полюсу икринки, и через 20 часов образуется плазменный бугорок (см. рисунок, а).

Через 24 часа после оплодотворения начинается дробление плазменного бугорка (б, в), которое протекает довольно медленно и заканчивается образованием бластулы (г) на девятые сутки развития.



Эмбриональное и первые стадии постэмбрионального развития налима.

а — плазменный бугорок; б — два blastomera; в — морула; г — бластула; д — начало гаструляции; е — желточная пробка; ж — начало сегментации эмбриона; з — начало пигментации эмбриона; и — отделение хвоста от желточного мешка; к — начало пигментации глаз; л — начало пульсации сердца; м — двое суток после вылупления; н — появление первых форменных элементов крови; о — появление серебристого пигмента и глаз; п — начало впячивания рта; р — личинки при переходе на смешанное питание; с — появление жаберных лепестков.

В возрасте 10 суток начинается гаструляция (д), а через 16 суток после оплодотворения зародыш обрастает желточный мешок почти полностью. На вегетативном полюсе остается свободной лишь небольшая часть поверхности желточного мешка — желточная пробка (е). В этот период происходит дифференциация основных тканей зародыша и закладка центральной нервной системы.

На 19-е сутки губы blastopora смыкаются и начинается сегментация соматической мускулатуры (ж); на 28-е сутки насчитывается уже 20—25 сомитов (з). В это же время на туловище и заднем участке головы появляются первые пигментные клетки, образуются зачатки обонятельных и слуховых капсул, в глазах появляется хрусталик. У эмбриона в возра-

сте 30 суток хвост начинает отделяться от желточного мешка (*и*). К этому времени у эмбриона насчитывается до 30 миотомов. Из зачатка кишечника формируется кишечная трубка. В слуховых капсулах образуется полость, в которой несколько позже появляются отолиты.

На 36-е сутки при 50 миотомах начинаются сократительные движения передней части тела эмбриона. У эмбриона в возрасте 40 суток сегментация заканчивается. Туловищный отдел состоит из 16—17 миотомов, чаще из 16, хвостовой — из 44—45, чаще из 44. Эмбрионы уже двигают хвостом. Кишечная трубка открывается анальным отверстием, расположенным на уровне 16-го сомита, высоко в плавниковой складке с левой стороны эмбриона. Начинается пигментация глаз. Серый пигмент сначала появляется по верхнему и заднему краям глаз, затем покрывает глазное яблоко целиком. Пигментные клетки ветвистой формы полоской покрывают верхнюю поверхность головы и тела эмбриона и образуют скопление в среднем отделе туловища над кишечником. Несколько пигментных клеток располагается с нижней стороны хвоста, у конца его сегментированной части (*к*).

На 43—44-е сутки у эмбрионов начинает пульсировать сердце (*л*). Первоначально пульс очень редкий, 12—16 ударов в минуту. Периоды сокращений чередуются с довольно длительной паузой. В дальнейшем пульс учащается и налаживается его ритмика. Форменных элементов крови в сосудах нет. Как вырост стенки кишечника образуется печень, формируется выделительная система, функционирует мочевой пузырь.

У эмбриона в возрасте 45 суток на переднем участке головы появляются железы вылупления. На 51—52-е сутки у эмбриона образуются зачатки грудных плавников. Глаза полностью пигментируются черным пигментом. Возникают пигментные клетки в среднем и переднем отделах хвоста эмбриона (*м*). На 54-е сутки в сосудах появляются единичные бесцветные форменные элементы (*н*). К этому времени пульс достигает 70 ударов в минуту. Образуется жаберная крышка. Крупные пигментные клетки ветвистой и лапчатой формы сплошь покрывают верхнюю сторону головы и тела эмбриона, их скопление образуется в области среднего отдела кишечника, а отдельные клетки закрывают верхнюю сторону его заднего отдела.

На 55-е сутки в глазах эмбриона появляется серебристый пигмент (*о*). В сосудах увеличивается число форменных элементов.

При повышении температуры до 5° на 63—64-е сутки после оплодотворения происходит выклев эмбрионов из оболочек. Как показали опыты по выяснению влияния различных температур на эмбриональное развитие (Володин, 1960), примерно с появлением железок вылупления для нормального развития требуется уже повышение температуры выше 1.5°. Инкубация икры ниже этой температуры приводит к образованию различных уродств у эмбрионов.

После выклева эмбрионы неподвижно лежат на дне аквариума, изредка поднимаются к поверхности и вновь опускаются. Голова начинает отделяться от желтка, примерно на 70-е сутки происходит впячивание рта (*п*) и закладка плавательного пузыря. Образуется воротная система печени. Впадая в печень, подкишечная вена распадается на сеть капилляров, последние, сливаясь друг с другом, по выходе из печени образуют печеночную вену. Будучи расположена близко к поверхности тела, эта система в данный период развития до появления жаберных кровеносных сосудов выполняет дыхательную функцию, дополняя кожное дыхание, которого по мере роста и развития становится недостаточно для эмбриона.

У личинок различных систематических и экологических групп эмбриональные органы дыхания либо отсутствуют совсем, либо их функцию выполняют мощно развитые Кювьеровы протоки, сегментальные сосуды в спинной и анальной плавниковых складках, разветвления печеночной и подкишечной вен на желточном мешке и некоторые другие органы. На роль воротной системы печени как органа дыхания до сих пор не обращалось внимания. В литературе этот тип дыхательной системы не описан. Видимо, этот тип свойствен только личинкам налима.

У личинки в возрасте 76 суток наполняется воздухом плавательный пузырь, формируется скелет грудного пояса, грудные плавники принимают почти вертикальное положение. Личинки могут плавать в горизонтальном направлении. В кишечном тракте образуется складчатость и первая петля. Личинки переходят на смешанное питание (р).

В возрасте 87 суток у личинок появляются жаберные лепестки. Через 90 суток после оплодотворения полностью резорбируется желточный мешок и жировая капля. Личинка переходит целиком на внешнее питание (с).

Интересна ориентация эмбриона в икринке. До стадии бластулы зародышевая часть икринки расположена латерально, затем происходит постепенное смещение зародышевой части к нижней поверхности икринки. Как бы мы ни старались изменить положение зародыша, он всегда возвращается в исходное положение. Можно предполагать, что поверхность грунта имеет более высокую температуру, чем придонный слой воды, и при наблюдающейся ориентации эмбрион обращен к наиболее теплой стороне.

В имеющейся литературе нет достоверных данных о сроках выклева личинок из икры. Предполагается, что выклев происходит перед самым вскрытием водоема. Н. В. Европейцева (1946) инкубировала икру шуйского налима (Онежское озеро) при средней температуре в феврале— 1.5° , марте— 0.34° и апреле— 2.06° ; массовый выклев произошел 1—2 мая, т. е. на 77—78-е сутки развития. В наших опытах выклев происходил на 63—64-е сутки развития, т. е. раньше, чем у налима из Онежского озера.

Несомненно одно, что перед выклевом для нормального развития требуется прогрев воды выше 1.5° , что и бывает перед самым вскрытием водоема ото льда.

ЛИТЕРАТУРА

- В о л о д и н В. М. 1959. О партеногенетическом развитии налима. *Вопр. ихтиол.*, в. 13.
- В о л о д и н В. М. 1960. Влияние различной температуры и pH на эмбриональное развитие налима. *Бюлл. инст. биол. водохр. АН СССР*, № 7.
- Е в р о п е й ц е в а Н. В. 1946. Личиночный период налима. *Тр. Ленингр. общ. естествоисп.*, т. 69, в. 4.
- К р ы ж а н о в с к и й С. Г. 1953. Особенности зрелых яиц костистых рыб. *Вопр. ихтиол.*, в. 1.
- С е р г е е в Р. С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища. *Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР*, в. 1 (4).

В. М. Володин

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЩУКИ, СИНЦА И ГУСТЕРЫ

Изучению влияния температуры на эмбриональное развитие рыб посвящен ряд работ. Основное внимание исследователей было направлено на выявление так называемых критических периодов развития, в которые эмбрионы имеют повышенную чувствительность к неблагоприятным факторам внешней среды. При этом авторы в своих экспериментах, как правило, ограничивались применением температур, близких к летальным, или летальных. Так, Н. Д. Никифоров (1939) воздействовал на развивающуюся икру окуня, леща и густеры температурами 0, 3, 8 и 28°. У всех трех видов в опытах с температурами 0 и 3° развитие останавливалось и икра погибала. При 8° развитие продолжалось, но скорость его значительно замедлялась. При 28° наблюдалась значительная гибель икры на стадиях начала дробления, гастрюляции и формирования эмбриона.

Т. И. Привольнев и А. М. Разумовский (1939) в опытах с икрой леща применяли температуры 0, 3 и 6°. Они выяснили, что в результате воздействия этими температурами в течение 12 и 24 часов — в период от оплодотворения до морулы — вся икра погибает; при воздействии в период формирования эмбриона остается 50% живых икринок, дальнейшее развитие которых приводит к образованию уродливых личинок.

С. Г. Крыжановский, Н. Н. Дислер и Е. Н. Смирнова (1953) отмечают возникновение уродливых личинок после воздействия температурой 3° на икру окуня и леща.

И. В. Тонких и П. М. Коновалов (1940) в опытах с икрой донских судака и леща применяли температуры 0—1, 8, 26, 29 и 31.5°. Выяснилось, что даже температура 8.5° оказывает сильное отрицательное воздействие на икру в любой стадии развития. Температура 29° очень высока как для судака, так и для леща.

В своих опытах мы проследили характер влияния на икру ряда температур в пределах естественных колебаний на нерестилищах Рыбинского водохранилища. Наблюдения проводились над икрой щуки, синца и густеры. Выбор объектов наблюдений обуславливался различным отношением этих видов к температуре. В любом водоеме нерест этих рыб протекает в разные сроки, в результате чего температурные условия их эмбрионального развития неодинаковы.

После искусственного оплодотворения отмытая и обесклеенная икра щуки развивалась при 10—10.5°, икра синца — при 14°. На стадиях начала дробления, морулы, бластулы, гастрюляции, формирования эмбриона и перед выклевом порции икры по 100 штук каждая помещались в поли-

термостат с температурами 3, 6, 10, 14, 18 и 24°. Такой широкий диапазон температур в опыте позволяет более полно выяснить приспособительные возможности развивающейся икры указанных видов рыб. После пятичасового пребывания в опыте икра вновь постепенно переводилась в контрольные сосуды. Непосредственно после опыта и в ходе наблюдений за дальнейшим развитием производился учет погибшей икры и отмечалось возникновение различных уродств у личинок. Наиболее типичные и интересные отклонения от нормы зарисовывались.

Результаты опытов свидетельствуют об эвритермности икры щуки, успешно переносящей колебания температуры от 3 до 24°. Наибольший

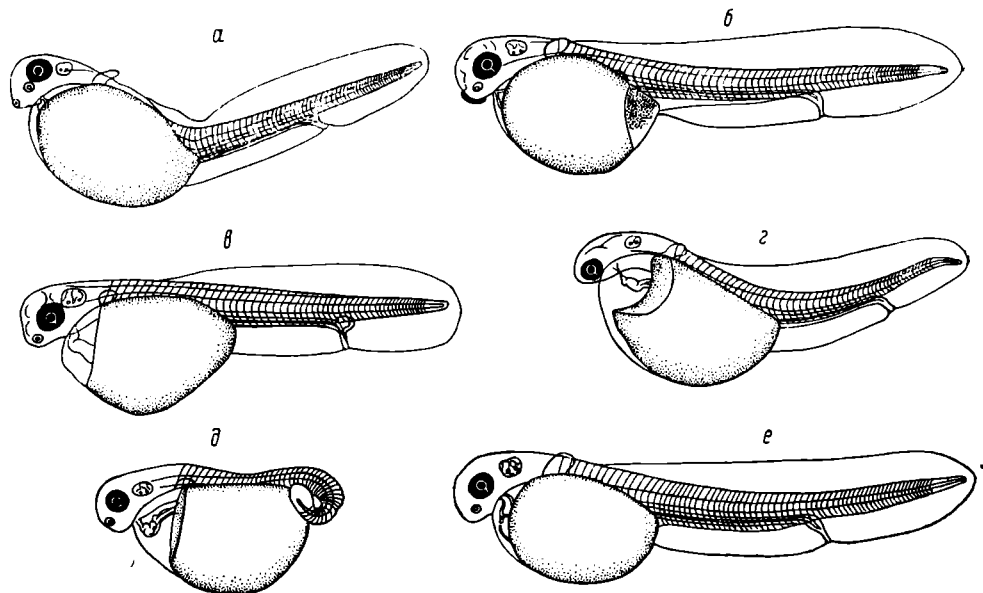


Рис. 1. Уродства в развитии щуки.

а — личинка с изогнутым телом; б — застой крови в месте перехода подкишечной вены на желточный мешок; в — личинка с водянкой; г — д — личинка с уродливым телом, неравномерным всасыванием желтка и водянкой; е — нормальная личинка.

отход (20%) наблюдался после воздействия температурой 24° на стадии бластулы, а также перед выклевом (23%) в опыте с температурой 3°. На остальных стадиях развития отход был значительно меньше. Цифры, характеризующие отход, включают как число погибших икринок, так и количество уродливых личинок.

Наиболее часто встречались следующие виды уродств: изогнутость тела личинок (рис. 1, а), застой крови в месте перехода подкишечной вены на желточный мешок (рис. 1, б), водянка (рис. 1, в). Во многих случаях наблюдались различные комбинации этих уродств (рис. 1, г, д).

Каждое из перечисленных уродств в конечном счете приводит к гибели личинки. Если при нормальном строении прочих органов личинка имеет изогнутое туловище, то в этом случае она теряет способность к нормальному движению и маневренности. Личинка вертится на одном месте, поиск и захват пищи в значительной мере затруднены. Личинка обречена на голодание и смерть.

При застое крови в месте перехода подкишечной вены на желточный мешок часть форменных элементов выключается из общего круга кровообращения. В месте застоя происходит закупорка кровеносных сосудов, кровообращение прекращается и личинка погибает.

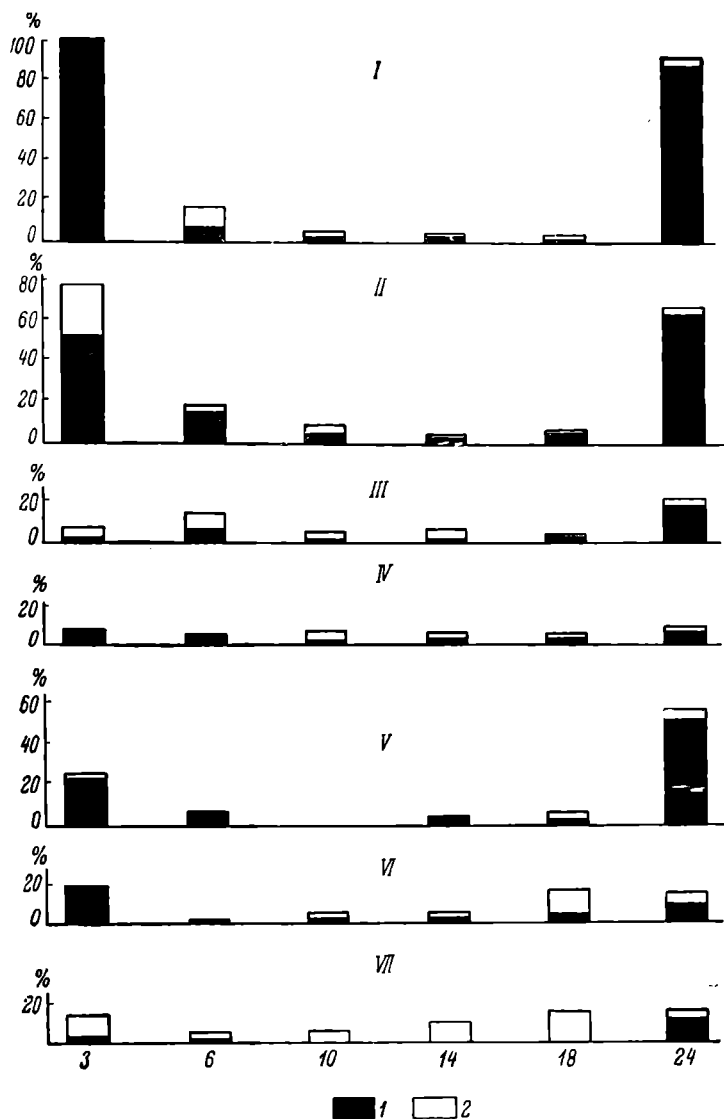


Рис. 2. Процент погибшей икры и уродливых личинок синца.

I — начало дробления; *II* — морула; *III* — бластула; *IV* — гастрюляция; *V* — начало формирования эмбриона; *VI* — 22–30 митозов; *VII* — перед выклевом. 1 — число погибших икринок; 2 — число уродливых личинок.

У личинок с водянкой происходит ненормальное увеличение перикарда. При водянке сердце обычно имеет вид прямой трубки. Сокращения сердечной мышцы очень слабы. В результате ток крови в сосудах замедляется, а затем происходит и остановка кровообращения. Личинка погибает.

Опыты с икрой синца показали, что температуры 3 и 24° для ранних стадий развития являются близкими к летальным. После пятичасового воздействия этими температурами на икру в начале дробления погибает 90—100% икринок. При этом сначала происходит слияние blastomerov, затем плазма растекается по желтку, и икринка погибает. При воздействии этими температурами на икру в стадии морулы отход составил 70—80%. Повышенная чувствительность выявилась также на стадии начала формиро-

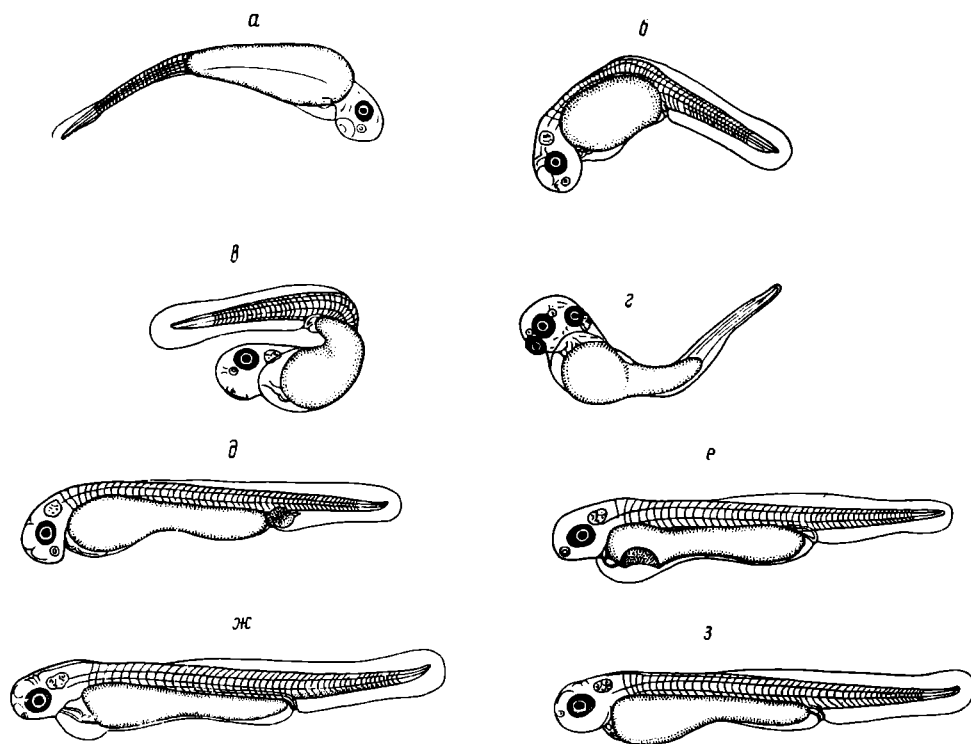


Рис. 3. Уродства в развитии синца.

а—б — личинки с изогнутым телом; в — трехглазая личинка с изогнутым телом; г — застой крови в месте перехода хвостовой вены в подкишечную; д — неравномерное всасывание желтка в области венозного синуса; ж — личинка с водянкой; з — нормальная личинка.

вания эмбриона (рис. 2). На стадиях бластулы, гастрюляции и в период окончания формирования эмбриона чувствительность икры к температуре невелика. Отход на этих стадиях не превышал 20%. При температуре от 6° до 18° подавляющая часть икринок развивается нормально.

Среди личинок синца наблюдались те же виды уродств, что и среди личинок щуки (рис. 3).

В опытах с икрой густеры было испытано полуторачасовое воздействие температурами 6 и 11°. До и после опыта икра развивалась при 16—18°. Несмотря на сравнительно краткий срок, воздействие температурой 6° сделало ход дробления неправильным, привело к образованию разновеликих blastomerov, к отрыву и расползанию отдельных blastomerov (рис. 4, а). К моменту, когда в контроле икра перешла на стадию замыкания blastopora, 77% опытных икринок погибло (см. таблицу).

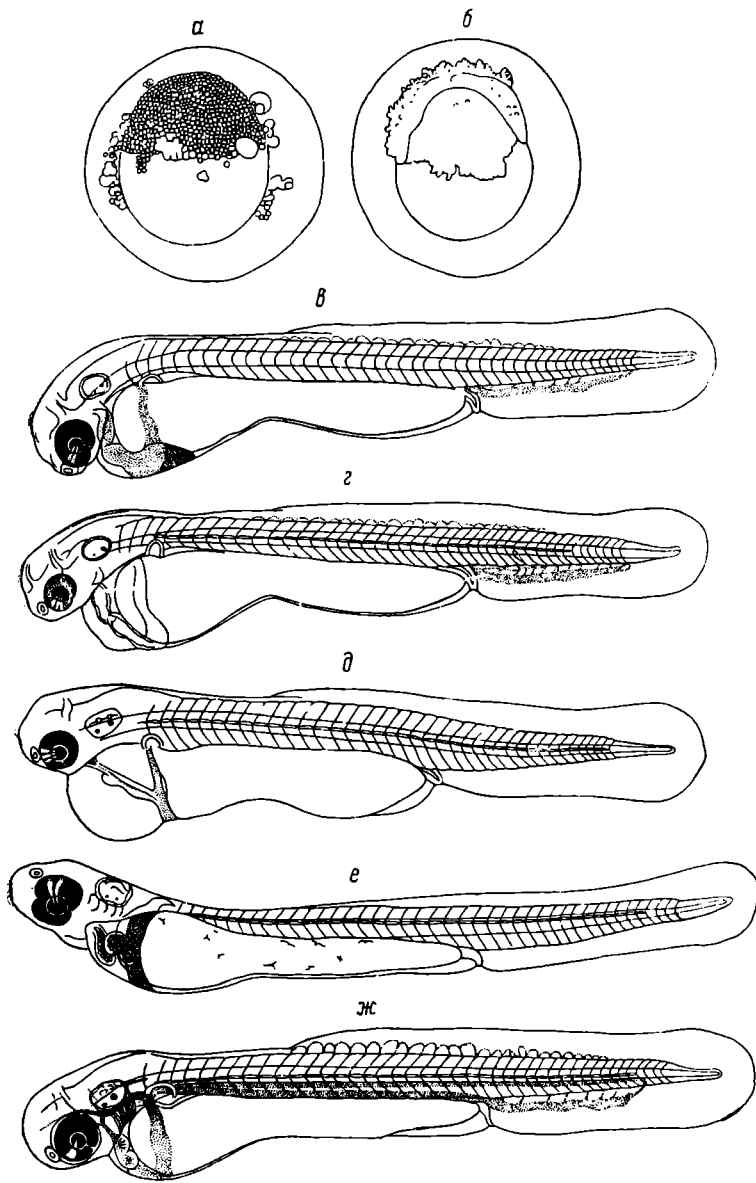


Рис. 4. Уродства в развитии густеры.

а — морула, расползание и отрыв бластомеров; б — гастрюла, лизолиз клеточного материала; в — неравномерное всасывание желтка и застой крови в области венозного синуса; г — личинка с увеличенным перикардом; д — личинка с водянкой; е — одноглазая личинка; ж — нормальная личинка.

Процент погибшей икры и уродливых личинок густеры в опытах с воздействием температурой 6 и 11°

Стадия развития	6°		11°	
	погибшая икра	уродливые личинки	погибшая икра	уродливые личинки
Начало дробления	77	—	—	9.3
Морула	26	21	—	—
Бластула	—	9.4	—	6.1
Гаструляция	—	1.2	—	2
Замыкание бластопора	—	3.2	1	1
Формирование эмбриона	6.4	30	2	4.9
Начало кровообращения	—	12	—	4.9
Перед выклевом	—	3.1	—	—

После воздействия той же температурой на икру в стадии морулы сразу погибло 9% икринок, развитие же остальной икры продолжалось нормально до начала гаструляции. Во время гаструляции у 17% икринок начался лизолиз клеточного материала (рис. 4, б), после чего произошла гибель этих икринок. Большой отход наблюдался также на стадии формирования эмбриона. Отход в начале дробления обусловлен гибелью икры, на стадии морулы — как гибелью, так и образованием уродливых личинок, на стадии формирования эмбриона — в основном образованием уродливых личинок.

Отход икры, подвергавшейся воздействию температуры 11°, невелик — меньше 10% в каждом опыте.

У густеры были отмечены следующие виды уродств: изогнутость тела, неравномерное всасывание желтка в области венозного синуса и застой крови в нем (рис. 4, в), увеличение перикарда (рис. 4, г), водянка (рис. 4, д), остановка кровообращения при работе сердца, циклопия (рис. 4, е), отсутствие глаз, нарушение строения хорды, нарушение структуры желтка. Основными, наиболее часто встречающимися уродствами являются изогнутость тела (у 45% уродливых личинок) и нарушения в строении сердечно-сосудистой системы (50%). В большинстве случаев встречались различные комбинации перечисленных уродств.

Описания отклонений от нормального развития сердечно-сосудистой системы приводятся в работах И. В. Тонких и П. М. Коновалова (1940), С. Г. Крыжановского, Н. Н. Дислер и Е. Н. Смирновой (1953), Берлянда, К. В. Лысиковой и Е. С. Тамарина (1956). Т. Б. Берлянд и соавторы считают, что такие уродства возникают при развитии икры в условиях недостатка кислорода, однако прямых доказательств не приводят. В опытах С. Г. Крыжановского и соавторов, как и в наших, возникновение подобных нарушений было вызвано действием температурного фактора. Весьма возможно, что любое неблагоприятное воздействие может привести к образованию сходных уродств у личинок.

Таким образом, наши опыты позволили установить в эмбриональном развитии синца и густеры два периода повышенной чувствительности: на стадиях дробления (начало дробления, морула) и формирования эмбриона. Резкое изменение температуры на этих стадиях развития приводит к большому отходу инкубируемой икры.

Уродливых личинок наряду с гибелью икры следует рассматривать как отход при инкубации.

Выявилась также специфика икры рыб различных видов по отношению к температуре. Если икра щуки способна переносить колебания температуры в пределах $3-24^{\circ}$, то икра синца может нормально развиваться при колебании температур только $6-20^{\circ}$, а икра густеры уже после полуторачасового пребывания при 6° на стадии начала дробления погибает почти полностью. Видимо, икра рыб с ранними сроками нереста более пластична, чем икра рыб с более поздними сроками нереста.

ЛИТЕРАТУРА

- Б е р л я н д Т. Б., К. В. Л ы с и к о в а и Е. С. Т а м а р и н. 1956. Перевозка икры карповых рыб на дальние расстояния. М.
- К р ы ж а н о в с к и й С. Г., Н. Н. Д и с л е р и Е. Н. С м и р н о в а. 1953. Эколого-морфологические закономерности развития окуневидных рыб (Percoidei). Раб. по экол. морфол. рыб, Тр. Инст. морфол. животн. АН СССР, в. 10.
- Н и к и ф о р о в Н. Д. 1939. Влияние температур и механических воздействий на эмбриональное развитие рыб. Автореферат дисс. МГУ.
- П р и в о л ь н е в Т. И. и А. М. Р а з у м о в с к и й. 1939. Влияние пониженной температуры на разные стадии развития леща. ДАН СССР, т. 23, № 6.
- Т о н к и х И. В. и П. М. К о н о в а л о в 1940. О влиянии высоких и низких температур на развитие икры судака и леща. Раб. Доно-Кубанск. научн. рыбхоз. ст., в. 6.
-

А. В. Ананичев и О. А. Гомазков

СЕЗОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПИЩЕВАРЕНИЯ НАЛИМА

Интенсивность пищеварения рыб определяется, как известно, многими факторами, среди которых сезонность и температура окружающей среды играют немаловажную роль. Исследованию этих факторов посвящены работы ряда авторов (Nathaway, 1927; Scheuring, 1928; Hanko, 1929; Maltzan, 1935; Ариольди и Фортунатова, 1941; Бризинова, 1953; Мартехов, 1953). Однако эти работы не учитывали сезонной изменчивости активности пищеварительных ферментов. С другой стороны, почти все работы, посвященные изучению пищеварительных ферментов рыб, не были подкреплены данными по химическим превращениям пищи в процессе пищеварения (Перель, 1950). Отсутствуют исследования по сезонной изменчивости ферментативной активности рыб, если не считать работ Н. П. Пятницкого по изменчивости пепсина лососевых, Г. М. Марголина по изменчивости амилазы и трипсина зеркального карпа и Касивада по изменчивости протеолитических ферментов тунца (Пятницкий, 1937; Марголин, 1940; Kashiwada, 1952).

В настоящей работе мы связали данные по гидролизу и усвоению основных компонентов пищи в различные сезоны жизнедеятельности налима Рыбинского водохранилища с активностью основных пищеварительных ферментов.

Налим отличается от других среднеевропейских пресноводных рыб тем, что он питается в основном в зимний период, когда остальные рыбы почти не питаются. Р. С. Сергеев, изучавший биологию налима в Рыбинском водохранилище, выделяет 4 фазы его жизненного цикла: 1) нерестовый период — январь—февраль; 2) посленерестовый нагул — март—май; 3) период пониженной активности — июнь—август; 4) период осенне-зимнего преднерестового нагула — сентябрь—декабрь (Сергеев, 1959).

В нашей работе были охвачены все указанные фазы.

В схему исследования входило:

1) визуальное определение местонахождения пищевого комка и степени его переваривания;

2) определение «влажного» и абсолютно сухого весов содержимого пищеварительного тракта;

3) химическое определение нерасщепившихся и невсосавшихся компонентов пищи: жиров, белков и углеводов;

4) определение активности пищеварительных ферментов в различных участках пищеварительного тракта;

5) определение значений константы Михаэлиса как основной характеристики ферментов, дающих возможность установить степень их «средства» к субстрату;

6) определение зависимости ферментативной активности от температуры и pH.

Такая схема позволила сопоставить физические изменения пищи и ее химические превращения с активностью пищеварительных ферментов в различные сезоны.

МЕТОДИКА

Подопытные налимы брались непосредственно из водохранилища и выдерживались без кормления 10 дней. Одна половина налимов использовалась для определения активности ферментов — I группа, другая — для изучения интенсивности пищеварительных процессов — II группа. У живых налимов I группы вскрывалась брюшная полость. Желудок, тщательно отпрепарованный гепатопанкреас, пилорические отростки и передний отдел кишечника сразу же гомогенизировались на холоду. Налимов II группы искусственно кормили карасями весом 10—15 г и забивали через известные промежутки времени. Содержимое пищеварительного тракта подвергалось анализу.

Белки определялись щелочно-спиртовым титрованием аминокислот (Ермаков, 1952) после гидролиза их 25%-м раствором соляной кислоты в автоклаве в течение 2 часов при 2 атмосферах.

Сумма жирных кислот определялась по методу Блур (Асатиани, 1957) экстрагированием эфиром с последующим фотометрированием с реактивом Блур. Калибровочная кривая строилась по эфирному раствору растительного масла.

Углеводы определялись по методу Кахна (Асатиани, 1957) фотометрированием с антроновым реактивом. Калибровочная кривая строилась по глюкозе.

Из гомогенатов тканей экстрагировались в течение ночи на холоду 0.2%-м раствором соляной кислоты пепсин и 87%-м раствором глицерина трипсин, амилаза и липаза. Полученные экстракты энергично встряхивались в делительной воронке с эфиром в течение 5 мин. для обезжиривания и отфильтровывались от частичек тканей на воронке Бюхнера сначала через полотняный, а затем через бумажный фильтры. Объем жидкости для экстракции брался в отношении 1 : 200 к весу тканей. Прозрачные, слегка опалесцирующие растворы разбавлялись в 2 раза водой и сразу же использовались для определения активности ферментов.

Определение амилазной активности велось по методу Вилльштеттера (Самнер, Сомерс, 1948) с гипоиодитным титрованием сахара по Вилльштеттеру и Шуделю (Самнер, Сомерс, 1948). В качестве субстрата был взят 0.790%-й раствор растворимого крахмала.

Определение активности пепсина велось по методу Рона—Клеймана (Асатиани, 1939). Субстратом являлся 0.030%-й раствор молочного альбумина. Полнота осаждения нерасщепившегося за время инкубации белка была проверена с горячей сульфосалициловой кислотой (Дервиз, Астрахан, Ваксман, 1958). Нефелометрирование образывавшейся мути проводилось на фотоэлектрокалориметре ФЭКН-54с фильтром № 10. Предварительно строилась калибровочная кривая.

Трипсин определялся методом Вилльштеттера (Самнер, Сомерс, 1948) титрованием 0.01 н. раствором едкого кали в спирте. Субстратом являлся 0.160%-й раствор нейтрального казеина.

Липолитическая активность определялась по методу Боллса, Матлека и Такера (Самнер, Сомерс, 1948) титрование 0.01 н. раствором едкого кали

в спирте. В качестве субстрата был взят 0.060%-й раствор растительного масла.

Инкубирование во всех применявшихся методах велось при 30° в течение 10 мин. с непрерывным перемешиванием смеси на электромагнитной мешалке.

Для расчета констант Михаэлиса была изучена зависимость начальной скорости ферментативной реакции от концентраций субстрата. При этом начальная скорость определялась по наклону касательной к кривым зависимости расщепления субстрата от времени, а сама константа — графическим методом двойных обратных величин по Лайнуиверу и Берку (Нейландс, Штумпф, 1958).

Зависимость активности ферментов от температуры определялась при 10, 20, 30, 40 и 50° со временем инкубирования 3 и 10 часов, путем расчета процента расщепившегося субстрата.

Влияние pH на активность ферментов изучалось при температуре 30° при 3-часовом инкубировании в различных буферных растворах.

Определение величины концентрации водородных ионов в пищеварительном тракте и желчи велось ламповым потенциометром ЛП-5.

Всего в опытах было использовано 117 налимов весом 500—800 г и длиной 45—65 см при температуре зимой 1—2°, весной 4—7°, летом 20—23° и осенью 8—10°.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Переваривание пищи у налима, как показали опыты, длится зимой 8—9 суток, весной 4—6 суток, летом более 12 суток и осенью 4—6 суток (рис. 1). Карась, введенный в глотку налима, начинает перевариваться с головы. Одновременно разрушается передняя часть брюшка. По мере

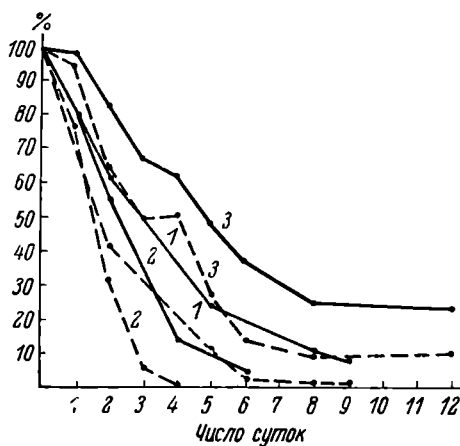


Рис. 1. Содержание химуса во всем пищеварительном тракте налима (сплошная линия) и в желудке (пунктирная линия).

1 — зимой; 2 — осенью и весной; 3 — летом.

переваривания жидкая зеленоватая масса попадает в пилорическую часть кишечника, где происходит дальнейшее разжижение и всасывание продуктов гидролиза. В заднем отделе кишечника содержимое уплотняется, особенно в заключительной фазе пищеварения. По истечении указанных выше сроков в пищеварительном тракте обнаруживались лишь непереваренные части скелета карася.

В различные сезоны содержимое пищеварительного тракта уменьшается неодинаково. Зимой на 9-й день пищеварения остается 7.9% сухого вещества пищи от исходного количества; весной и осенью на 6-й день — 5%, а летом даже на 12-й день пищеварения остается 24%. Всасывание во все сезоны происходит в основном в первые 4—5 дней, а затем резко тормозится (остаются трудно усвояемые компоненты пищи) (рис. 1).

Содержание белков, жиров и углеводов в пищевом комке также изменялось неодинаково в различные сезоны (рис. 2). В зимний период содержание белка в желудке резко уменьшается за счет пептического рас-

щепления и эвакуации в кишечник. На 4-й день пищеварения в желудке остается 2.7% нерасщепившегося белка. В кишечнике белок появляется на 2-й день в количестве 1.2% и очень медленно нарастает до 6-го дня

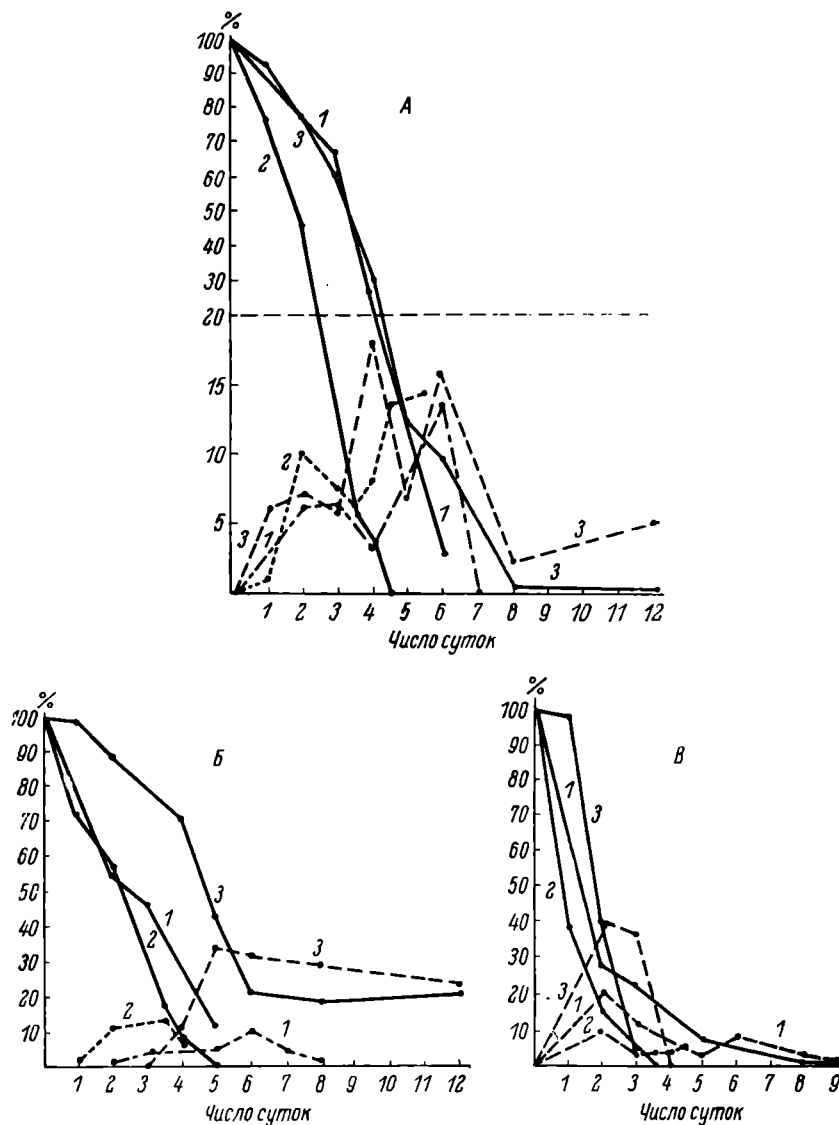


Рис. 2. Содержание белков (А), жиров (В), углеводов (В) в желудке (сплошная линия) и кишечнике (прерывистая линия) налима.

1 — зимой; 2 — осенью и весной; 3 — летом.

(10.1%), после чего в течение последующих 2 дней снижается до 2.3%. Количество углеводов в желудке в течение первых 2 дней падает до 28.6%, после чего уменьшение их идет более плавно и на 8-й день достигает величины 0.4%. Соответственно в переднем и заднем кишечнике содержание углеводов достигает максимума на 2-й день (20.9%), а в последующие

дни колеблется за счет одновременно идущих процессов всасывания и поступления новых порций из желудка. На 9-й день там остается всего 1.6% углеводов от исходного количества. Эвакуация жира из желудка идет более или менее плавно и почти заканчивается на 6-й день (2.6%). Содержание его в переднем и заднем отделах кишечника колеблется, достигая максимума на 6-й день (13.5%) и падая до 0 на 7-й день.

В весенний и осенний периоды (приведены средние цифры) расщепление и эвакуация белков в желудке идет несколько энергичнее. На 5-й день пищеварения в желудке совершенно не остается белков. В кишечнике его содержание увеличивается в первые три дня до 13.4%, а в последующие дни уменьшается до 6.7%. Аналогичная картина наблюдается и для углеводов: на 3-й день они почти полностью эвакуируются из желудка (остается 1.4%). В переднем и заднем отделах кишечника в течение 5 дней их содержание не превышает 10.3%, но полностью углеводы не исчезают. Жиры уже на 4-й день не обнаруживаются в желудке. Зато содержание их в переднем и заднем отделах кишечника медленно нарастает, достигая к 5-му дню 14.7%.

Летом процессы пищеварения налима резко угнетены. Белок из желудка исчезает медленно; его содержание уменьшается к 6-му дню лишь до 22%. В последующие дни белок почти не переваривается и не эвакуируется (на 12-й день его содержание уменьшается лишь до 20.6%). В кишечнике он появляется лишь на 3-й день и достигает максимума на 5-й (33.9%). После этого его содержание уменьшается к 12-му дню до 21.6%. Углеводы же очень быстро исчезают из желудка (на 3-й день остается всего 3.1%). Так же быстро растет их содержание в переднем и заднем отделах кишечника, достигая на 2-й день величины 39.6%. На 4-й день углеводы в пищеварительном тракте не обнаруживаются. Жиры присутствуют в желудке все 12 дней. В кишечнике их содержание колеблется (максимум на 6-й день — 15.6%). На 12-й день в пищеварительном тракте жира остается 5.3% от исходного количества.

Одновременно с изучением интенсивности пищеварения в различные сезоны определялась активность основных пищеварительных ферментов. Как следует из данных, приведенных в табл. 1, ферментативная активность резко колеблется в зависимости от сезона (величина активности выражена в константах мономолекулярной реакции с размерностью в мин.⁻¹).

Таблица 1

Активность пищеварительных ферментов налима

Время опыта	Константа мономолекулярной реакции			
	пепсина	трипсина	амилазы	липазы
Февраль	0.0679	0.0291	0.0050	0.0232
Май	0.0403	0.0129	0.0116	0.0348
Июль	0.0005	0.0090	0.0129	0.0057
Октябрь	0.0068	0.0084	0.0164	0.0051

Из приведенных данных следует, что максимум активности пепсина, трипсина и липазы в основном совпадает с периодом усиленного питания. Наоборот, максимум амилазной активности совпадает с летним «голодным» периодом жизни налима. Наибольшие колебания активности отмечаются

у пепсина, наименьшие у трипсина, который и в период отсутствия питания еще достаточно активен. Рассчитанные графически константы Михаэлиса, выраженные в процентах, не совпадают с величинами констант у теплокровных животных (Болдуин, 1949). Пепсин налима приблизительно в 170 раз, трипсин в 22 раза, липаза в 20 раз энергичнее связываются с субстратом, чем аналогичные ферменты теплокровных. Наоборот, амилаза налима в 2 раза слабее амилазы теплокровных. Из подобного сравнения нельзя делать вывод о неидентичности их ферментов, так как для этого необходимы абсолютные одинаковые условия эксперимента. Но все же эта разница очень велика.

Таблица 2

Константы Михаэлиса (K_m , в %) и максимальные скорости (V , в г/сек.) ферментативных реакций

Время опыта	Пепсин		Трипсин		Амилаза		Липаза	
	K_m	V	K_m	V	K_m	V	K_m	V
Февраль	0.024	0.006	0.040	0.059	0.563	0.040	0.144	0.002
Май	0.033	0.004	0.050	0.040	0.861	0.096	0.067	0.002
Июль	0.026	0.002	0.130	0.040	0.463	0.086	0.209	0.001
Октябрь	0.019	0.004	0.130	0.037	0.430	0.073	0.302	0.001

Как следует из табл. 2, наибольшая возможная скорость ферментативных реакций отмечается у амилазы и наименьшая у липазы. Изменение активности пищеварительных ферментов в зависимости от температуры

Таблица 3

Зависимость активности пищеварительных ферментов налима от температуры

Фермент	Время опыта	3-часовая инкубация					10-часовая инкубация				
		10°	20°	30°	40°	50°	10°	20°	30°	40°	50°
Пепсин	Февраль	18.4	28.8	42.0	80.0	2.0	26.0	93.6	82.8	80.0	5.0
	Май	8.8	11.6	43.0	73.6	1.2	18.0	72.8	80.0	77.6	2.0
	Июль	1.0	3.0	6.8	19.6	0.2	2.0	28.8	40.0	29.0	1.6
	Октябрь	7.2	10.8	19.6	40.1	3.2	9.8	40.0	58.0	56.0	4.8
Трипсин	Февраль	5.8	20.0	30.0	60.0	1.6	8.0	76.0	65.8	61.2	2.4
	Май	3.2	6.8	16.0	26.8	1.6	4.0	27.6	29.0	27.6	1.0
	Июль	1.6	2.4	9.0	22.4	0.8	2.4	27.0	26.0	22.0	1.2
	Октябрь	0.8	1.2	4.4	20.0	0.8	1.6	26.0	24.0	20.0	2.0
Амилаза	Февраль	13.2	18.8	27.2	33.2	3.6	17.2	58.0	58.0	53.0	4.0
	Май	17.6	30.0	40.8	46.0	2.4	40.0	51.6	47.2	47.0	1.2
	Июль	12.8	27.2	40.8	46.0	2.4	46.8	55.2	52.0	48.0	8.0
	Октябрь	6.0	38.0	44.0	44.0	4.0	35.0	57.2	78.0	24.0	4.0
Липаза	Февраль	16.2	26.8	31.2	43.6	0.8	19.2	51.2	63.6	52.8	1.2
	Май	22.4	56.2	58.8	62.8	2.0	24.2	72.0	70.0	64.8	3.8
	Июль	3.0	3.6	7.8	16.8	0.6	4.8	27.8	17.2	17.0	1.0
	Октябрь	0.6	1.8	3.0	10.8	0.2	2.0	24.2	16.6	14.2	2.0

в различные сезоны оказалось одинаковым. В табл. 3 приведены результаты наших опытов при 3-часовой и 10-часовой инкубации. Активность здесь выражена в процентах расщепившегося субстрата.

Были поставлены опыты для выявления зависимости активности пищеварительных ферментов налима от концентрации водородных ионов. Результаты этих опытов представлены в табл. 4.

Таблица 4

Зависимость активности пищеварительных ферментов налима от pH

Время опыта	pH пепсина			pH трипсина			pH амилазы			pH липазы		
	1.5	2.0	2.5	6.5	7.0	7.5	6.5	7.0	7.5	7.5	8.0	8.5
Февраль	10.2	26.2	25.2	16.8	40.0	11.6	17.6	28.0	18.2	19.6	31.2	17.2
Май	8.6	16.0	31.0	13.0	20.0	10.2	15.8	42.0	31.6	24.8	58.8	31.2
Июль	0.4	0.6	1.6	1.4	18.2	0.2	22.4	40.6	17.2	5.0	7.8	3.6
Октябрь	2.3	11.5	12.3	0.6	4.4	0.8	27.2	42.3	16.3	2.0	3.0	2.2

Активность ферментов, как и в предыдущей таблице, выражена в процентах расщепившегося субстрата при температуре 30° и 3-часовой инкубации. Как можно видеть, оптимум pH пепсина налима лежит в пределах 2.0—2.5, трипсина — 6.5—7.0, амилазы — 7.0—7.5 и липазы — 7.5—8.0. pH содержимого пищеварительного тракта налима на 3-й день после кормления колебался в зависимости от сезона в желудке от 3.0 до 3.9, в переднем отделе кишечника — от 7.1 до 8.1, в желчи — от 4.2 до 6.0. Эта величина немного выше оптимальной pH пищеварительных ферментов, за исключением липазы. Но в самой слизистой и в подслизистой слое концентрация водородных ионов, очевидно, более благоприятна (Пегель, 1950).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сопоставление данных по сезонной изменчивости процесса пищеварения налима с изменением активности его пищеварительных ферментов позволяет выявить известную корреляцию между ними. На рис. 3 (А, Б, В) представлены сводные данные по содержанию белков, углеводов и жиров в пищеварительном тракте в целом в зависимости от времени. Зимой у налима на фоне максимальной активности пепсина, трипсина, высокой активности липазы и минимальной активности амилазы на 5-й день пищеварения остаются не расщепившимися 22.9% белков, 14.4% углеводов и 34.1% жиров. На 8—9-й день пищеварение еще не закончено. Быстрее всего расщепляются и всасываются углеводы, несмотря на невысокую активность амилазы.

В весенний и осенний сезоны активность ферментов достаточно велика, хотя и меньше, чем в зимний (кроме липазы). Пищеварение, как это видно на рис. 3, протекает наиболее интенсивно и заканчивается в основном на 4-й день (белков остается 6.5%, углеводов — 1.4%, жиров — 6.3% от исходного количества). Лучше всего расщепляются и всасываются углеводы (через 1 день остается 36.4% от исходного количества).

Летом пепсиногенная активность у налима почти отсутствует, активность трипсина и липазы достаточно высока, а амилазы — максимальна.

Переваривание белков идет крайне слабо: на 12-й день опыта как в желудке так и в кишечнике остается почти половина исходного количества белка (42.2%). Это объясняется тем, что пониженной активности протеолитических ферментов соответствует также крайне слабая моторика желудка, что еще больше ослабляет интенсивность пищеварения. Несколько лучше, но значительно слабее, чем в другие сезоны, перевариваются жиры. Углеводы исчезают из пищеварительного тракта на 4-е сутки, но первые 2 дня перевариваются слабо, что также объясняется слабой моторикой желудка.

Таким образом, основными ферментами, участвующими в пищеварении налима, являются пепсин желудка и трипсин, амилаза и липаза гепатопанкреаса. Ферментативная активность, обнаруженная в пилорических отростках и в слизистой переднего и заднего отделов кишечника, носит, очевидно, адсорбционный характер. Совпадение максимумов активности пепсина, трипсина и липазы с периодом усиленного питания говорит о том, что продуцирование пищеварительных ферментов у налима связано с цикличностью его жизнедеятельности и носит, таким образом, сезонный характер. Неожиданно резкое увеличение амилалитической активности в период «летнего голодания» наводит на мысль, что амилаза играет какую-то особую роль при мобилизации и перераспределении запасных питательных веществ в организме, возможно идущее через кишечник, на что указывал в своей работе по секреции пищеварительных соков у рыб Б. В. Краюхин (Краюхин, 1958).

Расчет констант Михаэлиса и изучение зависимости ферментативной активности от температуры не позволяет сделать окончательный вывод в пользу неидентичности ферментов налима и теплокровных животных. Для этого требуется полное совпадение всех условий опыта. Однако обнаруженные различия несомненно указывают на их особенности, связанные с различиями их природы и структуры.

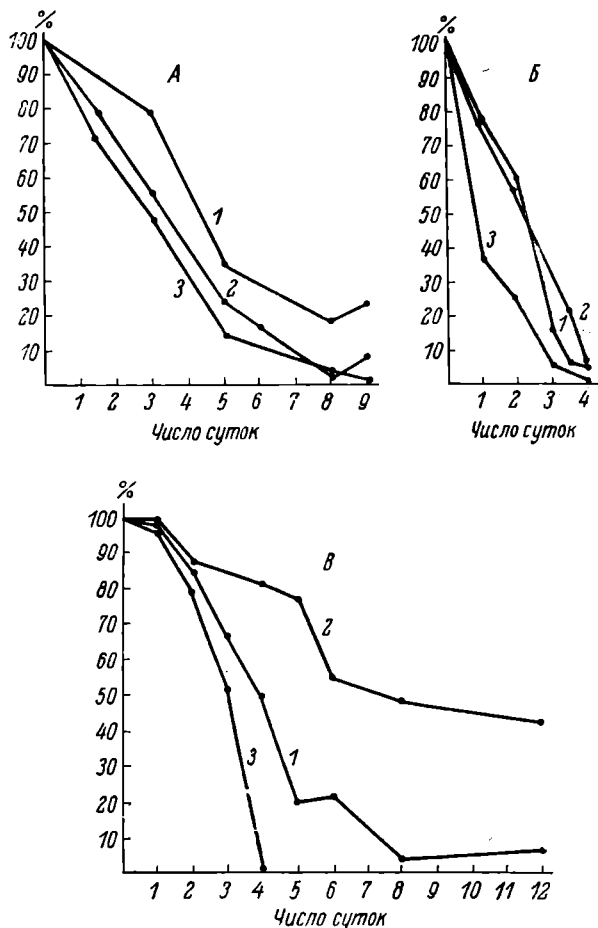


Рис. 3. Содержание белков, жиров и углеводов в пищеварительном тракте налима.
А — зимой; Б — осенью и весной; В — летом. 1 — жиры; 2 — белки; 3 — углеводы.

Оптимальные концентрации водородных ионов ферментов рыб лежат в тех же пределах, что и у теплокровных (Самнер, Сомерс, 1948). Характер зависимости ферментативной активности от температуры и pH почти не меняется в различные сезоны. Это указывает на стабильность их физико-химических свойств как белков, а отмеченная сезонная изменчивость ферментативной активности налима есть результат неодинакового образования пищеварительных ферментов в различные сезоны.

ВЫВОДЫ

1. Интенсивность пищеварительных процессов налима совпадает с сезонным циклом его жизнедеятельности.

2. Процессы пищеварения особенно интенсивно протекают у налима в осенний и в зимне-весенний периоды, когда налим наиболее активен. В летний период, когда налим не питается, процессы пищеварения ослаблены.

3. Сезонная динамика пищеварительных процессов и активность пищеварительных ферментов в основном совпадают. При этом максимумы активности пепсина, трипсина и липазы совпадают с периодом наиболее интенсивного питания налима, а максимум активности амилазы — с периодом почти полного его прекращения.

4. Расщепление и всасывание белков, жиров и углеводов пищи неодинаковы в различные сезоны и стоят в прямой зависимости от активности пищеварительных ферментов. Зимой лучше всего перевариваются углеводы и белки, летом — одни углеводы, а осенью и весной — все компоненты корма.

5. Отмечена большая разница величин констант Михаэлиса у налима и теплокровных животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнольд Л. В. и К. Р. Фортунатова. 1941. К экспериментальному изучению питания рыб. Тр. ЗИН АН СССР, т. V.
- Асатиани В. С. 1939. Руководство по биохимической методике (методы лабораторных работ). Грузмедгиз, Тбилиси.
- Асатиани В. С. 1957. Биохимическая фотометрия. Изд. АН СССР, М.
- Болдуин Э. 1949. Основы динамической биохимии. Изд. иностр. лит., М.
- Бризинова П. Г. 1953. Интенсивность переваривания и усвоения белкового корма у гибрида амурского сазана и карпа при разной температуре. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIII.
- Дервиз Г. В., М. Н. Астрахан, Л. Ф. Ваксман, 1958. Отношение белков к горячей сульфосалициловой кислоте. Биохимия, т. 23, № 3.
- Ермаков А. И. 1952. Методы биохимического исследования растений. Изд. с.-х. лит., М.—Л.
- Краюхин Б. В. 1958. К вопросу о механизме регуляции отделения пищеварительных соков у рыб. Тр. совещ. по физиол. рыб АН СССР, М.
- Марголин Г. М. 1940. Влияние низких температур на переваривающую силу пищеварительных ферментов зеркального карпа. Тр. Воронежск. отд. Всерос. инст. пруд. и озерн. рыбн. хоз., т. III, в. 2.
- Мартехов П. Ф. 1953. К вопросу о пищеварении у гольцов. Тр. Инст. зоол. АН КазССР, т. 11.
- Нейландс Д., П. Штумпф. 1958. Очерки по химии ферментов. Изд. иностр. лит., М.
- Пегель В. А. 1950. Физиология пищеварения рыб. Изд. Томск. гос. ун-в., Томск.
- Пятицкий Н. П. 1937. О изменчивости пепсина лососевых. Сб. докл. VI Всес. съезда физиол., биохим. и фармакол. АН СССР, Тбилиси.
- Самнер Д. Б., Г. Ф. Сомерс. 1948. Химия ферментов и методы их исследования. Изд. иностр. лит., М.

- Сергеев Р. С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр., в. 1 (4).
- Hathaway E. 1927. The relation of temperature to the quantity of food consumed by fishes. Ecology, v. 8.
- Hanko B. 1929. Temperaturmaximum der Fische. Schweiz. Fisch. Ztg., Jg. 37.
- Kashiwada K. 1952. Seasonal variations in proteolytic enzyme activity of skip-jack tuna digestive tracts have been observed. Bull. Japan. Soc. Sci. Fisheries, v. 18.
- Maltzan M. 1935. Ernährungsbiologie und Physiologie des Karpfens. Zool. Journ. Abt. allg. Zool. u. Phys. d. Tiere, Bd. 4, H. 2.
- Schering L. 1928. Beziehungen zwischen Temperatur und Verdauungsgeschwindigkeit bei Fischen. Ztschr. f. Fischerei, Bd. 26, H. 2.
-

Н. В. Бодрова

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ НЕРВНЫЕ АППАРАТЫ ХИМИЧЕСКОГО ЧУВСТВА НАЛИМА

Под химическим чувством рыб, так же как и других позвоночных, понимается вкус, обоняние и так называемое общее химическое чувство (Parker, 1908, 1912; Sheldon, 1912; Herrick, 1924).

Установлено, что периферическим нервным аппаратом обоняния являются обонятельные клетки, нейриты которых составляют обонятельные тракты (обычно они парные). Последние у рыб вступают в передний мозг (Бабухин, 1872; Сизов, 1874, 1879).

Что же касается вкуса и общего химического чувства, то имеющиеся главным образом описательные данные и предположения нуждаются в экспериментальной разработке. Так, имеются высказывания, что периферические нервные аппараты вкуса представляют собой конечные разветвления лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов (*n. facialis*, *n. glossopharyngeus*, *n. vagus*), а воспринимающими приборами общего химического чувства являются окончания спинномозгового и тройничного нервов (*n. trigeminus*) (Parker, 1908, 1912; Sheldon, 1912; Herrick, 1924; Buddenbrock, 1952; Healey, 1957). Причем Геррик предполагает, что общее химическое чувство рыб функционально связано с осязанием и грубым химическим восприятием водной среды.

Экспериментально-морфологическое исследование строения и степени распространения периферических нервных аппаратов химического чувства, как нам представляется, не только позволит выявить связь этих аппаратов с центральной нервной системой, но одновременно покажет морфологический субстрат, изучение которого значительно облегчит исследование функции химического чувства у пресноводных рыб разной экологии и связанного с ним поведения.

И. П. Павлов (1951) подчеркивал исключительное значение периферических чувствительных аппаратов у млекопитающих. По его мнению, они являются основой прогресса центральной нервной системы. У рыб различные экологические условия, очевидно, вызывают неоднородное развитие периферических аппаратов органов чувств, а это последнее также находит определенное отражение в строении центральной нервной системы и функционально в поведении этих животных. Исследование органов чувств беспозвоночных также приводит к заключению, что эти органы «создали нервную систему» (Hanström, 1928).

В настоящем сообщении излагаются результаты морфологического и экспериментально-морфологического исследования периферических нервных аппаратов вкуса, обоняния и отчасти общего химического чувства налима.

ЛИТЕРАТУРНЫЕ ДАННЫЕ

Первые гистологические описания вкусовых почек (или луковиц, розеток, рюмок, бокалов) рыб относятся ко второй половине прошлого века. Они были обнаружены Лейдиг и М. Афанасьевым у рыб из рода ельцов (*Leuciscus*) и в усе интересующего нас вида налима (*Lota lota*), в виде бокаловидных клеток (Leydig, 1851, 1857; Афанасьев, 1874). Оба автора ошибочно приписывают этим бокаловидным клеткам осязательную функцию.

Такие же клетки при обработке уксусной кислотой обнаруживаются на губах линя (*Tinca tinca*) и усача (*Barbus fluviatilis*) (Schulze, 1863). Однако автор определяет их как вкусовые почки, не соглашаясь с мнением Лейдига, а в более поздних своих работах — с высказываниями Энгельмана (Engelmann, 1872) и М. Афанасьева (1874) об их осязательной функции. Каждая вкусовая почка, по Шульце, состоит из клеток двух типов: поддерживающих и нервных. Связь последних с нервными волокнами автору установить не удается.

Наблюдение Шульце о наличии двух видов клеток вкусовой почки подтверждает Ретциус (Retzius, 1892), обнаруживший их методом Гольджи в коже туловища молодого угря (*Anguilla vulgaris*). При этом автор убедительно демонстрирует нервные волокна, расположенные интра-, пери- и субгеммально.

Имеются также наблюдения Леношека (Lenhossék, 1893) по иннервации вкусовых почек усача. В почках губ, усов и нёба усача, по описанию автора, обычно два-пять нервных пучков поднимаются из нервного сплетения соединительнотканной папиллы, располагаются в основании почки, и отсюда отдельные волокна поднимаются радиально более или менее параллельными рядами к вкусовой поре. В самой поре они располагаются в виде свободных окончаний. В слюистой рта угря Леношек проследил, что нервы, оплетающие почку с поверхности, не контактируют с волокнами, лежащими интрагеммально.

Описание самих вкусовых почек усов и губ стерляди (*Acipenser ruthenus*) и осетра (*Acipenser güldenstädt*) при окраске метиленовым синим дано А. С. Догелем (1897). Они имеют форму бокала или колбы с более или менее вытянутой верхней частью. Основание вкусовой почки несколько сужено, средняя часть расширена и верхняя еще более сужена — вкусовая пора. Последняя чаще находится на уровне поверхности эпителия. Нервные элементы в основном имеют такое же расположение, как и в почках угря и усача.

Вкусовая почка карликового сомика (*Ameiurus nebulosus*) полностью исчезает на одиннадцатый или тринадцатый день после перерезки нервов у основания уса. Первые дегенеративные изменения нервных структур вкусовой почки наступают на восьмой день после операции при содержании опытного животного при температуре 22° и последующей окраске бриллиантовым синим. Регенерация приводящих нервов вкусовой почки начинается на девятнадцатый день, и к концу сорокового дня она структурно и функционально полностью восстанавливается. На основании этих опытов делается недостаточно обоснованное заключение, что седьмая пара черепномозговых нервов или лицевой нерв иннервирует вкусовую почку (Olmsted, 1920). Нельзя не отметить, что проходящие у основания уса нервы — смешанные, поскольку они содержат волокна лицевого, тройничного и языкоглоточного нервов. Следовательно, вывод Ольмстеда об иннервации почки лицевым нервом нуждается в уточнении.

Обследование большого количества рыб, главным образом морских, с различными способами питания и разной экологии (Pfaffenzeller, 1923) показало, что все они обладают вкусовыми почками. При этом планктоноядные рыбы имеют большее количество вкусовых почек, чем хищники.

Опыты Ольмстеда с дегенерацией и регенерацией нервных структур вкусовых почек после перерезки нервов у основания уса были повторены Мэем (May, 1925) и Торри (Torrey, 1934, 1936) на том же объекте. Оба автора, применяя в своих исследованиях метод Гольджи, в основном подтвердили наблюдения Ольмстеда и пришли к выводу о большом влиянии температуры, при которой содержится оперированное животное, на сроки дегенерации нервных структур. По их наблюдениям, чем ниже температура, тем медленнее идут процессы дегенерации. Помимо этого, в экспериментах Мэя подтвердились наблюдения Леношека, согласно которым нервные элементы вкусовой почки карликового сомика дегенерируют как свободные окончания.

Опыты с дегенерацией нервных структур вкусовой почки, методически более правильно проведенные, выполнялись на соме (*Silurus glanis*) и карликовом сомике (Kamrin a. Singer, 1953). В одной серии опытов перерезка нервов производилась подобно тому, как это делали предыдущие исследователи, у основания уса, а в другой серии перерезался именно корешок лицевого нерва, вблизи его ганглия в черепной полости. В первой серии опытов наряду с распадом нервных волокон наблюдалось исчезновение опорных клеток почки, а во второй дегенерировали лишь нервные волокна.

У личинок осетровых рыб в конце периода желточного питания наблюдается развитие вкусовых почек на губах, в их иннервации принимает участие лицевой нерв (Драгомиров, 1954).

Вкусовые почки наблюдали не только на усах, губах, в слизистой рта и в коже туловища, но и в глотке, в передней части пищевода у карпа и угря (Curry, 1939; Nagar a. Khan, 1958), в глотке у рыб из рода кефалей — *Mugil* (Pillay, 1953) и по всему туловищу вплоть до хвоста у золотой рыбки (Wunder, 1957).

Морфология обонятельной системы в целом, в том числе и ее периферических аппаратов, также мало изучена.

В одном из первых описаний отмечается, что у щуки обонятельные клетки и тончайшие варикозные волокна лежат в эпителии (Schultze, 1856, 1863).

Связь первичных обонятельных клеток с обонятельным трактом и далее с передним мозгом впервые удается проследить А. Бабухину (1872) на *Torpedo* при использовании хлорного золота. Он установил, что обонятельный тракт состоит исключительно из безмякотных волокон, а последние являются нейритами обонятельных клеток.

Открытие А. Бабухина нашло подтверждение в дальнейших исследованиях на амфибиях, животных филогенетически наиболее близких рыбам. Так, А. Сизов (1874, 1879) подтвердил связь с центральной нервной системой нейритов обонятельных клеток, а В. Пашутин (1872) — безмякотный характер последних.

По О. Гримму (1873), орган обоняния осетровых рыб состоит из двух углублений, выложенных соединительнотканной оболочкой. В каждом углублении эта оболочка имеет вид лучеобразно расположенных складок, покрытых эпителием. Толщина эпителиального слоя от 0.03 до 0.012 мм. Слой состоит из двух родов клеток: опорных (эпителиальных) и чувствительных (обонятельных). Последние, по мнению автора, следует считать

за «концевые нервные аппараты» обонятельных нервов. На вершине каждой клетки имеются волоски, возвышающиеся над поверхностью эпителия.

С. М. Переяславцевой (1878) были обследованы строение и форма обонятельного органа у представителей 26 родов морских рыб. По ее описанию, у большинства рыб орган обоняния имеет форму парных округленных углублений, выстланных складчатой соединительнотканной оболочкой, покрытой эпителием. Величина, количество и форма складок различны. У одних рыб они расположены радиально, у других — продольно. Среди эпителиальных клеток находятся обонятельные нейроны, как это отмечалось Шульце и Гриммом.

У щуки при обработке препаратов осмиевой кислотой удается проследить вхождение обонятельных волокон в эпителий и образование интраэпителиального сплетения (Ranvier, 1883).

Наиболее полное описание строения периферических нервных аппаратов органа обоняния принадлежит А. С. Догелю (1886). Им, в частности, установлено, что у гакоидных, костистых рыб и амфибий имеется два вида обонятельных клеток: палочкообразные и колбочкообразные. У костистых рыб (щука) оба вида обонятельных клеток снабжены в своей апикальной части волосками или тончайшими отростками. Нейриты обонятельных клеток составляют обонятельный нерв, подобно тому как это наблюдал у *Torpedo* А. Бабухин.

Наличие палочкообразных обонятельных клеток у щуки подтверждается Ретциусом (Retzius, 1892) и К. П. Ягодовским (1901). Последний подчеркивает, что обонятельные клетки щуки снабжены длинными волосками, способствующими лучшему восприятию раздражений.

У речной миноги (*Lampetra fluviatilis*), как наблюдал ученик А. С. Догеля Д. К. Третьяков (1915), палочкообразные и колбочкообразные обонятельные клетки имеют большое количество концевых волосков и отличаются явно выраженным полиморфизмом. Автор приходит к выводу, что периферические нервные аппараты миноги и всех рыб являются гомологичными образованиями.

Налим при поисках и опознавании добычи пользуется главным образом обонянием и вкусом (Wunder, 1927).

Развитое обоняние у налима отмечает также В. Г. Мельянец (1946).

У большинства костистых рыб обонятельные углубления имеют вводное и выводное отверстия, через которые протекает струя воды. У окуневых рыб на задней стенке обонятельного углубления описаны дополнительные круглые отверстия двух аксессуарных мешков, один из которых располагается медиально, а другой вентро-латерально. Насасывающее действие этих двух мешков обеспечивается в основном движением челюстей. Предполагается, что дополнительные мешки способствуют лучшему водообмену при быстром движении рыбы (Eaton, 1956). Аналогичные описания дополнительных мешков у окуневых рыб имелись и в старой литературе, правда, в более общей форме (Burne, 1909; Liemann, 1933).

У *Actinopterygii*, кроме основных обонятельных нервов, обонятельные органы иннервируются разветвлениями тройничных нервов. Функция последних, по-видимому, автономная (Allison, 1953).

При анатомическом исследовании глаз и органов обоняния у 11 видов пресноводных рыб (Teichmann, 1954/55) и, в частности, у налима отмечается преимущественное развитие органов обоняния. По мнению Тейхманна, площадь обонятельного эпителия налима немного меньше,

чем таковая у голяна (*Phoxinus laevis*) — рыбы, у которой это чувство высоко развито.

У карася (Винников и Титова, 1957) эпителиальные клетки обонятельного эпителия снабжены секретирующими ресничками. У осетра, севрюги подобные реснички отсутствуют. У осетра периферические отростки обонятельных клеток имеют своеобразные утолщения — обонятельные булавы (по терминологии авторов), несущие кисточку чувствительных волосков.

Что касается морфологического субстрата общего химического чувства, то пока не удалось найти не только экспериментальных, но и описательных данных. Имеются лишь высказывания, например Паркера (Parker, 1922) и Геррика (Herrick, 1924), что у рыб, по-видимому, таковыми являются свободные нервные окончания тройничного и спинномозгового нервов.

Резюмируя литературные данные, следует отметить, что у всех исследованных рыб периферическими нервными аппаратами обоняния считаются обонятельные клетки, нейриты которых составляют обонятельные тракты, вступающие в передний мозг. В отношении органа вкуса только для одного вида — карликового сомика — экспериментально показано, что в иннервации вкусовых почек принимает участие лицевой нерв. В первом снабжении вкусовой почки предполагается участие, кроме лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов. Также предполагается, что морфологическим субстратом общего химического чувства являются свободные окончания тройничного и спинномозгового нервов.

Для интересующего нас вида, налима, имеется лишь описание вкусовых почек уса (Афанасьев, 1874) и органа обоняния (Teichmann, 1954/55).

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект нашего исследования, налим, доставлялся из Рыбинского водохранилища.

При исследовании применялись нейрогистологические методы: импрегнация солями серебра по Кахалу и Рэнсону (Ромейс, 1954), суправитальная окраска метиленовым синим по А. В. Леоптовичу (1939), модифицированная применительно к рыбам (Бодрова, 1956).

Обследование велось как на неповрежденном налиме, так и в условиях эксперимента с предварительно выключенными соответствующими нервами. Именно проводились четыре серии опытов с одно-, двусторонними перерезками лицевого, языкоглоточного, тройничного и блуждающего нервов. Во всех сериях опытов перерезка черепномозговых нервов делалась внутри черепной полости у места их отхождения от мозга. Корешки лицевого и тройничного нервов перерезались вблизи их ганглиев.

Все операции производились под общим эфирным наркозом. Животное находилось в водном 2%-м растворе эфира до исчезновения двигательных рефлексов. После операции налим содержался в аквариуме от 5 до 12 дней. По истечении указанных сроков налим окрашивался суправитально метиленовым синим введением красящего раствора в сосудистую систему, или же интересующие нас ткани импрегнировались солями серебра. В последнем случае обработки ткани срезы для препаратов изготавливались толщиной от 5 до 10 микрон, а после прижизненной окраски метиленовым синим изготавливались тотальные препараты.

Все микрорисунки выполнены автором при помощи рисовального аппарата Аббе. Остальные рисунки выполнялись с налимов длиной (включая хвостовой плавник) 20—25 см и увеличивались в два раза и больше по сравнению с естественной величиной.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Орган обоняния налима состоит из двух (правого и левого) обонятельных углублений (или обонятельных ямок, полостей, мешков) черепа, покрытых эпидермальными крышками. Как у большинства рыб, обонятельные углубления расположены на дорсальной стороне головы. На эпидермальной крышке каждого углубления имеются вводное и выводное отверстия, несколько удаленные друг от друга. Первое отверстие имеет жолобообразный кожный вырост (высотой до 0.5 см), обычно вертикально стоящий при движении рыбы (рис. 1, А). Второе отверстие с вогнутой передней стороной (рис. 1, Б). Каждое углубление (рис. 2) выстилает складчатый соединительнотканый слой, покрытый эпителием. Расположение складок видно из рисунка 2, Г. Расположение отверстий (рис. 2, Б и В) по отношению к эпителиальному слою изображено на данном рисунке пунктирной линией. Обонятельный эпителий, как видно на этом же рисунке, занимает большую часть углубления.

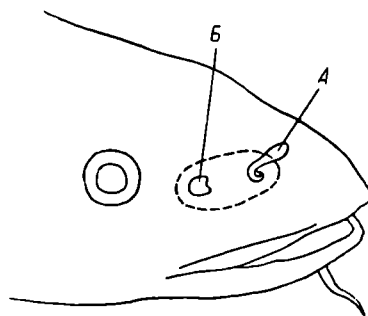


Рис. 1. Общий вид левого обонятельного углубления налима с дорсальной стороны.

Прерывистой линией обозначены границы углубления. А — вводное, Б — выводное отверстия обонятельного углубления.

Функциональный режим органа обоняния налима протекает в основном таким же образом, как у *Ameiurus* и у *Fundulus* (Parker a. Sheldon, 1914). Вода поступает внутрь правого и левого обонятельных углублений в их вводные отверстия и вытекает наружу через выводные. При движении рыбы вода непрерывно протекает над эпителиальным, или, по терминологии некоторых авторов, рецепторным слоем, и непосредственно вступает в контакт с лежащими в этом слое чувствительными (обонятельными) клетками. Именно здесь происходит сложный интимный процесс восприятия запахов окружающей водной среды.

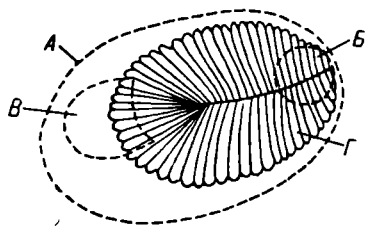


Рис. 2. Схематическое изображение обонятельного эпителия налима.

А — граница обонятельного углубления; Б, В — расположение вводного и выводного отверстий по отношению к эпителию; Г — складки, покрытые эпителием.

Для макроскопического исследования обонятельный анализатор налима препарируется начиная с его обонятельных луковиц (*Bulbi olfactorii*). Последние лежат медиально от обонятельных углублений с левой и правой сторон (рис. 3, ол) в виде довольно крупных округленных образований.

Не у всех рыб луковицы расположены на периферии около обонятельных углублений. У судака, например, они отсутствуют на периферии, но внешне похожие на них образования обнаруживаются на границе переднего мозга (Бодрова, 1958, 1959). Эти особенности в расположении обонятельных луковиц рыб в литературе обозначают по-разному. Одни авторы выделяют центрально лежащие образования и именуют их обонятельными долями (*Lobi olfactorii*) (Girgenson, 1846; Stannius, 1846; Wiedersheim,

1907; Ihle, Kampen u. and., 1927; Kent, 1955); другие называют их луковицами в отличие от периферических — стебельчатых луковиц (Винников и Титова, 1957); третьи — в обоих случаях обозначают луковицами (Павловина и Курепина, 1953).

Аналогичны ли структурно и функционально эти обонятельные образования, локализующиеся у одних видов на периферии, а у других центрально, сказать трудно. По-видимому, это можно будет уточнить после

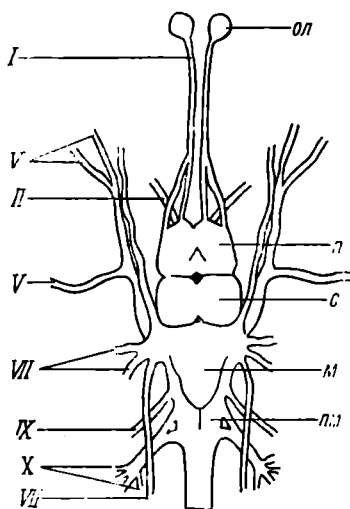


Рис. 3. Мозг и некоторые черепномозговые нервы налима. Увеличено в 2 раза.

Ол — обонятельная луковица (Bulbus olfactorii); п — перелый мозг; с — средний мозг; м — мозжечок; лм — продолговатый мозг. I — обонятельный нерв, или обонятельный тракт (n. olfactorius, или tractus olfactorius); II — зрительный нерв (n. opticus); V — тройничный нерв (n. trigeminus); VII — лицевой нерв (n. facialis); IX — языкоглоточный нерв (n. glossopharyngeus); X — блуждающий нерв (n. vagus).

их микроскопического изучения, которое еще никем не проводилось. Что касается функциональных особенностей, то пока только отмечается, что у рыб-макросматиков (с развитым обонянием) эти обонятельные луковицы чаще лежат на периферии.

От каждой обонятельной луковицы по направлению к переднему мозгу идет обонятельный нерв, или обонятельный тракт (tractus olfactorius) (рис. 3, I). У налима он недлинный, достаточно мощный, примерно в верхней своей трети раздваивается и далее направляется к переднему мозгу двумя стволками, медиальным и латеральным. Эти парные стволки как правого, так и левого обонятельных трактов, не меняя своего направления, вступают в передний мозг.

Из черепномозговых нервов налима нас интересовали центральные корешки тройничного, лицевого, языкоглоточного и блуждающего нервов (Бодрова, 1958). У налима, как и у многих других рыб, корешки тройничного (V пара черепномозговых нервов) и лицевого (VII пара черепномозговых нервов) нервов, отходящих от среднего мозга (рис. 3, V, VII, с), несколько связаны, и, видимо, здесь имеет место их некоторое смещение.

Станниус (Stannius, 1846), Видерсгейм (Wiedersheim, 1907), Халлерштейн (Hallerstein, 1934), Кэмприн и Сингер (Kamrin a. Singer, 1953) описывают корешки и ганглии тройничного и лицевого нервов трески (*Gadus morhua*), карликового сомика, бычковых (Gobiidae) и некоторых других рыб как комплекс. Авторы подчеркивают, что тройничный и лицевой нервы лучше можно различить на периферии в виде их отдельных ветвей — (Rami ophthalmicus, maxillaris, mandibularis и др.).

Лицевой нерв (рис. 3, VII) с дорсальной стороны (как изображено на рисунке) имеет наибольшее количество корешков. Один из них в виде латеральной ветви (rami lateralis n. facialis), очевидно, содержащий волокна тройничного нерва, идет в орган боковой линии, а остальные распределяются преимущественно в области головы.

Тройничный нерв (рис. 3, V) виден с дорсальной стороны в виде одного очень крупного нервного ствола, большинство основных ветвей которого распределяется в передней части головы. Этот нерв у налима лучше виден с вентральной стороны. Здесь его большой ганглий, также, видимо,

тесно соприкасаясь с ганглием лицевого нерва, лежит с латеральной стороны среднего мозга. От ганглия отходят три крупных корешка, и от одного из них отделяются более мелкие ветви.

Языкоглоточный нерв (IX пара черепномозговых нервов) по сравнению с лицевым и тройничным значительно менее развит. Его единственный корешок выходит с латеральной стороны продолговатого мозга (рис. 3, IX, *п.м.*). Он граничит с корешками блуждающего нерва, и, вероятно, часть его волокон проходит в составе последнего.

Блуждающий нерв (X пара черепномозговых нервов), подобно языкоглоточному, возникает с латеральной стороны продолговатого мозга (рис. 3, X, *п.м.*), но в виде двух корешков, которые вскоре образуют один



Рис. 4. Общий вид вкусовой почки налима (микрофото). Увел. 50×7 .

нервный ствол. При выходе из черепной полости этот ствол распадается на несколько ветвей, большинство которых идет в жаберную полость и в орган боковой линии (*rami lateralis n. vagi*).

Таким образом, из обследованных нами черепномозговых нервов налима макроскопически наибольшего развития достигают обонятельный, тройничный и лицевой нервы.

Органы вкуса, как известно, носят название вкусовых почек. Это микроскопические структуры, имеющие у налима в большинстве случаев овальную форму, короткие или удлиненные, нередко более расширенные в своей верхней части. Каждая вкусовая почка состоит из эпителиальных клеток неправильной цилиндрической формы, расположенных в один слой. Обычно в центральной части проходит короткий канал, открывающийся вкусовой порой чаще всего на уровне поверхности эпидермиса или слизистой оболочки (рис. 4). На приведенной микрофотографии вкусовая почка резко выделяется на темном фоне кожи головы налима, ее вкусовая пора импрегнировалась в более темный тон, чем окружающие эпителиальные клетки.

По наблюдениям Шультце (Schultze, 1863), Ретциуса (Retzius, 1892), вкусовая почка рыб, так же как у млекопитающих, состоит из поддерживающих и нервных клеток. Мы не ставили перед собой задачу уточнить

структуру этих клеток, и наши препараты не показали ее, как видно на приложенных рисунках и микрофото. Энгстрем и Ритцнер (Engström a. Rytzner, 1956) и Лоренцо (Lorenzo, 1958) обнаружили с помощью электронного микроскопа наличие двух видов клеток вкусовой почки у млекопитающих и пришли к противоречивым выводам.

При малом увеличении на поперечных срезах уса налима вкусовые почки обнаруживаются в большом количестве. В препаратах на темном-прегнированном эпидермисе уса они обычно лежат по его переднему краю в виде светлых одиночных включений (рис. 5, Д). Их вкусовые поры на-

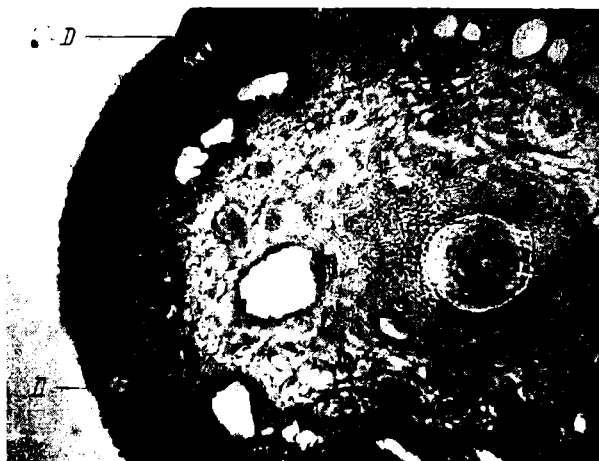


Рис. 5. Ус налима, поперечный срез (микрофото). Увел. 50×7 .

Д — вкусовые почки.

ходится на уровне эпидермиса или несколько ниже, как видно на микрофото.

При движении налима его ус направлен вперед, и, видимо, имеющиеся здесь вкусовые почки первыми производят опробование пищи.

На срезах при больших увеличениях вкусовая почка, импрегнированная серебром, выделяется среди окружающей ее ткани своим более светлым видом, выявляются и ее крупные нервные волокна. Они находятся в ранней стадии дегенерации — стадии набухания в результате перерезки лицевого нерва. Нервные волокна, подобно тому, как это наблюдал Леношек (Lenhossék, 1893) у усача, проходят в центральной части почки по направлению к вкусовой поре, т. е. к той части органа, которая имеет непосредственное общение с внешней средой. На демонстрируемом нами микрофото этот пучок дегенерирующих волокон представлен в виде удлиненных темных пятен, лежащих более или менее параллельно друг другу (рис. 6, Н). На этом микрофото также видно, что нервные волокна вступают в почку довольно уплотненно, затем они несколько расходятся в ее средней части и, поднимаясь к вкусовой поре, снова сближаются.

Более полную картину нервных волокон почки дают тотальные препараты, окрашенные метиленовым синим. На таких препаратах очень хорошо можно проследить вступление нервных волокон, например, в почку грудного плавника, а также их распространение и окончания. Можно про-

следить, что интрагеммальные волокна не вступают в контакт с окружающими клетками, а проходят между ними и оканчиваются в виде свободных терминалей у вкусовой поры.

В эксперименте имеется возможность выяснить, связаны ли эти нервные волокна с центральной нервной системой и каким путем. Полученный нами экспериментальный материал показал, что волокна, проходящие интрагеммально, подвергаются дегенерации только при перерезке лицевого нерва. Время, в течение которого они распадаются, зависит от температуры, при которой содержится оперированный налим. Чем выше температура содержания оперированного животного, тем скорее идут процессы распада, как это было отмечено Мэйем (May, 1925), Торри (Torrey, 1934) и нами (Бодрова, 1956). В наших опытах оперированные налимы содержались в аквариуме при температуре 10.5—11.5° в зимнее время, когда они наиболее активны (Световидов, 1948; Сергеев, 1959). При этих условиях содержания налима стадия фрагментации нервов наступала чаще всего на 5-е сутки после операции. В этот срок обычно нарушалась непрерывность большинства нервных волокон и картина их расположения становилась менее отчетливой (рис. 7). Многие из них были искривлены, неравномерно набухали, местами имели округленные натеки и делились на отдельные сегменты, как в самой почке, так и в приводящем нерве.

Характерно, что в стадии дегенерации особенно хорошо выявляются несколько расширенные концы этих распадающихся волокон во вкусовой поре. По-видимому, это те конечные образования лицевого нерва, которые участвуют в восприятии вкусовых ощущений.

На препаратах со сроком перерезки лицевого нерва в 12 дней при той же температуре содержания оперированного налима, что и в предыдущем опыте, обнаруживаются границы вкусовых почек лишь с еле заметными отдельными обломками рассасывающихся нервных волокон.

Кроме волокон лицевого нерва, в иннервации вкусовой почки принимают участие волокна иной структуры. По своему диаметру они значительно тоньше, содержат большое количество варикозностей и формируют обильные претерминальные разветвления вокруг органа. Волокна подходят к почке и разветвляются на ней перигеммально, т. е. так же, как у угря (Lenhossék, 1893). Встречаются и волокна с конечными расширениями, какие видел Майер (Meuer, 1897) на вкусовых луковицах млекопитающих. Очевидно, эти волокна принадлежат языкоглоточному нерву. На наших препаратах видно, что они не анастомозируют с волокнами



Рис. 6. Вкусовая почка налима, продольный срез (микрофото). Увел. 60 × 7.

H — нервные волокна, дегенерирующие после перерезки лицевого нерва.

лицевого нерва, как это наблюдали Леношек (Lenhossék, 1893) и Мэй (May, 1925).

На тотальных препаратах легко обнаруживается, что источником иннервации вкусовой почки служит нервное сплетение, расположенное в подлежащей соединительной ткани. Это можно лучше проследить в эксперименте. После перерезки лицевого нерва легко наблюдать, как несколько распадающихся и интактных волокон отходят от сплетения и направляются или в эпидермис, или в слизистую оболочку к расположенной здесь вкусовой почке. У основания почки дегенерирующие волокна проходят интрагеммально, а интактные распределяются перигеммально.

Следовательно, вкусовая почка налима имеет нервный аппарат, принадлежащий двум системам черепномозговых нервов, именно — лицевому и, очевидно, языкоглоточному, с помощью которых орган связан с центральной нервной системой.

Что касается распределения вкусовых почек, то оно не ограничивается усом налима (Афанасьев, 1874). В большом количестве их удалось найти на губах, в ротовой полости, в глотке, на грудных плавниках, в коже головы и туловища. По-видимому, такое распространение органов вкуса связано с его значительной функциональной ролью в жизни рыбы.

Самой важной воспринимающей частью органа обоняния является рецепторный эпителий. У налима, как и у других рыб, он состоит из опорных (эпителиальных) и чувствительных (обонятельных) клеток. Эпителиальные клетки в своей апикальной части заканчиваются ресничками, видимо такими же, какие наблюдали у караса А. Я. Виняников и Л. К. Титова

Рис. 7. Вкусовая почка налима. Тотальный препарат. Распад нервных волокон, после перерезки лицевого нерва. Увел. 60 × 7.

(1957). Очевидно, эти реснички способствуют продвижению водной струи и освобождению эпителия от посторонних частиц, попадающих в обонятельные углубления. Обонятельные клетки лежат в эпителии плотным слоем, а иногда чередуются с эпителиальными клетками (рис. 8, К). По своей структуре они не отличаются от таковых, описанных у других рыб А. С. Догелем, К. П. Ягодновским и Д. К. Третьяковым. Многие из обонятельных клеток палочкообразной формы, но встречаются и колбачкообразные (рис. 9). Их периферические протоплазматические отростки также отличаются большим разнообразием. Среди них можно встретить как короткис, так и очень длинные, нередко превышающие длину тела клетки в 3—5 раз,

но встречаются клетки и совсем без отростков, как это видно на рис. 9. Все отростки в своей апикальной части несут пучок тончайших обонятель-

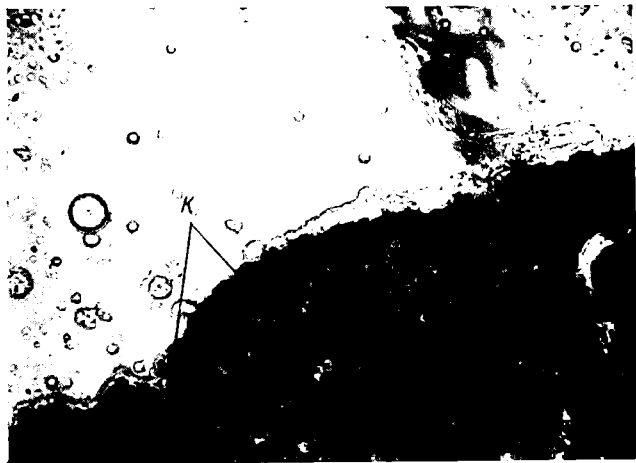


Рис. 8. Общий вид эпителия налима с обонятельными клетками (K) (микрофото). Увел. 35×7 .

ных волосков (от 5 до 12—16), большинство которых возвышается над уровнем эпителиального слоя, причем часть периферических отростков клеток лежит в толще эпителия, а часть у его поверхности. Такое положение обонятельных отростков наблюдал еще Шультце (Schultze, 1856) у ельца.

Не исключена возможность, что разнообразная форма периферических протоплазматических отростков и разное положение в эпителии связано с их функцией, так же как у млекопитающих. У последних, как это доказывают А. Я. Винников и Л. К. Титова (1957), периферические отростки обонятельных клеток обладают свободной подвижностью, благодаря наличию так называемого миойда, и в зависимости от функционального состояния они находятся у поверхности эпителия или внутри его.

Центральные отростки обонятельных клеток, или нейриты, безмякотные по своему строению, в основном не отличаются от описанных ранее у других рыб. Это очень тонкие варикозные волокна, которые, пройдя эпителий, образуют обонятельный нерв. Последний у налима при выходе из обонятельного углубления вступает в близлежащую обонятельную

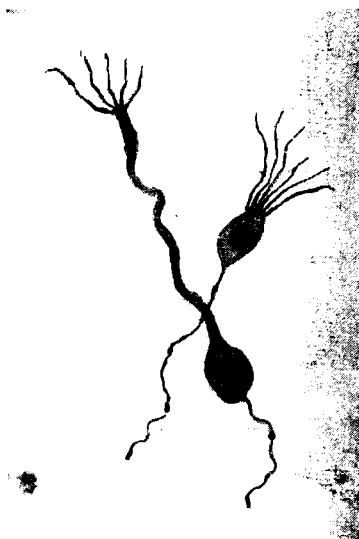


Рис. 9. Обонятельные клетки, Увел. 50×10 .

луковицу. Новейшие данные по изучению периферического аппарата обоняния при помощи элек-

тронного микроскопа у некоторых млекопитающих и щуки показали, в частности, что описания этих структур предшествующими авторами (Schultze, 1856; Ranvier, 1883, и др.) при использовании ими малосовершенных методик до сих пор не устарели (Gasser, 1956).

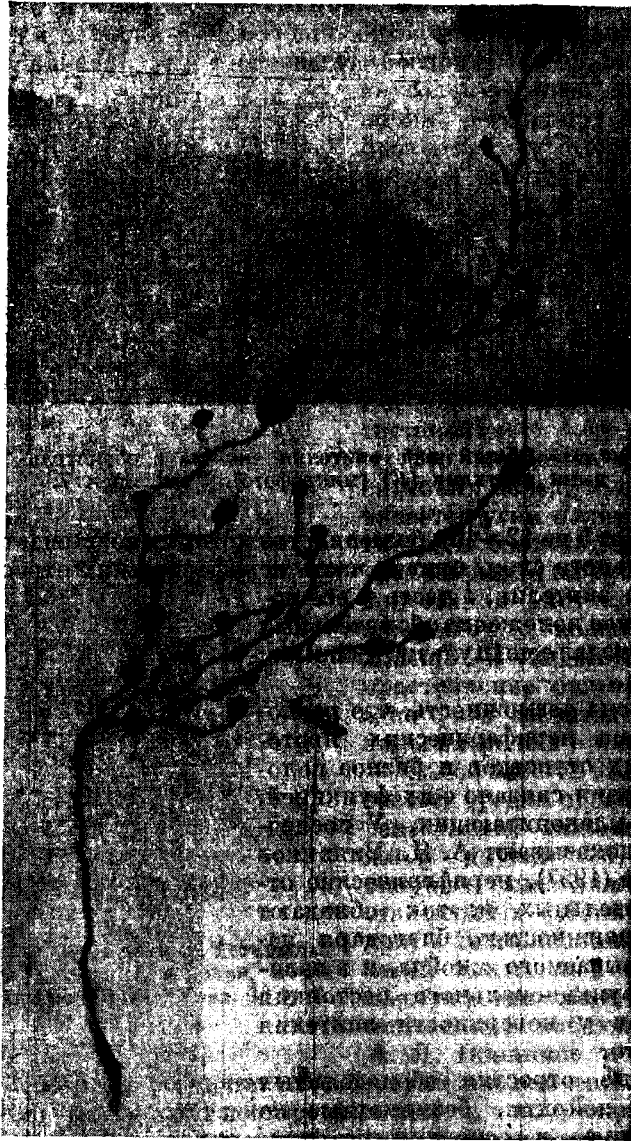


Рис. 10. Кустиковидный рецептор, норма. Увел. 50×7 .

Таким образом, периферическим аппаратом обоняния налима, как и у других позвоночных животных, являются обонятельные клетки. Они имеют черты строения, присущие другим видам костистых пресноводных рыб.

Нам удалось обнаружить также два вида рецепторов. Один из них представляет собой свободное кустиковидное окончание с различной степенью сложности строения. Другой имеет вид клубка, состоящего из разного количества сложно переплетенных конечных петель. Оба вида рецепторов образованы типичными мякотными нервами с перехватами Ранвье.

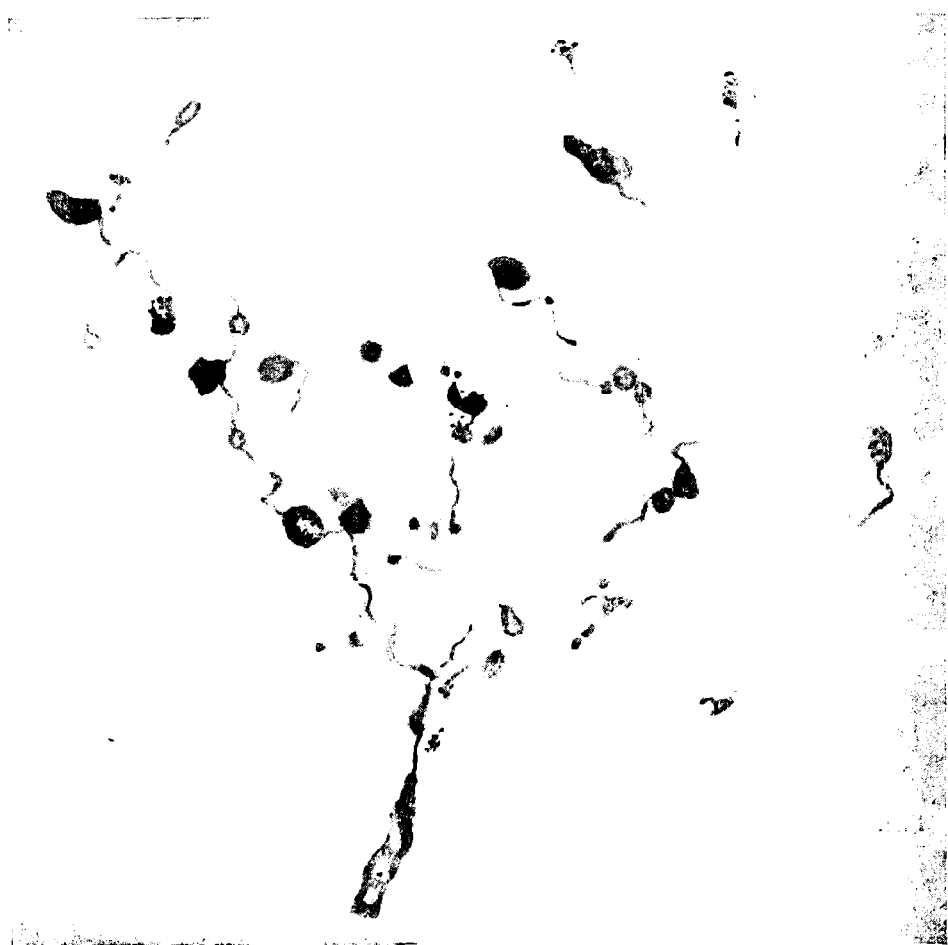


Рис. 11. Кустиковидный рецептор, после перерезки тройничного нерва. Увел. 60×10 .

У кустикового рецептора приводящее волокно в области перехвата Ранвье обычно многократно делится на несколько мелких терминальных ветвей. Последние имеют различной формы утолщения в виде шариков, пластинок, листочков (рис. 10). Более сложно построенный рецептор характеризуется значительно большим количеством терминальных ветвлений и несравненно большей протяженностью. При перерезке одного из наиболее выраженных корешков тройничного нерва такой рецептор подвергается распаду. На пятые или шестые сутки (при температуре $9-10^{\circ}$) рецептор превращается в скопление обломков терминалей. Терминаль-

ные пластинки с небольшими обрывками волокон группируются по две или по три. Приводящее мякотное волокно рецептора местами сильно увеличено в диаметре, местами истончено и также отделено от своих многочисленных терминалей (рис. 11).

У петлевидного рецептора в норме все терминальные волокна имеют примерно одинаковый диаметр с отчетливыми перехватами Ранвье и полную непрерывность (рис. 12). При односторонней перерезке корешков блуждающего нерва подобный рецептор подвергается дегенерации на ше-

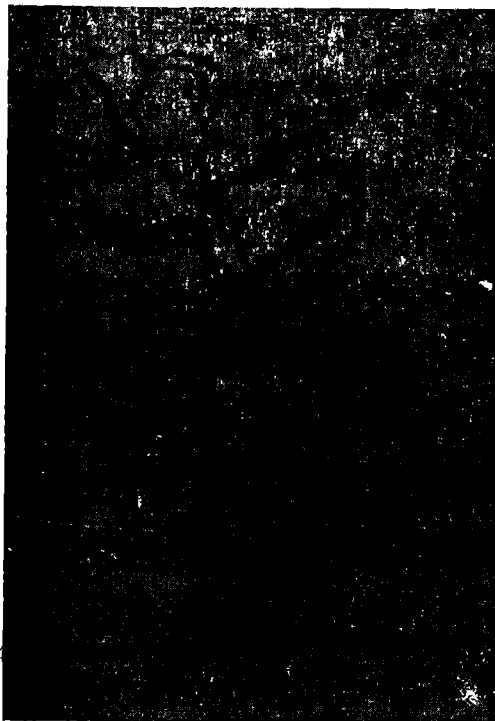


Рис. 12. Петлевидный рецептор, норма.
Увел. 50×7 .

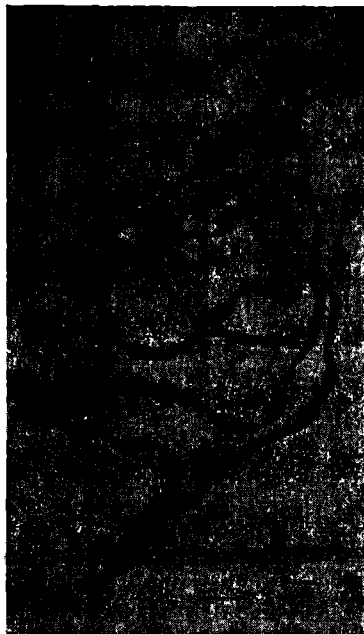


Рис. 13. Петлевидный рецептор, после перерезки блуждающего нерва. Увел. 50×7 .

стные сутки (при температуре $8-9^{\circ}$). Прежде всего неравномерно меняется диаметр волокон; участки истонченных волокон чередуются с участками, где диаметр в несколько раз увеличен и волокна различным образом искривлены. Это — первая стадия дегенерации, так называемая стадия набухания. Позднее волокна распадаются на отдельные участки, в первую очередь в перехватах Ранвье, а затем и в других истонченных местах (рис. 13).

Обоими видами рецепторов обильно насыщен слизистый и кожный покров налима. Нам удалось наблюдать, что особенно богаты рецепторами ротовая полость, грудные плавники и кожа головы и туловища.

Мы полагаем, что обнаруженные рецепторы тройничного и блуждающего нервов являются морфологическим субстратом общего химического чувства, или хеморецепторами.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Вкусовая почка в отличие от обонятельной, первичночувствующей клетки является вторичночувствующей, поскольку в онтогенезе обонятельная клетка развивается из нервной пластинки или эмбрионального мозга, а вкусовая почка — из эктодермы, ее особых утолщений — плакод (Вияников и Титова, 1957). Эти особенности гистогенеза периферических аппаратов вкуса и обоняния, по-видимому, сказываются на их функции. Вкусовая клетка, вторичночувствующая, очевидно, воспринимает и передает раздражения в центральную нервную систему или непосредственно некоторыми свободнолежащими вкусовыми нервами, например волокнами лицевого нерва, или через вкусовую клетку и далее синаптическим путем волокнами языкоглоточного нерва. Последнее, как нам кажется, менее вероятно. Обонятельная клетка, первичночувствующая, способна непосредственно получать и передавать в центральную нервную систему раздражения внешней среды.

В настоящее время физиологические механизмы восприятия обонятельных и вкусовых ощущений почти не изучены и очень трудны для своего разрешения в методическом отношении.

Полученные нами некоторые морфологические результаты позволяют предположить, что во вкусовых восприятиях рыбы ведущую роль играют свободные окончания лицевого нерва. Мы исходим при этом из следующего: во-первых, система лицевого нерва как в своей центральной (рис. 3, VII), так и в периферической частях более развита, чем система языкоглоточного нерва; во-вторых, свободные окончания волокон лицевого нерва во всех случаях, как обнаружено нами в эксперименте на налиме, концентрируются во вкусовой поре, т. е. в том месте, где происходит контакт с окружающей водной средой.

На основании нашего фактического материала трудно согласиться с мнением Вундера (Wunder, 1927), что грудные плавники налима несут только осязательную функцию. Не отрицая последней, мы должны отметить, что как в норме, так и в эксперименте в грудных плавниках этого животного выявляется большое количество вкусовых почек, по своей структуре и характеру иннервации совершенно аналогичных таковым в ротовой полости.

Видимо, грудные плавники налима, помимо осязательной, несут вкусовую функцию.

ВЫВОДЫ

1. У налима вкусовые органы, или вкусовые почки, имеются, помимо уса, на губах, в ротовой полости, в глотке, жаберной полости, на грудных плавниках, в кожном покрове головы и туловища.

2. Основным нервным аппаратом вкусовой почки являются свободные окончания лицевого нерва, что доказывается опытами с перерезкой этого нерва.

3. Обонятельный орган налима расположен в парных обонятельных углублениях черепа, покрытых эпидермальной крышкой и находящихся на дорсальной стороне головы. На поверхности каждого углубления имеются вводное и выводное отверстия.

4. Периферическим нервным аппаратом обонятельного органа налима служат многочисленные обонятельные клетки, аналогичные описанным ранее у других видов рыб.

5. Обнаружены два вида рецепторов слизистого и кожного покрова, принадлежащих, как показывают опыты с перерезками, тройничному и блуждающему нервам.

【ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев М. 1874. Об окончании нервов в органах осязания у рыб. Зап. Акад. наук, т. 25, п. 1.
- (Бабухин А.) Babuchin A. 1872. Das Geruchsorgan. Handb. d. Lehre v. d. Gew. d. Mensch. u. d. Thiere, Bd. 2, Leipzig.
- Бодрова Н. В. 1956. Сравнительные данные по иннервации сердечно-сосудистой системы лаптевика, рыб, амфибий и рептилий. Автореферат дисс., М.
- Бодрова Н. В. 1958. К морфологии вкусового и обонятельного анализаторов некоторых костистых рыб. Тез. докл. VI Всес. съезда анат., гистол. и эмбриол. (2—9 июля 1958 г., Киев), Харьков.
- Бодрова Н. В. 1960. Строение органа обоняния у некоторых пресноводных рыб. Бюлл. Инст. биол. водохр. АН СССР, № 6.
- Вяниников А. Я. и Л. К. Титова. 1957. Морфология органа обоняния. Изд. Медгиз, М.
- Гримм О. 1873. Об окончании нервных волокон в органе обоняния осетровых рыб. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. IV, в. 1.
- Догель А. С. 1886. Строение обонятельного органа у ганоидных, костистых рыб и амфибий. Тр. Общ. естествоисп. при Каз. ун-в., т. 16, в. 1.
- (Догель А. С.) Dogiel A. S. 1897. Ueber die Nervenendigungen in den Geschmacks-Endknospen der Ganoiden. Arch. mikr. Anat., Bd. 49.
- Драгомиров Н. И. 1954. Развитие кожных рецепторов на нижней стороне головы у личинок осетра, переходящих к придонному образу жизни. ДАН СССР, т. 97, № 1.
- Леонтович А. В. 1939. Сучасна методика зажиттєвого фарбування нервів метилевою синькою і іншими фарбниками. Київ.
- Мельянцева В. Г. 1946. Налим и его промысел. Петрозаводск.
- Павлов И. П. 1951. О пищевом центре. Полн. соб. соч., т. 3, кн. 1, М.—Л.
- Павловский Е. Н. и М. Н. Курепина. 1953. Строение мозга рыб в связи с условиями их обитания. Очерки по общим вопросам ихтиологии. Изд. АН СССР, М.
- Пашутин В. 1872. О строении слизистой оболочки regionis olfactoriae у лягушки. Мед. вестн., №№ 38, 39, 40.
- Переяславцева С. М. 1878. О строении и форме органа обоняния у рыб. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. IX, в. 1.
- Ромейс Б. 1954. Микроскопическая техника. Москва.
- Световидов А. Н. 1948. Трескообразные. Фауна СССР. Рыбы. Т. 9, в. 4.
- Сергеев Р. С. 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- (Сизов А.) Sisow A. 1874. Zur Kenntnis der Regio olfactoria. Centrbl. f. med. Wiss., Jg. 12, № 44.
- Сизов А. 1879. К вопросу об окончании обонятельного нерва у лягушки. Тр. Общ. естествоисп. при Каз. ун-в., т. 8, в. 1.
- Третьяков Д. К. 1915. Органы чувств речной миноги. Одесса.
- (Ягодовский К. П.) Jagodowski K. P. 1901. Zur Frage nach der Endigung des Geruchsnerven bei den Knochenfischen. Anat. Anz., Bd. 19.
- Allison A. C. 1953. The Morphology of olfactory system in the vertebrates. Biol. Rev., v. 28, № 2.
- Buddenbrock W. 1952. Vergleichende Physiologie, Bd. I. Basel.
- Burne R. H. 1909. The Anatomy of the olfactory organ of Teleostean Fishes. Proc. of the Zool. Soc., v. 2.
- Curry E. 1939. The histology of the digestive tube of the carp (*Cyprinus carpio communis*). Journ. of Morphol., v. 65, № 1.
- Eaton H. I. 1956. Notes on the olfactory organs in Centrarchidae. Copeia, № 3.
- Engelmann Th. W. 1872. Geschmacksorgane. Handb. d. Lehre v. d. Geweben, Bd. 2.
- Engström H. a. C. Rytznér. 1956. The fine structure of taste buds and taste fibres. Ann. Otol. Rhinol. and Laryngol., v. 65, № 2.
- Gasser H. S. 1956. Olfactory nerve fibers. Journ. Gen. Physiol., v. 39, № 4.
- Girgensohn O. G. 1846. Anatomie und Physiologie des Fisch-Nervensystems. Mémoir. L'Acad. d. Sc., v. V.

- Hallerstein H. 1934. Kranialnerven. Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbelthiere, Bd. II, H. 1.
- Hanström B. 1928. Vergleichende Anatomie d. Nervensystems der wirbellosen Thiere. Berlin.
- Healey E. G. 1957. The Nervous system. In: «The Physiology of Fishes», Ed. M. Brown, v. 2.
- Herrick C. I. 1924. Neurological foundations of Animal Behavior. New York.
- Ihle J. E., H. F. Kampen, J. Nirstrasz, C. Verluyt. 1927. Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Berlin.
- Kamrin R. P. and M. Singer. 1953. Influence of sensory neurons isolated from central nervous system on maintenance of taste buds and regeneration of barbels in the catfish *Ameiurus nebulosus*. Am. Journ. Physiol., v. 174, № 1.
- Kent G. C. 1955. Comparative Anatomy of the vertebrates. New York.
- Lenhossék M. 1893. Der feinere Bau und die Nervenendigungen der Geschmacksknospen. Anat. Anz., Jg. 8.
- Leydig F. 1851. Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Ztschr. f. wiss. Zool., Bd. 3.
- Leydig F. 1857. «Schleimapparate» der Fische. Lehrbuch. der Histologie. Leipzig.
- Liermann V. 1933. Über den Bau des Geruchsorgans der Teleostier. Ztschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 100, H. 1.
- Lorenzo A. 1958. Electron microscope observations on the taste buds of the rabbit. Journ. Biophys. and Biochem. Cytology, v. 4, № 2.
- May R. M. 1925. The relations of nerves to degenerating and regenerating taste buds. Journ. Exper. Zool., v. 42.
- Meyer S. 1897. Durchschneidungsversuche am Nervus Glossopharyngeus. Arch. mikr. Anat., Bd. 48.
- Nagar Sh. K. a. W. M. Khan. 1958. The Anatomy and histology of the alimentary canal of *Mastacembelus armatus* (Lacep). Proc. Indian. Acad. Sci., v. 47, № 3.
- Olmsted J. M. D. 1920. The results of cutting the seventh cranial nerve in *Ameiurus nebulosus* (Le Sneur.). Journ. Exper. Zoology, vol. 31, № 4.
- Parker G. H. 1908. The sense of Taste in Fishes. Science, v. 27.
- Parker G. H. 1912. The Relation of Smell, Taste and Common Chemical Sense in Vertebrates. Jour. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, v. 15.
- Parker G. H. 1922. Smell, Taste and allied senses in the vertebrates. Philadelphia—London.
- Parker G. H. a. R. E. Sheldon. 1914. The sense of smell in fishes. Bull. U. S. Bur. fish., v. 32.
- Pfaffenzer F. 1923. Über Sinnesorgane am Reusenapparat verschiedener Fische. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontg. d. Thiere, Bd. 44, H. 4.
- Pillay T. V. 1953. Studies on the food, feeding habits and alimentary of the grey mullet *Mugil tace Forskal*. Proc. Nat. Inst. Sci. India, № 6.
- Ranvier L. 1883. Technisches Lehrbuch der Histologie. Leipzig.
- Retzius G. 1892. Die Nervenendigungen in den Endknospen, resp. Nervenbügeln der Fische und Amphibien. Biol. Untersuchungen, Neue Folge, Bd. 4.
- Schulze F. E. 1863. Ueber die becherförmigen Organe der Fische. Ztschr. wiss. Zool., Bd. 12, H. 2.
- Schulze M. 1856. Über die Endigungsweise der Geruchsnerven und die Epithelialgebilde der Nasenschleimhaut. Monatsber. Akad. Wiss., Berlin.
- Schulze M. 1863. Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei dem Menschen und den Wirbelthieren. Abhandl. d. Naturf. Gesellsch. zu Halle., Bd. 7, H. 1.
- Sheldon R. E. 1912. The olfactory tracts and centers in Teleosts. Journ. of Comp. Neurology, v. 22, H. 3.
- Stannius H. 1846. Lehrbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Berlin.
- Teichmann H. 1954/55. Vergleichende Untersuchungen an der Nase der Fische. Ztschr. f. Morph. u. Ökolog. d. Thiere, Bd. 43, H. 2.
- Torrey T. W. 1934. The relation of taste buds to their nerve fibers. Journ. Comp. Neurology, v. 52, № 2.
- Torrey F. W. 1936. The relation of nerves to degenerating Taste buds. Journ. Comp. Neurology, v. 64, № 3.
- Wiedersheim R. 1907. Einführung in die vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. Jena.
- Wunder W. 1927. Sinnesphysiologische Untersuchungen über Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischarten. Ztschr. f. vergl. Physiologie, Bd. 6, H. 1.
- Wunder W. 1957. Die Sinnesorgane der Fische. All. Fischerei—Zeitung, № 10.

Н. В. Бодрова и Б. В. Краюхин

О РОЛИ РЕЦЕПТОРОВ ПОВЕРХНОСТИ ТЕЛА В МЕХАНИЗМЕ ДЕЙСТВИЯ ЭЛЕКТРИЧЕСКОГО ТОКА НА РЫБ

Видовые различия в реакциях рыб на воздействие электрическим током впервые установил Мак Миллан (McMillan, 1928). В дальнейшем это явление неоднократно отмечалось нами и другими исследователями (Нуссенбаум, 1958; Шентяков, 1959, и др.).

Нами при изучении влияния переменного тока на морских рыб четырех видов — шиповатого ската (*Raja clavata* L.), ската-хвостокола (*Trygon pastinaca* L.), морского ерша (*Scorpaena porcus* L.) и каменного окуня (*Serranus scriba* L.) — было установлено, что плотность тока, при которой наблюдаются первичная реакция и электронаркоз для шиповатого ската, должна быть вдвое больше, чем для каменного окуня (Бодрова и Краюхин, 1948).

В другом нашем исследовании видовые отличия особенно ярко выступили при нахождении рыб под током длительное время. Опыты показали, что при непрерывном воздействии слабым постоянным током в течение 6—9 часов одновременно на орфу (*Leuciscus idus* var. *orfus*), карликового сома (*Ameiurus nebulosus* Le Sueur) и золотую рыбку (*Carassius auratus* L.) одинаковой длины наиболее чувствительным к току оказался карликовый сом. Уже в первые часы он был более возбужден и погибал под током через 6—9 часов, в то время как орфа и золотая рыбка оставались живыми и довольно легко переносили влияние тока (Бодрова и Краюхин, 1958).

Видовые различия чувствительности к электрическому току были обнаружены нами и у мальков морских рыб. При изучении влияния постоянного тока на мальков 13 видов рыб одинакового размера было установлено, что, если принять плотность тока, вызывающую первичную реакцию, у мальков кефали (*Mugil auratus* R.) за 100%, то у лужаря (*Pomatomus saltatrix* L.) первичная реакция могла быть получена при повышении плотности тока на 35%, у морского карася (*Sargus annularis* L.) — на 60% и у морской собачки (*Blennius sanguinolentus* Pall.) — на 75%. Плотность тока, при которой гибли мальки морской собачки, была вдвое большей, чем плотность тока, при которой гибли мальки морского ерша.

В работе В. А. Шентякова (1959) приведены данные многочисленных определений реакций 10 видов рыб, обитающих в Рыбинском водохранилище, и подтверждено наличие видовых различий чувствительности рыб к переменному току. Последнее нашло свое подтверждение также при проведении экспериментального электролова, который показал, что можно при применении электрифицированных активных орудий лова производить выборочный лов рыбы определенных видов.

Объяснение причины видовых различий в реакциях рыб на воздействие электрическим током первый дал Хольцер (Holzer, 1931). Он объяснил это явление различным удельным сопротивлением рыб разных видов.

Хальсбанд (Halsband, 1956) при изучении соотношения между интенсивностью и длительностью возбуждения при прохождении электрического тока по рыбе установил, что для рыб разного вида нужен разный энергетический минимум для получения первичной реакции, электротаксиса и электронаркоза. Например, чтобы вызвать стадию электронаркоза для форели требуется больший энергетический минимум, чем для карпа. Хальсбанд высказал мнение, что это объясняется различной интенсивностью обмена веществ у данных видов рыб.

В литературе имеются указания, что «электрические рыбы» малочувствительны даже к сильному электрическому току, как пропускаемому через воду, так и создаваемому другими электрическими рыбами. По мнению некоторых авторов (Fritsch, 1890; Biedermann, 1895; Введенский, 1913, и др.), эти виды рыб обладают своеобразным «иммунитетом» к электрическому току.

Нами также было установлено, что шиповатый скат, имеющий слабо-развитый электрический орган, оказался значительно менее чувствительным к электрическому току, чем ряд других видов морских рыб (Бодрова и Краюхин, 1948).

Наши исследования по выяснению механизма влияния тока на рыб дали основание высказать мнение, что в этом механизме решающее значение имеет воздействие тока на нервную систему, причем не только на центральную (что отмечалось ранее и другими исследователями), но и на периферическую нервную систему (Бодрова и Краюхин, 1958).

При сравнении действия постоянного электрического тока разной плотности на мальков кефали и на ланцетника (*Amphioxus lanceolatus*) одинаковой длины нами было установлено, что первичная реакция на ток и реакция гальванотаксиса вызывались у ланцетника при значительно большей плотности тока, чем у мальков кефали. Гибель ланцетника наступала при плотности тока почти в 5 раз большей, чем у мальков кефали (Краюхин и Литвинова, 1950). Эти результаты мы относим за счет более примитивного строения центральной и периферической нервной системы, в частности кожных рецепторов, у ланцетника по сравнению с рыбами (Бодрова, 1950, 1957).

Наконец, нашими предварительными опытами было показано, что выключение кожных рецепторов (путем анестезии поверхности тела рыб новокаином) у карпа (*Cyprinus carpio* L.) снижает чувствительность его к электрическому току. Эти наблюдения дали основание предположить, что степень развития рецепторов поверхности тела рыб может явиться одной из причин видовых различий в реакциях рыб на воздействие электрическим током (Бодрова и Краюхин, 1958).

В настоящем исследовании мы поставили задачей выяснить, какое значение в механизме влияния тока на рыб разных видов имеет раздражение концевых аппаратов чувствительных нервных клеток (рецепторов), расположенных в коже и слизистых оболочках поверхности тела.

ПОСТАНОВКА ОПЫТОВ

Опыты проводились на установке, описанной В. А. Шентяковым (1959). Исследовалось влияние переменного тока. На 5 видах рыб, выловленных в Рыбинском водохранилище: щуке, судаке, леще, налиме и лине — опре-

делялись порог чувствительности к току (первичная реакция — вздрагивание при включении тока) и наступление стадии электронаркоза (полное обездвиживание и прекращение дыхания под током).

Определения производились сначала у нормальных рыб, а затем у тех же рыб после анестезии поверхности тела. Последнее достигалось путем помещения рыб в раствор новокаина. Проведено определение значения концентрации новокаина (0.25—0.5—1.0%) и на некоторых видах рыб (щука, судак, налим) — значение времени нахождения их в растворе новокаина (1—4 мин.). Было установлено, что при 1%-й концентрации новокаина максимальное влияние его наблюдалось у щуки и судака через 2—3 мин., а у налима — через 4 мин., как для первичной реакции, так и для наркоза. Более длительное пребывание в растворе новокаина чувствительности рыб к току не понижало. Определялось время возвращения чувствительности рыб к току (по первичной реакции) после стадии электронаркоза. Опыты производились при температуре воды 14.0—14.3°. Удельное сопротивление воды колебалось в пределах $(1.83—2.01) \cdot 10^{-4} \text{ ом}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$. Рыбы взвешивались и измерялись. Для всех определений вычислено «напряжение тела», т. е. разность потенциалов между головой и хвостом рыбы, выраженное произведением напряженности электрического поля на длину тела рыбы по формуле $U_p = \frac{V}{L} \cdot l$, где U_p — «напряжение тела» в вольтах, V — напряжение между электродами в вольтах, L — расстояние между электродами в сантиметрах, $\frac{V}{L}$ — напряженность электрического поля, l — длина тела рыбы в сантиметрах.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Из табл. 1 видно, что в норме порог чувствительности, определяемый по первичной реакции, у разных видов рыб различен. Наиболее чувствительна к току щука (0.40 в) и наименее — линь и налим (1.16 и 1.24 в). Судак и лещ занимают среднее положение (0.84 и 0.66 в).

Таблица 1

Влияние выключения рецепторов поверхности тела рыб на порог чувствительности (первичную реакцию)

Вид рыбы	До новокаина			После новокаина			Разница	
	среднее напряжение	колебание напряжения	количество определений	среднее напряжение	колебание напряжения	количество определений	в абсолютных цифрах	в %
Щука	0.40	0.32—0.47	16	0.66	0.54—0.58	16	+0.26	+65.0
Лещ	0.66	0.59—0.74	12	0.91	0.86—1.01	10	+0.25	+37.8
Судак	0.84	0.66—1.08	8	1.02	0.96—1.14	8	+0.18	+21.4
Линь	1.16	1.03—1.40	12	1.25	1.16—1.42	12	+0.09	+7.7
Налим	1.24	0.99—1.41	20	1.31	1.19—1.38	20	+0.07	+5.6

Примечание. В этой и последующих таблицах все данные для «напряжения тела» приведены в вольтах.

Анестезия поверхности тела рыб снижает чувствительность их к току, и для того чтобы вызвать ту же реакцию, как и в норме, необходимо увеличить напряжение. Степень увеличения напряжения тока различна для

рыб разных видов и колеблется от 5.6 до 65.0%. Чем ниже был порог чувствительности до анестезии, тем большее требуется увеличение напряжения. Так, если для щуки порог чувствительности в норме равнялся 0.40 в, то после анестезии напряжение тока нужно увеличить на 65.0%. В то же время для налима это увеличение равняется всего 5.6%.

После анестезии видовое различие чувствительности к току уменьшилось и равнялось 0.65 в (колебания от 0.66 до 1.31 в).

Из табл. 2 видно, что в норме стадия электронаркоза наступает у рыб разных видов при различном напряжении тока. При меньшем напряжении эта стадия наступает у судака и щуки (2.67 и 2.86 в) и при наиболее высоком — у налима и линя (3.90 и 4.50 в). Лещ занимает среднее положение (3.64 в).

Таблица 2

Влияние выключения рецепторов поверхности тела рыб на электронаркоз

Вид рыбы	До новокаина			После новокаина			Разница	
	среднее напряжение	колебание напряжения	количество оп-ределений	среднее напряжение	колебание напряжения	количество оп-ределений	в абсолютных цифрах	в %
Щука	2.86	2.55—3.16	14	4.10	3.85—4.21	14	+1.24	+43.3
Лещ	3.64	3.30—3.90	8	4.53	4.43—4.74	8	+0.89	+24.4
Судак	2.67	2.37—2.95	8	4.10	3.77—4.22	8	+1.43	+53.5
Линь	4.50	4.06—4.96	10	4.65	4.46—4.84	10	+0.15	+ 3.3
Налим	3.90	3.72—4.30	14	4.47	4.31—4.81	14	+0.57	+14.6

После анестезии поверхности тела требуется применить более высокое напряжение тока, чтобы получить электронаркоз. Это увеличение различно для рыб разных видов и колеблется от 3.3% до 53.5%. Обращают на себя внимание абсолютные значения напряжения тока, необходимого для получения электронаркоза после анестезии у рыб разных видов. Как видно из табл. 2, это напряжение почти одинаково для всех видов рыб, бывших в опытах, и колеблется лишь в пределах 4.10—4.65 в.

Видовое различие напряжения тока после анестезии очень невелико и составляет самое большее 0.55 в (щука и линь). Следовательно, после анестезии поверхности тела различия чувствительности к току между разными видами рыб в стадии электронаркоза почти исчезают.

В то же время (табл. 3) после анестезии степень относительного увеличения напряжения тока для получения электронаркоза у разных видов рыб различна. Если, например, для щуки это увеличение составляет 310%, то для линя и налима — всего лишь 20—50%.

Следовательно, для обездвижения рыб, более чувствительных к току, после выключения рецепторов поверхности тела требуется значительное относительное увеличение напряжения, а для рыб менее чувствительных — небольшое.

Представление об удельном весе рецепторов поверхности тела рыб в механизме действия тока дает табл. 4. В ней показано, насколько (в %) должно быть повышено напряжение тока после анестезии поверхности тела рыб для того, чтобы получить те же реакции, как и до анестезии. Это увеличение для первичной реакции колеблется от 5.3 до 39.3%, а для

Таблица 3

Напряжение тока, вызывающее первичную реакцию и стадию электронаркоза до и после выключения рецепторов поверхности тела

Вид рыбы	До новокаина		После новокаина	
	первичная реакция	наркоз	первичная реакция	наркоз
Щука . . .	0.40	2.86	0.66	4.10
Лещ . . .	0.66	3.64	0.91	4.53
Судак . . .	0.84	2.67	1.02	4.10
Линь . . .	1.16	4.50	1.25	4.65
Налим . .	1.24	3.90	1.31	4.47

Таблица 4

Величина напряжения (в % к норме), вызывающая после выключения рецепторов первичную реакцию и электронаркоз

Вид рыбы	Первичная реакция	Электронаркоз
Щука	139.3	130.2
Лещ	127.4	119.6
Судак	117.6	134.8
Линь	107.2	103.4
Налим	105.3	112.7

стадии электронаркоза — от 3.4 до 34.8%, т. е. может достигать значительной величины. Последнее от-

носится к тем видам рыб, которые обладают более высокой чувствительностью к электрическому току.

В табл. 5 сравнивается чувствительность подопытных рыб к току (первичная реакция и электронаркоз) как в норме, так и после анестезии, причем данные для щуки, как более чувствительной к току, приняты за 100%.

Из данных, приведенных в табл. 4 и 5, следует, что наиболее развитой рецепцией поверхности тела обладает щука, а наименее — линь и налим.

Как указывалось выше, нами учитывалось время возвращения чувствительности рыб к норме после электронаркоза (до и после анестезии), а также выяснялась оптимальная концентрация новокаина.

Таблица 5

Чувствительность к электрическому току рыб разных видов (в % к чувствительности щуки)

Вид рыбы	До новокаина		После новокаина	
	первичная реакция	электронаркоз	первичная реакция	электронаркоз
Щука . . .	100	100	100	100
Лещ . . .	165	127	137	110
Судак . . .	210	93	154	100
Линь . . .	290	157	189	111
Налим . .	310	136	198	109

Таблица 6

Время возвращения чувствительности рыб к норме после электронаркоза (в мин.)

Вид рыбы	Без новокаина	После новокаина	Во сколько раз медленнее после новокаина
Линь . . .	4	53	В 13.2
Щука . . .	23	54	» 2.3
Налим . .	23	58	» 2.5
Судак . . .	41	54	» 1.3

В табл. 6 показано, что возвращение к норме (за норму принималось напряжение тока, вызывающее первичную реакцию) после электронаркоза без анестезии поверхности тела происходит у разных видов рыб через разное время, а именно от 4 (линь) до 41 мин. (судак). После же анестезии возвращение к норме происходит у всех видов рыб почти через одинаковое время, а именно через 53—58 мин. Возвращение к норме после анестезии происходит медленнее, чем без нее.

Выяснилось также, что концентрация новокаина и время нахождения в растворе новокаина имеют неодинаковое значение для рыб разных видов. Так, например, если пребывание налима в растворе новокаина концентрации 0.5% в течение 2 мин. чувствительности к электрическому току (первичная реакция) не снижает, а в 1.0%-м растворе (также в течение 2 мин.) снижает на 11.0%, то для щуки пребывание ее в 0.5%-м растворе новокаина в течение 2 мин. снижает чувствительность к току на 22.0%, а в 1.0%-м растворе — на 29.0%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Рыбы относятся к числу животных, обладающих наиболее высокой чувствительностью к электрическому току. Условия существования рыб в водной среде обусловили значительное развитие в коже и слизистых оболочках поверхности тела различных рецепторов, которые способны воспринимать тончайшие изменения среды (механические, химические, термические и др.).

Есть все основания полагать, что электрический ток влияет прежде всего на рецепторы поверхности тела рыб.

Для устранения влияния тока на рецепторы поверхности тела рыб мы применили новокаин как вещество, действующее преимущественно на окончания чувствительных нервов. Результаты опытов подтвердили предположение, что в механизме воздействия тока определенное место занимает раздражение рецепторов поверхности тела. Это прежде всего подтверждается фактом снижения чувствительности рыб к электрическому току после анестезии поверхности тела. Такая анестезия не только снижает чувствительность рыб к току, но и несколько сглаживает видовые различия чувствительности, хотя они остаются еще заметными. Для того чтобы вызвать ту же первичную реакцию после анестезии, необходимо увеличить напряжение тока, и чем ниже порог чувствительности до анестезии, тем большее необходимо увеличение напряжения.

В стадии наркоза после анестезии особенно заметно исчезновение видовых различий. Следует отметить, что видовые особенности реакций рыб на воздействие электрическим током проявились также во времени возвращения чувствительности рыб к норме после воздействия током. Как следует из табл. 6, после электронаркоза без анестезии возвращение к норме происходит у разных видов рыб через различное время. После анестезии поверхности тела оно происходит у всех видов рыб почти через одинаковое время.

На основании полученных данных можно составить представление о значении возбуждения рецепторов поверхности тела в механизме воздействия тока на рыб. Снижение чувствительности к току за счет выключения рецепторов поверхности тела составляет для первичной реакции и для наркоза округленно от 5 до 40%, т. е. является для видов рыб, более чувствительных к электрическому току, довольно значительным.

Проведенные опыты дают также представление о степени развития рецепторов поверхности тела у обследованных видов рыб.

Нам представляется, что действие электрического тока на нервную систему рыб осуществляется следующим образом. При небольших плотностях тока он прежде всего действует на рецепторы поверхности тела и рефлекторно оказывает возбуждающее влияние. При более высоких плотностях тока к усиливающемуся рефлекторному влиянию с рецепторов присоеди-

няется непосредственно воздействие тока на нервные центры, приводящее к угнетению нервной системы и временному функциональному параличу центральной нервной системы — наркозу.

ВЫВОДЫ

1. Удельное сопротивление тела рыб, интенсивность обмена и, очевидно, иные факторы несомненно влияют на чувствительность рыб к электрическому току, но решающее значение при этом имеет воздействие тока на нервную систему.

2. В механизме действия тока определенное, а у некоторых видов рыб довольно значительное место занимает раздражение рецепторов поверхности тела. Выключение этих рецепторов путем анестезии их новокаином снижает чувствительность рыб к электрическому току и приводит к сглаживанию видовых различий чувствительности.

3. Полученные данные являются косвенным показателем степени развития рецепторов поверхности тела обследованных видов рыб.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о д р о в а Н. В. 1950. К эволюции нервного аппарата сердечно-сосудистой системы ланцетника и низших позвоночных. Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, в. 10.
- Б о д р о в а Н. В. 1957. Сравнительные данные по иннервации сердечно-сосудистой системы ланцетника, рыб, амфибий и рептилий. Автореф. дисс., М.
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1948. К наблюдениям над влиянием электрического тока на морских рыб. Сб. памяти А. В. Леонтовича, изд. АН УССР.
- Б о д р о в а Н. В. и Б. В. К р а ю х и н. 1958. Реакция рыб на воздействие электрическим током. Тр. Совещ. по физиол. рыб, Изд. АН СССР.
- В в е д е н с к и й Н. Е. 1913. Курс физиологии животных и человека, ч. 1, в. 1. СПб.
- К р а ю х и н Б. В. и М. А. Л и т в и н о в а. 1950. О роли нервной системы в механизме влияния электрического тока на рыб. Тр. Карадагск. биол. ст. АН УССР, в. 9.
- Н у с е н б а у м Л. М. 1958. О поведении рыб в электрическом поле в связи с проблемой их охраны при гидростроительстве. Тр. Совещ. по физиол. рыб, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Ш е н т я к о в В. А. 1959. О реакциях рыб в электрических полях переменного тока. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- B i e d e r m a n n W. 1895. Elektrizität der Tiere. R. Wagner's Elektrophysiologie, Jena.
- F r i t s c h G. 1890. Die elektrischen Fische. Leipzig.
- H a l s b a n d E. 1956. Die Beziehung zwischen Intensität und Zeitdauer des Reizes bei der elektrischen Durchströmung von Fischen. Arch. f. Fischereiwissensch., Bd. 7, № 1.
- H o l z e r W. 1931. Ueber eine absolute Reizspannung bei Fischen. Pflügers Arch. ges. Physiol., Bd. 223.
- M c M i l l a n F. 1928. Electric fish screen. Bull. of the U. S. Bureau of Fisheries, v. 44.

А. Ф. Барышева

ПАРАЗИТОФАУНА РЫБ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРВЫЙ ГОД ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ

Участок средней Волги, вошедший в Горьковское водохранилище, оставался до последнего времени слабо изученным в отношении паразитофауны рыб. Из работ, относящихся непосредственно к этому участку, можно указать на исследования Б. Е. Быховского (1929), Н. А. Изюмовой и А. А. Шигина (1958). Авторами последней работы в течение лета и осени 1955 г., т. е. в год, предшествовавший заполнению водохранилища, было исследовано около 170 экземпляров рыб, выловленных в русле Волги и в приустьевых участках ее притоков, Великой и Покши.

Мы изучали паразитофауну рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования. Материалом для нашей работы послужили сборы двух экспедиционных рейсов, проведенных в период с 23 июня по 12 июля и с 15 сентября по 20 октября 1956 г., а также вскрытия рыб в период с 12 июля по 15 сентября из сетных и неводных промысловых уловов в расширенной части Горьковского водохранилища (район г. Чкаловска) и в приустьевых участках рек, впадающих в него.

Исследованию подвергались все основные виды промысловых рыб, относящихся к 24 видам, в количестве 519 экземпляров. Из них: стерляди — 86 (у 60 кишечники не вскрывались), щуки — 33, плотвы — 33, ельца — 6, голавля — 5, язя — 13, красноперки — 31, жереха — 4, линя — 8, подуста — 2, пескаря — 7, уклей — 13, густеры — 33, леща — 44, белоглазки — 49, синца — 1, чехони — 22, карася — 33, сазана — 16, сома — 5, налива — 12, судака — 19, окуня — 32, ерша — 13 экз.

Производился полный паразитологический анализ рыб с учетом всех групп паразитов. Результаты исследования представлены в таблице, где дается список паразитов рыб, экстенсивность и интенсивность их заражения. В тех случаях, когда число вскрытых рыб меньше 15, в таблице вместо процента заражения указывается число зараженных рыб.

Как следует из таблицы, паразитофауна рыб Горьковского водохранилища представлена 113 видами паразитов. Наиболее многочисленными оказались группы простейших, моно- и дигенетических сосальщиков.

Простейшие представлены главным образом споровиками, которые в водохранилище уже в первый год его существования нашли благоприятные условия и поражают большое количество рыб, в ряде случаев при значительном проценте заражения.

Из 23 перечисленных видов дигенетических сосальщиков для 13 окончательными хозяевами являются рыбы, для 9 — птицы и для 1 — млекопитающие. Большинство кишечных форм дигеней представлено в водохранилище небольшим количеством особей. При сравнении с данными А. А. Шигина (Изюмова и Шигин, 1958) обращает на себя внимание зна-

Список паразитов рыб Горьковского водохранилища

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число встре- тых рыб	% заражения или число зараженных рыб	Интенсивности.	
					мини- мум	максимум
Protozoa						
Mastigophora						
Hexamita truttae (Schmidt)	Налим.	Желчный пузырь.	12	1		
Myxosporidia						
Chloromyxum fluviatile Thé- lohan	Плотва.	Печень.	33	3.03		Много.
Myxidium lieberkühni Bütschli	Щука.	Мочевой пузырь.	33	24.2		
M. pfeifferi Auerbach . . .	Уклея.	Почки.	13	1		
Zschokkella nova Klokačewa	Карась.	Желчный пузырь.	33	3.03		
Myxosoma dujardini Thé- lohan	Щука.	Жабры.	33	21.2		
M. multiplicata (Reuss)	Язь.	Мышцы.	13	1		
Myxobolus bramae Reuss	Плотва.	Жабры.	33	15.2	2	3
	Густера.	»	33	9.1		
	Лещ.	»	44	47.7		
	Белоглазка.	»	49	10.2		
M. carassii Klokačewa . . .	Чехонь.	»	22	4.5		Много.
M. ciprini Doflein	Карась.	Жабры, мышцы.	33	27.3		
M. dispar Thélohan	Белоглазка.	Почки.	49	2.04	1	
	Щука.	Жабры.	33	6.1		
	Плотва.	»	33	3.03		
	Красно- перка.	Мышцы.	31	19.6		
M. ellipsoides Thélohan . . .	Уклея.	»	13	1		
M. exiguus Thélohan	Лещ.	Жабры.	44	2.3	Мало.	
	Карась.	»	33	6.1		
	Красно- перка.	Почки.	31	6.2		
	Лещ.	Жабры.	44	16		
M. macrocapsularis Reuss	Густера.	»	33	3		
M. mülleri Bütschli	Язь.	»	13	2	Много.	
	Жерех.	»	4	1		
	Налим.	»	12	3		
	Лещ.	Мышцы.	44	2.3		
M. musculi Keysselitz	Белоглазка.	»	49	43.7		
	Чехонь.	»	22	45.5		
	Уклея.	Жабры.	13	2		
	M. pseudodispar Gorbunowa	Красно- перка.	»	31	19.6	
M. scardinii Reuss	Плотва.	Мышцы.	33	9.01	2	3
M. volgensis Reuss	Судак.	Челюсти, жабры.	19	36.8		
Myxobolus sp.	Окунь.	Жабры.	32	3.2		
Thélohanellus piriformis (Thélohan)	Карась.	Мочеточ- ники.	33	3.03		

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число пораженных рыб	% заражений или число пораженных рыб	Интенсивность	
					минимум	максимум
<i>Henneguya oviperda</i> (Cohn)	Щука.	Яичники.	33	6.1		
<i>Labba</i>		Жабры.	33	9.1		
<i>H. psorospermica</i> Thélohan		Мышцы.	31	3.2		
<i>Microsporidia</i> gen. sp. . .	Красноперка.					
Infusoria						
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i> Fouquet	Плотва.	Жабры.	33	9.01	3	
	Язь.	»	13	1		
	Красноперка.	»	31	3.2	2	
	Жерех.	»	4	1	2	
	Белоглазка.	»	49	2.04	2	
	Карась.	»	33	12.1	1	
<i>Trichodina carassii</i> Dogiel	Лещ.	»	44	9.1	3	8
	Карась.	»	33	18.2	1	4
<i>T. urinaria</i> Dogiel	Окунь.	Мочевой пузырь.	32	6.3		
<i>Trichodina</i> sp.	Густера.	Кожа, плавники.	33	3.0		
	Лещ.	Жабры.	44	2.3		
	Судак.	Кожа, жабры.	19	10.5	4	10
Coelenterata						
<i>Polypodium hydriforme</i> Ussow	Стерлядь.	Икра.	86	1.2		
Platheeminthes						
Trematoidea						
<i>Bucephalus polymorphus</i> Baer	Щука.	Кишечник.	33	6.1	4	60
	Красноперка.	Жабры.	31	29	1	2
	Уклея.	»	13	5	2	32
	Лещ.	»	44	31.8	1	53
	Белоглазка.	»	49	46.7	1	69
	Плотва.	»	33	12.1	2	12
	Язь.	»	13	3	2	8
	Густера.	»	33	39.4	2	22
	Чехонь.	»	22	18.2	2	11
	Окунь.	Кишечник.	32	9.4	6	20
	Судак.	»	19	42.2	2	17
<i>Opisthorchis felinus</i> (Rivolta) Blanchard	Плотва.	Мышцы.	33	15.2	20	30
<i>Apharyngostrirea cornu</i> Zed.	Сазан.	Полость тела.	16	6.25	2	
<i>Allocreadium isoporum</i> (Looss)	Язь.	Кишечник.	13	1	4	
	Уклея.	»	13	3	1	2
	Густера.	»	33	6.1	1	2
	Лещ.	»	44	2.4	1	
<i>A. transversale</i> (Rugolphi)	Карась.	»	33	9.1	1	13

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	%, заражения или число зараженных рыб	Интенсивность	
					миним	максимум
<i>Sphaerostoma bramae</i> (O. F. Müller)	Плотва.	Кишечник.	33	3.03	4	
	Язь.	»	13	2	4	6
	Лещ.	»	44	11.4	1	26
	Белоглазка.	»	49	8.1	1	16
	Чехонь.	»	22	4.5	1	1
<i>Crepidostomum auriculatum</i> (Wedl.) Lühe . . .	Стерлядь.	»	26	7.6	5	293
<i>Bunodera luciopercae</i> (O. F. Müller)	Налим.	»	12	1	10	
	Окунь.	»	32	32.3	1	10
	Судак.	»	19	31.6	1	108
<i>Azygia lucii</i> (O. F. Müller).	Щука.	Желудок.	33	18.2	1	32
<i>Phyllodistomum folium</i> (Olfers)	Судак.	»	19	5.3	2	
<i>Ph. pseudofolium</i> Nybelin	Щука.	Почки.	33	6.1	4	50
	Ерш.	Мочевой пу- зырь.	13	3	1	2
<i>Ph. elongatum</i> Nybelin	Красно- перка.	Мочеточ- ники.	31	3.2	1	1
	Белоглазка.		49	2.04	10	
<i>Ph. angulatum</i> Linstow	Окунь.	Мочевой пузырь.	32	3.2	1	
<i>Ph. megalorchis</i> Nybelin	Судак.	То же.	19	68.7	1	90
	Налим.	» »	12	1	1	
<i>Ph. dogieli</i> Pigulevsky	Плотва.	Мочеточ- ники.	33	6.1	6	
	Язь.	Мочевой пузырь.	13	1	3	
	Густера.	Почки.	33	9.1	1	2
	Лещ.	Мочеточ- ники.	44	2.3	10	
	Белоглазка.	Почки.	49	8.01	1	33
	Чехонь.	Мочеточ- ники.	22	4.5	2	
<i>Diplostomulum spathaceum</i> (Rudolphi)	Щука.	Хрусталик.	33	6.1	3	4
	Красно- перка.	»	31	41.9	1	25
	Уклея.	»	13	3	4	
	Плотва.	»	33	72.7	1	254
	Язь.	»	13	4	2	30
	Жерех.	»	4	3	4	14
	Густера.	»	33	75.8	1	52
	Лещ.	»	44	45.5	2	33
	Белоглазка.	»	49	63.3	1	17
	Чехонь.	»	22	77.3	2	32
	Карась.	»	33	12.1	1	4
	Окунь.	»	32	18.2	2	16
	Судак.	»	19	31.6	3	8
	Ерш.	»	13	6	1	11
	Налим.	»	12	6	2	24
<i>D. clavatum</i> (Nordmann)	Плотва.	Стекловид- ное тело глаза.	33	3.03	6	
<i>Diplostomum confusum</i> Ciurea	Красно- перка.	Мышцы.	31	6.2		
	Уклея.	Жабры.	13	1	2	
	Лещ.	»	44	2.3	5	

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	%, зараженных или число зараженных рыб	Интенсивность	
					мини- мум	максим- мум
<i>Neodiplostomulum scardinii</i> S. Schulman	Красно- перка.	Мозг.	31	3.2		
<i>Neascus musclicola</i> (Wal- denburg)	Щука.	Мышцы.	33	3.03	2	2
	Красно- перка.	»	31	3.2		
	Язь.	Полость те- ла, сердце.	13	1	3	
	Красно- перка.	То же.	31	3.2		
	Ерш.	Сердце, брыжжей- ка, яич- ники.	13	10	3	36
<i>Tetracotyle variegata</i> (Crep- lin)	Густера.	Полость тела.	33	12.1	1	10
	Лещ.	То же.	44	9.1	1	15
	Белоглазка.	» »	49	10.2	1	18
	Сазан.	Полость те- ла, сердце.	16	6.25	1	
	Сом.	Жабры.	5	1	2	
	Судак.	Полость тела.	19	77.9	1	31
<i>T. percae-fluviatilis</i> Die- sing	Окунь.	То же.	32	46.6	4	285
	Судак.	Мышцы, мозг.	19	63.2	4	15
	Лещ.	Жабры.	44	79.1	1	66
	Налим.	Мышцы.	12	2	2	
	Плотва.	Мышцы, жабры.	33	69.7	40	50
	Стерлядь.	Жабры.	86	8.1	1	3
	Щука.	Мышцы, жабры.	33	12.1	10	15
<i>Paracoenogonimus ovatus</i> Linstow	Густера.	То же.	33	87.9	84	
	Уклея.	Мышцы.	13	3	1	
	Язь.	»	13	7	2	53
	Красно- перка.	Мышцы, жабры.	31	70.0	1	67
	Жерех.	Мышцы	4	1	24	
	Белоглазка.	»	49	55.1	1	35
	Чехонь.	»	22	66.2	1	30
	Карась.	Жабры, по- лость тела.	33	21.2	1	5
Monogenoidea						
<i>Dactylogyrus auriculatus</i> (Nordmann)	Лещ.	Жабры.	44	40.9	1	81
	Белоглазка.	»	49	4.08	4	52
<i>D. amphibothrium</i> Wage- ner	Ерш.	»	13	30.7	2	18
<i>D. anchoratus</i> (Dujardin)	Карась.	»	33	15.2	3	9
	Плотва.	»	33	9.1	3	12
<i>D. cornu</i> Linstow	Густера.	»	33	54.6	2	24
	Лещ.	»	44	20.4	1	16

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	% заражений или число зараженных рыб	Интенсивность	
					мини- мум	максимум
D. crassus Kulwiec	Карась.	Жабры.	33	15.2	1	3
D. crucifer Wagener	Плотва.	»	33	6.1	10	2
	Красно- перка.	»	31	9.7	1	
D. difformis Wagener	»	»	31	19.6	3	12
D. falcatus (Wedl.)	Густера.	»	33	9.1	2	6
D. formosus Kulwiec	Лещ.	»	44	29.5	1	16
D. intermedius Wagener	Карась.	»	33	12.1	1	4
D. extensus Mueller et Van Cleave	»	»	33	30.3	2	30
D. minor Wagener	Сазан.	»	16	6.25	6	
D. nanus Dogiel et By- chowsky	Уклея.	»	13	2	2	4
D. propinquus Bychowsky	Плотва.	»	33	3.03	7	
	Лещ.		44	2.3	1	
D. simplicimalleata By- chowsky	Белоглазка.	»	49	63.2	1	122
D. sphyrna Linstow	Чехонь.	»	22	66.2	2	132
	Плотва.		33	3.03	4	
	Язь.		13	1	8	
	Густера.		33	57.6	2	26
D. tuba Linstow	Лещ.	»	44	6.8	2	12
	Белоглазка.		49	2.04	2	
D. vastator Nybelin	Язь.	»	13	2	2	9
	Жерех.		4	3	2	12
D. wegneri Kulwiec	Карась.	»	33	6.1	1	4
D. wunderi Bychowsky . . .	Сазан.	»	16	6.25	2	
Ancyrocephalus paradoxus	Карась.	»	33	39.4	1	26
Creplin	Лещ.	»	44	48.3	2	19
Ancylodiscoides siluri	Окунь.	»	32	6.3	2	20
(Zandt)	Судак.		19	68.4	4	20
Tetraonchus monenteron						
(Wagener)	Сом.	»	5	1	5	
Gyrodactylus parvicopula	Щука.	»	33	75.2	1	148
Bychowsky	Лещ.	»	44	6.8	1	2
Diclybothrium armatum						
Leuckart	Стерлядь.	»	86	63.9	1	8
Diplozoon paradoxum	Густера.		33	54.6	1	18
	Язь.		13	4	2	8
	Чехонь.		22	13.6	2	
	Плотва.		33	36.4	2	8
	Красно- перка.		31	32.2	1	4
	Жерех.		4	2	2	3
Nordmann	Уклея.	»	13	2	4	
Diplozoon paradoxum	Лещ.	»	44	77.3	1	16
	Белоглазка.		49	98.0	1	16
	Карась.		33	30.3	1	4
	Сазан.		16	18.7	2	
Cestoides						
Amphilina foliacea (Ru- dolphi)	Стерлядь.	Полость тела.	86	13.9	1	2

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	% заражений или число зараженных рыб	Интенсивность	
					мини- мум	макс- симум
<i>Caryophyllaeus laticeps</i> (Pallas)	Густера.	Кишечник.	33	3.03	1	
	Лещ.	»	44	27.2	1	40
	Белоглазка.	»	49	28.8	1	23
<i>Caryophyllaeides fennica</i> (Schneider)	Плотва.	»	33	15.2	1	2
	Язь.	»	13	4	1	11
	Красно- перка.	»	31	22.4	1	4
	Белоглазка.	»	49	42.8	1	36
	Густера.	»	33	3.03	1	
	Лещ.	»	44	2.3	1	
<i>Trienophorus nodulosus</i> (Pall.) Rudolphi	Щука.	»	33	81.8	15	9
	»	Печень.	33	21.2	1	4
	Уклея.	Полость тела.	13	1	5	
	Чехонь.	То же.	22	4.5	2	
	Налим.	» »	12	1	1	
	Окунь.	Печень.	32	15.6	1	8
<i>Eubothrium rugosum</i> (Goeze)	Ерш.	»	13	2	1	
	Лещ.	Полость тела.	44	2.3	2	
	Щука.	»	33	81.8	15	9
<i>Ligula intestinalis</i> (L.)	Налим.	Кишечник.	12	2	2	4
	Плотва.	Полость тела.	33	27.3	1	2
	Язь.	То же.	13	1	1	
<i>Diphyllobothrium latum</i> (L.)	Красно- перка.	» »	31	3.2	1	
	Густера.	» »	33	3.03	1	
	Чехонь.	» »	22	9.1	2	
<i>Proteocephalus cernuae</i> (Gmelin)	Щука.	Мышцы.	33	3.03	4	4
	Окунь.	Яичники, полость тела.	32	6.3	1	
<i>P. osculatus</i> (Goeze)	Ерш.	Кишечник.	13	3	1	2
<i>P. percae</i> (O. F. Müller)	Сом.	»	5	3	1	17
<i>P. torulosus</i> (Batsch.)	Налим.	»	12	2	2	4
	Окунь.	»	32	15.6	1	3
	Судак.	»	19	22.2	1	7
	Красно- перка.	»	31	3.2	2	
<i>Botrioscolex</i> sp.	Язь.	»	13	1	6	
	Карась.	»	33	9.1	1	2
Nemathelminthes						
Nematoda						
<i>Rhaphidascaris acus</i> (Bloch)	Щука.	Кишечник, полость тела.	33	9.1	1	2
	Плотва.	Печень.	33	9.1	1	15
	Язь.	»	13	3	3	10
	Красно- перка.	»	31	9.7	1	

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	% заражения или число зараженных рыб	Интенсивность	
					миним.	максим.
<i>Rhaphidascaris acus</i> (Bloch)	Уклея.	Печень.	13	1	8	
	Густера.	Полость тела.	33	3	5	
	Лещ.	Кишечник.	44	6.8	1	2
	Белоглазка.	Печень, полость тела.	49	6.1	1	2
	Сазан.	Печень.	16	6.2	2	
<i>Rhabdochona denudata</i> (Dujardin)	Окунь.	»	32	21.8	1	4
	Судак.	»	19	37.0	2	7
	Уклея.	Кишечник.	13	1	1	
<i>Camallanus lacustris</i> (Zoega)	Лещ.	»	44	2.4	1	
	Щука.	»	33	3.03	2	2
	Уклея.	»	13	1	1	
	Сом.	»	5	2	1	
	Окунь.	»	32	62.5	1	15
<i>C. truncatus</i> (Rudolphi)	Ерш.	»	13	1	1	
	Налим.	»	12	2	2	4
	Окунь.	»	32	21.8	1	12
	Судак.	»	19	77.9	2	56
	Ерш.	»	13	1	1	
<i>Camallanus</i> sp. <i>Philometra rischta</i> Skrja- bin	Язь.	»	13	2	1	10
	Чехонь.	»	22	22.6	1	7
<i>Cystoopsis acipenseris</i> Wag- ner	Щука.	Жаберные крышки.	33	3.03	1	
<i>Hepaticola petruschewskii</i> Schulman	Стерлядь.	Жучки.	86	8.1	1	12
<i>Desmidocercella</i> sp. . . .	Окушь.	Соединя- тельная ткань глаз.	32	3.2	1	
	Чехонь.	Стекловид- ное тело глаз.	22	9.1	2	
<i>Acanthocephala</i>						
<i>Acanthocephalus anguillae</i> (Müller).	Язь.	Кишечник.	13	1	3	
	Налим	»	12	3	3	22
	Окунь.	»	32	25	1	15
	Судак.	»	19	5.3	4	
	Ерш.	»	13	2	2	
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller)	Уклея.	»	13	1	1	
	Густера.	»	33	3	1	
	Белоглазка.	»	49	2.04	1	
<i>Annelides</i>						
<i>Hirudinea</i>						
<i>Piscicola geometra</i> L.	Лещ.	Кожа.	44	2.4	1	
	Карась.	»	33	3.03	5	

Продолжение

Виды паразитов	Рыба	Пораженные органы	Число вскры- тых рыб	% заражения или число зараженных рыб	Интенсивность	
					мини- мум	макс- имум
Mollusca						
Unionidae g. sp.	Щука.	Жабры.	33	3.03	3	
	Плотва.	»	33	3.03	5	
	Красно- перка.	»	31	3.2	5	
	Густера.	»	33	18.2	2	4
	Лещ.	»	44	4.5	15	
	Белоглазка.	»	49	6.1	3	12
	Чехонь.	»	22	31.8	4	40
	Окунь.	»	32	9.4	1	7
	Судак.	»	19	16.3	5	
Ерш.	»	13	2	12	14	
Crustacea						
Ergasilus sieboldi Nordmann	Щука.	»	33	78.7	1	70
	Плотва.	»	33	6.01	1	2
	Язь.	»	13	4	3	5
	Ерш.	»	13	1	3	
	Красно- перка.	»	31	32.2	1	9
	Жерех.	»	4	2	1	10
	Густера.	»	33	9.1	2	
	Лещ.	»	44	20.4	1	2
	Белоглазка.	»	49	2.04	2	
	Карась.	»	33	21.2	1	5
Lamproglana pulchella Nordmann Lernaea cyprinacea L. Achteres percarum Nordmann Tracheliastes polycolpus Nordmann T. maculatus Kollar Argulus foliaceus (L.)	Сазан.	»	16	12.5	1	2
	Сом.	»	5	1	5	
	Язь.	»	13	1	2	
	Карась.	Жабры, кожа.	33	33.3	1	6
	Судак.	Жаберные дуги.	19	22.2	1	6
	Язь.	Плавники.	13	1	1	
	Лещ.	Кожа.	44	27.2	1	23
	»	»	44	4.5	1	

чительное обеднение фауны в количественном отношении, хотя число видов осталось почти таким же. Это объясняется тем, что количество моллюсков в Горьковском водохранилище, главным образом представителей родов *Unio*, *Limnaea*, *Planorbis*, *Anodonta*, *Sphaerium* и *Pisidium* — промежуточных хозяев многих паразитов — в 1956 г. стало значительно меньшим, чем в 1955 г. (Гуныко, 1959).

Личиночные формы дигеней, паразитирующие в глазах и мышцах рыб, окончательными хозяевами которых являются птицы, представлены в водоеме еще значительным количеством. Они, видимо, сохраняются в рыбах в течение нескольких лет, и колебание численности моллюсков не сказывается на них так быстро, как на кишечных формах дигеней. Заслуживают внимания личинки *Apharyngostrigea cornu*, *Diplostomulum confu-*

sum, *Neascus musculicola*, которые имеют южное происхождение. Эти формы, видимо, завезены вместе с акклиматизированными сазанами из дельты Волги.

Моногенетические сосальщики представлены значительным количеством видов и поражают многих рыб, но интенсивность заражения, как правило, невелика. Однако некоторые виды дактилогирид встречаются в значительном количестве на жабрах главным образом карповых рыб. Наличие *Dactylogyrus vastator* на жабрах сазанов и карасей следует иметь в виду при строительстве нерестово-выростных хозяйств.

Ленточные черви, связанные в своем развитии с планктонными ракообразными и тубифицидами, представлены в водоеме 13 видами. Численность паразитов в большинстве случаев небольшая. Это связано, видимо, с сильной разреженностью планктона (Лоханина, 1959) и уменьшением тубифицид в первый год существования водохранилища. Наличие в рыбах личинок *Diphyllbothrium latum* заслуживает внимания местных органов здравоохранения.

Круглые черви и скребни, также связанные в своем развитии с промежуточными хозяевами, оказались немногочисленными. Интересна находка *Hepaticola petruschewskii*, которая впервые обнаружена в рыбах Средней Волги.

Паразитические ракообразные представлены 7 видами. Заслуживает внимания *Ergasilus sieboldi*, который поражает 12 видов рыб и встречается в количестве до 70 экземпляров в рыбе. Благоприятные условия для развития этих паразитов в водохранилище позволяют предполагать дальнейшее усиление эргазилеза, как это имеет место в водохранилищах Волго-Донского пути (Смирнова 1954а, 1954б; Решетникова, 1957).

ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н. 1954. Формирование паразитофауны рыб в новых водохранилищах. Тр. проблемн. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, в. 4.
- Буторин Н. В. 1959. Изменение элементов гидрологического режима Волги на участке Горьковского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Быховский Б. Е. 1929. Trematodes рыб окрестностей г. Костромы. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., т. 59, в. 1.
- Горбунова М. Н. 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., № 7.
- Гунько А. Ф. 1959. Формирование донной фауны Горьковского водохранилища в первый год его образования. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. и А. А. Шигин. 1958. Паразитофауна рыб Волги в районе Горьковского и Куйбышевского водохранилищ. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Лоханина Л. А. 1959. Предварительные данные о формировании зоопланктона Горьковского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. и А. Ф. Гунько. 1959. Донная фауна Горьковского водохранилища в первый год его существования. Тр. Инст. биол. водохранил. АН СССР, в. 2 (5).
- Смирнова К. В. 1954а. Паразитарные заболевания рыб р. Дона в р-не Цимлянского водохранилища (до его образования). Тр. пробл. совещ. ЗИН АН СССР, в. 4.
- Смирнова К. В. 1954б. Паразитофауна рыб Дона и Цимлянского водохранилища. Изв. ВНИОРХ, т. XXXIV.
- Решетникова А. В. 1957. Заболевания основных промысловых рыб водохранилища Волго-Донского канала им. В. И. Ленина. Совещание по болезням рыб. Тез. докл., Изд. АН СССР, М.—Л.

Н. А. Изюмова

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ РЫБ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

(СООБЩЕНИЕ III. ЩУКА, СИНЕЦ, ГУСТЕРА)

Настоящая работа является последней в серии исследований сезонной динамики паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Материалы собраны в 1956—1958 гг. и обработаны по той же методике, которая применялась нами в предыдущих работах (Изюмова, 1958, 1959).

ЩУКА

Щука широко распространена в Рыбинском водохранилище и является важным объектом промысла.

Сезонной динамике ее паразитофауны посвящены работы М. А. Чачина (1957), исследовавшего щук бассейна р. Вятки, Е. А. Богдановой (1958) о паразитах щук в районе Сталинграда и Т. Г. Марковой (1958), вскрывавшей щук Оки в районе г. Рязани. Первым автором зарегистрировано 20, вторым — 31, а третьим — 17 видов паразитов щуки. М. А. Чачин отмечает зависимость паразитофауны рыб от гидрологического режима водоема. Е. А. Богданова считает, что распределение отдельных групп паразитов по сезонам года связано с образом жизни хозяина и циклом развития паразитов. Т. Г. Маркова приводит ряд интересных данных о биологических особенностях некоторых паразитов.

Нами были вскрыты в различные сезоны года 102 щуки: средняя длина 469.7 мм, средний вес рыб 795 г. Вскрывались только половозрелые рыбы. Преобладали рыбы четырех-шестилетнего возраста. Эти возрастные группы составляют основу промысла на водохранилище (Пермитин, 1959).

Фауна паразитов щуки представлена 30 видами (табл. 1).¹

Наибольшее количество видов паразитов и наибольшая зараженность ими рыб наблюдаются в весенне-зимний период, наименьшее — летом и осенью, что вполне согласуется с наблюдениями Т. Г. Марковой (1958). Однако некоторые особенности паразитофауны рыбинской щуки отличают ее от окской.

Как видно из табл. 1, паразитофауна щуки претерпевает в течение года закономерные изменения, касающиеся как целых групп паразитов, так и отдельных их форм.

Миксоспоридии (4 вида) появляются, как правило, осенью и остаются в рыбах в течение зимы и весны. Летом отсутствуют два вида *Henpeguia* и резко сокращается численность *Myxidium lieberkühni* и *Myxobolus anu-*

¹ В табл. 1, 2, 3 для мышечных форм миксоспоридий и личинок дигенетических сосальщиков цифры в графе «Интенсивность заражения» указывают на количество цист и личинок в пробном участке мышцы площадью в 1 см².

Список паразитов щуки

Название паразитов	Локализация	Зима				Весна				Лето				Осень			
		процент заражён- ния	интенсивность			процент заражён- ния	интенсивность			процент заражён- ния	интенсивность			процент заражён- ния	интенсивность		
			от—до	наиболее обычная			от—до	наиболее обычная			от—до	наиболее обычная			от—до	наиболее обычная	
Muxidium lieber- külni Bütschli .	Мочевой пузырь.	93.3	Мало— много.	—	73.3	∞	∞	∞	20	∞	∞	∞	75.0	Мало— ∞	Мало— ∞	∞	∞
Muxobolus anu- rus Cohn . . .	Жабры.	30.0	Мало.	20	6.6	Мало.	Мало.	Мало.	6.6	Мало.	Мало.	—	18.7	Мало— ∞	Мало.	Мало.	Мало.
Henneguya lobo- sa (Cohn) . . .	»	3.33	»	Мало.	0	0	0	0	0	0	0	0	6.25	Мало.	Мало.	—	—
H. oviperda (Cohn)	Гонады.	50.0	Мало— ∞	∞	40.0	∞	∞	∞	0	0	0	0	22.2	Мало— ∞	Мало— ∞	—	—
Trichodina perca- rum Dogiel . .	Жабры.	0	0	0	6.6	Много.	Много.	—	13.3	1—10	—	—	0	0	0	0	0
Sphaerostoma bra- mae (O. F. Müller)	Кишечник.	3.33	1	—	0	0	0	0	0	0	0	0	6.25	2	—	—	—
Bunodera lucio- percae (O. F. Müller)	»	40.0	1—10	6	46.6	4—16	4—16	7	20.0	1—4	—	—	18.7	2—3	—	—	—
Azygia lucii (O. F. Müller)	Желудок.	63.0	1—12	6	73.3	1—41	1—41	5—15—21	40.0	1—16	1—3	1—3	43.7	1—17	6	6	6
Phyllodistomum folium (Olfers)	Мочевой пузырь.	0	0	0	0	0	0	0	13.3	32—38	—	—	0	0	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название паразитов	Локализация	Зима				Весна				Лето				Зима	
		процент заражён- ных	интенсивность		процент заражён- ных	от—до	интенсивность		процент заражён- ных	от—до	интенсивность		процент заражён- ных	от—до	интенсивность
			от—до	наиболее обычная			от—до	наиболее обычная			от—до	наиболее обычная			
Diplostomulum spathaceum (Rudolphi)	Глаза.	3.33	4	—	6.6	6	—	—	6.6	10	—	—	0	0	0
D. clavatum (Nordmann)	»	16.6	4—28	16	20.0	2—28	—	—	0	0	0	0	6.25	10	—
Neodiplostomulum sp.	»	6.66	1—4	—	0	0	0	0	0	0	0	0	6.25	1	—
Sanguinicola volgensis (Rasin) .	Сердце.	9.99	1	—	13.3	1—2	—	—	0	0	0	0	0	0	0
Tetraonchus monenteron (Wagner)	Жабры.	66.6	14—112	60—80	100	8—182	26—54	—	46.6	2—240	10—30	—	56.2	12—98	20—40
Gyrodactylus lucii Kulakovskaja	»	0	0	0	6.6	23	—	—	0	0	0	0	0	0	0
Triacnophorus nodulosus Pall. .	Кишечник.	93.3	6—99	28—38	93.3	12—73	28—31	—	73.3	4—19	12	—	100	2—41	29
Diphyllbothrium latum (L.) . . .	Мышцы, гонады, полость тела.	36.6	1—5	—	66.6	1—3	—	—	33.3	1—4	—	—	25.0	2—9	—
Proteocephalus esocis (Schneider)	Кишечник.	6.6	3	—	20.0	13	—	—	6.6	3	—	—	0	0	0
Philometra obturans Prenant . .	Кровеносный сосуд, жабры.	0	0	0	6.6	1	—	—	0	0	0	0	0	0	0

Таблица 1 (продолжение)

Название паразитов	Локализация	Зима				Весна				Лето				Осень			
		интенсивность		процент зараж- ния	наиболее обычная	интенсивность		процент зараж- ния	наиболее обычная	интенсивность		процент зараж- ния	наиболее обычная	интенсивность		процент зараж- ния	наиболее обычная
		от—до	—			от—до	—			от—до	—			от—до	—		
Rhaphidascaris acus (Bloch) . .	Кишечник.	2—3	—	9.99	—	2—17	2	40.0	—	4	—	0	—	0	0	0	0
Camallanus lacustris (Zoege)	»	1—6	—	33.3	—	1—14	3	40.0	13	1—21	13	25.0	2—6	—	—	—	—
C. truncatus (Rudolphi)	»	2—6	—	23.3	—	5—16	12	53.3	5	1—24	5	37.5	1—18	4	—	—	—
Camallanus l. sp.	»	2—6	—	9.99	—	1	—	13.3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acanthocephalus lucii (Müller) .	»	2—5	—	36.6	—	1—6	—	33.3	—	1—5	—	25.0	2—5	—	—	—	—
A. anguillae (Müller)	»	0	0	0	0	2	—	6.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Necochinorhynchus rutili (Müller)	»	1	—	3.33	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Piscicola geometra (L.)	Кожа, жабы.	2—56	14	46.6	14	2—60	16	46.6	0	0	0	31.3	1—16	7	—	—	—
Glochidium sp. .	Жабры.	6—78	25—60	56.6	25—60	4—19	8	46.6	—	0	0	0	0	0	0	0	0
Ergasilus sieboldi Nordmann .	»	3—92	44—54	33.3	44—54	4—66	32	60.0	18—26	10—105	18—26	68.7	4—70	6—26	—	—	—
Argulus foliaceus (L.)	»	0	0	0	0	9	—	6.6	—	1—3	—	20.0	0	0	0	0	0
Общее число паразитов		24				25				17				17			

rus. Заслуживает внимания сильное поражение гонад самок *Henneguya oviperda*, которая, как правило, вызывает частичную, а иногда и полную кастрацию рыб.

Заражение рыб дигенетическими сосальщиками в большинстве случаев приурочено также к зимне-весеннему периоду. Особенно четко это видно на личиночных формах, паразитирующих в глазах рыб. Исключение составляет *Phyllodistomum folium*, который наблюдается в водоеме очень редко и встречается в мочевом пузыре щуки только летом. Наши материалы подтверждают вывод Т. Г. Марковой, что *Azygia lucii* имеет одногодичный цикл. Однако, по нашим наблюдениям, заражение рыб начинается не в январе—феврале, как об этом сообщает Т. Г. Маркова, а значительно раньше — в октябре—ноябре, когда мы находим совсем молодых червей. Зимой и ранней весной наряду с молодыми встречаются также крупные половозрелые особи и наблюдается наивысшая интенсивность заражения рыб паразитами.

Моногенетические сосальщики представлены всего двумя формами — *Tetraonchus monenteron* и *Gyrodactylus lucii*. Первая встречается круглогодично, на значительном количестве рыб. Такую же закономерность в заражении щук *Tetraonchus monenteron* подметила М. Н. Колесникова в Кара-Рымских озерах (1956) и Е. А. Богданова для Волги (1958). Вторая форма была обнаружена на плавниках всего одной щуки в количестве 23 экземпляров в мае, в период нереста. *G. lucii* был найден и описан К. П. Кулаковской из верховьев Днестра. Б. Е. Быховский находил его в Неве, а А. В. Гусев — в дельте Волги (устные сообщения). Нами он впервые отмечается для Средней Волги. Весьма вероятно, что ареал его распространения значительно более широкий.

Ленточные черви представлены всего тремя видами, но два из них (*Triacanthophorus nodulosus* и *Diphyllbothrium latum*) играют существенную роль как паразиты щуки. Первый встречается в рыбах в течение всего года. Цикл червей завершается в течение года (Scheuring, 1929; Маркова, 1958). Заражение рыб личинками паразитов, по нашим наблюдениям, начинается в мае и продолжается до августа. Максимум заражения падает на осень, когда в одной и той же рыбе встречаются молодые и половозрелые особи. Возможно заражение рыб и в более ранние месяцы, так как в феврале матки червей бывают наполнены яйцами. 12 февраля 1957 г. нами были поставлены на развитие яйца *Triacanthophorus nodulosus*. При средней температуре 17° на 8-е сутки из яиц появилась масса корацидиев. Затем было произведено заражение циклопов — *Cyclops strennus*, который является главным промежуточным хозяином *T. nodulosus* (Михайлов, 1932). На 4-е сутки после заражения в полости тела циклопов были обнаружены процеркоиды *T. nodulosus*. К сожалению, из-за отсутствия стерильного материала мы не смогли продолжить этот опыт, но он показал, что яйца червей созревают уже в феврале. Главным источником заражения щуки *T. nodulosus* в водохранилище следует считать окуня, который в значительной степени заражен личинками паразитов (Изюмова, 1958). Наше предположение подтверждается данными М. Н. Ивановой (1959), которая установила, что основной пищей щуки в водохранилище служат окунь, ерш и плотва, причем в июне—августе и даже октябре щука питается преимущественно окунем.

Рыбы заражаются личинками широкого лентеца в течение всего года. Чаще всего личинки паразитов встречаются в гонадах самок. По нашим наблюдениям, весной, в период икрометания, происходит выбрасывание личинок вместе с половыми продуктами. Поэтому весной и летом наблюдается снижение процента зараженности рыб паразитами.

Круглые черви (5 видов) в значительной степени поражают рыб, главным образом зимой. Интересна находка самки *Philometra obturans* в кровеносном сосуде жабры одной из щук, выловленной в мае. Червь имел 12 см длины и содержал массу личинок. *Ph. obturans* довольно редко обнаруживается при исследованиях, видимо, в силу особенности своей локализации. Паразит отмечен М. Н. Горбуновой (1936) для Кончозера в Карелии, Р. П. Шумило — для щук низовьев Днестра (1953) и М. А. Палий (1958) — для щук Западного Буга и рыбхозов Львовской области. Для бассейна Волги отмечается впервые.

Глохидии встречаются на жабрах и плавниках рыб только зимой и весной. Надо отметить значительное развитие в водохранилище эргазилеза.

Богатая видами фауна паразитов щуки говорит о ее широких пищевых связях и активности в течение всего года. Анализируя материал по паразитофауне щуки, можно отметить, что с паразитологической точки зрения она является нежелательным компонентом ихтиофауны водохранилища, так как служит главным источником заражения людей широким лентецом, а рыб (окуня, налима, ерша) — личинками *Triclaenophorus nodulosus*.

Сравнение паразитофауны щуки в водохранилище и в рр. Волге и Оке показывает, что на ней отражаются гидрологические особенности водоема. Так, например, Е. А. Богданова у щук в Волге обнаружила такое же количество видов паразитов, как и в водохранилище (31), но общими для рыб обоих водоемов оказались только 15 видов. Причем экстенсивность заражения ими рыб в водохранилище почти во всех случаях значительно выше, чем в реке. По сравнению с Окой в водохранилище наблюдается как большее видовое разнообразие паразитов, так и более высокая степень зараженности ими рыб. Это касается почти всех групп паразитов, но особенно миксоспоридий и дигенетических сосальщиков. По своему составу паразитофауна водохранилищной щуки носит озерный характер и сходна с той, которая описана для щуки Ладожского озера (Барышева и Бауер, 1957). Большая скорость течения в реке способствует спуску планктонных стадий паразитов и затрудняет контакт между личинками паразитов и их хозяевами. Этим, видимо, объясняется более слабое заражение речных рыб многими паразитами.

СИНЕЦ

Синец также играет значительную и все возрастающую роль в рыбном промысле Рыбинского водохранилища.

Паразитофауну синца Рыбинского водохранилища изучал В. А. Ройтман (1957). Летом 1954 г. он исследовал 24 экземпляра этого вида из Воляжского плёса и отметил 8 видов паразитов. Нами вскрыто 96 рыб. Средняя длина их 282 мм, средний вес — 277.7 г, преобладали рыбы шести-восьмилетнего возраста. Зарегистрировано 16 видов паразитов. Как видно из табл. 2, меньше всего паразитов наблюдается в зимне-весенний период. Летом и осенью зараженность рыб усиливается.

Простейшие представлены всего одним видом *Ichthyophthyrus*, который встречается на жабрах рыб только летом.

Дигенетические сосальщики представлены 6 видами, из которых 4 заканчивают свой цикл в рыбоядных птицах. Почти все дигенетические сосальщики появляются в рыбах осенью, а в другие сезоны года, как правило, отсутствуют. Исключение составляет *Sphaerosoma bramae*, которая встречается в течение всего года. Однако из нашего материала можно видеть,

Список паразитов синца

Название паразитов	Локализация	Зима			Весна			Лето			Осень		
		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность	
			от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная
<i>Ichtyophthirius mul-</i> <i>tiflus</i> Fouquet . .	Жабры.	0	0	0	0	0	0	4.7	1	—	0	0	0
<i>Sphaerostoma bra-</i> <i>mae</i> (O. F. Mül- <i>ler</i>)	Кишечник.	47.8	2—13	2—8	48.0	1—8	2—4	19.0	1—8	—	29.4	1—2	—
<i>Phyllodistomum elon-</i> <i>gatum</i> Nybelin . .	Мочевой пузырь.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.8	1	—
<i>Diplostomulum spa-</i> <i>thaceum</i> (Rudol- <i>phi</i>)	Глаза.	4.3	1	—	0	0	0	0	0	0	35.3	4—8	—
<i>D. clavatum</i> (Nord- <i>mann</i>)	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.8	10	—
<i>Tetracotyle variega-</i> <i>ta</i> (Creplin) . . .	Полость тела.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.7	1—2	—
<i>Parasoenogonimus</i> <i>ovatus</i> Kots . . .	Мышцы.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11.7	1—2	—

Таблица 2 (продолжение)

Название паразитов	Локализация	Зима			Весна			Лето			Осень		
		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность		процент зара- жения	интенсивность	
			от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обыч- ная		от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная
<i>Dactylogyrus chra- nilowi</i> Burchowsky	Жабры.	56.5	4—110	12—46	96.0	18—400	150	90.4	10—268	57—180	88.2	16—104	50—70
<i>Caryophyllaeus lati- ceps</i> (Pall.)	Кишечник.	4.3	6	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Proteocephalus lar- vae</i> sp.	»	—	—	—	36.0	2—59	4—8	38.0	1—40	1—4	0	0	0
<i>Proteocephalus toru- losus</i> (Batsch) . .	»	0	0	0	0	0	0	23.8	1—19	—	0	0	0
<i>Raphidascaris acus</i> (Bloch)	Печень.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70.6	3—21	2—6
<i>Neoechinorhynchus rutili</i> (Müller) . .	Кишечник.	0	0	0	0	0	0	4.7	1	—	0	0	0
<i>Glochidium</i>	Жабры.	4.3	4	—	16.0	6—25	—	23.8	1—5	—	0	0	0
<i>Ergasilus sieboldi</i> Nordmann	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5.8	1	—
<i>Argulus foliaceus</i> (Linne)	Кожа.	0	0	0	4.0	1	—	9.4	1—3	—	0	0	0
Общее число паразитов . .		5	5		5	5		8	8		9	9	

что цикл этого паразита одногодичный. Заражение рыб происходит поздней осенью, поэтому зимой и весной наблюдается наибольший процент заражения. Освобождение рыб от червей начинается летом. Эти данные соответствуют описанию жизненного цикла паразита, приведенному В. П. Коваль (1952).

Dactylogyrus chranilowi заражает рыб в течение круглого года. Весной, летом и осенью процент заражения и интенсивность инвазии весьма значительны. Некоторое снижение зараженности наблюдается зимой.

Ленточные черви представлены у синца двумя видами — *Caryophyllaeus laticeps*, который был встречен всего один раз зимой, что говорит о весьма малой роли тубифицид в питании синца, и *Proteocephalus torulosus*. Последний представлен главным образом личинками, которые были обнаружены весной и летом. Половозрелые черви встречаются только летом, в течение нескольких недель.

Личинки *Rhaphidascaris acus*, поражающие значительное количество рыб, встречались у них в печени только летом.

Таким образом, большинство видов паразитов встречается в рыбах осенью. Это объясняется образом жизни и преимущественно характером питания синца. По Ю. Г. Юровицкому (1958), питание синца в Рыбинском водохранилище начинается в мае и бывает наиболее интенсивным с июня по сентябрь. Объектами питания рыб служат главным образом планктонные организмы — ветвистоусые и веслоногие рачки. Наряду с ними значительное место в питании рыб занимают придонные формы — *Hydracarina* и *Ostracoda*. Придонный образ жизни ведут и некоторые циклопиды, например *Acanthocyclops viridis*, который часто и в большом количестве встречается в кишечниках синца. В результате часть своих паразитов синец получает через планктон — *Proteocephalus torulosus* и, возможно, *Rhaphidascaris acus*. Однако большая часть паразитов синца, как видно из табл. 2, связана в своем развитии с донными организмами (6 видов трематод, *Caryophyllaeus laticeps*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Glochidium*). Это объясняется, видимо, тем, что рыбы, питаясь придонными формами планктона, соприкасаются с теми участками водоема, где имеются моллюски, продуцирующие церкарии трематод, а также промежуточные хозяева других паразитов (тубифициды, личинки *Sialis* и др.). В течение лета личинки большинства паразитов синца, по-видимому, развиваются в промежуточных хозяевах и только к осени попадают в рыбу. Этим, вероятно, объясняется большая зараженность рыб в осенний период. Зимой и ранней весной синец не питается. В этот период и происходит исчезновение ряда паразитов.

ГУСТЕРА

Густера близка по своему систематическому положению к синцу. Однако биология этих рыб и главным образом характер питания их резко различны, что накладывает свой отпечаток и на фауну их паразитов. Густера, как известно, типичный бентофаг. В Рыбинском водохранилище рыбы размером 200 мм и больше питаются почти исключительно моллюсками (Болдина, 1960).

В. А. Ройтман (1957), вскрыв 22 экземпляра густеры из Волжского плёса водохранилища, обнаружил в них 16 видов паразитов. Нами было вскрыто 89 экземпляров рыб. Средняя длина их 211.6 мм, средний вес 223.3 г. Вскрывались только половозрелые рыбы преимущественно 6—8-летнего возраста. В результате было зарегистрировано 29 видов паразитов (табл. 3), из них больше всего трематод и моногенетических сосальщи-

Список паразитов густеры

Название паразитов	Локализация	Зима		Весна		Лето		Осень		
		процент заражен-ных	интенсивность		процент заражен-ных	интенсивность		процент заражен-ных	интенсивность	
			от—до	наи-более обыч-ная		от—до	наи-более обыч-ная		от—до	наи-более обыч-ная
Myxobolus brahami Reuss . .	Жабры.	0	0	0	15.0	∞	0	0	0	0
M. dispar Thélohan	»	0	0	0	0	0	0	0	29	—
Sphaerostoma brahami (O. F. Müller)	Кишечник.	40.0	2—12	—	70.0	2—23	2—6	35.7	2—74	2—8
Asymphylostoma imitans (Müh-ling)	»	0	0	0	0	0	0	3.5	2	—
Phyllodistomum elongatum Nybelin	Мочевой пузырь.	0	0	0	0	0	0	3.5	4	—
Diplostomulum spathaceum (Rudolphi)	Глаза.	6.6	12	—	0	0	0	22	1—12	—
D. clavatum (Nordmann) . .	»	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Tetracotyle variegata (Crepelin)	Сердце, почки.	46.6	1—9	2—3	5.0	2	—	—	—	—
Paracoenogonimus ovatus Kots	Мышцы.	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Dactylogyrus alatus Linstow .	Жабры.	0	0	0	40.0	1—4	—	7.0	1	—
D. cornu Linstow	»	6.6	1	—	55.0	2—16	—	7.0	4	—
D. nanus Dogiel et Bychow-sky	»	0	0	0	10.0	4—16	—	0	0	0
D. similis Wegener	»	0	0	0	5.0	2	—	0	0	0

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Название паразитов	Локализация	Зима				Лето				Осень			
		процент заражен- ных	интенсивность		процент заражен- ных	интенсивность		процент заражен- ных	интенсивность		процент заражен- ных	интенсивность	
			от-до	наиболее обыч- ная		от-до	наиболее обыч- ная		от-до	наиболее обыч- ная		от-до	наиболее обыч- ная
Dactylogyrus sphirna Linstow	Жабры.	13.3	1-2	—	45.0	2-22	4-6	75.0	2-20	2-6	26.0	2-72	—
D. wunderi Bychowsky . . .	»	0	0	0	0	0	0	3.5	4	—	0	0	0
Diplozoön paradoxum Nordmann	»	26.6	2-6	—	30.0	1-6	2	7.0	1-2	—	39.0	2-6	—
Caryophyllaeus laticeps (Pall.)	Кишечник.	6.6	3	—	0	0	0	3.5	1	—	13.0	1-17	—
Ligula intestinalis (L.) . . .	Полость тела.	33.3	1-3	—	5.0	1	—	7.0	1	—	—	—	—
Proteocephalus l. sp.	Кишечник.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8.7	1	—
Caryophyllaeides fennica (Schneider)	»	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.3	1	—
Rhaphidascaris acus (Bloch) .	Печень.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21.7	2-4	—
Philometra ovata (Zeder) . .	Полость тела.	13.3	2	—	0	0	0	0	0	0	21.7	1-2	—
Capillaria brevispicula (Linstow)	Кишечник.	0	0	0	0	0	0	7.0	2-3	—	0	0	0
Desmocerella l. sp.	Глаза.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.3	4	—
Acanthocephalus anguillae (Müller)	Кишечник.	6.6	1	—	10.0	1-3	—	3.5	1	—	—	—	—
Piscicola geometra L.	Кожа.	6.6	1	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Glochidium	Плавники.	13.3	6-10	—	10.0	4-22	—	10.7	2-14	—	4.3	2	—
Ergasilus sieboldi Nordmann	Жабры.	20	4-12	—	35.0	2-16	—	10.7	1-3	—	30.4	2-6	—
Argulus foliaceus (L.)	Кожа.	0	0	0	0	0	0	17.8	1-3	—	0	0	0
Общее число парази- тов		13	13	13	13	16	16	17	17	17	17	17	17

ков (по 7 видов); ленточных червей и нематод — по 4 вида. Наибольшее количество видов паразитов встречается летом и осенью. Весной и зимой зараженность снижается.

Миксоспоридии встречаются на рыбах осенью и ранней весной. Численность большинства дигенетических сосальщиков повышается осенью. Это касается прежде всего форм, окончательными хозяевами которых являются птицы. Некоторое исключение составляет *Sphaerostoma bramae*, заражение рыб которыми происходит, по-видимому, осенью. Наибольший процент заражения наблюдается зимой и весной, а летом происходит частичное освобождение рыб от паразитов.

Моногенетические сосальщики наиболее богато представлены весной и летом. Некоторые из них (*Dactylogyrus cornu*, *D. sphirna* и *Diplozoön paradoxum*) встречаются на рыбах в течение круглого года. При этом летом наблюдается лишь увеличение числа их видов, тогда как процент заражения рыб и количество паразитов на них невелики. Наоборот, весной и осенью возрастает число как пораженных рыб, так и паразитов на них. Среди паразитов густеры имеются формы (ленточные и круглые черви), имеющие промежуточными хозяевами планктонных ракообразных. Это свидетельствует о том, что планктон, возможно придонный, играет определенную роль в питании густеры.

При сравнении паразитофауны густеры и синца обращает на себя внимание значительно большее число видов, главным образом моногенетических сосальщиков и круглых червей, у густеры. Казалось бы, что у бентофага густеры должно было быть значительно больше, чем у синца, дигенетических сосальщиков и меньше ленточных и круглых червей, распространяемых через планктон. Между тем дигеней у нее больше, чем у синца, всего лишь на 1 вид. В то же время цестод больше на 2 вида, круглых червей — на 3 вида. Большее видовое разнообразие паразитов густеры по сравнению с синцом объясняется, видимо, не характером питания, а более тесной ее связью с дном водоема, обеспечивающей больший контакт рыб с личиночными формами паразитов.

СЕЗОННАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ПАРАЗИТОВ

На основании собранных нами материалов по сезонной динамике паразитов 9 видов рыб (Изюмова, 1958, 1959) можно сделать некоторые общие выводы.

Миксоспоридии в стадии спор чаще всего появляются у рыб поздней осенью. Они держатся в течение зимы и весны, а летом встречаются крайне редко. В вегетативной стадии паразиты встречаются, как правило, летом. Такая закономерность характерна почти для всех встреченных нами видов миксоспоридий, как жаберных, так и полостных (мочевом и желчного пузыря, гонад, мускулатуры). Некоторое исключение составляет *Muxidium lieberkühni*, который и летом остается со значительным количеством спор в мочевом пузыре рыб. Все же процент заражения им рыб в этот период снижается. В ряде случаев сохраняются споры паразитов в мышцах и на жабрах. Однако, несмотря на эти отклонения, общая закономерность распределения миксоспоридий в водоеме остается в силе. Существует мнение ряда паразитологов о якобы значительно большей патогенности вегетативных стадий миксоспоридий, чем их спор. Однако такое мнение нуждается в экспериментальной проверке.

Инфузории рода *Trichodina* встречаются на жабрах рыб и в мочевом пузыре окуня преимущественно летом. Однако у плотвы и ерша паразиты были

встречены и зимой. *Ichthyophthyrus multifiliis* был обнаружен на жабрах рыб только летом.

Дигенетические сосальщики появляются в рыбах в разные сезоны года. В тех случаях, когда цикл паразитов одногодичный (*Sphaerostoma brahmae*, *Bunodera luciopercae*, *Azygia lucii*), заражение рыб начинается обычно осенью. В течение зимы и весной происходит созревание паразитов, а летом — освобождение рыб от них. В мочевом пузыре судака в течение всего года встречаются одновременно половозрелые и личиночные формы *Phyllodistomum angulatum*. Создается впечатление, что заражение ими рыб происходит в течение всего года, а цикл развития паразитов длится больше года. В исследованных нами рыбах встречается 5 видов личинок дигеней, окончательными хозяевами которых являются птицы.

Как видно из табл. 4, полный набор этих паразитов (5 видов) встречается только у плотвы и ерша, по 4 вида — у синца и густеры, по 3 — у чехони, окуня, судака и щуки. Меньше всего их у леща (2). Если бы попадание личинок дигеней было связано с характером пищи рыб, то наибольший набор паразитов должны бы были иметь бентофаги, наименьший — планктофаги, а хищники занимали бы промежуточное положение.

Между тем у типичного бентофага — леща — встречаются личинки всего 2 видов дигеней, тогда как у планктофага — синца — 4 видов. У чехони, ведущей пелагический образ жизни, питающейся планктоном и даже воздушными насекомыми, встречаются личинки 3 видов дигеней. По всей видимости, значение имеет не только и не столько характер питания рыб, сколько цикл развития паразитов и образ жизни рыб. Как известно, цикл развития этих паразитов начинается с того, что их яйца из птиц попадают в воду, где вышедшие из них мирадии заражают моллюсков, в которых происходит дальнейшее развитие паразитов. По-видимому, только в конце лета и осенью церкарии паразитов выходят в окружающую воду и заражают рыб. Это предположение подтверждается тем, что у большинства исследованных нами рыб процент заражения паразитами возрастает в конце лета и осенью. Следовательно, в этот период должен быть наибольший контакт рыб с теми участками водоема, где обитают моллюски. Известно, что промежуточными хозяевами рассматриваемых нами паразитов являются прибрежные моллюски — *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris*, *Radix ovata* и *Viviparus viviparus* (Гинецинская, 1958). Здесь же, в прибрежной зоне, обитает и большинство исследованных нами рыб — ерш, плотва, окунь, щука и типичный моллюскоед — густера. И здесь они заражаются паразитами.

Крупный лещ держится в прибрежье только весной в период нереста и очень быстро откочевывает на русла затопленных рек. Этим, видимо, и

Таблица 4
Встречаемость личинок дигенетических сосальщиков в рыбах

Вид рыбы	<i>Diplostomum spathaceum</i>	<i>Diplostomum clavatum</i>	<i>Neodiplostomulum</i> sp.	<i>Tetracotyle</i> sp.	<i>Paracoenognimus ovatus</i>
Лещ . . .	++	—	—	++	—
Чехонь . .	++	+	—	++	—
Судак . . .	++	++	—	++	—
Окунь . . .	++	++	—	++	—
Ерш . . .	++	++	++	++	+
Плотва . .	++	++	++	++	++
Синец . . .	++	++	—	++	++
Густера . .	++	++	—	+	++
Щука . . .	+	+	+	—	—

объясняется слабое заражение его личинками дигеней. Синец, питающийся преимущественно планктоном, весной и осенью переходит на питание придонными формами — *Acanthocyclops viridis* и др. (Юровицкий, 1958). Вероятно, этим и объясняется зараженность его личинками большого количества видов птичьих паразитов (4). Нахождение личинок 3 видов паразитов у судака и чехони можно связать только с питанием их молодью рыб. Судак питается молодью преимущественно окуня, ерша и плотвы (Романова, 1955). По всей видимости, через них он и получает своих паразитов, так как связь его с побережьем очень кратковременна — только в период нереста. Заметим, что в желудках вскрытых нами судаков в августе почти всегда встречались в большом количестве живые личинки *Tetracotyle*. Чехонь совсем не подходит к берегам. Она, как правило, держится в толще воды и главным образом в центральной части водоема (Поддубный, 1955). В пище крупной чехони значительное место занимает молодь рыб и в том числе окуня, которая в конце лета отходит от берегов и держится в центральной части водохранилища. Надо полагать, что через эту молодь и происходит заражение чехони личинками дигеней.

Судьба личинок разных видов в рыбах, по-видимому, различна. Как показали наши наблюдения, одни остаются в рыбе в течение нескольких лет и поэтому с возрастом интенсивность заражения рыб возрастает; к таким видам относятся, по-видимому, личинки типа *Tetracotyle*. Другие — личинки типа *Diplostomulum* — остаются в глазах рыб один, может быть два года, а затем, вероятно, происходит их рассасывание. Это предположение основывается на том, что интенсивность заражения рыб с возрастом не увеличивается. Кроме того, намечается значительное сокращение зараженности рыб весной и в начале лета и последующее возрастание зараженности в конце лета и осенью. Если бы дело обстояло иначе, то при усилении инвазии рыбы могли бы погибнуть от паразитов в силу их большой токсичности (Мусселлус-Богоявленская, 1957).

В сезонном распределении моногенетических сосальщиков на рыбах также наблюдается определенная закономерность (табл. 5). Все отмеченные нами моногенетические сосальщики можно разделить на три группы.

К первой группе следует отнести виды, встречающиеся на рыбах преимущественно весной и летом (*Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. fallax*, *D. nanus*, *D. wunderi*, *D. alatus*). Осенью и зимой они, как правило, не встречаются. На зиму остаются лишь яйца и единичные особи, которые весной при наступлении необходимой для развития температуры дают начало новой генерации. Исключение составляет *D. sphirna*, который очень редко и в небольшом количестве попадает зимой и осенью.

Вторую группу составляют паразиты, встречающиеся на рыбах в течение всего года (*Dactylogyrus chranilowi*, *D. amphibothrium*, *D. simplicimalleata*, *D. crucifer*,¹ *Ancyrocephalus paradoxus* у судака, *Tetraodonchus monenteron*). В эту группу входят представители моногеней, паразитирующие на рыбах, далеких друг от друга не только по своему систематическому положению, но также и по биологии. Они поражают большое количество рыб и иногда появляются в массе. Все эти паразиты узко специфичны по отношению к своим хозяевам. По-видимому, в силу этой узкой специализации паразиты приспособились к массовому размножению в определенные сезоны года, когда обеспечивается наибольший контакт между хозяевами и паразитами, и численность их остается высокой в те-

¹ *D. crucifer* не является узко специфичным видом, но в Рыбинском водохранилище встречается только на плотве.

Сезонная зараженность рыб моногенетическими сосальщиками

Название паразитов	Рыба	Зима			Весна			Лето			Осень		
		процент заражен- ия	интенсивность		процент заражен- ия	интенсивность		процент заражен- ия	интенсивность		процент заражен- ия	интенсивность	
			от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная		от—до	наиболее обычная
<i>Dactylogyra auriculatus</i>	Лещ.	0	0	0	46.0	1—22	13	40.1	7—62	22	0	0	0
<i>D. alatus</i>	Густера.	0	0	0	10.0	1—4	—	7.0	1	—	0	0	0
<i>D. falcatus</i>	Лещ.	0	0	0	42.2	6—51	20	42.2	12—66	22	0	0	0
<i>D. fallax</i>	Плотва.	0	0	0	9.5	2—4	—	0	0	0	0	0	0
<i>D. nanus</i> {	Лещ.	0	0	0	—	—	—	6.6	2	—	0	0	0
	Плотва.	3.2	4	—	4.7	12	—	38.0	2—20	2—8	4.3	2	—
<i>D. wunderi</i> {	Густера.	0	0	0	10.0	4—16	—	0	0	0	0	0	0
	Лещ.	0	0	0	0	0	0	8.6	18—40	18	0	0	0
<i>D. minor</i>	Густера.	0	0	0	0	0	0	3.5	4	—	0	0	0
	Плотва.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.3	18	—
<i>D. similis</i> {	»	17.5	2—90	2—30	38.0	6—90	—	0	0	0	0	0	0
	Густера.	0	0	0	5.0	2	—	0	0	0	0	0	0
<i>D. cornu</i> {	Плотва.	34.9	2—70	2—20	42.8	2—16	—	3.8	2	—	0	0	0
	Густера.	6.6	1	—	55.0	2—16	—	7.0	4	—	0	0	0
<i>D. sphina</i>	Плотва.	37.7	2—120	2—30	4.7	2	—	0	0	0	4.3	2	—
	<i>D. amphibothrium</i>	60.0	2—66	20	75.0	4—62	20	42.8	4—40	14	20.2	2.8	6
<i>D. chraniilowi</i>	Синец.	56.5	4—110	12—46	96.0	18—400	150	90.4	10—268	57—180	88.2	16—104	50—70
	Плотва.	58.7	2—120	2—50	66.6	2—72	2—16	77.0	4—76	4—30	13.0	2—8	4
<i>D. simplicial-leata</i>	Чехонь.	96.4	28—160	80	100	28—320	110	77.7	18—320	32—120	69.8	30—70	30
<i>Ancyrocephalus paradoxus</i> {	Судак.	62.8	4—50	5—17	50.0	12—40	16	36.1	12—40	20	75.0	6—44	12
	Окунь.	0	0	0	6.6	10	—	4.1	1	—	0	0	0
<i>Tetraodon nenteron</i>	Щука.	66.6	14—112	60—80	100	8—182	26—54	46.6	2—240	10—30	56.2	12—98	20—40
	Лещ.	20.0	1—10	7	40.0	1—4	2	44.1	2—12	4	26.4	4—8	4
<i>Diplozoon paradoxum</i> {	Плотва.	44.4	2—26	2—8	28.5	2—8	—	50.0	2—10	2—4	39.1	4—24	6
	Густера.	26.6	2—6	—	30.0	1—6	2	7.0	1—2	—	39.0	2—6	—

чение всего года. Такая численность паразитов может достигаться либо большой продолжительностью жизни червей, либо способностью размножаться круглогодично. Для решения этого вопроса требуется проведение лабораторных наблюдений и опытов.

Совсем другая картина, как мы уже видели, наблюдается у представителей первой группы — форм мало специфичных. Вероятно, будучи способны жить не на одном, а на нескольких хозяевах, они имеют возможность находиться на рыбах в определенный сезон года.

К третьей группе мы относим *Diplozoen paradoxum*, который постоянно встречается в водохранилище на леще, густере и плотве. Однако динамика этого паразита на разных видах рыб в течение года различна. Так, у леща наибольший процент заражения наблюдается весной и летом, у плотвы — летом, осенью и зимой, а у густеры — осенью, зимой и весной. По-видимому, здесь мы имеем дело с разными видами этого рода (Быховский и Нагибина, 1959).

Появление различных видов ленточных червей в рыбах тесно связано с их питанием. Почти во всех случаях, независимо от того, попадает ли паразит в рыбу через планктонные организмы или через олигохет, заражение происходит летом. Паразиты держатся в рыбах в течение зимы, а к весне рыбы частично или полностью освобождаются от них.

Приблизительно так же ведут себя круглые черви и скребни, заражение которыми также идет через пищу. Максимум заражений, как правило, падает на осень и зиму, а весной и особенно в начале лета наблюдается значительное снижение зараженности. Такое сезонное распределение свойственно не только кишечным паразитам, но также и поражающим различные органы рыб *Desmidocercella* l. sp. и *Rhaphidascaris acus*. Обе эти формы широко распространены в водоеме. Первая встречается в глазах 6 видов рыб, вторая — в печени 5 и кишечнике 2 видов рыб. Отсутствие личинок *Rh. acus* в печени ряда карповых рыб летом и весной при значительном заражении их осенью и зимой наводит на мысль о периодичном освобождении рыб от этих паразитов. В то же время у щуки половозрелые черви появляются в кишечнике весной, а летом численность их падает.

Глохидии на рыбах появляются осенью, держатся на них в течение зимы, а летом покидают их, продолжая свое развитие в водоеме.

Паразитические ракообразные представлены в водохранилище 5 видами, но широко распространены лишь *Ergasilus sieboldi* и *Argulus foliaceus*. Они встречаются почти у всех исследованных рыб. Часто встречается также *Achteres percarum* у судака. Цикл развития рачков, по-видимому, одногодичный. Они встречаются на рыбах, как правило, постоянно, круглый год. Однако зараженность рыб *E. sieboldi* и *A. percarum* увеличивается осенью, тогда как *A. foliaceus* держится на рыбах преимущественно летом.

При изучении сезонной динамики паразитофауны рыб водоема мы не только наиболее полно познаем эту фауну и выявляем некоторые редкие, ранее неизвестные для данного водоема виды паразитов, но в ряде случаев получаем ценные данные для выяснения циклов некоторых паразитов. В процессе таких исследований выявляются многие биологические особенности паразитов, а также факторы, определяющие их распространение в водоеме.

Так, удалось выяснить, что роль рыбоядных птиц в распространении паразитов в водохранилище не так уж мала. В рыбах встречаются личинки 8 видов птичьих паразитов (дигенетических сосальщиков, ленточных и круглых червей). По всей вероятности, хозяева наибольшего количества видов этих паразитов — плотва, ерш и густера, обитающие в прибрежье, —

наиболее доступны для рыбоядных птиц и служат основным звеном в завершении циклов птичьих паразитов. Вероятно, сюда же следует отнести и окуня, хотя он и имеет наименьший набор личинок.

В заключение следует остановиться на некоторых методических вопросах, с которыми приходится сталкиваться паразитологам при исследовании паразитофауны рыб в сезонном аспекте. Участок для такого рода исследования лучше выбирать в литоральной зоне водоема, где всегда имеется определенный комплекс беспозвоночных, служащих, с одной стороны, кормом для рыб, а с другой — промежуточными хозяевами для многих паразитов. При этом необходимо учитывать наличие локальных стад рыб, гнездовая рыбоядных птиц, а также проточность и прогреваемость данного участка водоема. Необходимо, чтобы исследуемые рыбы были достаточно широко распространены в водоеме и добыча их не представляла больших затруднений. Хороший материал для сравнения дают плотва и ерш — формы, далекие по своему систематическому положению, но близкие по биологии, щука и судак — оба активные хищники, но занимающие разные экологические ниши в водоеме. Если исследуется один вид рыбы, то хорошо иметь материал из разных участков водоема. Вскрытие рыб необходимо проводить круглогодично. Лучше вскрывать половозрелых рыб приблизительно одного размера и возраста, с тем чтобы возрастные изменения фауны паразитов не накладывались на сезонные. Количество вскрываемых рыб каждого вида должно быть различным в разные сезоны года. Для средней полосы СССР зимой (конец ноября — апрель) следует вскрывать 25—30 рыб, лучше 30, по 10 рыб в начале, середине и конце сезона. Весной (конец апреля — май) достаточно вскрыть 15—20 рыб. Летом (с июня по сентябрь включительно) лучше вскрывать 30 рыб, по 10 в начале, середине и конце сезона. Осенью (октябрь — середина ноября) достаточно вскрыть 15—20 рыб. Таким образом, для выяснения сезонных изменений в фауне паразитов рыб вполне достаточно вскрыть 90—100 экземпляров. Для выяснения отдельных частных вопросов, связанных прежде всего с биологией и циклами развития паразитов, число исследуемых рыб должно быть увеличено.

ЛИТЕРАТУРА

- Барышева А. Ф. и О. Н. Бауер. 1957. Паразиты рыб Ладожского озера. Изв. ВНИОРХ, т. XII.
- Богданова Е. А. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки и леща р. Волги. В сб.: Работы по гельминтологии, Изд. АН СССР, М.
- Болдина И. К. 1960. Питание густеры волжских водохранилищ. Наст. сборник.
- Быховский Б. Е. и Л. Ф. Нагибина. 1959. О систематике рода *Diplozoön Nordmann (Monogeneoidea)*. Зоол. журн., т. XXXVIII, в. 3.
- Гинейнская Т. А. 1958. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб. Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ.
- Горбунова М. Н. 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. ЛГУ, № 7, сер. биол., в. 3.
- Догель В. А. 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб. Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ.
- Иванова М. Н. 1959. О питании щуки Рыбинского водохранилища. Тр. VI совещ. по пробл. биол. внутр. вод, Изд. АН СССР, М.—Л.
- Изюмова Н. А. 1958. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (лещ, чехонь, судак, окунь). Тр. биол. ст. «Борок», в. 3.
- Изюмова Н. А. 1959. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (плотва, ерш). Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1 (4).
- Коваль В. П. 1952. Дигенетические трематоды рыб Днепра. Автореф. дисс. Киевск. унив.

- К о л е с н и к о в а М. Н. 1956. Материалы к фауне моногенетических сосальщиков рыб Кара-Рымских озер. В сб.: Проблемы паразитологии, Киев.
- М а р к о в а Т. Г. 1958. Сезонные изменения паразитофауны щуки реки Оки. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 12.
- (М и х а й л о в В.) M i c h a j l o w W. 1932. Les adaptations graduelles des Copepodes comme premiers notes intermedieres de *Triaenophorus nodulosus* Pall. Ann. Paras. humaine et comparée, t. 10, Paris.
- М у с е л и у с - Б о г о я в л е н с к а я В. А. 1957. Инвазии леща и их влияние на организм рыбы. Автореферат дисс. Мосрыбвтуз.
- П а л и й М. А. 1958. Паразит щуки *Phylometra obturans* Prenant. Зоол. журн., т. XXXVII, в. 4.
- П е р м и т и н И. Е. 1959. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
- П о д д у б н ы й А. Г. 1955. Чехонь Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. МГУ.
- Р о й т м а н В. А. 1957. Сравнение паразитофауны синца и густеры Рыбинского водохранилища в зависимости от их образа жизни и характера питания. Тр. Мосрыбвтуза, в. VIII.
- Р о м а н о в а Г. П. 1955. Питание судака Рыбинского водохранилища. Тр. биол. ст. «Борок», в. 2.
- Ч а щ и н М. А. 1957. Динамика паразитофауны щуки в зависимости от сезона и типа водоема в бассейне реки Вятки. Тр. Кировск. с.-х. инст., т. XII, в. 24.
- Ш у м и л о Р. П. 1953. Паразитофауна рыб низовьев реки Днестра. Автореферат дисс. Одесск. гос. ун-в.
- Ю р о в и ц к и й Ю. Г. 1958. Биология синца Рыбинского водохранилища. Автореферат дисс. МГУ.
- S c h e u r i n g L. 1929. Beobachtungen zur Biologie des Genus *Triaenophorus* und Betrachtungen über das jahreszeitliche Auftreten von Bandwürmern. Ztschr. f. Parasitenkunde, Bd. 2.

В. П. Курдин

ГРУНТЫ БЕЛОГО ОЗЕРА

Материалом для настоящей статьи послужили лабораторные исследования образцов грунта, немногочисленные литературные данные (Мосевич, 1955; Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959) и записи полевых дневников З. Н. Чирковой при ихтиологических исследованиях на Белом озере в 1956 и 1957 гг.

Лабораторная обработка проб грунта заключалась в определениях потери в весе при прокаливании в муфельной печи и максимальной молекулярной влагоемкости методом Лебедева (Бруевич, 1944) во всех пробах, механическом и химическом анализе образцов, выбранных на основании первых показателей. Гранулометрический состав грунта определялся путем отмучивания частиц мельче 0.01 мм и разделения получившегося остатка на фракциометре. При химическом анализе определялись общее органическое вещество и общий азот методом И. В. Тюрина (Гедройц, 1955).

Основные гидрографические сведения об озере приведены в упомянутых работах. Здесь к ним необходимо добавить следующее. Многолетние колебания уровня воды (1881—1955 гг.) в навигацию достигают 3.1 м, соответственно чему преобладающие глубины (ниже отметки 107.5 м) могут меняться от 2.3 до 5.4 м, а площадь зеркала от 1000 до 1370 км². Подобное изменение морфометрических характеристик обеспечивает различную величину разгона волны, а следовательно, и силу волнения и ведет к переработке грунтов литорали водоема. Амплитуда переработки больше абсолютного колебания горизонта воды на высоту взброса и глубину начала опрокидывания волны.

При данной конфигурации озера (широкий овал с осями в 31.5 и 42.5 км), одинаковых глубинах центральной части и углах наклона дна прибрежной зоны волны оказывают одинаковое действие на равноудаленные от центра точки ложа озера и на берег. Неравномерная активность волнения, вызываемая различной повторяемостью ветра по румбам (рис. 1), обусловила несколько вытянутую в широтном направлении форму озера, но не сказалась на распределении грунта. В многолетнем периоде различия в распределении и процессе формирования отложений по разным направлениям сглаживаются. Затягивается только время выработки профиля дна и берега по векторам меньшей частоты. Волнение оказывает влияние на сортировку осадка на глубинах, в 1.5—2 раза превышающих длину волны (Кленова, 1948). Расчет средней длины волны (Кусков, 1957) для наветренных берегов по малой и большой осям озера показывает, что при ветре 5 м/сек. (повторяемость ветра больше 5 м/сек. в навигацию равна 35%, табл. 1) она соответственно равна 2.8 и 3.1 м, а для центра озера 2.4 м. Следовательно, ветер любого направления силой 5 м/сек. развивает волну,

энергия которой достигает дна в наиболее глубоком месте водоема (3.6 м) при среднем навигационном уровне.

Повторяемость в %
4 0 4 8 12 16

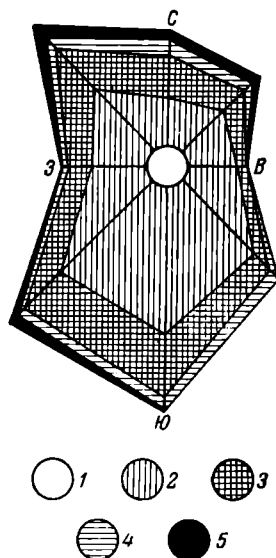


Рис. 1. Роза ветров за навигационный период по данным гидрометеостанции Белозерск.

1 — штиль; 2 — < 5 м/сек.;
3 — от 5 до 10 м/сек.; 4 — от
10 до 15 м/сек.; 5 —
> 15 м/сек.

Переработка литорали и непрерывающаяся сортировка грунта профундали в сочетании с илистыми отложениями обуславливают значительную мутность воды. При коэффициенте водообмена 1.1 (вычислен по данным водного баланса, приведенным Мосевичем, 1955), большой мутности озера и малой средней многолетней мутности притоков (меньше 35 г/м³ — Шапов, 1954) вынос частиц Шексной балансируется вносимыми наносами и происходящей минерализацией органического вещества в воде (Мосевич, 1955; Дегтяренко, 1959).

Установившееся в настоящее время относительное равновесие между приходной и расходной частью твердого стока будет нарушено в случае длительного изменения одной из режимных характеристик озера. При значительном повышении навигационного уровня озеро будет заиливаться вследствие уменьшения твердого стока из него и дополнительного поступления автохтонного грунтообразующего материала от размыва новых берегов и побережья. Возможно сокращение содержания мельчайших фракций и увеличение органического вещества в отложениях, поскольку уменьшится аэрация толщи воды, а следовательно, и минерализация органического вещества и возрастет его аккумуляция за счет размыва верхних слоев почвы и разложения наземной растительности на вновь затопленной территории.

Цвет грунтов озера обычно светло-серый и серый, илистые отложения покрыты охристо-желтой пленкой. Наибольшие площади ложа заняты глинистым илом, илом и мелким песком. Валун, крупный песок, илистый песок и песчаный ил наблюдаются в значительно меньшем количестве. Каменистый грунт встречается по побережью отдельными пятнами на участках деревень Крохино—Ухтома, Кисьянема и Кустово—Мондома. Крупнопесчаные отложения залегают в пределах наиболее

Таблица 1

Повторяемость ветра в навигационном периоде, по данным гидрометеостанции Белозерск

	Сила ветра, в м.сек.				
	штиль	< 5	5-10	10-15	> 15
Повторяемость, в %	3.0	62.0	23.0	8.0	4.0
	Σ < 5 м/сек., 65.0 %		Σ > 5 м/сек., 35.0 %		

часто повторяющихся отметок уреза воды, на конусах выноса впадающих в водоем постоянно и временно действующих водотоков и в истоке Шексны. Илистые пески сопрягают мелкий песок с песчанистым илом, который в свою очередь является обязательным переходом к илам.

На схеме распределения основных типов грунтов (рис. 2) видно, что они расположены замкнутыми овальными поясами, повторяющими общую конфигурацию береговой линии. Обширная часть озера ниже горизонтали 108.0 м занята глинистым илом. Литоральный грунтовый пояс, состоящий

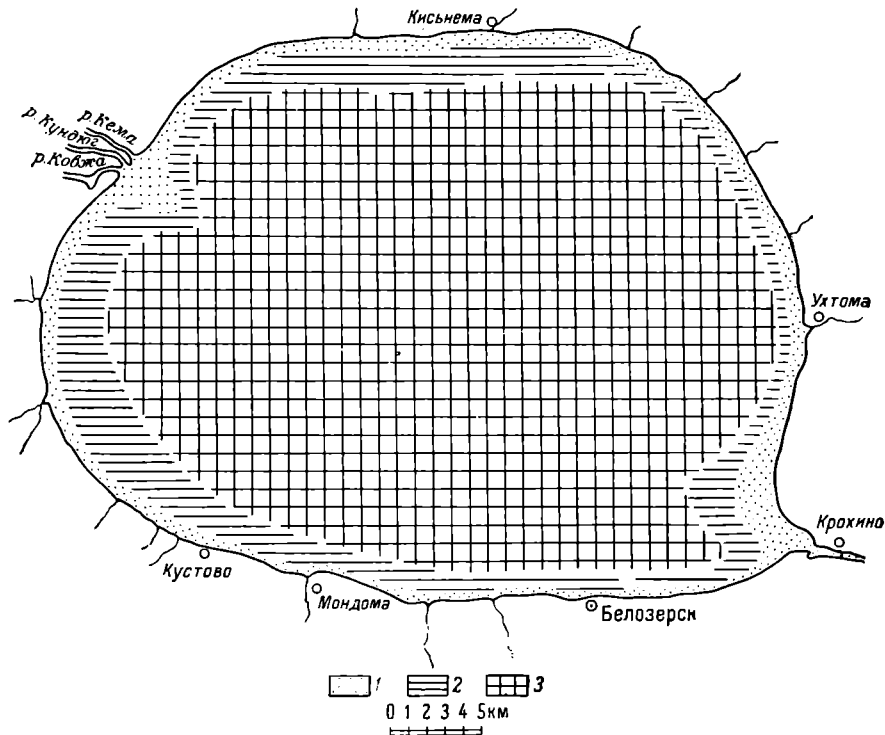


Рис. 2. Схема распределения грунтов Белого озера.

1 — песок; 2 — ил; 3 — глинистый ил.

на припльске из крупного и глубже из мелкого песка, достигает отметки 109.5 м. Между этими отложениями залегает ил. В районе устья рр. Кемы, Кундюга и Ковжи, а также у истоков Шексны, где на распределение грунтов влияет постоянно направленное стоковое течение, нижняя граница песка перемещается до отметки 108.0—108.5 м.

В пределах этих контуров песок занимает 90 км², ил 160 км², глинистый ил — 880 км², или соответственно 8, 14 и 78%.

Характерны для ложа озера так называемые «пучины»: незначительные по площади воронки, очевидно карстового происхождения, заполненные илом. Таких ям насчитывается 7—8 и больше всего в северной части водоема (Мосевич, 1955). В 1954 г. Ф. Д. Мордухай-Болтовским (Мордухай-Болтовской и Митропольский, 1959) была обследована одна «пучина» к северо-западу от д. Кустова. Оказалось, что в ней до уровня

окружающего дна находится мягкий почти жидкий ил черного цвета. Лот погружался в отложения воронки на 7.5 м (по Мосевичу глубина «пучин» достигает 16 м).

При рассмотрении площади распространения отдельных грунтов необходимо помнить, что резкой границы между ними нет, поскольку условия образования отложений изменяются постепенно, а не скачкообразно. Для озера это особенно ярко выражено, так как глубины, а следовательно, и связанная с ними гидродинамическая активность также изменяются плавно. Так, между песком и илом обязательно залегают илистый песок и песчаный ил, и каждый в свою очередь сменяющимся механическим составом в рамках, определенных классификацией грунтов. Более или менее четко выраженная граница между разными отложениями возможна

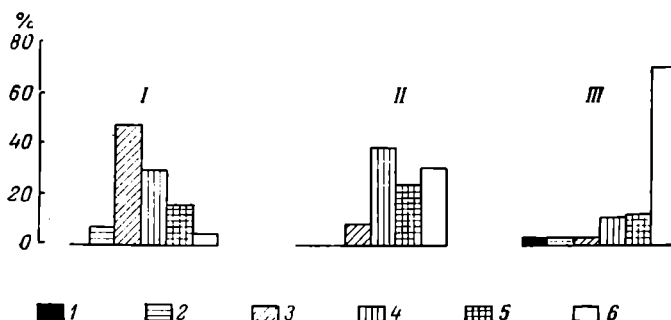


Рис. 3. Механический состав основных типов грунтов Белого озера.

I — мелкий песок (станция 16, глубина 0.8 м); *II* — ил (станция 9, глубина 1.4 м); *III* — глинистый ил (станция 11, глубина 3.6 м). 1 — от 1.0 до 0.5 мм; 2 — от 0.5 до 0.2 мм; 3 — от 0.2 до 0.1 мм; 4 — от 0.1 до 0.05 мм; 5 — от 0.05 до 0.01 мм; 6 — <0.01 мм.

при резком изменении гидродинамической активности, вызываемой увеличением или уменьшением площади водного сечения, глубины, разгона волны, защищенностью участка водоема островом, растительностью и т. д. Отложения на припльске определяются высотой стояния уровня воды, поскольку при горизонтах выше среднего многолетнего у уреза может находиться грунт, слагающий коренной берег, например глина у д. Ухтомы. Обнаженный песчаный пляж является показателем низкого уровня озера.

Механический состав основных типов грунтов представлен гистограммами на рис. 3. Уменьшение крупности частиц по мере увеличения глубины закономерно, так как сортировка отложений происходит под влиянием ветровых волнений и течений. Крупные частицы в глинистом иле, около 2.5% первой фракции, кроме песка, конкреций железа и марганца, состоят из остатков хитиновых панцирей кладоцер, головных капсул и песчаных домиков личинок тендипедид, на значительное количество которых в илах озера обращают внимание Ф. Д. Мордухай-Болтовской и В. И. Митропольский (1959). Двувершинность в распределении фракций ила указывает на незавершенность сортировки отложения, что является следствием переработки грунта литорали. Лучшая сортировка песка и глинистого ила объясняется меньшими предельными значениями величины гидродинамической активности, при которой начинают передвигаться частицы, слагающие эти грунты.

Отложения озера бедны органическим веществом, что, по мнению И. А. Мосевича (1955), вызвано минерализацией поступающих органических веществ вследствие значительной аэрации толщи воды. Подтверждением этого является большее содержание органического вещества в отложениях Ковжи у ее устья и в Рыбинском водохранилище. Из табл. 2 видно, что содержание органической части отложений возрастает с увеличением дисперсности его частиц и глубины места залегания. Очень высокое содержание органического вещества в переходном и торфянистом илах Рыбинского водохранилища обусловлено их происхождением (Курдин, 1959). Однако продуктивность их по сравнению с серыми илами обоих водоемов низка, что объясняется особыми физико-химическими условиями, создавшимися в них и способствующими консервации органического вещества (Сорокин, 1958). Малые величины C/N в грунтах озера также указывают на большую минерализацию органического вещества взвесей, поскольку это отношение в иле р. Ковжи в 2—3 раза больше.

Таблица 2

Органическое вещество грунтов Белого озера и Рыбинского водохранилища

Водоем	№ станции	Глубина, в м	Грунт	В % от сухого вещества		Легкоусвояемое органическое вещество (% от общего органического вещества)	Легкоусвояемый азот, в %		C/N	Процентное содержание суммы фракций меньше 0.01 мм
				общее органическое вещество по микробиологическому анализу	общий азот		от общего азота	от общего углерода		
Белое озеро	16	0.8	Песок мелкий.	0.3	0.05	—	—	—	—	4
	31	2.8	Ил серый песчанистый.	1.1	0.15	—	—	—	4.1	24
	11	3.6	Ил серый глинистый.	3.0	0.26	—	—	—	6.6	70
	19	3.3	То же.	3.0	0.18	19.6	27.2	2.9	9.4	70
Р. Ковжа у с. Ковжа	22а	6.8	Ил темно-серый.	4.4	0.13	—	—	—	19.5	34
Водохранилище Рыбинское (Сорокин, 1958)	46	4.4	Песок пылеватый.	0.3	0.005	—	—	—	—	5
	62	13.0	Ил серый песчанистый.	5.9	0.18	15.0	28.8	5.0	18.8	16
	30	7.5	Ил серый.	10.5	0.36	13.9	27.0	1.8	15.5	42
	18	17.1	Ил переходный.	30.3	0.76	6.6	12.1	0.5	22.3	—
	40	12.0	Ил торфянистый.	65.1	1.09	3.9	12.8	0.4	33.5	60

ЛИТЕРАТУРА

- Б р у е в и ч С. В. 1944. Некоторые методы химического исследования грунтов и грунтовых растворов моря. Гидрометеониздат. М.—Свердловск.
 Г е д р о й ц К. К. 1955. Избранные сочинения, т. 2. Сельхозгиз, М.
 Д е г т я р е в к о М. Д. 1959. Материалы по гидрохимии Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).

20 Труды Инст. биологии водохранилищ, в. 3 (6)

- К л е н о в а М. В. 1948. Геология моря. Учпедгиз, М.
- К у р д и н В. П. 1959. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 1(4).
- К у с к о в Л. С. 1957. Гидрологические и водохозяйственные расчеты при эксплуатации водохранилищ. Изд. «Речной транспорт», М.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф. Д. и В. И. М и т р о п о л ь с к и й. 1959. Бентос Белого озера. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, вып. 2 (5).
- М о с е в и ч И. А. 1955. Белое озеро. Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда.
- С о р о к и н Ю. И. 1958. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. Тр. Биол. ст. «Борок», в. 3.
- Ш а м о в Г. И. 1954. Речные наносы. Гидрометеиздат, М.
-

Н. А. Трифонова

О ЗИМНЕМ ГИДРОХИМИЧЕСКОМ РЕЖИМЕ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища в зимнее время наименее изучен, между тем в этот период происходит наиболее интенсивная сработка водоема. Понижение уровня водохранилища к концу марта обычно достигает 6—7 м (рис. 1). При этом застойные пойменные воды скапливаются в русло, а мелководья обсыхают. Понижение уровня, наличие ледового покрова и отсутствие поверхностного стока приводят к значительному изменению химизма вод.

Основная часть данных, полученных в трех рейсах (с 26 II по 7 III 1957, с 26 по 30 III 1957 и с 8 по 18 III 1958), приведена в табл. 3 и 5. Места отбора проб перечислены в табл. 1 и указаны на схеме (рис. 2).

ОБЩАЯ ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДЫ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА. ВОЛГА ВЫШЕ г. КАЛИНИНА

82% всей приточности Иваньковского водохранилища дают рр. Волга и Тверца (Зиминова, 1959). Волжские воды и в зимний период характеризуются малой минерализацией. Общее содержание солей не превышает 3 мг-экв./л; преобладающим анионом является гидрокарбонатный — 165—170 мг $\text{HCO}_3'/\text{л}$, т. е. 2.7—2.8 мг-экв. $\text{HCO}_3'/\text{л}$. Количество анионов сильных кислот незначительно: Cl' — от 1 до 1.5 мг/л, SO_4'' — до 10 мг/л; в целом сумма анионов сильных кислот: Cl' , SO_4'' , NO_3' и других, главным образом органических кислот не превышает 0.3 мг-экв./л. Преобладающий катион — Ca^{++} , количество которого обычно равно 40—45 мг/л. Примерное соотношение компонентов солевого состава волжской воды, выраженное в процентах миллиграмм-эквивалентов, приведено в табл. 2.

В р. Тверце, по данным Гидрометслужбы за 1954 г., и в Волге содержание основных ионов приблизительно одинаково (табл. 2).

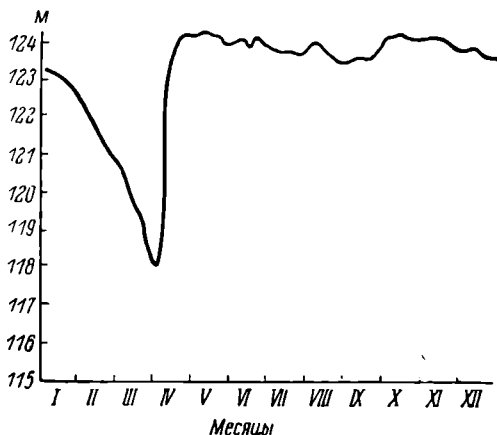


Рис. 1. Колебания уровня Иваньковского водохранилища в 1957 г. по водности Конаково.

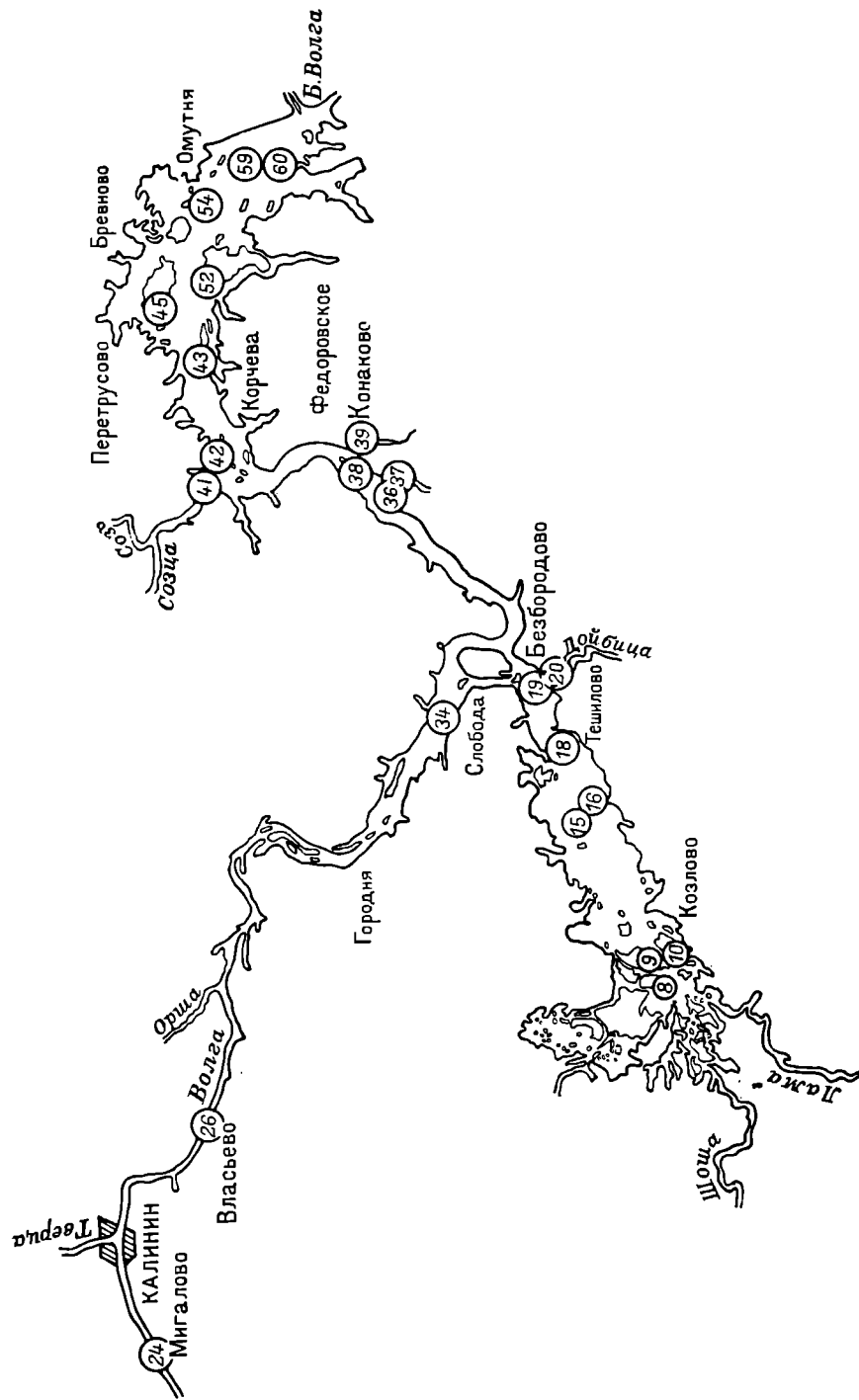


Рис. 2. Схема расположения гидрохимических станций на Ивановском водохранилище.

Таблица 1

Станции отбора гидрохимических проб на Иваньковском водохранилище

№ станции	Местоположение станции	№ станции	Местоположение станции
	Шошинский плёс	37	Ручей Сучки.
8	Протока оз. Жоховского.	38	Русло Волги выше Конакова.
9	Русло Шоши у Кабанова.	39	Устье р. Данховки.
10	Оз. Кабановское.		Иваньковский плёс
15	Русло Шоши у Костова.		
16	Старица Шоши у Костова.	41	Устье р. Созь.
18	Русло Шоши у Тешилова.	42	Русло Волги ниже Сози.
19	Русло Шоши у Безбородова.	43	Русло Волги ниже затопленного г. Корчева.
20	Устье р. Дойбицы.	45	Перетрусовский ход.
	Волжский плёс	52	Правая пойма Волги у о. Уходово.
24	Русло Волги у Мигалова, выше г. Калинина.	54	Левая пойма Волги против Харинки.
26	Русло Волги у Власьева.	59	Иваньковский плёс против плотины.
34	Русло Волги у Слободы.	60	Русло Волги на траверзе Коровинского хода.
35	Оз. Сучки.		

Таблица 2

Солевой состав в процентах мг-экв.

Дата	№ станции	Местоположение станции	Анионы		Катионы			Сумма анионов и катионов
			HCO_3'	сумма анионов сильных кислот	Ca''	Mg''	$\text{K} + \text{Na}'$	
8 III 1958	24	Волга выше г. Калинина у пос. Мигалово.	45	5	35	11	4	100
22 X 1954		Р. Тверца у с. Медного.	44	6	35	14	1	100
15 III 1958	19	Устье Шошинского плёса. Б. русло Шоши у Безбородова.	46	4	31	14	5	100

Шошинский плёс дает 11.2% приточности. Несмотря на повышенную минерализацию вод этого плёса зимой, соотношение ионов в них и в Волге остается сходным (табл. 2).

На долю прочих притоков — рр. Сози, Орши, Инги и др. — приходится только 6.8% приточности.

Зимой в связи с особенностями гидрологического режима гидрохимические различия плёсов Иваньковского водохранилища выражены наиболее отчетливо. Средние величины основных гидрохимических показателей даны по плёсам в табл. 3.

ШОШИНСКИЙ ПЛЁС

Сработка водохранилища вызывает наибольшие изменения в мелководном Шошинском плёсе. Площадь его уменьшается в 12.5 раза (со 112 до 9 км²). Залитыми остаются лишь русловая часть и ложа бывших пой-

Таблица 3

Средние величины основных гидрохимических показателей в феврале—марте 1957 и 1958 гг.

Плѣс	Общая минерализация, в мг-экв./л	Cl', в мг/л	SO ^{''} , в мг/л	НСО ₃ , в мг/л	Жесткость, общая, в мг-экв./л	Прозрачность, в см по дисковой шкале Секки	Цветность, в градусах платино-кобальтовой шкалы	Окисляемость перманганатная, в мг О/л	Mn, в мг/л	Fe, в мг/л	Р _р , в мг/л	Азот аммонийный, в мг/л	Азот нитратный, в мг/л	O ₂ , в мг/л	CO ₂ , в мг/л
Шошинский . . .	5.25	1.4	8.5	260	4.3	70	101	12.0	0.8	2.9	0.04	0.8	0.2	4.0	80
Волжский . . .	3.6	2.5	11	170	3.0	85	54	12.2	0.2	1.0	0.03	1.0	0.2	7.0	40
Иваньковский . .	3.3	1.8	10	175	3.0	85	55	14.0	0.4	1.0	0.04	0.8	0.2	5.6	50

менных озер и стариц. В максимальных для водохранилища количествах накапливаются соединения Mn и Fe не только в озерах и старицах (Mn до 2—5.8 мг/л; Fe до 10, а в оз. Кабановском даже до 44 мг/л), но и в русловой части (Mn — до 1.3 мг/л; Fe — до 5 мг/л). Высокое содержание солей (в 1.5 раза выше, чем в других плёсах) свойственно зимой всему Шошинскому плёсу, а не только его верховьям, как в открытый период. Содержание гидрокарбонатов достигает 250—300 мг/л, жесткость — 4.8 мг-экв./л, общая минерализация — 5.3 мг-экв./л. Содержание кислорода в Шошинском плёсе наименьшее. В устьевой части насыщение кислородом к концу марта падает до 17—19%, а в оз. Кабановском зимой наблюдалось полное отсутствие O₂.

ИВАНЬКОВСКИЙ ПЛѢС

Иваньковский плёс при ином соотношении мелководных и глубоководных участков менее подвержен изменениям при сработке водохранилища. Площадь его уменьшается примерно в 3 раза (со 141 до 46 км²). В заливах Иваньковского плёса содержание кислорода в марте не превышает 1.5—3.0 мг/л (данные 1958 г.), что несомненно сказывается на всем плёсе. Но поскольку глубоководных участков здесь больше, то и влияние обедненных кислородом вод не так заметно, как в Шошинском плёсе. По общему количеству растворенных солей (НСО₃, 150—190 мг/л; общая жесткость 2.66—3.32 мг-экв./л, общая минерализация 3.2—3.4 мг-экв./л) Иваньковский плёс довольно сходен с Волжским, а по содержанию Mn (0.2—0.6 мг/л) и растворенных газов (O₂, CO₂) занимает промежуточное положение между Волжским и Шошинским плёсами.

ВОЛЖСКИЙ ПЛѢС

Волжский плёс с его сравнительно малой площадью заливов и мелководий менее других подвержен изменениям при понижении уровня. Площадь его уменьшается при сработке всего в 2 раза (с 74 до 35 км²). В зимний период Волжский плёс в целом отличается довольно благоприятным газовым режимом, средним по сравнению с другими плёсами содержанием растворенных солей (НСО₃, 153—193 мг/л; общая жесткость 2.62—

3.47 мк-экв./л; общая минерализация 3.2—4.2 мг-экв./л) и наименьшим количеством Mn (0.1—0.4 мг/л).

В верхней части Волжского плёса наиболее отчетливо проявляется влияние бытовых и промышленных сточных вод г. Калинина. По наблюдениям 1957 и 1958 гг., верхняя часть Волжского плёса от г. Калинина и почти до с. Городня не замерзала даже при 20°-х морозах. При анализе воды, взятой в марте 1958 г. ниже г. Калинина у с. Власьево (станция 26), обнаружено высокое содержание анионов сильных кислот — 1.7 мг-экв./л, в то время как сумма анионов сильных кислот выше г. Калинина (станция 24) была равна всего 0.29 мг-экв./л, а в средней части плёса у д. Слобода (станция 34) — 0.70 мг-экв./л. Количество хлоридов на станции 26 возросло по сравнению с выпележащими участками в 2—3 раза, хотя и не превышало 5 мг/л. Небольшое повышение наблюдалось в содержании NH_4^+ , P_p^* , Si. Наряду с увеличением общего содержания солей на этой станции наблюдается совершенно иное, чем в Волге, соотношение компонентов солевого состава.

Таблица 4

Соотношение различных ионов солевого состава вод Иваньковского водохранилища, выраженное в процентах мг-экв.

Дата	№ станции	Местоположение станции	Анионы		Катионы			Сумма анионов и катионов
			HCO_3^-	Сумма анионов сильных кислот	Ca^{++}	Mg^{++}	$\text{K}^+ + \text{Na}^+$	
8 III 1958	24	Волга выше г. Калинина, у Мигалова.	45	5	35	11	4	100
9 III 1958	26	Волжский плёс, б. русло Волги у Власьева, ниже г. Калинина.	30	20	25	9	16	100
9 III 1958	34	Волжский плёс, у Слободы.	39	11	31	9	10	100
10 III 1958	38	Волжский плёс, выше Конакова.	40.5	9.5	32	10	8	100
12 III 1958	43	Иваньковский плёс, у Корчева.	40	10	31	10.5	8.5	100
18 III 1958	60	Иваньковский плёс, в 5 км от плотины.	41	9	33	9	8	100

В табл. 4 показано, как меняется соотношение ионов на протяжении всего водохранилища, начиная от Волги выше г. Калинина и до плотины. От г. Калинина по направлению к плотине постепенно идет относительное увеличение гидрокарбонатных ионов с 30 до 41 % мг-экв. и Ca^{++} и уменьшение $\text{K}^+ + \text{Na}^+$ и анионов сильных кислот с 20 до 9 % мг-экв. Незначительное отклонение от общей закономерности, наблюдаемое на станции 43 — у затопленного города Корчева, вероятно, вызвано влиянием р. Сози, отличающейся низким содержанием гидрокарбонатов и относительно повышенным — сульфатов. Таким образом, по соотношению компонентов солевого состава воды Волжского плёса, особенно верхней его части, наиболее отличаются от волжской воды. При дальнейших исследованиях Иваньковского водохранилища следует обратить внимание не только на степень и характер загрязнения участков водохранилища, непосредственно прилегающих к г. Калинину, но и на влияние сточных вод на водоем в целом.

ВЫЯВЛЕНИЕ ЗАМОРНЫХ УЧАСТКОВ

Для выявления заморных участков пробы на кислород отбирались в разных частях водохранилища: на русле и на пойме, в заливах, залитых старицах и озерах, а также в устьях притоков. Результаты анализов приводятся в табл. 5. Полученные данные свидетельствуют о том, что зимнее содержание кислорода в различных участках водохранилища колеблется в довольно широких пределах: от 0 до 9.9 мг/л.

В р. Волге и притоке Шошинского плёса — р. Дойбице содержание кислорода высокое: 6.0—9.9 мг/л. В болотистых же реках в зимний период оно значительно ниже; так, в р. Сози количество растворенного кислорода 27 III 1957 равнялось 3.7 мг/л.

Максимальное количество кислорода содержится в русловых участках водохранилища, причем наибольшее — в Волжском плёсе — до 9 мг/л,

Таблица 5

Зимний кислородный режим Ивановского водохранилища

№ станции	Местоположение станции	Горизонт, м	мг О ₂ /л		
			1957 г.		1958 г.
			28 II—7 III	26—30 III	8—18 III
8	Протока оз. Жоховского	0.6	—	—	1.7
9	Русло Шоши у Кабанова	0.5	6.2	4.8	5.3
		6.0	5.9	4.7	5.3
10	Оз. Кабановское	0.5	—	0	0
		3.0	—	0	0
16	Старица Шоши у Костова	0.5	—	—	0.8
18	Русло Шоши у Тешилова	0.5	4.3	3.2	3.1
		6.5	4.3	2.9	3.0
19	Русло Шоши у Безбородова	0.5	3.7	2.7	2.6
		7.0	3.8	2.6	2.7
24	Русло Волги у Мигалова, выше г. Калинина	0.5	9.9	—	8.5
		4.0	9.9	—	8.3
26	Русло Волги у Власьева	0.5	—	—	8.2
		2.4	—	—	8.2
34	Русло Волги у Слободы	0.5	8.8	6.4	7.2
		6.5	8.8	6.5	7.2
36	Оз. Сучки	0.5	—	—	3.1
		11.9	—	—	0.06
38	Русло Волги выше Конакова	0.5	6.4	5.4	6.2
		9.5	6.3	5.3	6.2
43	Русло Волги ниже Корчевы	0.5	5.8	4.8	5.8
		11.5	5.6	5.3	5.8
45	Перетрусовский ход	0.5	—	—	3.0
		5.3	—	—	1.6
59	Иваньковский плёс, против плотины	0.5	—	—	1.7
		2.2	—	—	1.3
60	Русло Волги на траверзе Корвинского хода	0.5	—	—	6.1
		12.0	—	—	5.8

наименьшее — в Шошинском, где у Безбородова в марте падает до 2.6 мг/л.

В заливах и залитых пойменных озерах в связи с замедленным водообменом и повышенным содержанием органических веществ, Fe и Mn количество растворенного кислорода падает до 1.5—3.5 мг/л, а в отшнуровавшихся озерах и старицах, например в старице р. Шоши у Костова, — до 0.8 мг/л или, как в оз. Кабановском Шошинского плёса, — до аналитического нуля.

При сработке водохранилища содержание кислорода значительно снижается и в русловых участках под влиянием заморных вод, поступающих из заливов и мелководий. Содержание O_2 в русловых участках, как правило, падает от верховьев плёса к устью. В 1957—1958 гг. напряжённостью газового режима отличалась нижняя часть Шошинского плёса, где содержание кислорода равнялось 3.0—2.6 мг/л. Возможно, что в более суровые зимы, чем в 1957 и 1958 гг., и при позднем вскрытии водоема напряжённость газового режима может усиливаться и распространяться на большие площади, но едва ли может охватить все водохранилище и достигнуть таких низких показателей, как в первые годы после наполнения—1.7 мг O_2 /л (Себенцов, Биск и Мейснер, 1940).

ЛИТЕРАТУРА

- Г а в е м а н А. В. 1955. Московское море. Калининск. обл. изд., Калинин.
 З и м и н о в а Н. А. 1959. Элементы гидрологического режима и водный баланс Иваньковского водохранилища за 1951—1956 гг. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, в. 2 (5).
 С е б е н ц о в Б. М., Д. И. Б и с к, Е. В. М е й с н е р. 1940. Зимний режим водохранилищ канала Москва—Волга (в пределах Московской области). Тр. Воронежск. отд. Всеросс. н.-и. инст. пруд. рыбн. хоз., т. III. в. 1, Воронеж.

	Стр.
С. И. Кузнецов. Основные пути изучения микрофлоры водохранилищ	3
С. А. Крашенинникова. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования	9
М. А. Салманов. Микробиологические процессы в Мингечаурском водохранилище	21
Ю. И. Сорокин. Бактериальное восстановление сульфатов в Куйбышевском водохранилище	36
Ю. И. Сорокин. Метан и водород в воде волжских водохранилищ	50
А. Д. Приймаченко. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР . .	59
О. И. Феоктистова. Влияние отмерших водорослей на численность сапрофитов	87
В. А. Экзерцев. Растительность зоны временного затопления южной части Куйбышевского водохранилища	92
Ю. И. Сорокин. Самопоглощение излучения C^{14} в препаратах беспозвоночных	103
С. М. Ляхов. Бентос Волги у Куйбышева и его динамика	106
А. И. Шилова. О сезонном изменении популяции <i>Tendipes plumosus</i> L. и <i>T. tentans</i> F. в Рыбинском водохранилище	129
А. И. Шилова. К метаморфозу <i>Cryptochironomus burganadzeae</i> Tshern. . .	143
С. Н. Заречная. Кладки яиц некоторых видов ручейников верхневолжских водохранилищ	150
И. К. Болдина. Питание густеры волжских водохранилищ	158
Т. С. Житенева. Питание леща в Горьковском водохранилище	170
Д. А. Панов. О питании личинок леща Рыбинского водохранилища	176
З. С. Подарова. О питании ерша в верхневолжских водохранилищах и в Белом озере	182
Л. К. Ильина. Об эффективности размножения рыб и распределении молоди в Горьковском водохранилище	195
Л. К. Ильина. Рост и возраст леща, густеры, плотвы и белоглазки Горьковского водохранилища	202
А. Г. Поддубный. О локальных стадах леща в Рыбинском водохранилище	216
В. М. Володин. Эмбриональное развитие налима	227
В. М. Володин. Влияние температуры на эмбриональное развитие щуки, синца и густеры	231
А. В. Ананичев и О. А. Гомазков. Сезонная характеристика пищеварения налима	238
Н. В. Бодрова. Периферические нервные аппараты химического чувства налима	248
Н. В. Бодрова и Б. В. Краюхин. О роли рецепторов поверхности тела в механизме действия электрического тока на рыб	266
А. Ф. Барышева. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища в первый год его существования	273
Н. А. Изюмова. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища	283
В. П. Курдин. Грунты Белого озера	301
Н. А. Трифонов. О зимнем гидрохимическом режиме Иваньковского водохранилища	307

	Page
S. I. Kuznetsov. Main trends in microbiological investigations on reservoirs	3
S. A. Krashenninnikova. Microbiological features of Gorky Reservoir in the second year of its existence	9
M. A. Salmanov. Microbiological processes in Mingetshaur Reservoir	21
J. I. Sorokin. Bacterial reduction of sulphates in the Kujbyshev reservoir	36
J. I. Sorokin. Methane and hydrogen in water of Volga Reservoirs	50
A. D. Prijmatshenko. Main regularities of composition and biomass distribution of phytoplankton in water reservoirs of some rivers of the U. S. S. R.	59
O. I. Feoktistova. Influence of died-off algae on the quantity of saprophytes	87
V. A. Ekzertsev. Vegetation of temporary overflowed zone in southern part of Kujbyshev Reservoir	92
J. I. Sorokin. Self-absorption of C ¹⁴ radiation during counts on dried invertebrates	103
S. M. Ljakhov. Bottom fauna of Volga and its seasonal distribution near Kujbyshev	106
A. I. Shilova. Seasonal changes in population of <i>Tendipes plumosus</i> L. and <i>T. tentans</i> F. in Rybinsk Reservoir	129
A. I. Shilova. On metamorphosis of <i>Cryptochironomus burgandzeae</i> Tshern.	143
S. N. Zaretshnaja. Egg masses of some Trichoptera of Upper Volga reservoirs	150
I. K. Boldina. Nutrition of <i>Blicca bjoerkna</i> of Volga reservoirs	158
T. S. Zhitenjova. Nutrition of <i>Abramis brama</i> in Gorky reservoir	170
D. A. Panov. On the larval feeding of <i>Abramis brama</i> in Rybinsk reservoir	176
Z. S. Podarujeva. On the nutrition of <i>Acerina cernua</i> in Upper Volga Reservoirs and in lake Beloje	182
L. K. Iljina. Efficiency of fish reproduction and distribution of young fishes in Gorky Reservoir	195
L. K. Iljina. Growth and age of <i>Abramis brama</i> , <i>Blicca bjoerkna</i> , <i>Rutilus rutilus</i> and <i>Abramis sapa</i> in Gorky Reservoir	202
A. G. Poddubnyj. On local populations of <i>Abramis brama</i> in Rybinsk Reservoir	216
V. M. Volodin. Embryonic development of <i>Lota lota</i> .	227
V. M. Volodin. Influence of temperature on embryonic development of <i>Esox lucias</i> , <i>Abramis ballerus</i> and <i>Blicca bjoerkna</i>	231
A. V. Ananitshev and O. A. Gomazkov. Seasonal features of digestion of <i>Lota lota</i>	238
N. V. Bodrova. Periferic nervous apparatus of chemical sense of <i>Lota lota</i>	248
N. V. Bodrova and B. V. Krjukhin. On the role of body surface receptors in reactions of fishes on the electric current	266
A. F. Barysheva. Parasitic fauna of fishes in Gorky Reservoir in the first year of its existence	273
N. A. Iziumova. Seasonal distribution of fish parasites in Rybinsk Reservoir	283
V. P. Kurdin. Grounds of lake Beloje	301
N. A. Trifonova. Winter hydrological conditions of Ivankovo Reservoir	307

*

*Утверждено к печати
Институтом биологии водохранилищ
Академии наук СССР*

*

Редактор издательства *Л. А. Пухальская*
Технический редактор *Р. А. Замараева*
Корректоры *М. П. Зажигина, Н. Г. Князева*
и *А. X. Салтанова*

Сдано в набор 11/X 1960 г. Подписано к печати 29/XII 1960 г. РИСО АН СССР № 121-12Р. Формат бум. 70×108¹/₁₆. Бум. л. 97¹/₈. Печ. л. 193³/₄=27,05. усл. печ. л. Уч.-изд. л. 25,81. Изд. № 1230. Тип. зак. № 871. М-26973. Тираж 1100.

Цена 1 р. 90 к.

Ленинградское отделение Издательства АН СССР,
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., л. 1

1-я типография Издательства Академии наук СССР,
Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12